



Casa abierta al tiempo

# UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

I z t a p a l a p a

División Ciencias Biológicas y de la Salud

**“Éxito reproductivo y germinación de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* (Cactaceae) en una zona semiárida de Querétaro”**

## TESIS

Que para obtener el grado de:

**DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**

## PRESENTA

**M. en B. ERIKA ARROYO PÉREZ**

**2143800419**

**eriap89@gmailcom**

## Codirectores

Dra. Cecilia L. Jiménez Sierra

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

## Asesor

Asesores: Dr. Joel David Flores Rivas

## Jurado

Dra. Cecilia L. Jiménez Sierra

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre

Dr. Jordan Kyril Gulubov Figueroa

Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández

Presidenta

Secretario

Vocal

Vocal

Vocal

10 de diciembre 2020

Ciudad de México, 10 de diciembre del 2020

El presente trabajo fue realizado en el Laboratorio de “Ecología de Zonas Áridas” del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana- Iztapalapa, bajo la dirección del Dra. Cecilia L. Jiménez Sierra y del Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, ambos del Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud. El asesoramiento del presente trabajo estuvo a cargo del Dr. Joel David Flores Rivas del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica AC.

La autora agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 266150, que comprendió del periodo del 18 de septiembre del 2014 al 18 de septiembre del 2018. El Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además, cuenta con apoyo del mismo Consejo con el convenio PFP-20-93.

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó:

**Erika Arroyo Pérez**

El día 10 de diciembre del 2020



Fecha : 10/12/2020  
Página : 1/1

**CONSTANCIA DE PRESENTACION DE EXAMEN DE GRADO**

La Universidad Autónoma Metropolitana extiende la presente CONSTANCIA DE PRESENTACION DE DISERTACIÓN PÚBLICA de DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD de la alumna ERIKA ARROYO PEREZ, matricula 2143800419, quien cumplió con los 300 créditos correspondientes a las unidades de enseñanza aprendizaje del plan de estudio, 60 créditos de TRABAJO ACEPTADO PARA SU PUBLICACION SOBRE LA MISMA TESIS y 30 créditos de PREEXAMEN DOCTORAL. Con fecha diez de diciembre del 2020 presentó la DEFENSA de su DISERTACIÓN PÚBLICA cuya denominación es:

Éxito reproductivo y germinación de *Áriocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* (Cactaceae) en una zona semiárida de Querétaro.

Cabe mencionar que la aprobación tiene un valor de 90 créditos y el programa consta de 360 créditos.

El jurado del examen ha tenido a bien otorgarle la calificación de:

APROBADA

**JURADO**

Presidenta

DRA. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA

Secretario

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

Vocal

DRA. ANA LAURA IBAÑEZ AGUIRRE

Vocal

DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

Vocal

DR. NUMA POMPILIO FAVON HERNANDEZ

## AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, por la oportunidad de realizar los estudios de doctorado y por el apoyo brindado para la asistencia a cursos, diplomados y congresos especializados.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca No. 164266, que me fue otorgada para realizar mis estudios de doctorado.

A la División de Ciencias Biológicas y de la Salud por el apoyo económico otorgado al proyecto: “Ecología, genética y aprovechamiento de los recursos vegetales en las comunidades semiáridas de México”, bajo la responsabilidad de la Dra. Cecilia L. Jiménez-Sierra, con el cual se financió el desarrollo de esta investigación.

A la Dra. Cecilia Jiménez Sierra, por dirigir este trabajo, sus enseñanzas y su paciencia, pero sobre todo por confiar en mí y hacerme una persona más segura.

A Dr. Alejandro Zavala Hurtado, por aceptar dirigir este trabajo y por sus precisas y valiosas observaciones.

Al Dr. Joel David Flores Rivas, por aceptar ser mi asesor y por sus aportaciones y correcciones a este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio: Yazmín Uribe, Loraine Matías, Ángeles González, Brenda Mancera, Rosario Vega, Janet Franco, Alejandra Villalobos y Omar Balbuena, por el apoyo brindado en campo y laboratorio.

A Omar Díaz Segura por asesorarme con la estadística circular y los modelos lineales generalizados.

A los revisores de este trabajo: Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández, Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa, Dra. Ana Laura Ibáñez Aguirre y el Dr. Noe Manuel Montaña Arias, por las acertadas observaciones realizadas a este trabajo.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A Dios y todos mis Santos, porque aunque me he alejado de este mundo espiritual, mi fe persiste y me ha dado la fuerza y el coraje para cumplir cada una de mis metas.

A mi hija Kenia, porque desde que naciste te tocó vivir lo bueno y lo malo de esta aventura, como el tener que separarte de tu mamá por días o semanas, aguantar largos viajes, asistir a una guardería donde te hiciste “inmune” a muchos virus y bacterias (enfermándome cada mes durante dos años), por jugar sola mientras yo trabajaba en la computadora. Pero, sobre todo, te agradezco por ser una niña gentil, paciente y amorosa ¡Me siento afortunada de ser tu madre!

A mi compañero de vida Anuar, por ser parte de mi equipo de vida, apoyándome como padre, esposo y amigo. Gracias por ser mi chofer en cada una de mis salidas al sitio de estudio, donde, nos divertimos, discutimos y aprendimos mucho uno del otro.

A mi mamá Sofía, por educarme, cuidarme y amarme como una hija.

A mi mamá María, por darme la vida y sacrificarse para darme la posibilidad de estudiar y por seguir apoyándome.

A mis hermanos Yoni y Janet, por su admiración que me impulsa a dar lo mejor de mí.

A mis sobrinos: Sofí, Ale y Santi, por hacerme feliz con su presencia y hacerme desear ser una mejor persona para ustedes.

A mis amigas: Laura, Yazmín y Loraine, por apoyarme en todos los sentidos, ya sea, acompañándome al campo, en el laboratorio, asesorándome, escuchando mis traumas y hasta cuidándome a la chamaca. Soy de pocos amigos, pero ustedes valen por mil.

A mis compañeras de laboratorio: Brenda Mancera, Janet Franco, Rosario Vega, Alejandra Villalobos y Mayre Solís, por hacer que esas salidas al campo fueran inolvidables, por cada una de las historias compartidas y aventuras vividas. Siempre las recordaré con mucho cariño.

A la Sra. Juanita Montoya Jiménez y su hijo Jesús Miguel por su hospitalidad, amistad y colaboración en el trabajo de campo.

## ÍNDICE

<b>Índice de tablas y figuras</b> .....	1
<b>Resumen</b> .....	6
<b>Abstract</b> .....	7
Organización general de la tesis.....	8
<b>Introducción general</b> .....	9
Especies de estudio.....	11
Sitio de estudio.....	14
Hipótesis.....	15
Objetivos.....	16
Referencias.....	17
<b>Capítulo I:</b> Biología reproductiva de dos especies de cactáceas que coexisten en una zona semiárida del estado de Querétaro.....	20
<b>Capítulo II:</b> Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> (Cactaceae).....	55
<b>Capítulo III</b> Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de <i>Neolloydia conoidea</i> (Cactaceae).....	78
<b>Capítulo IV:</b> Germinación de las semillas de las especies estudiadas y el fenómeno de serotinia en <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> .....	100
<b>Discusión General</b> .....	120
<b>Conclusiones generales</b> .....	122
<b>ANEXO (Publicación)</b> .....	124

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

<b>Tabla 1.1.</b> Sistemas de apareamiento de acuerdo al índice de entrecruza (OCI) (Cruden, 1977) y a la relación polen/óvulo (P/O).....	26
<b>Tabla 1.2.</b> Estadística circular de la fenología reproductiva de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> y <i>Neolloydia conoidea</i> en el sitio de estudio Tolimán, Querétaro, México (2015-2016).....	28
<b>Tabla 1.3.</b> Morfología floral de <i>A. kotschoubeyanus</i> y <i>N. conoidea</i> en Tolimán, Querétaro, México (N = 20 flores de diferentes individuos por especie). Se presenta la media y entre paréntesis el error estándar.....	33
<b>Tabla 1.4.</b> Visitantes florales observados en las flores de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> y <i>Neolloydia conoidea</i> en Tolimán, Querétaro, México. (N = 20 flores). Las letras en negrita indican las especies que fueron consideradas como polinizadores.....	34
<b>Tabla 1.5.</b> Índice de entrecruza (OCI) para las especies de estudio en Tolimán, Querétaro, México.....	38
<b>Tabla 1.6.</b> Resultados de los experimentos de polinización para las dos especies de estudio. Letras distintas por columna indican diferencias significativas entre tratamientos. Entre paréntesis el error estándar ( $\pm$ EE) (N=20 flores/tratamiento).....	39
<b>Tabla 2.1.</b> Fechas determinadas para cada pulso de floración, a partir de los componentes gaussianos estimados a través del análisis de estimadores por densidad de Kernel (EDK) y del método de Bhattacharya tomando en cuenta el número de flores abiertas/día en la población de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> en Tolimán, Querétaro, México.....	62
<b>Tabla 2.2.</b> Parámetros anuales de la floración de una población de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> en Tolimán, Querétaro, México. Frecuencia = Número total de flores producidas al año; SA = Índice de sincronía de Augspurger; SM = Índice de sincronía de Marquis. (Media $\pm$ Error Estándar).....	65
<b>Tabla 2.3.</b> Parámetros de los pulsos de floración de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> en Tolimán, Querétaro, México: SA = Índice de sincronía de Augspurger; SM = Índice de sincronía de Marquis (Media $\pm$ Error estándar).....	66
<b>Tabla 2.4.</b> Correlaciones de Spearman ( $\rho$ ) entre los Índices de Sincronía floral: S <sub>A</sub> = Índice de Augspurger; S <sub>M</sub> = Índice de Marquis y el éxito reproductivo: probabilidad de formación de frutos ( <i>fruit set</i> ) y semillas ( <i>seed set</i> ) producidas en <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> , por año y pulsos, en Tolimán, Querétaro, México.....	69

<b>Tabla 2.5.</b> Periodos de floración de las especies del género <i>Ariocarpus</i> reportados por Martínez-Peralta y Mandujano (2012) en diferentes regiones de México. En negritas los reportados en este estudio.....	70
<b>Tabla 3.1.</b> Parámetros anuales de la floración de una población de <i>Neolloydia conoidea</i> en Tolimán, Querétaro, México: Frecuencia = Número de flores producidas al año; $S_A$ = Índice de sincronía de Augspurger; $S_M$ = Índice de sincronía de Marquis; (Media $\pm$ Error Estándar).....	87
<b>Tabla 3.2.</b> Parámetros de los pulsos de floración de <i>Neolloydia conoidea</i> en Tolimán, Querétaro, México: $S_A$ = Índice de sincronía de Augspurger; $S_M$ = Índice de sincronía de Marquis (Media $\pm$ Error estándar).....	88
<b>Tabla 3.3.</b> Correlaciones de Spearman ( $\rho$ ) entre los Índices de Sincronía floral: $S_A$ = Índice de Augspurger; $S_M$ = Índice de Marquis y el éxito reproductivo: probabilidad de formación de frutos ( <i>fruit set</i> ) y semillas ( <i>seed set</i> ) producidas de <i>Neolloydia conoidea</i> , por año y pulsos. En Tolimán, Querétaro, México.....	91
<b>Tabla 4.1.</b> Semillas germinadas de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> de una población de Tolimán, Querétaro, México, por tratamiento, señalando la edad estimada de retención de las mismas en la planta madre.....	107
<b>Tabla 4.2.</b> Germinación de las semillas de <i>Neolloydia conoidea</i> de una población de Tolimán, Querétaro, México (N=250 semillas/tratamiento). Entre paréntesis, el error estándar.....	108
<b>Tabla 4.3.</b> Promedio de los parámetros registrados para los ejemplares de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> examinados de una población de Tolimán, Querétaro, México (N=30). Entre paréntesis $\pm$ desviación estándar.....	111
<b>Tabla 4.4.</b> Promedio de semillas contenidas en los frutos y retenidas entre los anillos conformados por los tubérculos del tallo de los individuos de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> en la población de Tolimán, Querétaro, México. Se encontraron diferencias significativas en el número de semillas retenidas por anillo ( $\chi^2 = 251.78$ $gl=4$ , $P<0.0001$ ).....	111
<b>Tabla 4.5.</b> Parámetros de la germinación de las semillas de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> obtenidas de los de los anillos del tallo y de frutos recién formados de una población de Tolimán, Querétaro, México. Promedio ( $\pm$ EE). ....	112



<b>Figura 1.</b> Individuo de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> de cerca de 10 cm de diámetro en floración en el sitio de estudio en Tolimán (Querétaro, México).....	12
<b>Figura 2.</b> Individuo de <i>Neolloydia conoidea</i> de 18 cm de altura en floración en el sitio de estudio Tolimán (Querétaro, México).....	13
<b>Figura 3.</b> Ubicación geográfica del Sitio de estudio, San Miguel Tolimán, Querétaro, México.....	15
<b>Figura 1.1.</b> Histogramas circulares de la fenología reproductiva de <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> y <i>Neolloydia conoidea</i> en el sitio de estudio Tolimán, Querétaro, México (2015-2016), las barras indican la suma de las frecuencias para un determinado mes. La flecha representa el vector $r$ , que indica la concentración de la frecuencia alrededor de la fecha media. Los valores altos de $r$ indican una actividad fenológica agregada.....	29
<b>Figura 1.2.</b> Histogramas circulares de la temperatura y la precipitación en el sitio de estudio Tolimán, Querétaro, México (2015-2016).....	30
<b>Figura 1.3.</b> Porcentaje de anteras dehiscentes y estigmas receptivos durante los dos días de antesis de las flores de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México. a) <i>A. kotschoubeyanus</i> y b) <i>N. conoidea</i> .....	31
<b>Figura 1.4.</b> Apertura del perianto y comportamiento de la temperatura ambiental durante los dos días de antesis de las flores de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México. a) <i>A. kotschoubeyanus</i> y b) <i>N. conoidea</i> .....	31
<b>Figura 1.5.</b> Porcentaje de visitas a las flores por hora y día. Se presenta también la marcha de la temperatura ambiental (Tolimán, Querétaro, México): a) <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> (3 y 4 de noviembre de 2015) y b) <i>Neolloydia conoidea</i> (23 y 24 de mayo de 2015).....	35
<b>Figura 1.6.</b> – Visitantes florales/flor/hora/ en los dos días de antesis de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México: a) <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> y b) <i>Neolloydia conoidea</i> .....	36
<b>Figura 1.7.</b> – Número de visitas por flor de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México: a) <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> y b) <i>Neolloydia conoidea</i> . Barras en negro, flores significativamente más visitadas que la media ( $p < 0.001$ ); barras grises, flores que no fueron significativamente más o menos visitadas con respecto a la media ( $p > 0.05$ ) y barras en blanco, flores que fueron significativamente menos visitadas ( $p < 0.001$ ).....	37

**Fig. 1.8.** Distribución del recurso floral en Tolimán, Querétaro, México, proporcionado por diferentes especies de cactáceas: 1. *A. kotschoubeyanus*; 2. *N. conoidea*; 3. *Cylindropuntia leptocaulis*; 4. *Coryphantha radians*; 5. *C. erecta*; 6. *Echinocereus cinerascens*; 7. *Echinocactus platyacanthus*; 8. *Ferocactus latispinus*; 9. *Mammillaria parkinsonii*; 10. *M. perbella* y 11. *Thelocactus leucacanthus* y de arbustos dominantes: 12. *Acacia vernicosa*; 13. *Fouquieria splendens*; 14. *Karwinskia humboldtiana*; 15. *Lippia graveolens* y 16. *Parthenium incanum*. Líneas punteadas (flores de color blanco), el color de las líneas solidas corresponde al color de las flores.....41

**Figura 2.1.** Fenología floral de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México. Cantidad de flores en antesis por día y año: a) 2014; b) 2015 y c) 2016; d y e) Temperatura media diaria de 2015 y 2016 respectivamente y f y g) Precipitación diaria de 2015 y 2016 respectivamente.....63

**Figura 2.2.** Componentes gaussianos de la floración diaria (flores en antesis) en la población de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México, determinados a través del análisis de estimadores por densidad de Kernel (EDK). Las medias de estos componentes  $\pm 1DE$  corresponden a los límites de cada uno de los pulsos de floración analizados: a) floración 2014; b) floración 2015; floración 2016 c). (FO = Frecuencia observada y E = amplitud de cada pulso).....64

**Figura 2.3.** Porcentaje de individuos de *A. kotschoubeyanus* que produjeron flores/pulso/año en Tolimán, Querétaro, México.....67

**Figura 3.1.** Fenología floral de *N. conoidea*. Cantidad de flores en antesis por día: a) para 2015; b) para 2016; c y d) temperatura media diaria por año; e y f) precipitación diaria para los dos años de estudio.....84

**Figura 3.2.** Componentes gaussianos de la floración diaria (flores en antesis) en la población de *N. conoidea* determinados a través del análisis de estimadores de densidad por Kernel (EDK): a) Floración 2015; b) Floración 2016. (FO = Frecuencia observada y E = amplitud de cada pulso). En Tolimán, Querétaro, México.....85

**Figura 3.3.** Porcentaje de individuos de *Neolloydia conoidea* por número de pulsos en los que produjeron flores por año, en Tolimán, Querétaro, México.....89

**Figura 4.1** a) Vista superior de un individuo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* colectado en Tolimán, Querétaro, México y variables registradas: DM= diámetro mayor; T= tubérculos y

A= anillos, representados por las cuatro circunferencias. b) Vista lateral y variables registradas: LT= longitud del tallo subterráneo; LRP= longitud de la raíz principal y C = Cicatrices dejadas por los tubérculos muertos.....105

**Figura 4.2.** Retención de frutos y semillas entre los tubérculos que conforman los anillos del tallo aéreo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de la población de Tolimán, Querétaro, México: a) semillas contenidas entre restos del pericarpio retenido entre uno de los tubérculos más externos y b) semillas desnudas retenidas en los tricomas de la base de uno de los tubérculo a punto de desprenderse de la planta.....105

**Figura. 4.3.** Curvas de germinación acumulada de las semillas de *Neolloydia conoidea* de una población de Tolimán, Querétaro, México.....109

**Figura 4.4.** Individuo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de Tolimán, Querétaro, México, con plántula creciendo entre los tubérculos. El tubérculo subyacente o más externo a punto de desprenderse.....110

**Figura 4.5.** Curva de germinación acumulada de las semillas colectadas de los anillos conformados por los tubérculos en los tallos de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de la población de Tolimán, Querétaro, México.....113

## RESUMEN

*Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* son dos cactáceas globosas que cohabitan en una zona semiárida de Querétaro, cuyas flores presentan semejanzas en forma y color. En este estudio se analizan sus patrones de floración y sincronía floral intrapoblacional, así como sus sistemas reproductivos, visitantes florales y el éxito reproductivo. Se incluyen también, algunos aspectos de la germinación de sus semillas y el fenómeno de serotinia en *A. kotschoubeyanus*. La separación temporal en la floración de las especies estudiadas podría ser un factor importante para facilitar su coexistencia dentro de la comunidad, ya que comparten el 75% de las especies polinizadoras (abejas). El patrón de floración de *A. kotschoubeyanus* fue bimodal y el de *N. conoidea* ocurre en pulsos. Estos patrones se han sugerido como una estrategia de “bet hedging”. Las flores de ambas especies son melitófilas, con antesis diurna y longevidad de dos días. El índice de entrecruza indica xenógamia obligada para ambas especies y los experimentos de polinización controlada en el campo indicaron que *N. conoidea* requiere de entrecruza, mientras que *A. kotschoubeyanus* presenta un sistema de cruza mixto. Ambas cactáceas presentaron una floración con baja sincronía intrapoblacional (Índice de Augspurger y de Marquis) y no se encontraron correlaciones entre la sincronía máxima y el éxito reproductivo. El porcentaje de germinación de las semillas en ambas especies se incrementó con la edad, por lo que existe la posibilidad de la formación de bancos de semillas, lo que jugaría un papel crítico en la estructura y dinámica de sus poblaciones. El 86% de las plantas examinadas de *A. kotschoubeyanus* alojaban semillas entre sus tubérculos y las semillas retenidas entre los tubérculos más viejos (edad aproximada de 9 años) presentaron la mayor tasa de germinación, lo que confirma el fenómeno de serotinia en esta especie. A través de este estudio se obtuvo información importante sobre la biología reproductiva de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (especie en riesgo) y *Neolloydia conoidea* especie con amplia distribución en el desierto Chihuahuense y se abren nuevas interrogantes como: ¿Cuáles son los factores que han permitido el desarrollo de estos patrones?, ¿Cuáles son sus ventajas evolutivas? y ¿El fenómeno de serotinia es un fenómeno constante en zonas áridas?

**Palabras clave:** Cactaceae, banco de semillas, fenología, patrones de floración, polinizadores, serotinia, sincronía floral.

## ABSTRACT

*Ariocarpus kotschoubeyanus* and *Neolloydia conoidea* are two globose cacti that cohabit in a semi-arid region of Querétaro, whose flowers have similarities in shape and color. In this study, their flowering patterns and intra-population floral synchrony are analyzed, as well as their reproductive systems, flower visitors and the reproductive success of both species. Also included are aspects of seed germination and the serotiny phenomenon in *A. kotschoubeyanus*. The temporal separation in flowering of the studied species could be an important factor to facilitate their coexistence within the community, since they share 75% of the pollinating species (solitary and social bees). The pattern flowering *A. kotschoubeyanus* was bimodal and *N. conoidea* in pulses. These patterns have been here suggested as a "bet hedging" strategy. The flowers of both species are melitophilic, with diurnal anthesis and two-day longevity. The OCI indicates obligate xenogamy for both species and the controlled pollination experiments in the field indicated that *N. conoidea* requires outcrossing, while *A. kotschoubeyanus* presents a mixed cross system. Both cacti presented a flowering with low intrapopulation synchrony (Augsburger and Marquis Index) and no correlations were found between maximum synchrony and reproductive success. The germination percentage of the seeds of both species increases with age, so there is the possibility of the formation of seed banks, which would play an important role in the structure and dynamics of their populations. Eighty-six percent of the *A. kotschoubeyanus* plants examined harbored seeds between tubers and retained seeds between older tubers had the highest germination rate, confirming the serotiny phenomenon in this species. Through this study, important information was obtained on the reproductive biology of *Ariocarpus kotschoubeyanus* (species at risk) and *Neolloydia conoidea* species with wide distribution in the Chihuahuan desert and new questions are opened such as: What are the factors that have allowed the development of these patterns? What are their evolutionary advantages? and is the phenomenon of serotinia a constant phenomenon in arid zones?

**Key words:** floral synchrony, flowering patterns, phenology, pollinators, seed bank, serotiny.

## ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS

En este trabajo se presentan varios aspectos de la biología reproductiva y de la germinación de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea*, dos cactáceas que coexisten en una zona semiárida de Querétaro. Consta de una introducción general y cuatro capítulos: En el capítulo I, se describen aspectos generales de la biología reproductiva de cada una de estas especies, entre ellos: la fenología reproductiva y el comportamiento y morfología de sus flores, sus visitantes florales, sus sistemas de apareamiento y cruce, así como su éxito reproductivo. En los capítulos II y III, se presentan los patrones de floración y el efecto de la sincronía floral intraespecífica sobre el éxito reproductivo de *A. kotschoubeyanus* y *N. conoidea* respectivamente. En el capítulo IV, se describen los aspectos generales de la germinación de las semillas de ambas especies, y para *A. kotschoubeyanus* se describe el fenómeno de serotinia y sus implicaciones ecológicas. Cada capítulo cuenta con introducción, objetivos, materiales y métodos, resultados, discusión y conclusiones, así como la bibliografía consultada. Por último, se agrega una discusión y conclusiones generales. El anexo contiene la publicación: Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de *Neolloydia conoidea* (Cactaceae) escrito por Erika Arroyo-Pérez, Cecilia Leonor Jiménez-Sierra, José Alejandro Zavala-Hurtado, Joel Flores-Rivas e Isaías Hazarmabeth Salgado-Ugarte publicado en *Botanical Sciences*, Número 97 (4): 579-587.2019.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La reproducción es un proceso por el cual las especies aseguran su permanencia a través del tiempo. Las angiospermas, son plantas con semilla cuyas flores son los órganos especializados en la reproducción, en ellas se forman los óvulos y los granos de polen (Nabors 2006, Jiménez-Sierra y Matias-Palafox 2010, Márquez *et al.* 2016). Debido a la incapacidad de movimiento, las plantas requieren de vectores particulares para la transferencia de su polen desde las anteras hasta el estigma de las flores de otros individuos de la misma especie (Dafni 1992). Las angiospermas presentan una gran diversidad de arreglos de los sexos entre los individuos y dentro de los individuos. El 96% de las especies de este grupo presentan flores que son hermafroditas (con androceo y gineceo) (Márquez *et al.* 2016), esta condición puede favorecer la autofecundación debido a la cercanía de los órganos femeninos y masculinos. Sin embargo, se ha especulado, que la autofecundación puede llevar al incremento de la endogamia y a un empobrecimiento de la variabilidad genética, afectando la permanencia y evolución de las poblaciones (Eguiarte *et al.* 1992, Jiménez-Sierra y Matias-Palafox 2010). Debido a esto, las flores han desarrollado atributos y mecanismos que tienden a reducir la autocruza (*inbreeding*) y a promover la entrecruza (*outcrossing*) (Dafni 1992). Entre estos mecanismos se encuentran: 1) el desarrollo de hercogamia (separación espacial entre anteras y estigma); 2) la presencia de dicogamia (separación funcional de anteras y estigmas) y 3) la existencia de alelos de autoincompatibilidad (alelos “S”) (Hedrick 1983).

El arreglo de las flores en el espacio y en el tiempo juega un papel importante para la atracción de los animales que actúan como polinizadores. Esto ha llevado al desarrollo de teorías interesantes sobre los patrones espacio-temporales en los que las plantas presentan sus recursos a los visitantes florales (Faegri y van der Pijl 1979, Waser 1986, Ehrlén 2014). La cantidad de flores que cada organismo produce es otro factor importante para la atracción de los polinizadores ya que, si bien, el incremento en densidad del recurso (flores) puede actuar como un estímulo para los polinizadores, al mismo tiempo incrementa el riesgo de autofecundación por geitonogamia (polinización entre flores de la misma planta) y autopolinización (Barrett y Shore 1987, Barrett 1998).

El estudio de la conducta de los visitantes florales resulta entonces de especial importancia ya que impacta sobre la composición genética de las poblaciones vegetales. Los visitantes

florales forman un continuo en sus conductas, que van desde la depredación verdadera cuando se alimentan de pétalos, estambres y estigmas, destruyendo parcial o completamente las flores, al hurto o robo de recursos florales cuando se presenta consumo de polen o néctar sin propiciar la polinización, hasta la verdadera polinización, cuando los visitantes obtienen un recurso (polen o néctar) favoreciendo al mismo tiempo, ya sea por su conducta o su anatomía, el adecuado transporte del polen desde las anteras de una flor hasta el estigma de otra conespecífica (Irwin *et al.* 2001) y en algunos casos las flores atraen a sus polinizadores con engaño como es el caso de las flores de las orquídeas (Johnson *et al.* 2003). Entonces, la cantidad y sincronía en la producción de flores se encuentra comprometida entre ser lo suficientemente atractiva para los polinizadores y, al mismo tiempo, no ser presa del ataque de los potenciales depredadores y ladrones de los recursos florales (Irwin *et al.* 2001).

Debido a que la producción de flores representa una inversión energética para el vegetal, la evolución ha llevado a una optimización entre la inversión en este recurso y los beneficios de la formación de estas estructuras reproductivas. Esta optimización involucra diversos aspectos, entre los cuales la relación entre las flores y sus polinizadores son de especial importancia. Desde el punto de vista de las flores, convendría que sus polinizadores fueran especialistas o con una alta fidelidad. Sin embargo, desde el punto de vista del polinizador, ser especialista representa un riesgo, ya que se requiere de la constancia del recurso durante todo su ciclo de vida (Waser 1986). Los polinizadores generalistas, de acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo, fijan su imagen de búsqueda en los recursos que eventualmente son más abundantes, lo que maximiza el beneficio obtenido en un hábitat y momento determinado (Mac Arthur y Pianka 1966).

Las abejas solitarias son los principales polinizadores de flores diurnas, dentro de las cuales se encuentran las flores de algunas cactáceas. Estos insectos son considerados especies oligotróficas u oligoléticas, debido a que son polinizadores de “preferencias fijas” que se concentran en la visita a flores con ciertas características (Schlindwein 2004). Las flores preferidas por este grupo de polinizadores, así como por los abejorros, se les conoce como flores melitófilas, las cuales se caracterizan por ser actinomorfas, con antesis diurna, presentar diversas coloraciones, producir néctar, contener polen abundante y poseer aromas (Dafni 1992).



Una alternativa de las plantas simpátricas para evitar la competencia entre especies cuyas flores son visitadas por el mismo gremio de polinizadores podría ser el desplazamiento en los tiempos de floración (Irwin *et al.* 2001, Elzinga *et al.* 2007). Esta estrategia evitaría el traslado interespecífico de polen y, por otro lado, garantizaría que los recursos (flores de distintas especies) estuvieran disponibles para los polinizadores a través del tiempo, de tal modo que se propiciaría una facilitación de polinizadores entre las especies involucradas (*sensu* Grant 1950, Waser 1978, Harder *et al.* 2006). La polinización garantiza la fecundación de los óvulos y la formación de semillas, las cuales representan el inicio del ciclo de vida de los individuos de la siguiente generación y facilitan así la permanencia de la especie.

La germinación de las semillas, es otro aspecto relevante dentro de la biología reproductiva vegetal, ya que es a través de este proceso que el embrión contenido en una semilla se desarrolla para convertirse en una planta. Las semillas de las cactáceas suelen enfrentar condiciones ambientales adversas antes y durante la germinación, por lo que ésta será exitosa solamente si se presentan ciertas condiciones favorables (Rojas-Aréchiga *et al.* 2001, Flores *et al.* 2006). La serotinia o retención temporal de al menos una porción de las semillas en alguna estructura vegetativa y/o reproductiva materna presente en algunas cactáceas, puede considerarse como un mecanismo eficaz ante las condiciones ambientales adversas (Rodríguez-Ortega *et al.* 2006, Peters *et al.* 2009).

Son pocos los estudios que consideran la biología reproductiva de cactáceas simpátricas con flores melitófilas y su interacción con sus potenciales polinizadores, por lo cual resulta interesante conocer las implicaciones que estos sistemas tienen a nivel comunidad, tales como la disminución del éxito reproductivo debido a la transferencia interespecífica de polen, la pérdida del área del estigma por la deposición del polen de otra especie (Waser 1978), así como por la pérdida del servicio del polinizador eficiente *sensu* Levin y Anderson (1970).

## ESPECIES DE ESTUDIO

*Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lemaire) Schumann conocida como roca viva, pata de venado, pezuña de venado o falso peyote, es una cactácea geófito generalmente no ramifica, cuyo tallo es aplanado dorsoventralmente y está conformado por tubérculos surcados de color verde grisáceo con una porción aérea de alrededor de 7 cm de diámetro, emergiendo apenas

de la superficie del suelo. Las flores brotan de las areolas floríferas de los tubérculos más jóvenes, son acampanadas de color magenta (Fig. 1). Los frutos son dehiscentes, claviformes de 5 a 18 mm de longitud con semillas de testa negra de 1 mm de longitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Esta especie es endémica de México, con poblaciones distribuidas en los estados de Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Nuevo León, Chihuahua y Zacatecas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Anderson 2001, Guzmán *et al.* 2003). El gobierno mexicano considera a esta especie como sujeta a "Protección Especial" ("Pr") (NOM-059-SEMARNAT-2010; SEMARNAT, 2010). La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) considera a esta especie como "casi amenazada" (NT) (Gómez-Hinostrosa *et al.* 2017) y la Convención sobre Comercio Internacional de Especies en Peligro (CITES) la incluye en el Apéndice I (Lüthy 2001).



Foto: E Arroyo-Pérez

Figura 1. Individuo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de cerca de 10 cm de diámetro en floración en el sitio de estudio en Tolimán (Querétaro, México).

*Neolloydia conoidea* (DC) Britton & Rose is conocida como biznaguita, es una planta globosa inicialmente simple, que se convierte en cespitosa con la edad (Fig. 2) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Su tallo es globoso o cilíndrico de 7 a 10 cm de altura y de 5 a 7 cm de diámetro, es de color verde claro o verde grisáceo. Sus tubérculos se encuentran dispuestos en 5 y 8 series espiraladas. Sus flores son acampanadas de color magenta. Los frutos son dehiscentes, ovoides de color verde claro hasta grisáceo con semillas de testa negra de 1 mm de longitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). La especie tiene una amplia distribución geográfica extendiéndose desde el sur de los Estados Unidos hasta el centro de México (Guzmán *et al.* 2003). Si bien, no se considera en ninguna categoría de riesgo, sus poblaciones en el estado de Querétaro se han visto afectadas por actividades humanas y los cambios en el uso del suelo (Scheinvar 2004).



Foto: E Arroyo-Pérez

Figura 2. Individuo de *Neolloydia conoidea* de 18 cm de altura en floración en el sitio de estudio Tolimán (Querétaro, México).

*Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* se encuentran coexistiendo en una localidad de matorral xerófilo Queretano en el centro de México. Sin embargo, las poblaciones de ambas especies son afectadas por el cambio de uso de suelo y las continuas colectas clandestinas.

#### SITIO DE ESTUDIO

El sitio de estudio se encuentra en la región centro-oeste del estado de Querétaro, México, cerca del poblado de San Miguel Tolimán, municipio de Tolimán (Figura 3). La vegetación presente es matorral xerófilo micrófilo, en donde las especies dominantes son *Fouquieria splendens* Engelman (Fouquieriaceae); *Karwinskia humboldtiana* Schult & Zucc (Rhamnaceae); *Lippia graveolens* Kunth (Verbenaceae); *Parthenium incanum* Kunth (Asteraceae) y *Vachellia vernicosa* (Britton & Rose) Seigler & Ebinger (Scheinvar 2004). También se encuentran representadas otras especies de cactáceas como *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F. M. Knuth; *Coryphantha radians* Britton & Rose; *C. erecta* Lem.; *Echinocereus cinerascens* Lem.; *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto; *Ferocactus latispinus* Britton y Rose; *Mammillaria parkinsonii* Ehrenb; *M. perbella* Hildm. ex K. Schum y *Thelocactus leucacanthus* Britton & Rose (Scheinvar 2004).

El área de estudio pertenece a la zona semiárida queretano-hidalguense, región Sierra Madre Oriental. El tipo de suelo es litosol con abundantes rocas calizas intercaladas con afloramientos de lutitas (Arroyo-Pérez 2014, Bayona 2016). El clima es templado semiárido con lluvias en verano. El mes más cálido es mayo, cuando se alcanzan temperaturas máximas entre 22.5 y 30 °C, y el mes más frío es febrero con temperaturas que oscilan entre 4.5 y 14 °C. La precipitación anual oscila entre 380 a 470 mm y los meses con mayor cantidad de lluvia van de mayo a octubre (CONAGUA 2010, Bayona 2016).

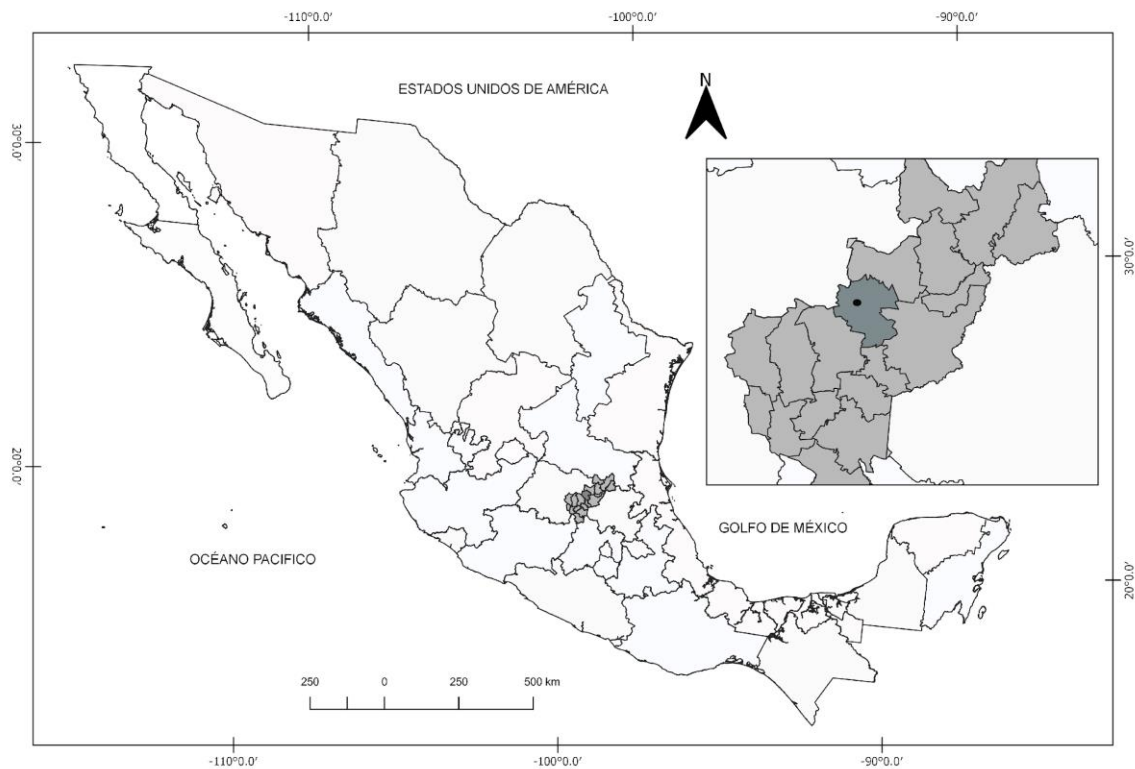


Figura 3. Ubicación geográfica del Sitio de estudio, San Miguel Tolimán, Querétaro, México.

### HIPÓTESIS

Hipótesis 1: Si las especies simpátricas aquí estudiadas presentan similitud floral y muestran una floración secuencial o escalonada, es probable que compartan un alto porcentaje de polinizadores.

Hipótesis 2: Si las especies estudiadas presentan eventos de floración sincrónica, es probable que su éxito reproductivo se reduzca en comparación al éxito reproductivo de eventos de floración escalonados.

Hipótesis 3: Si *A. kotschoubeyanus* presenta un periodo corto de floración, es probable que presente una alta sincronía floral. Y en caso de presentarse pulsos discretos de floración, estos podrían presentar diferencias en su sincronía y estar altamente relacionada con el éxito reproductivo.

Hipótesis 4: Si *N. conoidea* presenta un periodo de floración largo y se parte de la suposición de que la sincronía floral está inversamente relacionada con la longitud del período de

floración de una población, entonces, es probable que, a nivel general, exista una baja sincronía y que no exista una relación con el éxito reproductivo, pero esta sincronía y su relación con el éxito reproductivo podría variar a lo largo del período reproductivo si se detectan pulsos discretos de floración.

#### OBJETIVO GENERAL

Analizar la biología reproductiva de dos especies de cactáceas que coexisten en una zona semiárida de Querétaro, México.

#### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ Describir la fenología reproductiva de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* en Tolimán, Querétaro.
- ❖ Conocer e identificar los visitantes florales, su frecuencia de visitas y describir su actividad con relación a las flores de cada especie.
- ❖ Calcular el sistema de cruza y el sistema de apareamiento de cada especie.
- ❖ Estimar la sincronía floral y su efecto sobre el éxito reproductivo a través del “*fruit set*” (probabilidad de paso de flor a fruto) y el “*seed set*” (probabilidad de paso de óvulo a semilla).
- ❖ Determinar la viabilidad de las semillas de ambas especies, a través de tratamientos de germinación.
- ❖ Describir el fenómeno de serotinia en *A. kotschoubeyanus*.



## REFERENCIAS

- Alanís-Flores G. J. y Velazco M. C.G. 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el noreste de México. *Ciencia-UANL*, 11: 5-11.
- Anderson E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc., Portland.
- Arias S., Gama-López S., Guzmán-Cruz LU., Vázquez-Benítez B. 1997. Fascículo 95, Cactaceae Juss. 235pp. En: Medina L.R., Sánchez Ken J.K., García M.A., Arias M.S., eds, Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Arroyo-Pérez E. 2014. Características de la Historia de Vida de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (CACTACEAE) en el Estado de Querétaro. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México.
- Barrett S.C.H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3: 335–341.
- Barrett S.C.H. y Shore J.S. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Evolution*, 41: 340–354
- Bayona C.A. 2016. Los suelos en el estado de Querétaro. En: Jones RW, Serrano CV, eds. Historia Natural de Querétaro. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, México. 458pp.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H. 1991. Las cactáceas de México. Vol. II. Ed. Universidad Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- CONAGUA. 2010. Información climatológica por estado. <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=gro>. (Consultada 23/09/2017)
- Dafni A. 1992. Pollination Ecology. A Practical Approach. Oxford University Press, Oxford.
- Eguiarte L. E., Nuñez-Farfán J., Domínguez C. y Cordero C. 1992. Biología evolutiva de la Reproducción en plantas. *Ciencias*, 6: 69-86.
- Ehrlén J. 2014. Selection on flowering time in a life-cycle context. *Oikos*, 124: 92-101.
- Elzinga J.A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A.E., Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 432-439.

- Faegri K., Van Der Pijl L. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, Inglaterra. 244pp.
- Flores J., Jurado E., y Arredondo A., 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research*, 16: 149-155.
- Gómez-Hinostrosa C., Sotomayor M., Hernández H.M. y Smith M. 2017. *Ariocarpus kotschoubeyanus* (amended version of 2013 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T41217A121435216.
- Grant V. 1950. The flower constancy of bees. *Botanical Review*, 16: 379-398.
- Guzmán U., Arias S. y Dávila P. 2003. Catálogos de las cactáceas mexicanas. UNAM, CONABIO. Ciudad de México, México.
- Harder L. y Barrett C. 2006. Ecology and Evolution of Flowers. Oxford University Press. Nueva York, USA. 384pp.
- Heinrich B. 1986. Thermoregulation and flight activity of a satyrine, *Coenonympha inornata* (Lepidoptera: Satyridae). *Ecology*, 67: 593-597.
- Irwin R. E., Brody A.K. y Waser N. M. 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations and communities. *Oecologia*, 129: 161-168.
- Jiménez-Sierra C. y L. Matias-Palafox. 2010. La sexualidad en las plantas. *Revista Digital Universitaria*, 11: 3-10.
- Johnson S. D., Peter C. I., Nilsson L. A. y Agren J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding in magnet plants. *Ecology* 84(11): 2919- 2927.
- Levin D. A. y Anderson W. W. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *The American Naturalist*, 104: 455-467.
- Lüthy J. M. 2001. The Cacti of CITES Appendix I. CITES identification manual. CITES, Federal Veterinary Office Switzerland, Botanical Garden of the University of Berne, IOS, y Sukulent-Sammlung, Zürich.
- MacArthur R. H. y Pianka E. R. 1996. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, 100: 603-609.



- Márquez G. J., Collazo O. M., Martínez G. M., Orozco S. A., Vázquez S.S. 2013. Biología de angiospermas. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Ciudad de México, México
- Nabors M. W. 2006. Introducción a la botánica. Pearson educación, S, A., Madrid, España. 744pp.
- Peters E. M., Martorell C., Ezcurra E. 2009. The adaptive value of cued dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera*, a small globose cactus. *American Journal of Botany*, 96: 537–541
- Rodríguez-Ortega C., Franco M., y Mandujano M. C. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology*, 7: 533–544.
- Rojas-Aréchiga M., y Batis A. I. 2001. Las semillas de cactáceas, ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 46: 76-82.
- Scheinvar L. 2005. Flora cactológica del estado de Querétaro. Diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica. México. 390pp.
- Schindwein C. 2004. Are oligolectic bees always the most effective pollinators? En: Freitas B. M y Pereira J. O. P (Eds.). Solitary bees. Conservation, rearing and management for pollination. Universidad federal de Ceara, Fortaleza, Brasil. 285pp.
- Waser N. M. 1978. Competition for pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology*, 59:934- 944.
- Waser N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist*, 127: 593-603.

**Capítulo I**  
**Biología reproductiva de dos especies de cactáceas que coexisten en una zona  
semiárida del estado de Querétaro**

## Introducción

Algunos aspectos de la biología reproductiva, como el momento y tiempo (duración) de la floración, pueden jugar un papel crítico en la coexistencia de las plantas, permitiendo: i) una distribución temporal de los recursos para los polinizadores, consumidores de frutas y dispersores de semillas de las especies simpátricas (separación espacial de nichos) (Giorgis *et al.* 2015), o ii) una co-floración (*co-blooming*) (Moeller 2004), en la cual las especies simpátricas pueden compartir (Koptur 1983, Moeller 2004) o competir por polinizadores (Waser 1978, Elzinga *et al.* 2007). La competencia puede llevar a una fenología divergente (a través de la coevolución por desplazamiento de caracteres) o la exclusión competitiva (Gleeson 1981). Varios autores han sugerido que el desplazamiento en el tiempo de floración es una respuesta evolutiva ante la competencia por los polinizadores (véase por ejemplo, Gentry 1974, Pleasants 1980, Van der Kooi *et al.* 2016). Egli y Giorgetta (2015, 2017) proponen que una floración secuencial o escalonada (es decir una fenológica asincrónica o partición temporal de los recursos), podría ser un mecanismo de escape para reducir la competencia por visitantes florales con lo que se disminuiría el movimiento de polen entre especies, además de que permitiría que el recurso floral estuviera presente a través del tiempo.

La biología de la polinización ha considerado la diversificación de los rasgos florales de las angiospermas como una respuesta adaptativa a las presiones selectivas mediadas por sus polinizadores (Stebbins 1970). Entre estos atributos pueden considerarse tanto los caracteres florales como: el tamaño, el color, el aroma, la cantidad de polen y de néctar, así como la intensidad o número de flores producidas por individuo presentes en un momento determinado y la duración de la floración. Estos atributos podrían influir sobre los sistemas de apareamiento y de cruce, repercutiendo en la adecuación individual y poblacional (Eguiarte *et al.* 1992, Jiménez-Sierra y Matias-Palafox 2010). Además, de estos factores bióticos, las variables ambientales como la temperatura, la humedad relativa, el fotoperiodo y la precipitación son también factores importantes que influyen sobre los patrones de floración a nivel de las poblaciones y de las comunidades (Alvim 1960, Evans 1971, Diekmann 1996, Fenner 1998, Parmesan y Yohe 2003, Rosenzweig *et al.* 2008).

El estudio de la biología reproductiva de especies simpátricas puede arrojar luz sobre la interferencia o facilitación para el mantenimiento de polinizadores compartidos, lo cual

permitiría un mayor entendimiento del servicio ecosistémico de la polinización que se desarrolla dentro de las comunidades xerófilas (Eggli y Giorgetta 2015). En estas comunidades en el continente americano, la familia Cactaceae tiene una especial importancia por el número de especies que en estos ambientes se desarrollan. La familia Cactaceae contiene cerca de 100 géneros y 1500 especies de las cuales cerca de un 30% se encuentran amenazadas (Goettsch *et al.* 2015). Esta situación ha impulsado el incremento de estudios de diversos aspectos de la biología de estas plantas (Mandujano *et al.* 2010, Martínez-Peralta y Mandujano 2011, Teixeira *et al.* 2018, entre otros). Sin embargo, son pocos los estudios que consideran la reproducción de cactáceas simpátricas entre los cuales se encuentran los de Petit (1995), Fleming (2001), Schlindwein y Wittmann (1995), McIntosh (2002), Colaço *et al.* (2006), Giorgis *et al.* (2015), Eggli y Giorgetta (2017), Ferreira *et al.* (2017), Matias-Palafox (2019) y Guerrero *et al.* (2019).

Los resultados reportados indican estrategias de floraciones escalonadas para especies simpátricas que comparten polinizadores como es el caso de *Acanthocalycium thionanthum* (Speg.) Backeb y *Parodia microsperma* (F.A.C.Weber) Speg, reportado por Eggli y Giorgetta (2017), así como evidencia de la disminución en el éxito reproductivo en eventos de floración sincrónica como sucede en *Astrophytum ornatum* y *Turbinicarpus horripilus*, especies simpátricas que comparten polinizadores (*Apis mellifera* y abejas solitarias) como ha sido reportado por Matias-Palafox (2019).

Tomando en cuenta los antecedentes previamente señalados se esperaría que, si las especies simpátricas aquí estudiadas presentan similitud floral y muestran una floración secuencial o escalonada, compartan un alto porcentaje de polinizadores. Por otro lado, si las especies estudiadas presentan similitud floral y muestran una floración sincrónica, entonces es probable que su éxito reproductivo se reduzca en comparación al éxito reproductivo que se presente en eventos de floración escalonados.

El objetivo de este capítulo fue describir aspectos de la biología reproductiva de dos especies de cactus, *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea*, que coexisten en una zona semiárida del estado de Querétaro (México), para realizar una comparación entre ambas especies. Además, se analizó si la fenología floral estuvo relacionada con la variación ambiental. Las preguntas de investigación son: (i) ¿Cuándo se presenta la época de floración y fructificación de cada especie? (ii) ¿Existen diferencias morfológicas entre las flores de

estas especies? (iii) ¿Cuántos y cuáles son sus visitantes florales? y (iv) ¿Cómo son sus sistemas reproductivos?

## **Materiales y métodos**

### *Fenología reproductiva*

En el sitio de estudio (ver la descripción del sitio de estudio en la introducción general), se localizaron parches donde estaban presentes individuos de las dos especies de estudio y se marcaron 231 individuos de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y 212 de *Neolloydia conoidea*. La densidad de *Ariocarpus kotschoubeyanus* fue de 2.57 ind / m<sup>2</sup> mientras que la de *Neolloydia conoidea* fue de 2.83 ind / m<sup>2</sup>. Tomando en cuenta los individuos marcados se realizaron censos fenológicos mensuales de marzo de 2015 a abril de 2016, registrando y marcando todas las estructuras reproductoras (botones, flores y frutos), tanto por rama (para el caso de *N. conoidea*) como por individuo. A través de análisis de estadística circular de cada fenofase (botones, flores y frutos) se calculó la dirección del vector medio (ángulo medio,  $\mu$ ), su longitud ( $r$ ) y el error estándar. La longitud del vector medio varía entre 0 y 1, valores superiores a 0.5 indican la agrupación de las observaciones alrededor del ángulo medio y si la muestra es uniforme o agregada. Adicionalmente, la uniformidad de las observaciones se comprobó mediante pruebas de Rayleigh (Morellato *et al.* 2010). El análisis estacional se realizó con el software Oriana 4.0 (Kovach Computing Services, Kovach, 2011).

Las variables climáticas fueron registradas durante el año de observación a través de un Hobo Data logger (Onset, U12-012, NH, USA) y un pluviómetro (Onset, RG2-M MA, USA) instalados en la zona de estudio. A partir de estos datos se determinaron la temperatura máxima, mínima y media mensual, la precipitación mensual y el promedio mensual de humedad relativa y ya que las variables consideradas no presentaban normalidad, se realizaron análisis no paramétricos de correlación (Sperman,  $\rho$ ) entre estas variables y la cantidad de estructuras reproductivas producidas mensualmente en la población.

### *Antesis y morfología floral*

Para conocer el comportamiento de las flores, durante el pico de floración de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (3 y 4 de noviembre 2015) y del de *Neolloydia conoidea* (23 y 24 de mayo 2015), se marcaron desde las 8:00 am del primer día de la antesis, 20 botones de 20 plantas

diferentes, separadas entre sí por al menos cinco metros. Estas flores fueron seguidas a lo largo de su antesis realizando observaciones a intervalos de 60 minutos y registrando: 1) el diámetro del perianto con un calibrador digital (Standard Truper, CALDI-6MP, México), 2) la presencia de hercogamia (separación espacial de los órganos sexuales) fue determinada a partir de la separación mínima entre los lóbulos del estigma y las anteras y a través de pruebas de t-Student pareadas, se determinó si estas distancias eran significativamente diferentes a cero y si existían diferencias significativas entre la hercogamia del primero y segundo día, y 3) la dicogamia (separación temporal de la función de los órganos sexuales) determinada a partir de los registros de la dehiscencia de las anteras y de la receptividad del estigma (apertura de los lóbulos y la presencia de polen en ellos) (Martínez-Peralta *et al.* 2014). Además, simultáneamente se registró la temperatura del ambiente. Se intentó obtener néctar con la ayuda de microcapilares de 5  $\mu$ l a intervalos de 60 minutos en flores previamente aisladas desde el inicio de su antesis (N= 10 flores de diferentes individuos).

Las características florales se obtuvieron de flores sin daño colectadas en su primer día de antesis (N= 20 flores/especie de diferentes individuos) y en fresco se registraron los parámetros reportados en la Tabla 1.2. El número de granos de polen/antera se determinó a partir del squash en portaobjetos de anteras individuales (N=4 anteras de 5 botones/especie) y los granos de polen fueron contabilizados utilizando un microscopio óptico (Carl Zeiss; 25; 10x, NY, USA) (Matias-Palafox *et al.* 2017). Para determinar el número promedio de granos de polen/flor/especie se consideró el promedio de granos de polen de las anteras/especie multiplicado por el número total de estambres en las flores. Para cada especie se estimaron el valor medio y la desviación estándar de cada parámetro. Para hacer comparaciones interespecíficas de estas variables se aplicaron pruebas de t-Student (Zar 2010). Las variables que contribuyeron significativamente a la variabilidad interespecífica se determinaron a través del análisis de componentes principales, partiendo de una matriz de correlación y posteriormente se realizó un análisis discriminante con el programa JMP<sup>®</sup> v10.0.0 (SAS, 2012).

### *Visitantes florales*

Durante el pico de floración de las especies estudiadas, se seleccionaron 20 botones a punto de abrir de 20 plantas diferentes. Las observaciones fueron realizadas simultáneamente por

diez observadores (dos flores/observador), los cuales estaban separados por al menos cinco metros. Para cada visitante floral se registró: la hora de visita, el tiempo de permanencia en la flor y si realizaba contacto con las estructuras reproductivas. Los visitantes florales fueron registrados por periodos de 30 minutos, a intervalos de una hora a lo largo de la antesis. Las observaciones se realizaron durante dos días consecutivos, ya que las flores de ambas especies abren en las mañanas y cierran en la tarde y viven solo dos días. Además, se contó con el registro de la temperatura ambiental a lo largo del día (termómetro digital, OAKTON, Illinois, USA). Se realizó una colecta de los insectos que visitaban las flores, procurando tener cinco réplicas por cada visitante floral. Las colectas se realizaron con la ayuda de tubos de ensayo con sales de cianuro y los ejemplares fueron montados en alfileres entomológicos y determinados por el entomólogo y especialista en abejas, Dr. Carlos Hernán Vergara Briceño, quien es profesor e investigador en la Universidad de las Américas Puebla, donde los ejemplares quedaron depositados. Se determinaron las frecuencias de los visitantes florales por flor, día y especie y los datos se analizaron a través de una prueba de Chi cuadrada.

Para comparar conjuntos de polinizadores entre las especies estudiadas, se calculó una medida global de superposición de polinizadores entre *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* usando una prueba de similitud proporciones (PS; rango 0-1), calculado como

$$PS = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^n |P_{ai} - P_{bi}|$$

donde  $P_{ai}$  y  $P_{bi}$  son las proporciones de las tasas de visitas realizadas por las especies polinizadoras  $i$  a las flores de las especies  $a$  y  $b$ , respectivamente (Kay y Schemske 2003, Natalis y Wesselingh 2012). Este índice estima la similitud entre las frecuencias relativas de las especies de abejas observadas, con valores cercanos a 1 que indican una gran semejanza entre los conjuntos de polinizadores.

### *Sistema de apareamiento*

Para determinar el sistema de apareamiento de las especies *sensu* Mandujano *et al.* (2010), se utilizó el índice de cruzamiento de Cruden (OCI, *outcrossing index*) (Cruden 1977), el cual considera el tamaño de la flor, la hercogamia (separación espacial entre estructuras femeninas y masculinas) y la dicogamia (separación temporal entre los sexos) y reconoce cinco sistemas de apareamiento: 1) cleistógamo, el cual se presenta en las flores que no realizan antesis, por lo que la fecundación se da por autopolinización; 2) autógeno obligado, en donde la polinización de una flor se lleva a cabo sólo con su propio polen; 3) autógeno facultativo, en donde las flores tienden prioritariamente a la autopolinización, aunque puede presentarse la polinización cruzada; 4) xenógamo facultativo, donde dominan los procesos de polinización cruzada, aunque se presenta la posibilidad de autopolinización y 5) xenógamo obligado, mecanismo por el cual es necesaria la polinización cruzada para la formación de semillas. (Tabla 1.1). El OCI se estimó a partir de las observaciones realizadas durante la antesis y algunos parámetros de la morfometría floral (Cruden 1977). También se determinó la proporción polen/óvulo (P / O) por flor (Cruden, 1977).

Tabla 1.1 Sistemas de apareamiento de acuerdo al índice de entrecruza (OCI) (Cruden, 1977) y a la relación polen/óvulo (P/O).

<b>Sistema de apareamiento</b>	<b>OCI</b>	<b>Relación P/O</b>
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859.2:1

### *Sistema de cruza*

Para determinar el sistema de cruza de cada especie *sensu* Mandujano *et al.* (2010), se llevaron a cabo experimentos de polinización controlada, utilizando los siguientes tratamientos (N = 20 flores por tratamiento): 1) control (condiciones naturales): flores



marcadas sin manipulación alguna; 2) entrecruza artificial: flores aisladas y polinizadas manualmente con polen colectado de flores de cinco individuos diferentes de la misma especie que se encontraban a más de 20 metros de distancia; 3) autopolinización manual: flores aisladas y polinizadas manualmente con polen de sus propias anteras, y 4) autofecundación natural (automática): flores aisladas (desde el inicio de su antesis) y no manipuladas. Al final de la antesis, las flores de todos los tratamientos fueron aisladas con bolsas de organza para evitar la depredación de los frutos. Después de dos meses, se recolectaron los frutos y se contó el número de semillas producidas por fruto. Las diferencias en el *fruit set* (paso de flor a fruto) y de *seed set* por especie, se analizaron con un modelo lineal generalizado (GLM), utilizando una distribución binomial y una distribución de tipo Poisson respectivamente.

Una estimación cuantitativa del sistema de cruce por especie se estimó a través del índice de autoincompatibilidad (ISI, *index of self-incompatibility*) dividiendo el promedio del número de frutos obtenidos de autopolinización entre el número de frutos obtenidos por entrecruzada manual. Los valores de ISI por encima de 0.2 indican auto-compatibilidad y autogamia (Ruíz-Zapata y Arroyo 1978).

## Resultados

### *Fenología floral*

Los periodos de floración entre especies no se traslaparon durante el tiempo de estudio (marzo de 2015 a marzo de 2016) (Figura 1.1). La producción de botones florales en *A. kotschoubeyanus* comenzó a finales de octubre con una fecha media en . El paso de botón a flor ocurre en un periodo de 7-10 días, su periodo de floración es otoñal con una fecha media en noviembre, mientras que la producción de frutos ocurrió durante los meses de febrero y marzo con una fecha media en marzo. La época de reproducción de esta especie coincide con el inicio de la época más seca para el sitio de estudio (Figura 1.2). Por otro lado, la formación de botones florales en *Neolloydia conoidea* comenzó a finales de marzo con una fecha media en mayo. El paso de botón a flor ocurre en un periodo de 5-7 días, su periodo de floración ocurrió durante la primavera y el verano con una fecha media en junio, mientras que la fructificación se presentó de junio a octubre, con una fecha media en julio (Tabla 1.2). La

época de reproducción de esta especie coincide con la época más húmeda del año (Figura 1.2).

Tabla 1.2 Estadística circular de la fenología reproductiva de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* en el sitio de estudio Tolimán, Querétaro, México (2015-2016).

Especies	Fenofases	Ángulo medio ( $\mu$ )	Fecha de la media	Error estándar de la media	Vector medio ( $r$ )	Prueba de Rayleigh ( $Z$ )	Prueba Rayleigh ( $p$ )
<i>A. kotschoubeyanus</i>	Botones	311.394°	noviembre	1.574°	0.907	211.57	< 1E-12
	Flores	322.442°	noviembre	1.052°	0.963	206.85	< 1E-12
	Frutos	73.791°	marzo	1.071°	0.97		< 1E-12
<i>N. conoidea</i>	Botones	149.246°	mayo	0.905°	0.836	162.84	< 1E-12
	Flores	150.253°	junio	0.915°	0.838	990.35	< 1E-12
	Frutos	192.963°	julio	1.067°	0.842	695.095	< 1E-12

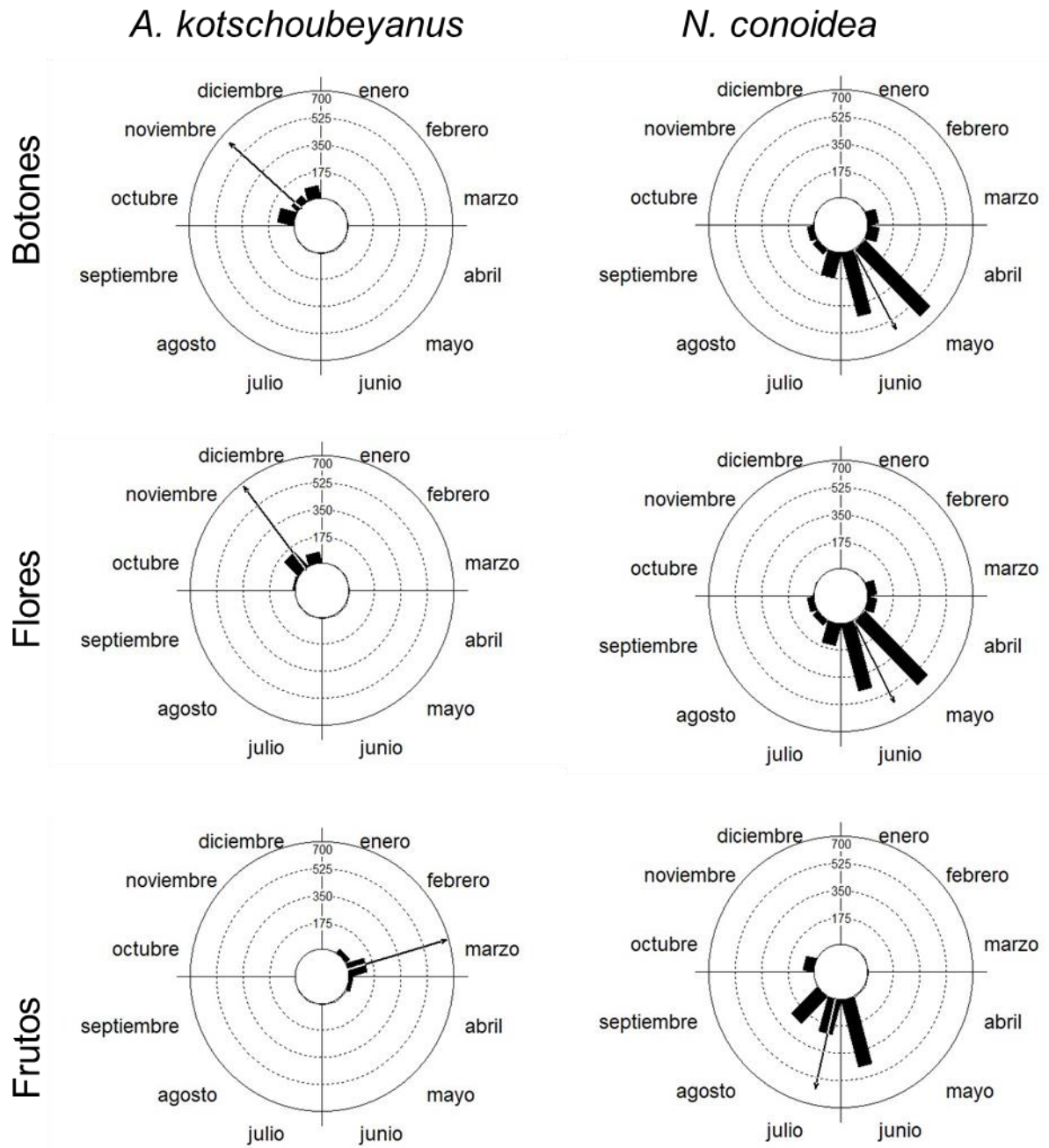


Figura 1.1. Histogramas circulares de la fenología reproductiva de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* en el sitio de estudio Tolimán, Querétaro, México (2015-2016), las barras indican la suma de las frecuencias para un determinado mes. La flecha representa el vector  $r$ , que indica la concentración de la frecuencia alrededor de la fecha media. Los valores altos de  $r$  indican una actividad fenológica agregada.

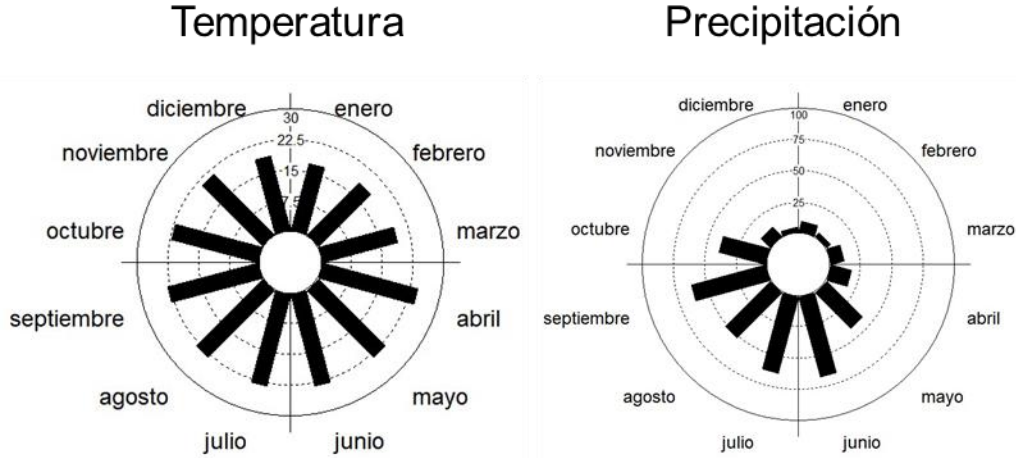


Figura 1.2. Histogramas circulares de la temperatura y la precipitación en el sitio de estudio Tolimán, Querétaro, México (2015-2016).

Para *Ariocarpus kotschoubeyanus* no se encontraron correlaciones entre la producción mensual de botones florales y las variables ambientales del mismo mes o del mes anterior. Para *Neolloydia conoidea* se encontraron correlaciones entre la producción mensual de botones florales y las variables ambientales del mismo mes: temperatura media mensual ( $r = 0.695$ ,  $p = 0.0083$ ), temperatura mínima mensual ( $r = 0.717$ ,  $P = 0.0057$ ), temperatura máxima mensual ( $r = 0.860$ ,  $p = 0.0002$ ), humedad relativa media mensual ( $r = 0.740$ ,  $p = 0.0031$ ) y precipitación mensual ( $r = 0.776$ ,  $p = 0.0030$ ).

#### *Antesis y morfología floral*

La producción de flores/individuo en *A. kotschoubeyanus* varió entre una y cuatro/año, mientras que para *N. conoidea* se presentaron entre una y 39 flores/planta/año. Las flores de ambas especies son de color magenta, actinomorfas, hermafroditas y de hábito diurno. Pueden abrir durante dos días, cerrando durante la noche, son dicógamas (separación funcional de sexos), comenzando a liberar los granos de polen después de las primeras horas de la antesis del primer día, mientras que los lóbulos del estigma fueron receptivos hasta el final de la antesis del primer día y durante todo el segundo día, lo que coincide con una disminución del polen en el segundo día, por lo que las flores pueden considerarse protándricas (Mandujano *et al.* 2010)(Figura 1.3 a y b). La antesis de ambas especies

comienza entre las 9:00 y 10:00 horas y finaliza entre las 14:00 y 15:00 horas. La apertura máxima del perianto coincidió con la temperatura máxima ambiental (25°C para *A. kotschoubeyanus* y 30 °C para *N. conoidea*) (Figura 1.4 a y b).

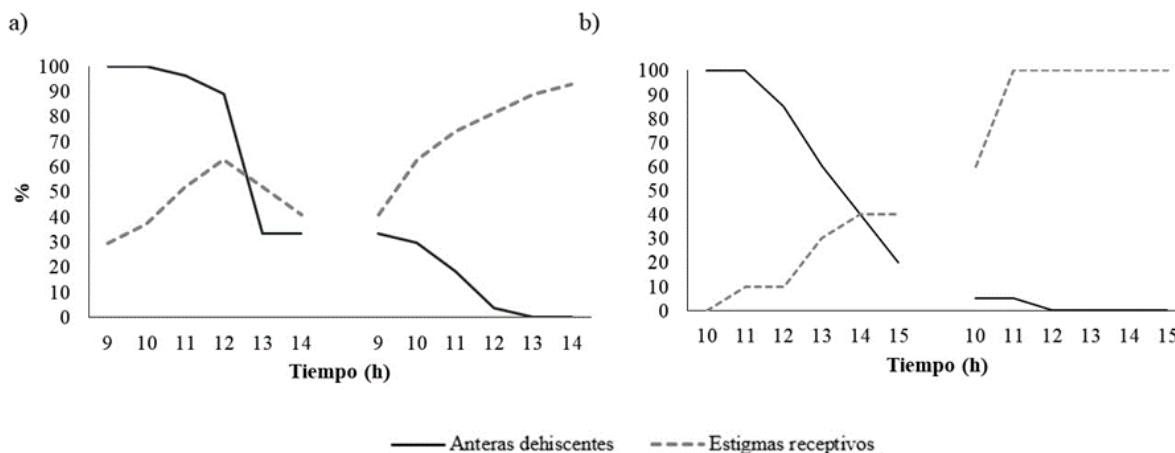


Figura 1.3. Porcentaje de anteras dehiscentes y estigmas receptivos durante los dos días de antesis de las flores de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México. a) *A. kotschoubeyanus* y b) *N. conoidea*.

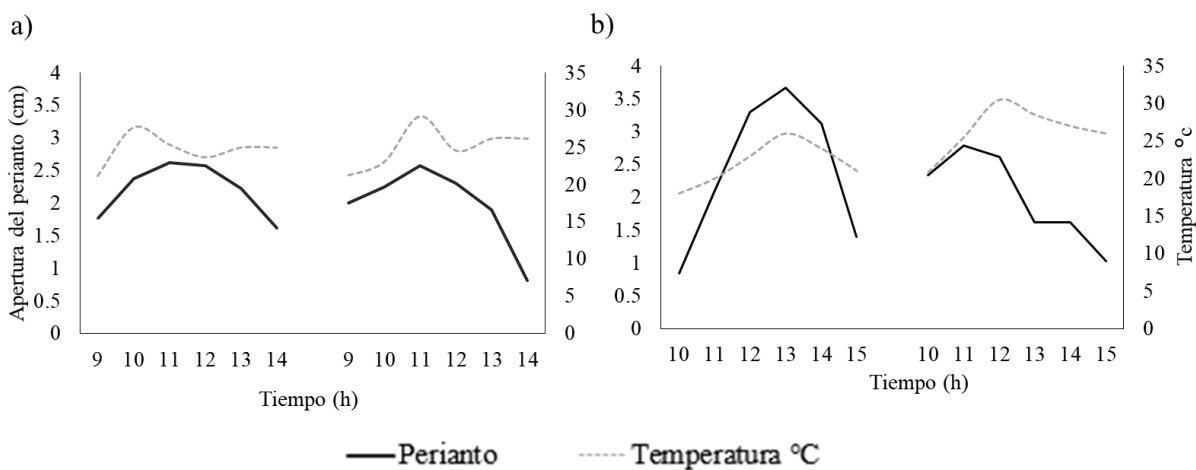


Figura 1.4. Apertura del perianto y comportamiento de la temperatura ambiental durante los dos días de antesis de las flores de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México. a) *A. kotschoubeyanus* y b) *N. conoidea*.

Las flores de ambas especies presentaron hercogamia durante los dos días de antesis ( $t_{\text{día1}}=6.38$ ;  $P < 0.001$ ;  $t_{\text{día2}}=3.45$ ;  $P < 0.01$ ;  $gl=19$  para *A. kotschoubeyanus* y  $t_{\text{día1}}=3.69$ ;  $P < 0.01$ ;  $t_{\text{día2}}=4.58$ ;  $P < 0.001$ ;  $gl=19$  para *N. conoidea*), manteniendo los lóbulos del estigma por encima del nivel de las anteras más distales. Se encontraron diferencias significativas entre la hercogamia (H) del primer día con respecto a la del segundo día de vida de las flores de ambas especies ( $H_{\text{día1}}=0.17 \pm 0.12\text{cm}$ ;  $H_{\text{día2}}=0.09 \pm 0.1$ ;  $t=3.19$ ;  $P < 0.002$ ;  $gl=19$  para *A. kotschoubeyanus* y  $H_{\text{día1}}=0.35 \pm 0.42$ ;  $H_{\text{día2}}=0.32 \pm 0.31$ ;  $t=5.42$ ;  $P < 0.001$ ;  $gl=19$  para *N. conoidea*). En ambas especies se observó que al final del segundo día, los lóbulos del estigma se curvan hacia afuera de tal manera que éstos y las anteras hacen contacto, aunque en este momento el polen en las anteras es escaso. No se detectó la producción de néctar en ninguna de las flores examinadas, de ambas especies.

Las características morfométricas de las flores de cada especie se muestran en la Tabla 1.3. El análisis de componentes principales indicó que los primeros tres componentes explican el 68.18% de la varianza morfológica floral interespecífica. El análisis discriminante múltiple indicó que solo el diámetro del perianto (3.59), la longitud del estilo (3.39) y la longitud de los estambres (3.07) fueron variables con una contribución significativa a las diferencias morfométricas entre estas especies ( $\lambda$  de Wilks = 0.21;  $F = 12.20$ ,  $p = 0.0001$ ).

Tabla 1.3 Morfología floral de *A. kotschoubeyanus* y *N. conoidea* en Tolimán, Querétaro, México (N = 20 flores de diferentes individuos por especie). Se presenta la media (cm) y entre paréntesis el error estándar.

Características florales	<i>A. kotschoubeyanus</i> $\bar{x}$ ( $\pm$ EE)	<i>N. conoidea</i> $\bar{x}$ ( $\pm$ EE)	Prueba ( <i>t</i> -Student) <i>P</i>
Diámetro del perianto	3.15(0.15)	3.66(0.07)	0.007
Longitud de la flor	3.13(0.11)	3.02(0.11)	0.346
Longitud del estilo	1.42(0.05)	1.29(0.03)	0.035
Número de lóbulos del estigma	4.65(0.20)	4.95(0.13)	0.215
Longitud de los lóbulos del estigma	0.23(0.02)	0.28(0.02)	0.033
Longitud de los estambres	1.12(0.04)	1.20(0.02)	0.159
Número de estambres	131.85(11.23)	146.5(14.55)	0.324
Número de granos de polen por flor	57803.04(5178.81)	58087.8(5374.07)	0.583
Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica	0.15(0.03)	0.19(0.02)	0.130
Diámetro polar de la cámara ovárica	0.26(0.02)	0.28(0.02)	0.170
Número de óvulos / ovario	37.95(1.82)	58.69(2.58)	0.001

#### *Visitantes florales*

El número total de visitas registradas para las flores de *Ariocarpus kotschoubeyanus* fue de 578 (4.81 visitas/flor/hora) y para *N. conoidea* de 694 (6.94 visitas/flor/hora), presentando gran variación en el número de visitas entre flores y entre horas. El mayor número de visitantes para ambas especies corresponde al grupo de abejas y hormigas. Las abejas que visitaron las flores de ambas especies fueron *Apis mellifera* (Apidae), *Augochlora* sp1. y *Lasioglossum* sp1. (Halictidae). Las abejas *Agapostemon* sp1, solo visitaron las flores de *A. kotschoubeyanus*, mientras que los escarabajos (Nitidulidae) y avispas (Vespidae) fueron exclusivos de *N. conoidea* (Tabla 1.4). De los visitantes florales compartidos la frecuencia varía entre las especies, siendo *Augochlora* sp1 (con el 37.80% del total de las visitas) el principal visitante de *Ariocarpus kotschoubeyanus*, mientras que *Apis mellifera* (con un total de visitas del 34.10%) es el principal visitante de las flores de *Neolloydia conoidea*. Estas diferencias reducen la similitud proporcional global de insectos considerados polinizadores entre las dos especies de cactus (PS = 0.48).

Tabla 1.4. Visitantes florales observados en las flores de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* en Tolimán, Querétaro, México. (N = 20 flores). Las letras en negrita indican las especies que fueron consideradas como polinizadores.

Orden	Familia		<i>A. kotschoubeyanus</i> (%)	N	Número de visitas /flor/hora	<i>N. conoidea</i> (%)	N	Número de visitas /flor/hora
Hymenoptera	Halictidae	<b><i>Agapostemon sp1</i></b>	33.39	193	1.61	0	0	0
	Halictidae	<b><i>Augochlora sp1</i></b>	37.80	218	1.82	14.7	102	1.02
	Apidae	<b><i>Apis mellifera</i></b>	8.30	48	0.4	34.10	237	2.37
	Halictidae	<b><i>Lasioglossum sp1</i></b>	1.36	8	0.93	7.63	53	0.53
	Vespidae	Avispas	0	0	0	1.4	10	0.1
	Formicidae	Hormigas	19.15	111	0.07	23.64	164	1.64
Coleoptera	Nitidulidae	Escarabajos	0	0	0	18.44	128	1.28
Total			100	578	4.81	100	694	6.94



El porcentaje total de visitantes florales durante los dos días de la antesis para ambas especies se presenta en la Figura 1.5 a y b, donde se observa que la mayor parte de las visitas ocurrieron cuando la temperatura ambiental estaba alrededor de 20-25 °C. Si bien no hubo diferencias significativas en las temperaturas ambientales entre el primero y el segundo día de la antesis de las flores de *A. kotschoubeyanus* y *N. conoidea* ( $\chi^2 = 0.46$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.99$ ;  $\chi^2 = 1.56$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.90$ , respectivamente), durante el primer día para ambas especies se recibieron más visitas (*Ariocarpus kotschoubeyanus*,  $\chi^2 = 22.72$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0.001$  y para *Neolloydia conoidea*  $\chi^2 = 19.19$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0.001$ ), recibiendo ambas especies, más visitantes durante el primer día.

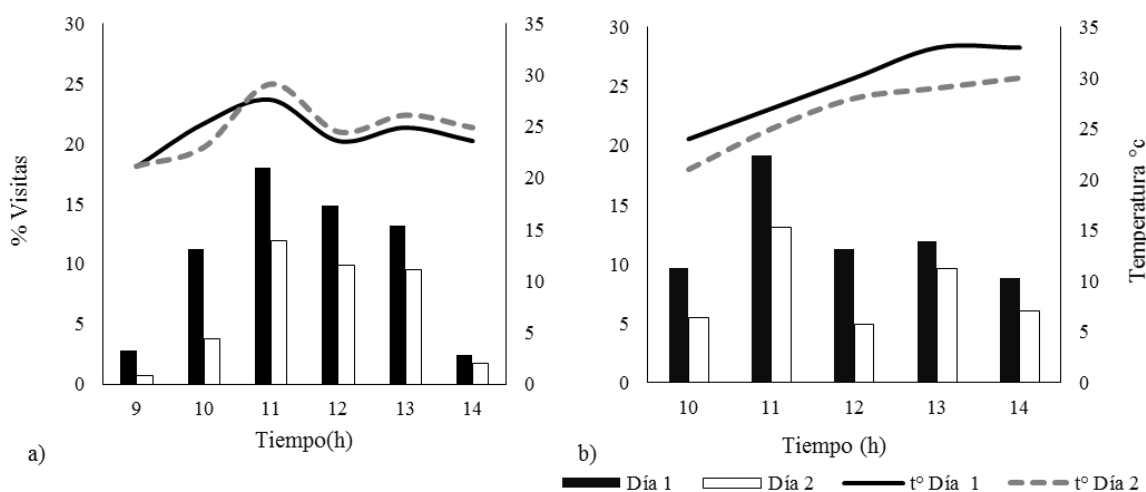


Figura 1.5. Porcentaje de visitas a las flores por hora y día. Se presenta también la marcha de la temperatura ambiental (Tolimán, Querétaro, México): a) *Ariocarpus kotschoubeyanus* (3 y 4 de noviembre de 2015) y b) *Neolloydia conoidea* (23 y 24 de mayo de 2015).

La frecuencia de visitantes florales por antesis/hora/día para cada especie de planta cambió a lo largo del día (Fig. 1.6 a y b). Por ejemplo, *Apis mellifera* tiende a aumentar su frecuencia después del mediodía en las flores de *A. kotschoubeyanus*, mientras que su frecuencia más alta se produjo alrededor de las 11:00 h en las flores de *N. conoidea*.

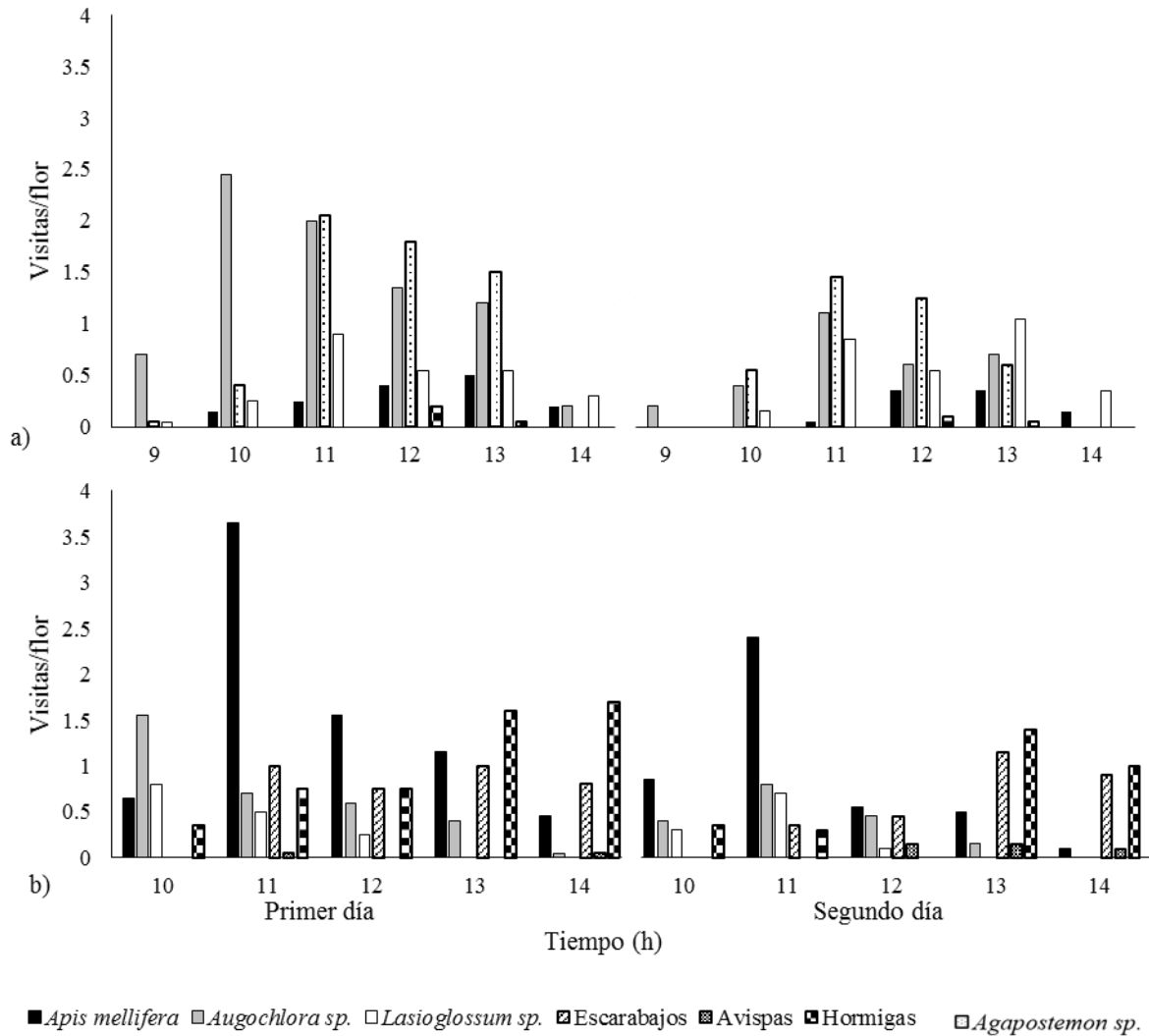


Figura 1.6. – Visitantes florales/flor/hora/ en los dos días de antesis de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México: a) *Ariocarpus kotschoubeyanus* y b) *Neolloydia conoidea*.

El número de visitas/flor dentro de cada especie es heterogéneo, ya que el 20% de las flores de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y el 25% de *Neolloydia conoidea*, fueron significativamente más visitadas que la media de visitas para cada especie (28.9 para *A. kotschoubeyanus* y 34.7 para *N. conoidea*) (Figura 1.7 a y b).

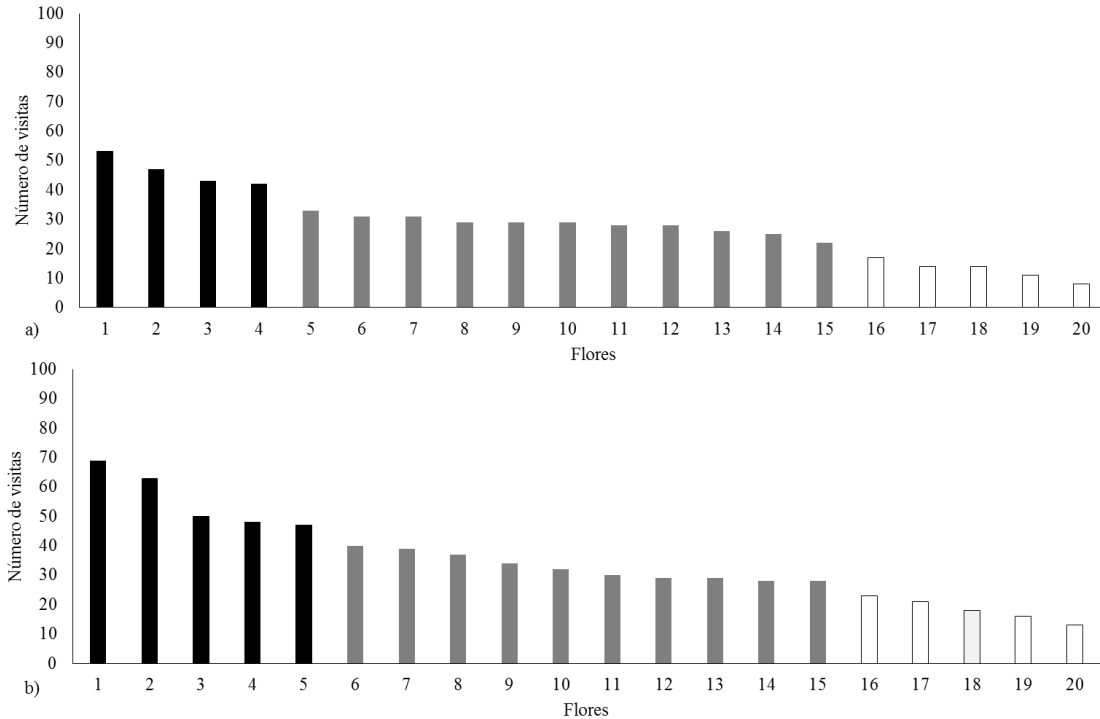


Figura 1.7. – Número de visitas por flor de las especies estudiadas en Tolimán, Querétaro, México: a) *Ariocarpus kotschoubeyanus* y b) *Neolloydia conoidea*. Barras en negro, flores significativamente más visitadas que la media ( $p < 0.001$ ); barras grises, flores que no fueron significativamente más o menos visitadas con respecto a la media ( $p > 0.05$ ) y barras en blanco, flores que fueron significativamente menos visitadas ( $p < 0.001$ ).

Con respecto al comportamiento de los visitantes en las flores de ambas especies, solo las abejas fueron consideradas como polinizadores ya que estas hicieron contacto con los órganos sexuales tanto al llegar como al salir de las flores. Los escarabajos (Nitidulidae) y las hormigas permanecieron en el fondo del tubo de las flores alrededor de la base de los filamentos o entre las anteras durante toda la antesis. Las avispas contactaron solo con el perianto y el estigma, sin tocar los estambres.

#### *Sistema de apareamiento*

De acuerdo al OCI *sensu* Cruden (1977) (Tabla 1.1), ambas especies son xenógamas obligadas: sus flores son más anchas de 6 mm, son hercógamas y dicógamas (Tabla 1.5). La

proporción polen/óvulo para ambas especies también coincide con un sistema xenógamo obligado (*A. kotschoubeyanus* = 1523: 1 y *N. conoidea* = 989: 1).

Tabla 1.5. Índice de entrecruza (OCI) para las especies de estudio en Tolimán, Querétaro, México.

Parámetro	Escala	<i>A. kotschoubeyanus</i>	<i>N. conoidea</i>
Diámetro del perianto	1mm=0; 1-2mm=1; 2-6=2; >6mm=3	3	3
Hercogamia	En contacto=0; separación=1	1	1
Dicogamia	Homogamia y protoginia=0; Protandria=1	1	1
<b>Total</b>		<b>5</b>	<b>5</b>

#### *Sistema de cruza*

*Ariocarpus kotschoubeyanus* formó frutos en todos los tratamientos de polinización, lo que sugiere un sistema de apareamiento mixto. Sin embargo, el valor de ISI fue 0.15 considerando la proporción de frutos producidos y 0.05 considerando la proporción de semillas producidas, lo que sugiere que la especie tiende a ser auto-incompatible. Se encontraron diferencias significativas en el éxito reproductivo de los tratamientos, siendo el control y la polinización cruzada los que tuvieron mayor *fruit set* y *seed set* (Tabla 1.6). *Neolloydia conoidea* solo produjo frutos en los tratamientos de control y polinización cruzada artificial, lo que indica un sistema de cruza por entrecruza. No hubo diferencias significativas entre el *fruit set* de los tratamientos de control y de polinización cruzada artificial ( $0.90 \pm 0.07$  vs  $0.95 \pm 0.05$ , respectivamente). Sin embargo, fue mayor el *seed set* de la polinización cruzada artificial que el del control ( $0.96 \pm 0.08$  vs  $0.73 \pm 0.05$ , respectivamente) (Tabla 1.6).

Tabla 1.6. Resultados de los experimentos de polinización para las dos especies de estudio. Letras distintas por columna indican diferencias significativas entre tratamientos. Entre paréntesis el error estándar ( $\pm$ EE) (N=20 flores/tratamiento).

<i>A. kotschoubeyanus</i>		
<b>Tratamientos</b>	<i>Fruit set</i>	<i>Seed set</i>
Control	0.85(0.08) <sup>a</sup>	0.88(0.07) <sup>a</sup>
Polinización cruzada artificial	1(0.00) <sup>a</sup>	1(0.06) <sup>a</sup>
Autopolinización natural	0.05(0.05) <sup>b</sup>	0.04(0.03) <sup>b</sup>
Autopolinización manual	0.15(0.08) <sup>b</sup>	0.06(0.02) <sup>b</sup>
<b>Prueba estadística</b>	$\chi^2=69.09$ ; $df=3$ ; $P < 0.0001$	$\chi^2=7.94$ ; $df=3$ ; $P < 0.05$
<i>N. conoidea</i>		
Control	0.90(0.07) <sup>a</sup>	0.73(0.05) <sup>a</sup>
Polinización cruzada artificial	0.95(0.05) <sup>a</sup>	0.96 (0.08) <sup>b</sup>
Autopolinización natural	0	0
Autopolinización manual	0	0
<b>Prueba estadística</b>	$\chi^2=0.36$ ; $df=1$ ; $P = 0.54$	$\chi^2=10.85$ ; $df=1$ ; $P < 0.001$

## Discusión

Los periodos de floración de las dos especies estudiadas se encuentran desfasados en el tiempo. *Ariocarpus kotschoubeyanus* es una especie con un corto período de floración otoñal, mientras que *Neolloydia conoidea* presentó un período más largo durante la primavera y el verano. La separación en los períodos de floración de estas especies simpátricas podría ser un factor importante en el mantenimiento del recurso floral en el tiempo, además de evitar la polinización interespecífica (Elzinga *et al.* 2007; Giorgis *et al.* 2015). Además, es interesante señalar que durante los dos meses que estas especies no produjeron flores, *Mammillaria parkinsonii*, que es un cactus globoso con una amplia distribución en el sitio de estudio, presentó su periodo de floración, complementando así, la presencia del recurso floral en un ciclo anual para el sitio de estudio. Las flores de *M. parkinsonii* son muy similares a las flores de *A. kotschoubeyanus* y *N. conoidea* (color, forma y recompensas), lo que podría ser un factor importante para facilitar su convivencia dentro de la comunidad, ya que podrían requerir el mismo gremio de polinizadores para lograr su éxito reproductivo (Levin y Anderson 1970; Silvertown 2004). Para complementar el conocimiento sobre el recurso floral proporcionado por cactáceas, se reunió información sobre los periodos de floración de nueve especies de cactáceas y cinco arbustos dominantes que se encuentran presentes también en el sitio de estudio (Figura 1.8) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Scheinvar 2004; Hernández 2008). Se observó que la mayoría de las especies florecen de marzo a octubre (primavera-verano), por lo que es probable que para noviembre y diciembre el recurso floral proporcionado por cactáceas para los polinizadores sea facilitado solo por *A. kotschoubeyanus* y por los escasos individuos de *Ferocactus latispinus* presentes en la zona, el cual produce flores de septiembre a diciembre. Sin embargo, *F. latispinus* en el sitio de estudio se encuentra en una densidad muy baja, debido a que ha sido una especie fuertemente colectada por la belleza de sus flores color púrpura y la forma peculiar de sus espinas. Por otro lado, el recurso proporcionado por las flores de los cactus puede ser insuficiente para mantener la comunidad de polinizadores por lo que la floración de los arbustos pueden jugar un papel muy importante (Eggli y Giorgetta 2017). Sin embargo, se requieren más estudios para conocer la historia de vida de los polinizadores y la importancia que las flores de las cactáceas tienen en estas comunidades xerófilas.

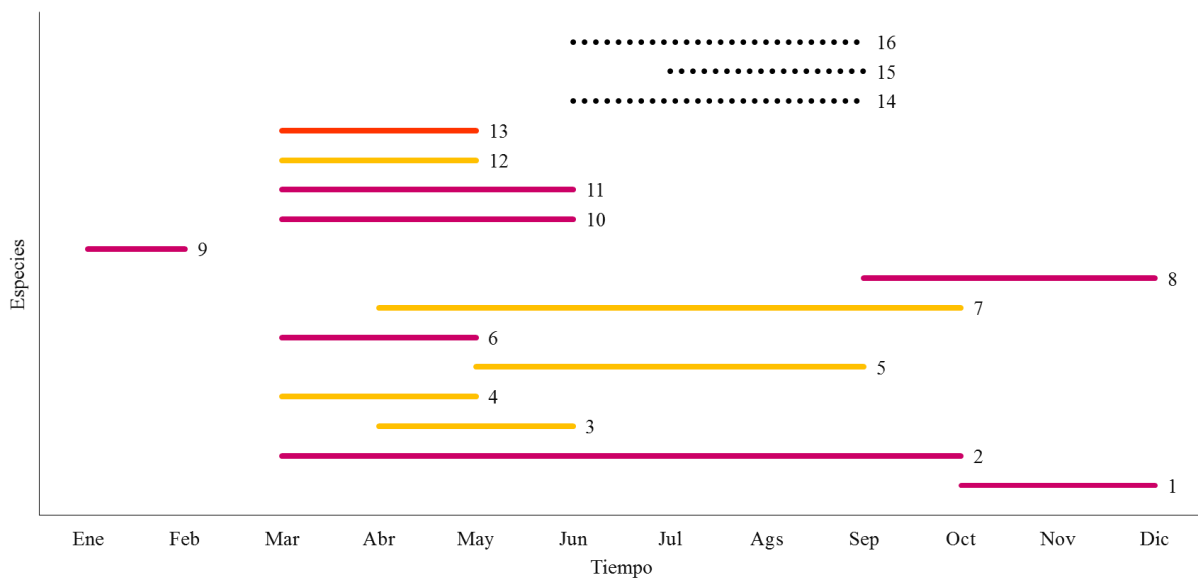


Figura 1.8. Distribución del recurso floral en Tolimán, Querétaro, México, proporcionado por diferentes especies de cactáceas: 1. *A. kotschoubeyanus*; 2. *N. conoidea*; 3. *Cylindropuntia leptocaulis*; 4. *Coryphantha radians*; 5. *C. erecta*; 6. *Echinocereus cinerascens*; 7. *Echinocactus platyacanthus*; 8. *Ferocactus latispinus*; 9. *Mammillaria parkinsonii*; 10. *M. perbella* y 11. *Thelocactus leucacanthus* y de arbustos dominantes: 12. *Acacia vernicosa*; 13. *Fouquieria splendens*; 14. *Karwinskia humboldtiana*; 15. *Lippia graveolens* y 16. *Parthenium incanum*. Líneas punteadas (flores de color blanco), el color de las líneas solidas corresponde al color de las flores.

A pesar de que no se presentó traslape entre la floración de las especies estudiadas, se tiene evidencia de que ocasionalmente éste puede ocurrir, como se observó en el 2014, cuando el final de la floración de *N. conoidea* se prolongó hasta el mes de octubre, coincidiendo con el inicio de la floración de *A. kotschoubeyanus* (observación personal). Bajo este escenario, podría darse la competencia por los polinizadores, donde los rasgos reproductivos jugarían un papel muy importante para asegurar su éxito reproductivo.

Entre los rasgos que afectan la atracción de los polinizadores se encuentran: el color de la corola, el aroma, la cantidad de néctar (Clements y Long 1923, Waser 1983, Kearns e Inouye 1993), la cantidad de polen (Stanton *et al.* 1991), el tamaño de la corola (Clements y Long

1923, Bell 1985, Galen y Newport 1987, Stanton y Preston 1988, Galen 1989, Young y Stanton 1990, Campbell *et al.* 1991, Eckhart 1991, Conner y Rush 1996), así como el número de flores y su distribución entre los individuos (Willson y Rathcke 1974, Willson y Bertin 1979, Augspurger 1980; Thomson *et al.* 1982, Bell 1985, Geber 1985, Thomson 1988, Eckhart 1991, Conner y Rush 1996). Las flores de ambas especies fueron similares en color, forma, comportamiento y en la cantidad de polen, lo que podría promover la competencia por polinizadores, en caso de coincidencia temporal.

Las interacciones bióticas no son los únicos factores que pueden determinar aspectos importantes de la fenología floral, ya que en su mayor parte ésta se encuentra relacionada con cambios en variables ambientales (Fenner 1998). Crimmins *et al.* (2010) menciona que las respuestas de las especies pueden variar de acuerdo con sus características fisiológicas, lo que está determinado en gran parte por su evolución filogenética. Para *A. kotschoubeyanus* no se encontraron correlaciones significativas entre las variables ambientales y la producción de botones florales, por lo que es posible que esta especie responda a una combinación de diversas variables (Diekmann 1996, Fenner 1998, Crimmins *et al.* 2010), mientras que para *N. conoidea* sí se encontró una correlación entre el número de botones y las variables ambientales registradas, como se ha descrito para otras especies (Ruiz *et al.* 2000, Munguía-Rosas y Sosa 2010, Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman 2011).

En lo que se refiere a los visitantes florales, en ambas especies dominaron las visitas tanto de abejas solitarias, nativas de las zonas desérticas de Norteamérica (*Augochlora* sp1., *Agapostemon* sp1., *Lasioglossum* sp1.) (Michener *et al.* 1997) como de la abeja social, introducida *Apis mellifera*. La abeja *Agapostemon* sp1 fue exclusiva de las flores de *Ariocarpus kotschoubeyanus*. El registro de estas especies coincide con lo reportado en flores melitófilas de otras cactáceas globosas (Martínez-Peralta y Mandujano 2012, Valverde *et al.* 2015, Matías-Palafox *et al.* 2017). Además, los visitantes de las flores de *Ariocarpus kotschoubeyanus* aquí reportados coinciden con lo registrado para las otras especies del género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta y Mandujano 2012).

Las abejas solitarias, a diferencia de las sociales como *A. mellifera*, generalmente se alimentan de un grupo reducido de especies de plantas, por lo cual se les llama oligolécticas (Schlindwein 2004, Michener 2007, Martínez-Peralta y Mandujano 2012). Se ha reportado



que la época de reproducción de algunas de estas especies coincide con la época de floración de algunas cactáceas (Snelling y Danforth 1992), por lo que es muy probable que las abejas nativas sean un elemento crucial del proceso de polinización para las especies aquí estudiadas. Por otro lado, la presencia de *Apis mellifera*, especie exótica, puede también jugar un papel muy importante en la polinización de las especies estudiadas, ya que ha sido reportada como polinizador de algunos cactus (Martínez-Peralta y Mandujano 2011, Martínez-Peralta y Mandujano 2012, Valverde *et al.* 2015, Matías-Palafox *et al.* 2017).

La efectividad de *A. mellifera* ha sido cuestionada por su estrategia de forrajeo (Westerkamp 1991, Valido *et al.* 2014), ya que, en comparación con los polinizadores nativos, es muy eficiente en la colecta de polen, pero presenta muy bajas tasas de depositación de éste en los estigmas (Wilson y Thomson 1991, Sun *et al.* 2013, Valido *et al.* 2014), esto explicaría la limitación por polen detectada en *N. conoidea*, en la cual *A. mellifera* fue su principal visitante. Sin embargo, queda pendiente la determinación detallada del efecto de esta abeja en la polinización de las dos especies en estudio, ya que *A. mellifera* se ha reportado durante todo el año y puede extraer grandes cantidades de polen y néctar, lo que la hace altamente competitiva frente a las especies de abejas nativas (Paini 2004, Domínguez-Álvarez *et al.* 2009). Por otro lado, su presencia podría estar compensando la falta de polinizadores nativos, dada la actual pérdida global de polinizadores (Martínez-Peralta y Mandujano 2012, Ollerton *et al.* 2012).

Las cactáceas estudiadas comparten el 75 % de las especies de polinizadores. Esto refuerza la idea de que una floración escalonada puede permitir el uso de un mismo conjunto de polinizadores entre especies simpátricas (Giorgis *et al.* 2015, Elggli y Giorgetta 2017), permitiendo minimizar el riesgo de entrecruzamientos interespecífico (Kudo y Kasagi 2005, Elggli y Giorgetta 2017), aspecto que es crítico en especies con características florales muy similares como es el caso de *A. kotschoubeyanus* y *N. conoidea*.

Las diferencias en la frecuencia de visitas por los diferentes insectos entre las especies estudiadas y entre las horas que dura la antesis, pueden deberse a fluctuaciones en las variables ambientales anuales o diarias (Kingsolver 1983), debido a que los insectos, al ser organismos exotérmicos, son muy susceptibles a los cambios de temperatura (Tauber y Tauber 1981). Además, los recursos florales proporcionados por las especies en estudio se presentan en condiciones ambientales distintas, ya que *A. kotschoubeyanus* produce flores en

la época seca y menos cálida en comparación con *N. conoidea* la cual produce flores en la época más húmeda y cálida.

Llama la atención las bajas tasas de visitas de *Apis mellifera*, especie generalista, a las flores de *A. kotschoubeyanus*, las cuales se presentan cuando la densidad del recurso floral en la comunidad es escaso (observación personal). Existen dos posibles explicaciones para este evento: 1) que la abeja *A. mellifera* haya sido capaz de detectar alguna otra especie de planta que produce mayores cantidades de polen o néctar, ya que a diferencia de las abejas nativas, ésta es capaz de localizar sitios óptimos de alimentación, aun cuando se encuentren a grandes distancias de sus colmenas (Beekman y Ratnieks 2000, Winfree *et al.* 2009, Campos-Navarrete 2013) y 2) que la floración de *A. kotschoubeyanus* no fuese lo suficientemente llamativa para *A. mellifera*, debido a su bajo número de flores por individuo y al hábito geófito de la especie, donde el recurso floral se encuentra en un estrato inferior al de otras especies de plantas, incluso al de otras cactáceas globosas.

La ausencia de néctar en las flores de las especies aquí estudiadas puede estar relacionada con el síndrome de polinización melitófilo, en el cual la recompensa de néctar es sustituida por una alta producción de polen (Wyatt 1983, Valverde *et al.* 2015). Aunque no descarto la posibilidad de que con micropipetas más finas se hubiera podido obtener el néctar como previamente fue reportado en una población de esta especie y otras del mismo género (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012).

En lo que respecta al sistema de apareamiento, ambas especies presentan un sistema xenógamo obligado, como se ha reportado para la mayoría de las cactáceas (Mandujano *et al.* 2010). Las similitudes detectadas en el sistema de apareamiento de las especies en estudio, podrían deberse a que ambas son polinizadas por abejas, lo que pudo haber moldeado estos sistemas, ya que se ha propuesto que la ecología de los polinizadores puede impulsar la evolución de los sistemas de entrecruza (Goodwillie Kalisz y Eckert 2005, Guerrero *et al.* 2019), que a su vez están determinados por los sistemas de apareamiento (Martínez-Ramos *et al.* 2017). En ambas especies de cactáceas, la dicogamia es parcial y la hercogamia varía entre el primero y segundo día de antesis, lo que podría promover la autodeposición de polen en el último día como ha sido reportado en *Melocactus curvispinus* (Nassar y Ramírez 2004). La presencia de algún sistema de autoincompatibilidad en las especies de estudio podría contrarrestar las posibilidades de autopolinización al final de la antesis. Para una población

del norte de México de *A. kotschoubeyanus*, se ha documentado una limitación de polen, así como la presencia de un sistema de autoincompatibilidad parcial lo que según Martínez-Peralta *et al.* (2014), podría estar favoreciendo la selección de genotipos autoincompatibles para garantizar el éxito en la reproducción. Queda por determinarse la existencia del sistema de compatibilidad en la población de Tolimán, lo que podría dar más luz sobre la evolución de los sistemas de autoincompatibilidad, así como de los procesos que los originan.

*Neolloydia conoidea* presenta un sistema de cruce de entrecruza, mientras que *Ariocarpus kotschoubeyanus* tiene un sistema mixto, aunque la producción de frutos y semillas por autocruza es muy bajo y el ISI, indica autoincompatibilidad. Esta última especie ha sido considerada como especie rara por su especificidad edáfica (Hernández *et al.* 2010). La presencia de un sistema de cruce mixto en esta especie podría representar una estrategia para maximizar su éxito reproductivo (Martínez-Peralta *et al.* 2014). La entrecruza parece ser una estrategia generalizada en la familia de los cactus (Pimienta & del Castillo 2002, Mandujano *et al.* 2010). Sin embargo, varios autores han sugerido que las especies con algún tipo de rareza tienden a desarrollar autocruza (Gaston 1994, Byers y Meagher 1997, Lavergne *et al.* 2004, Kwak y Bekker 2006, Lowry y Lester 2006).

Dado que estas especies simpátricas presentan una similitud floral y floración secuencial o escalonada se esperaba que compartieran un alto porcentaje de polinizadores como se ha encontrado a través de este estudio, lo cual podría resultar ventajoso, tanto para las especies cactáceas como para los polinizadores. Las primeras evitarían de esta manera una competencia directa por los polinizadores, así como problemas por interferencia de polen interespecífico y las segundas porque dispondrían del recurso floral de manera más persistente a través del tiempo como ha sido sugerido por Egli y Giorgetta (2015, 2017).

Estos resultados ofrecen información importante sobre la biología reproductiva de las dos especies de cactus aquí estudiadas y que coexisten en el desierto Chihuahuense y abren el panorama para estudios más precisos sobre las complejas interacciones que ocurren dentro de las comunidades xerófilas.

## Referencias

- Alvin P. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science*, 132: 354.
- Anderson E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. Portland, USA. 776pp.
- Augsburger C. K. 1981. Reproductive synchrony of tropical plants: experimental effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, 62: 775-788.
- Bawa K. y Beach J. 1981. Evolution of Sexual Systems in Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 254-274
- Beekman M. y Ratnieks W. 2000. Long-range foraging by the honeybee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology*, 14:490–496.
- Bell G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society B*, 224: 223-265.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H. 1991. Las cactáceas de México. Vol. III. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Byers D. L., Meagher T. R. 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and a common species of *Eupatorium*. *Ecological Application*, 7: 519-530.
- Campbell D. R., Waser N.M., Price M. V., Lynch E. A., Mitchell R. J. 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 45: 1458-1467.
- Campos-Navarrete M. J., Parra-Tabla V., Ramos-Zapata J., Díaz-Castelazo C., Reyes Novelo E. 2013. Structure of plant–hymenoptera networks in two coastal shrub sites in México. *Arthropod-Plant Interactions*, 7(6): 607–617.
- Clements F. E. y Long F. L. 1923. Experimental pollination: an outline of ecology of flowers and insects. Carnegie Institution of Washington, DC. 324pp.
- Colaço M. A., Fonseca R., Lambert S.M., Costa C.B., Machado C.G., Borba E.L. 2006. Reproductive biology of *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), in the Chapada Diamantina, northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 29: 239-249.
- Conner J.K. y Rush S. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 105: 509-516.

- Crimmins T. B., Crimmins M. A., Bertelsen C. D. 2010. Complex responses to climate drivers in Honest of spring flowering across a semi-arid elevation gradient. *Journal of Ecology*, 98 (5): 1042-1051.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31: 32-46
- Diekmann M. 1996. Relationship between flowering phenology of perennial herbs and meteorological data in deciduous forests of Sweden. *Canadian Journal of Botany*, 74: 528-537.
- Domínguez-Álvarez, L. A. 2009. Fenología de las abejas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y su relación con la fenología floral. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 93 p.
- Eckhart V.M. 1991. The effects of floral display on pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Evolutionary Ecology*, 5:370-384.
- Eggl U. y Giorgetta M. 2017. Flowering Phenology and Observations on the Pollination Biology of South American Cacti. 3. Temporally Robust Sequential “Big Bang” Flowering of Two Unrelated Sympatric Globular Cacti in Northern Argentina, *Haseltonia*, 23: 97-109.
- Eggl U. y Giorgetta M. 2015. Flowering phenology and observations on the pollination biology of South American cacti. 1. *Denmoza rhodacantha*. *Haseltonia*, 20: 3–12.
- Elzinga J.A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A.E., Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 432-439.
- Evans K. M., Menges E. S. y Gordon D. R. 2003. Reproductive biology of three sympatric endangered plants endemic to Florida scrub. *Biological Conservation*, 111: 235–246
- Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant, Ecology, Evolution and Systematics*, 1: 78-71.
- Ferreira B.H.S., Gomes A.C., Souza C.S., Fabri J.R., Sigrist M.R. 2017. Pollination and reproductive system of synchronopatric species of Cactaceae (Cactoideae)

- subject to interspecific flow of pollen: an example of ecological adaptation in the Brazilian Chaco. *Plant Biology*, 20: 101–112.
- Fleming T. H., Sahley C. T., Holland J. N., Nason J. D. y Hamrick J. L. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71: 511-530.
- Galen C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 43: 88-890.
- Galen C. y Newport M. E. A. 1987. Bumble bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, 74: 20-23.
- Geber M. A. 1985. The relationship of plant size to self-pollination in *Mertensia ciliata*. *Ecology*, 66: 762-772.
- Gentry A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64-68.
- Giorgis M.A., Cingolani A.M., Gurvich D.E., Astegiano J. 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass and number of five coexisting *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Cordoba Mountain, Argentina. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 142: 220-230.
- Gleeson S.K. 1981. Character displacement in flowering phenologies. *Oecologia*, 51: 294-295.
- Goettsch B., Hilton-Taylor C., Cruz-Piñón G., Duffy J.P., Frances A., Hernández H.M. y Taylor N.P. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants*, 1: 5-142.
- Goodwillie C., Kalisz S., Eckert C.G. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36:47-79.
- Guerrero P.C., Antinao C.A., Vergara-Meriño B., Villagra C.A., Carvallo G.O. 2019. Bees may drive the reproduction of four sympatric cacti in a vanishing coastal mediterranean-type ecosystem. *Peer J*, 7:e7865.

- Hernández H.M., Goettsch B., Gómez–Hinostrosa C., Arita H. 2008. Cactus species turnover and diversity along a latitudinal transect on the Chihuahuan Desert Region. *Biodiversity and Conservation*, 17:703-720.
- Hernández H. M., Gómez-Hinostrosa C., Hoffmann G. 2010. Is geographical rarity frequent among the cacti of the Chihuahuan Desert? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 163-175.
- Kearns C. A., Inouye D. W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, USA. 586pp.
- Kay K. M., Schemske D. W. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica* 35:198–207
- Kingsolver J. G. 1983. Thermoregulation and flight in *Colias* butterflies: Elevational patterns and mechanistic limitations. *Ecology*, 64: 534-545.
- Koptur S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae). *Systematic Botany*, 8:354-368.
- Kovach, W. L. (2011). Oriana – Circular statistics for windows, ver.4. Wales: Kovach Computing Services, Pentraeth.
- Kudo G. y Kasagi T. 2005. Microscale variations in the mating system and heterospecific incompatibility mediated by pollination competition in alpine snowbed plants. *Plant Species Biology*, 20:93-103.
- Kwak M. M., Bekker R. M. 2006. Ecology of plant reproduction: Extinction risks and restoration perspectives of rare plant species. p. 362–386. En Waser N. M, Ollerton J [eds], Plant-pollinator Interactions: From Specialization to Generalization. University of Chicago, Chicago, IL, USA.
- Lavergne S., Thompson J. D., Garnier E., Debussche M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*, 107: 505-518
- Levin D. A., y Anderson W. W. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist*, 104:455-467.
- Lowry E., Lester S. 2006. The biogeography of plant reproduction: potential determinants of species' range sizes. *Journal of Biogeography*, 33: 1975-1982.

- Mandujano, M. C., Carrillo-Angeles I., Martínez-Peralta C., and Golubov J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. Pp. 197–230, En: Ramawat K. G. (ed.). Desert Plants. Springer. 503pp
- María C. M., Plasencia L. L., Aguilar M. G., Jiménez G. G., Galicia-Pérez A., Rojas-Aréchiga M., Martínez-Peralta C. 2014. Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un Pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 59: 100-120.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M.C. 2011. Reproductive biology of a living rock cactus, *Ariocarpus issuratus* (Cactaceae). *Journal Torrey Botanical Society*, 138:145-155.
- Martínez-Peralta C., Márquez-Guzmán J., y Mandujano M.C. 2014. How common is self-incompatibility across species of the herkogamous genus *Ariocarpus*. *American Journal of Botany*, 10(3): 530-538.
- Martínez-Peralta C., Molina-Freaner F., Golubov J., Vázquez-Lobo A., Mandujano M. C. 2014. Comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic cacti. *International Journal of Plant Sciences*, 175(6): 663-680.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M.C. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*, 54(4): 114-127.
- Martínez-Ramos L. M., Mejía R. M., Rojas-Aréchiga M., Mandujano M. C. 2017. La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Thelocactus leucacanthus* spp. Schmollii. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 62: 13-22.
- Matías-Palafox M. L., Jiménez-Sierra C.L., Golubov J., Mandujano M. C. 2017. Reproductive ecology of the threatened “star cactus” *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences*, 95(2): 245-258.
- Matías-Palafox M. L. 2019. Evaluación del éxito reproductivo de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose y *Turbincarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha, dos cactáceas en riesgo que cohabitan en una zona semiárida de Hidalgo. Tesis



- de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México.
- McIntosh M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 159: 1-13.
- Michener C. D. 2007. The bees of the world. Ed; 2da, JHU Press. Baltimore, Maryland. 913 pp.
- Moeller D. A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, 85: 3289–3301.
- Morellato, L. P. C., Alberti, L. F., & Hudson, I. L. (2010). Applications of circular statistics in plant phenology: A case studies approach. In I. L. Hudson & M. R. Keatley (Eds.), *Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis* (pp. 357–371). Berlin, Germany: Springer.
- Munguía-Rosas, M. A. y V. J. Sosa. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology* 211: 191-201.
- Nassar J. M. y Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 248: 31-44.
- Natalis L. C, Wesselingh R.A. 2012. Shared pollinators and pollen transfer dynamics in two hybridizing species, *Rhinanthus minor* and *R. angustifolius*. *Oecologia* 170: 709–721.
- Ollerton J., Price V., Armbruster W.S., Memmott J., Watts S., Waser N.M., *et al.* 2012. Overplaying the role of honeybees as pollinators: A comment on Aebi and Neumann (2011). *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 141-142.
- Paini D. R. 2004. Impact of the introduced honeybee: A review. *Austral Ecology*, 29: 399-407.
- Parmesan C., Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- Petit S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica*, 27: 538-541.
- Petit S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curacao. *Journal of Arid Environments*, 49: 521-531.

- Pimienta-Barrios E., del Castillo R. F. 2002. Reproductive biology. In: Nobel PS (ed) *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley, 75-90pp.
- Plasencia-López L. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F
- Pleasants J. M. 1980. Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology*, 61: 1446-1459.
- Rojas-Sandoval J. y Meléndez-Ackerman E. 2011. Reproductive phenology of the Caribbean cactus *Harrisia portoricensis*: rainfall and temperature associations. *Botany* 89(12): 861-871.
- Rosenzweig C., Karoly D., Vicarelli M., Neofotis P., Wu Q., Casassa G., Menzel A., Root T. L., Estrella N., Seguin B., Tryjanowski P., Liu C., Rawlins S., Imeson A. 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 453: 353-357.
- Ruiz A., Santos M., Cavelier J., Soriano P. J. 2000. Estudio fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32(3): 397-407.
- Ruíz-Zapata T., Arroyo M. T. K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.
- Scheinvar L. 2004. Flora cactológica del estado de Querétaro. Diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 390 p.
- Schindwein C. 2004. Are oligolectic bees always the most effective pollinators? En: Freitas BM & Pereira JOP (Eds.). *Solitary bees. Conservation, rearing and management for pollination*. Universidad federal de Ceará, Fortaleza, Brasil. 285pp.
- Schindwein C., Wittmann D. 1995. Specialized solitary bees as effective pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya*, 13: 25-34.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 605-611.
- Snelling, R. y Danforth B. 1992. A review of *Perdita* subgenus *Macrotera* (Hymenoptera: Andrenidae). *Contributions in Science*, 436: 1-12.

- Stanton M. L., Young H. J., Ellstrand N. C., Clegg J. M. 1991. Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L. *Evolution*, 45: 268-280.
- Stanton M. L., Preston R. E. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 75: 528-539.
- Stebbins G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 307–326.
- Sun S., Huang S., Guo Y. 2013. Pollinator shift to managed honeybees enhances reproductive output in a bumblebee-pollinated plant. *Plant Systematic and Evolution*, 299: 139-150.
- Tauber C. A. y Tauber M. J. 1981. Insect cycles: Genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 281-303.
- Teixeira V.D., Verola C.F., da Costa I.R., Zappi D.C., da Costa G.M., Silva S.R., Costa M. A.P.C., Aona L.Y.S. 2018. Investigating the floral and reproductive biology of the endangered microendemic cactus *Uebelmannia buiningii* Donald (Minas Gerais, Brazil). *Folia Geobotanica*, 53: 227–239.
- Thomson J. D. 1988. Effects of variation in inflorescence size and floral rewards on the visitation rates of traplining pollinators of *Aralia hispida*. *Evolutionary Ecology*, 2: 65-76.
- Valido A., Rodríguez-Rodríguez M.C., Jordano P. 2014. Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas*, 23: 58-66
- Valverde P.L., Jiménez-Sierra C., López-Ortega G., Zavala-Hurtado J.A., Rivas-Arancibia S., Rendón-Aguilar B., Pérez-Hernández M.A., Cornejo-Romero A., Carrillo-Ruíz H. 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.

- Van Der Kooij C.J., Pen I., Staal M., Stavenga D. G., Elzenga J.T.M. 2016. Competition for pollinators and intra-communal spectral dissimilarity of flowers. *Plant Biology*, 18: 56-62.
- Waser N. M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. Pages 277-293 en Jones C. E. y Little R. J., (eds.). Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold New York, New York, USA.
- Waser N. M. 1978. Competition for pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology*, 59: 934- 944.
- Westerkamp C. 1991. Honeybees are poor pollinators - why? *Plant Systematic and Evolution*, 177: 71-75.
- Willson M. F., Rathcke B. J. 1974. Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *The American Midland Naturalist*, 92: 47-57.
- Willson M. F., Bertin R. I. 1979. Flower-visitors, néctar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. *Canadian Journal of Botany*, 57:1380-1388.
- Wilson P., Thomson J. D. 1991. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology*, 72: 1503-1507
- Winfrey R., Aguilar R., Vázquez D. P., Le Buhn G., Aizen M. A. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 8: 2068–2076
- Wyatt R. 1983. Pollinator–plant interactions and the evolution of breeding systems. En: Real L, ed. *Pollination Biology*. Orlando, Academic Press. 356pp.
- Young H. J. y Stanton M. L. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology*, 71:536-547.
- Zar J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5ª Ed. Pearson. New Jersey, U.S.A. 944pp.

## **Capítulo II**

### **Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae)**

## Introducción

El periodo de floración de una población puede definirse como el intervalo de tiempo en el que los individuos que la conforman producen flores (Primack 1985, Rathke y Lacey 1985, Fenner 1998). Este proceso puede tener repercusiones en las interacciones con otros organismos de la comunidad, tanto con sus polinizadores como con otras plantas de la misma y de otras especies (Ehrlén 2014; Elzinga *et al* 2007). El periodo de la floración de una especie en un ambiente determinado puede estar influenciado por una gran variedad de factores bióticos (Elzinga *et al.* 2007, Giorgis *et al.* 2015) y abióticos (Rathke y Lacey 1985, Fenner 1998, Borchert *et al.* 2004), originando una gran variedad de patrones fenológicos de floración.

La fenología floral puede ser descrita a diferentes niveles: intraindividual, poblacional y a nivel de comunidad (Newstrom *et al.* 1994, Kudo 2006, Munguía-Rosas y Sosa 2010). Entre los principales aspectos considerados para la descripción de la fenología floral se encuentran: la fecha de inicio (aparición de la primera flor); la fecha de finalización, la duración, la intensidad, así como la sincronía floral (Newstrom 1994, Munguía-Rosas y Sosa 2010).

De acuerdo a la longitud y la intensidad del periodo de floración, Gentry (1974) reconoce cinco patrones: Tipo 1, se presenta cuando la producción de flores es continua durante casi todo el año y se asocia principalmente a plantas polinizadas por murciélagos; Tipo 2, “estado estable” (*steady state*), se caracteriza por la producción de pocas flores durante un periodo prolongado (un mes o más); Tipo 3, “cornucopia”, se caracteriza por la producción de un gran número de flores en un lapso de tiempo de varias semanas; Tipo 4, “floración en masa” (*big bang*), es cuando se presenta una gran sincronización del periodo de floración en los diferentes individuos, de manera que la floración de una especie puede ocurrir en sólo unos días; y Tipo 5, “disparos múltiples” (*multiple bang*), se presenta cuando la población tiene varios eventos de floración cortos durante todo el año.

La sincronía floral es la coincidencia en la producción de flores en un tiempo determinado y suele ser cuantificada a través de diversos índices (Janzen 1967, Augspurger 1983, Domínguez y Dirzo 1995, Crone y Lesica 2004, Michalski y Durka 2007, Munguía-Rosas y Sosa 2010). La importancia de la sincronía floral radica en la potencial ventaja que otorga ésta sobre el éxito reproductivo de las plantas que requieren de polinización cruzada, ya que

se incrementa la disponibilidad de consortes (*mate availability*) (Gentry 1974, Augspurger 1983, Marquis 1988, Mahoro 2002, Kudo 2006, Michalski y Durka 2007).

Aunque la probabilidad de entrecruzamiento se incrementa con una mayor sincronía floral, también es probable que existan umbrales en la densidad del recurso, que una vez alcanzados promuevan una baja movilidad de los polinizadores, por lo que la geitonogamia o polinización entre las flores de un mismo individuo se podrían incrementar (Rathke y Lacey 1985). Según Augspurger (1983) los altos valores de sincronía de floración poblacional se asocian con: 1) cortos periodos de floración; b) altas densidades poblacionales; c) altas densidades de flores efímeras y d) la presencia de botones florales latentes que están a la espera de un estímulo ambiental que detone su desarrollo. En contraste, las especies con baja sincronía floral presentan largos periodos de floración, sin claros factores ambientales que actúen como disparadores de este proceso, además de que no presentan botones florales latentes y sus poblaciones presentan bajas densidades.

En México, los estudios sobre fenología floral en cactáceas son incipientes, a pesar de que el país es uno de los principales centros de diversificación de la familia Cactaceae (Mandujano *et al.* 2010). En lo que respecta a las cactáceas globosas, se sabe que algunas especies pueden presentar periodos cortos de floración, por ejemplo, todas las especies del género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta y Mandujano 2012) y dos especies del género *Echinomastus* (Johnson 1992). La producción masiva y temporal de flores de estas cactáceas puede provocar que los polinizadores abandonen sus patrones de forrajeo habitual y se concentren en estos parches temporales de floración, regresando a sus patrones de forrajeo habituales una vez que este recurso desaparece (Waser 1986). Esto resalta la importancia de la facilitación de polinizadores entre las especies presentes en una comunidad, ya sea desfasando sus periodos de floración (Elzinga *et al.* 2007; Giorgis *et al.* 2015) o sincronizándolos (Koptur 1983; Moeller 2004). En cuanto a los estudios de la sincronía floral poblacional en cactáceas globosas, se encuentran los estudios de *Ferocactus cylindraceus* (Engelm.) Orcutt (cuyo periodo de floración es de 20-23 semanas) y *F. wislizeni* Britton & Rose (con un periodo de floración de 13-15 semanas) por McIntosh (2002); *N. conoidea* (con un periodo de floración de 7 meses) por Arroyo-Pérez *et al.* (2019) y *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K. Schum de Tamaulipas (con un periodo de floración de 7 días) por Salomé-Díaz (2014), donde en

ninguno de estos trabajos se encontró correlación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo.

El estudio que aquí se presenta, se centra en una población de la pequeña cactácea geófito *Ariocarpus kotschoubeyanus* (DC.) Britton & Rose que habita en el estado de Querétaro, México, en la cual se ha observado que la floración se presenta con periodos intermitentes durante los meses de octubre, noviembre y diciembre. El objetivo es describir el patrón de floración de *A. kotschoubeyanus* en una de las poblaciones más sureñas de su rango de distribución de la especie y de manera particular se pretende: a) determinar la sincronía floral a lo largo del período de floración y en su caso, dentro de los pulsos discretos de producción de flores y b) indagar sobre la posible existencia de una relación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo (*fruit set* y *seed set*).

Así, partiendo de la suposición de que la sincronía floral estaría inversamente relacionada con la longitud del período de floración en una población (Augsburger 1983) y de que una mayor sincronía favorece el entrecruzamiento (Augsburger 1983, Michalski y Durka 2007), y por lo tanto el éxito reproductivo, la hipótesis considerada fue que si *A. kotschoubeyanus* presenta un periodo corto de floración, es probable que se presente una alta sincronía floral. Además, es probable que si se presentan pulsos discretos de floración estos presentarán diferente sincronía y que ésta última estará relacionada con el éxito reproductivo.

## **Materiales y métodos**

### *Fenología de la floración*

En el sitio de estudio (ver la descripción en introducción general) en un área total de aproximadamente una hectárea se establecieron al azar 10 cuadrantes de tres metros de lado separados entre ellos por al menos 20 metros. Se marcaron todas las plantas de *Ariocarpus kotschoubeyanus* presentes en cada cuadrante (N=200 individuos en total). Durante la época de floración (octubre-diciembre) de 2014, 2015 y 2016, se realizaron censos semanales en los cuales se marcaron las flores en anthesis y se siguieron hasta la formación de frutos. Solamente los organismos con un diámetro mayor a 4 cm, produjeron estructuras reproductivas, por lo que, el número de individuos reproductores por año varió: 117 en 2014; 149 en 2015 y 83 en 2016. A partir de los datos obtenidos, se elaboraron matrices de



floración/individuo/día. La frecuencia de producción de flores/día fue analizada a través de Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) con la ayuda del programa Stata (StataCorp. 2013). Los EDK constituyen una herramienta estadística que elabora histogramas con intervalos de amplitud fija a partir de cada observación, considerando algún intervalo con amplitud  $h$  (desviación estándar o ancho de banda). (Tarter y Kronmal 1976, Chambers *et al.* 1983, Silverman 1986, Fox 1990, Härdle 1991, Salgado-Ugarte *et al.* 2000, Salgado-Ugarte 2002, Salgado-Ugarte *et al.* 2005). A partir de este análisis utilizando el método de Bhattacharya (1967) y las rutinas de cómputo propuestas por Salgado-Ugarte *et al.* (1994; 2005) se obtuvieron los componentes gaussianos de la distribución de la producción de flores/día y tomando en cuenta los valores de las medias de estos componentes,  $\pm$  una desviación estándar, se establecieron las fechas de floración de los pulsos en los que se evaluaron tanto la sincronía floral como del éxito reproductivo.

### *Sincronía floral*

La sincronía floral ha sido evaluada mediante el uso de diversos índices (Poole y Rathcken 1979, Augspurger 1983, Marquis 1988, Bolmgren 1998, Mahoro 2002, Giorgis *et al.* 2015). A nivel poblacional, los índices más utilizados han sido el de Augspurger ( $S_A$ ) y el de Marquis ( $S_M$ ) (Michalski y Durka 2007). No obstante, el índice de Augspurger, ha sido criticado, debido a su dependencia a la duración de la floración y a la falta de consideración del número de flores producidas sincrónicamente, es decir, que se limita a la presencia o ausencia de flores/individuo (Bolmgren 1998, Michalski y Durka 2007). En este trabajo se presentan los resultados obtenidos con el empleo de ambos índices. El índice de Augspurger se calculó con la finalidad de hacer comparaciones con otros estudios de cactáceas, en los cuales este índice ha sido empleado (McIntosh 2002, Munguía-Rosas y Sosa 2010, Salomé-Díaz 2014). Sin embargo, se presenta también el índice de Marquis, ya que éste es apropiado cuando los individuos producen varias flores sincrónicamente (Bolmgren 1998, Michalski y Durka 2007) como ocurre con *A. kotschoubeyanus*.

El índice de sincronía de Augspurger (1983) ( $S_A$ ) fue calculado como:

$$S_A = \left(\frac{1}{n-1}\right) \times \left(\frac{1}{f_i}\right) \times \sum_{j=1}^n e_{i \neq j}$$

donde:  $n$  es el número de individuos en la población,  $f_i$  es el número de días del individuo  $i$  en floración y  $e$  el número de días que ambos individuos  $i$  y  $j$  estuvieron en floración sincrónica.

Mientras que el índice de sincronía de Marquis (1988) ( $S_M$ ), fue calculado como:

$$S_M = \sum_{t=0}^n \left( \frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t} \right) \times p_t$$

donde:  $x_t$  es el número de flores de cada individuo en el tiempo  $t$ ,  $\Sigma x_t$  es el número total de flores de cada individuo durante todo el período de floración,  $n$  es el número de días que los individuos están en floración y  $p_t$  es la proporción de todas las plantas con flores en el día  $t$ . Para el cálculo de los dos índices se utilizó el paquete “*flower*” (Michalski y Durka 2007) en R 3.4.0 (R Development Core Team 2007). Ambos índices producen resultados acotados entre 0 y 1, donde 1 representa la máxima sincronía y cero la ausencia de ésta (Michalski y Durka 2007).

### *Éxito reproductivo*

El éxito reproductivo por año y pulso se evaluó a través del *fruit set* y el *seed set*, parámetros generalmente empleados en estudios de biología reproductiva (Mandujano *et al.* 2010). El *fruit set* se calculó, como la probabilidad de paso de una flor a fruto y el *seed set*, como la probabilidad de paso de óvulo a semilla. El promedio de óvulos/flor se obtuvo a partir del conteo de los óvulos de 20 flores de 20 individuos de *A. kotschoubeyanus* seleccionados al azar, las cuales fueron colectadas en mayo de 2015. El número de semillas por fruto se obtuvo a partir de los frutos provenientes de los diferentes pulsos de floración. El *seed set* sólo se pudo calcular para el 2015 y 2016, ya que solo para estos años fue posible extraer los frutos completos.

Para determinar el efecto de la sincronía sobre el éxito reproductivo (*fruit set* y *seed set*) se utilizaron análisis no paramétricos de correlación (Spearman,  $\rho$ ), ya que los datos no se ajustaron a una distribución normal. Para evaluar posibles diferencias significativas de los parámetros estudiados a través del tiempo (índices de sincronía, *fruit set* y *seed set*) se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis con nivel de significancia de 0.05. En caso de encontrarse diferencias significativas se empleó la prueba de Wilcoxon para determinar cuáles pulsos eran diferentes. Para la comparación de la amplitud promedio de los pulsos

entre años, se aplicó un ANOVA, ya que este parámetro presentó una distribución normal. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el software estadístico JMP® v10.0.0 (SAS, 2012).

### **Resultados**

El periodo de floración promedio de *A. kotschoubeyanus* fue otoñal para los tres años de estudio, con una duración media de 43.66 ( $\pm 8.96$ ) días (extendiéndose desde finales de octubre hasta principios de diciembre), lo cual coincide con el final de la época de lluvias y el descenso de la temperatura (Figura 2.1).

En los tres años de estudio, la floración poblacional no fue continua ya que se presentaron dos pulsos/año, separados entre sí por períodos de entre 15 y 21 días en los cuales no se produjeron flores. El análisis de la distribución del número de flores diarias en antesis en la población a través de EDK mostró dos modas para cada año de estudio (Figura 2.2) y a partir de la media de los componentes gaussianos y considerando los valores de las desviaciones estándar se determinaron los intervalos en días a considerar por pulso de floración (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Fechas determinadas para cada pulso de floración, a partir de los componentes gaussianos estimados a través del análisis de estimadores por densidad de Kernel (EDK) y del método de Bhattacharya tomando en cuenta el número de flores abiertas/día en la población de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México.

<b>Año</b>	<b>Pulsos</b>	<b>Fecha inicio</b>	<b>Fecha de la media</b>	<b>Fecha final</b>	<b>Amplitud por pulso (días)</b>
2014	1er	28 oct	2 nov	6 nov	10
	2do	23 nov	28 nov	3 dic	11
2015	1er	26 oct	2 nov	9 nov	15
	2do	29 nov	4 dic	9 dic	11
2016	1er	27 oct	31 oct	4 nov	9
	2do	28 nov	1 dic	4 dic	7

El promedio de la amplitud de los seis pulsos observados durante los tres años de estudio fue de 10.33 ( $\pm 2.66$ ) días. El promedio de días/pulso/año varió de 8 a 13, no encontrándose diferencias significativas entre años (Tabla 2.2). El primer pulso de cada año siempre presentó el mayor número de individuos con flores y el mayor número de flores (Tabla 2.3).

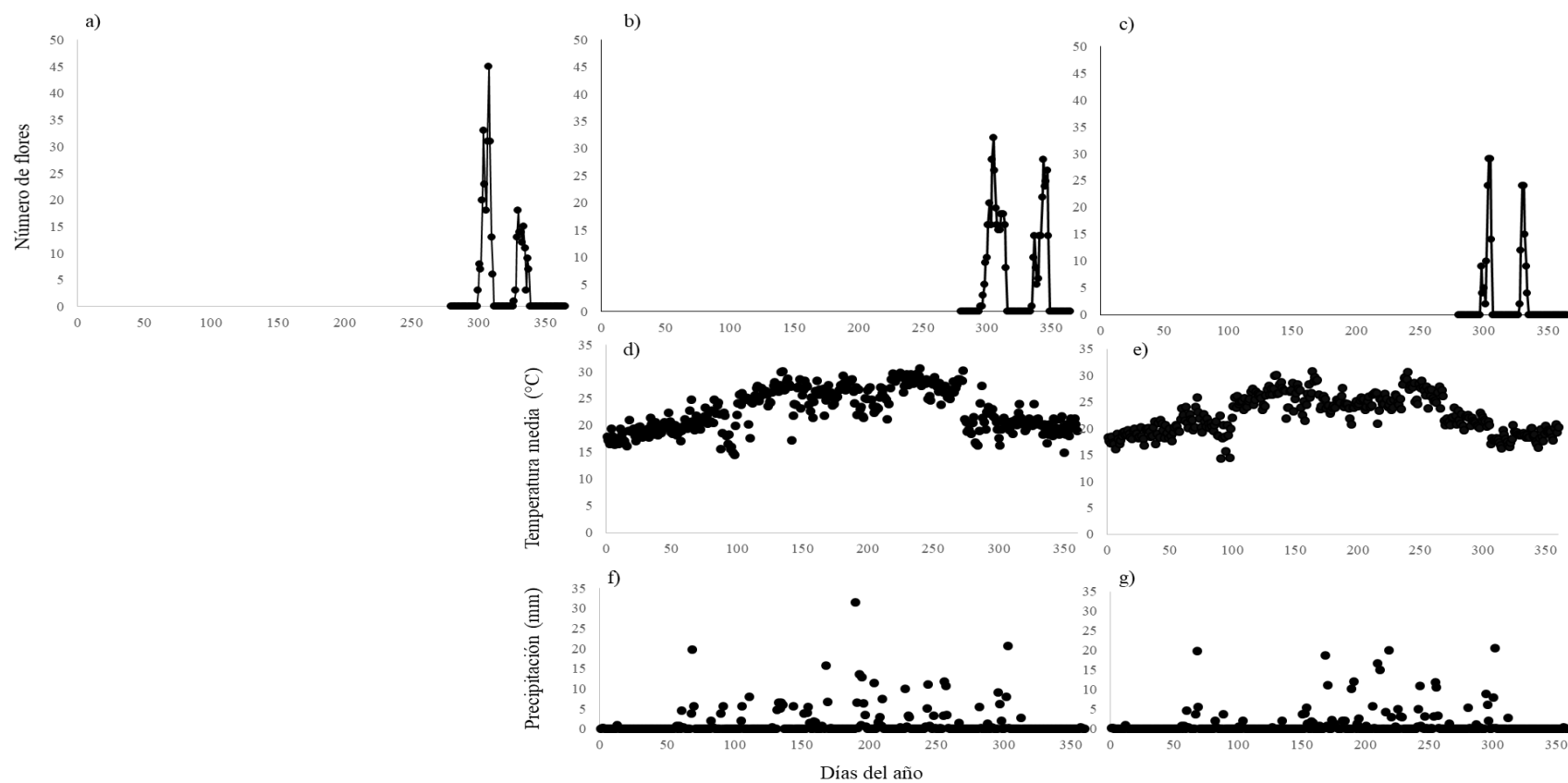


Figura 2.1. Fenología floral de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México. Cantidad de flores en antesis por día y año: a) 2014; b) 2015 y c) 2016; d y e) Temperatura media diaria de 2015 y 2016 respectivamente y f y g) Precipitación diaria de 2015 y 2016 respectivamente.

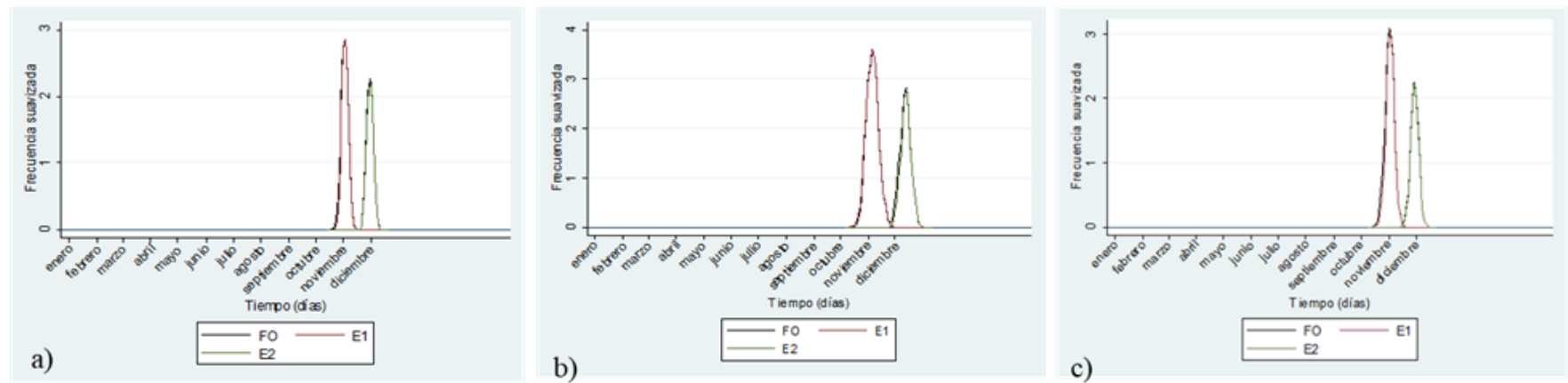


Figura 2.2. Componentes gaussianos de la floración diaria (flores en antesis) en la población de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México, determinados a través del análisis de estimadores por densidad de Kernel (EDK). Las medias de estos componentes  $\pm 1DE$  corresponden a los límites de cada uno de los pulsos de floración analizados: a) floración 2014; b) floración 2015; floración 2016 c). (FO = Frecuencia observada y E = amplitud de cada pulso).

Tabla 2.2. Parámetros anuales de la floración de una población de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México. Frecuencia = Número total de flores producidas al año; SA = Índice de sincronía de Augspurger; SM = Índice de sincronía de Marquis. (Media  $\pm$  Error Estándar).

Año	Núm. Pulsos	Promedio de la amplitud/pulso en días	Frecuencia	S <sub>A</sub>	S <sub>M</sub>	<i>Fruit set</i>	<i>Seed set</i>
2014	2	10.5(1)	180	0.15( $\pm$ 0.06) <sup>a</sup>	0.19( $\pm$ 0.11) <sup>a</sup>	0.53( $\pm$ 0.04) <sup>b</sup>	
2015	2	13(2)	260	0.11( $\pm$ 0.03) <sup>b</sup>	0.13( $\pm$ 0.08) <sup>b</sup>	0.75( $\pm$ 0.03) <sup>a</sup>	0.89 $\pm$ (0.03) <sup>a</sup>
2016	2	8(1)	112	0.20( $\pm$ 0.07) <sup>c</sup>	0.23( $\pm$ 0.11) <sup>c</sup>	0.52( $\pm$ 0.05) <sup>b</sup>	0.73 $\pm$ (0.05) <sup>b</sup>
F= 3.8; P=0.15			X <sup>2</sup> =2 ;P=0.36				

Letras distintas en la misma columna representan diferencias significativas.

Tabla 2.3. Parámetros de los pulsos de floración de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México: SA = Índice de sincronía de Augspurger; SM = Índice de sincronía de Marquis (Media± Error estándar).

Año (Individuos)	Pulsos	Amplitud por pulso (días)	% de individuos con flores	Frecuencia (Número de flores)	S <sub>A</sub>	S <sub>M</sub>	<i>Fruit set</i>	<i>Seed set</i>
2014 (N=117)	1ro	10	72.65	118	0.25(0.07) <sup>a</sup>	0.32(0.02) <sup>a</sup>	0.55(0.06) <sup>a</sup>	-
	2do	10	40.17	59	0.23(0.01) <sup>a</sup>	0.30(0.03) <sup>a</sup>	0.60(0.11) <sup>a</sup>	-
2015 (N=149)	1ro	15	65.77	143	0.18(0.01) <sup>a</sup>	0.21(0.01) <sup>a</sup>	0.73(0.04) <sup>a</sup>	0.91(0.03) <sup>a</sup>
	2do	11	51.01	94	0.22(0.07) <sup>b</sup>	0.26(0.02) <sup>b</sup>	0.80(0.05) <sup>a</sup>	0.82(0.06) <sup>a</sup>
2016 (N=83)	1ro	9	62.65	67	0.34(0.02) <sup>a</sup>	0.39(0.04) <sup>a</sup>	0.53(0.07) <sup>a</sup>	0.68(0.07) <sup>a</sup>
	2do	7	46.99	45	0.39(0.02) <sup>a</sup>	0.42(0.03) <sup>a</sup>	0.56(0.08) <sub>a</sub>	0.71(0.05) <sup>a</sup>

Para cada año, letras distintas en la misma columna representan diferencias significativas, prueba Wilcoxon ( $P < 0.05$ ).



La mayoría de los individuos sólo participa en un solo pulso de floración/año (103 individuos (88 %) en 2014, 122 (82 %) en 2015 y 75 (90%) en 2016) (Figura 2.3). Del total de los individuos que produjeron flores en un solo pulso, la mayoría (66.66%) las presentaron durante el primer pulso.

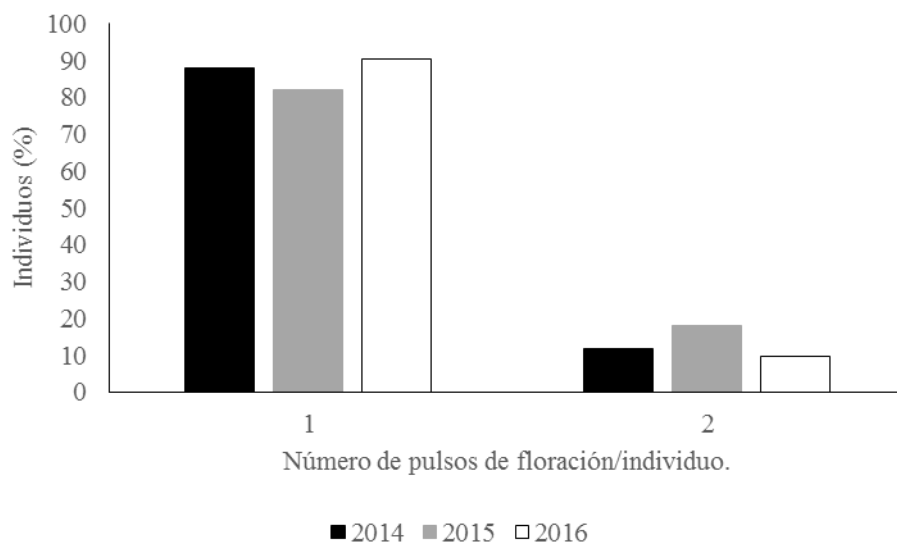


Figura 2.3 Porcentaje de individuos de *A. kotschoubeyanus* que produjeron flores/pulso/año en Tolimán, Querétaro, México.

El valor más alto de sincronía de floración de Augspurger ( $S_A$ ) fue para el 2016 y el más bajo para el 2015, con diferencias significativas entre los tres años de estudio (Tabla 2.2). El  $S_A$  de los pulsos del 2014 fue de 0.25 y 0.23 para el primer y segundo respectivamente, para 2015 de 0.18 y 0.22 y para 2016 de 0.34 y 0.39, respectivamente. Al comparar los  $S_A$  de los pulsos intra anuales se encontraron diferencias significativas solo para 2015 (Tabla 2.3).

En lo que se refiere a los valores medios anuales obtenidos a través del índice de sincronía de Marquis ( $S_M$ ), se encontró la misma tendencia que la mostrada con el índice de Ausperger ( $S_A$ ), aunque los valores del índice de Marquis son mayores (Tabla 2.2). En el primer año de estudio los valores más altos de sincronía en ambos índices se presentaron en el primer pulso, mientras que para los otros dos años se presentaron en el segundo pulso. Sin embargo, solo para 2015 se encontraron diferencias significativas entre pulsos intranuales (Tabla 2.3).

El *fruit set* del 2015 fue significativamente más alto que en los otros años de estudio (prueba Kruskal-Wallis con una  $P = 0.0002$ ) (Tabla 2.2). No se observaron diferencias significativas intra anuales en los valores medios de *fruit set* (Tabla 2.3). Sin embargo, los valores más altos de *fruit set* tienden a presentarse en el último pulso de floración para los tres años de estudio. El *seed set* fue significativamente mayor en el 2015 con relación al de 2016 (únicos años en el que este parámetro pudo ser calculado). No obstante, no se encontraron diferencias significativas intra anuales (Tabla 2.2).

No existe una clara relación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo; sin embargo, se encontró una baja correlación entre la sincronía floral calculada a través del índice de Marquis y los valores de *seed set* del 2015 y del 2016, así como entre la sincronía floral evaluada a través del índice de Augspurger y el *fruit set* del primer pulso de floración del 2016 (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Correlaciones de Spearman ( $\rho$ ) entre los Índices de Sincronía floral:  $S_A$  = Índice de Augspurger;  $S_M$  = Índice de Marquis y el éxito reproductivo: probabilidad de formación de frutos (*fruit set*) y semillas (*seed set*) producidas en *Ariocarpus kotschoubeyanus*, por año y pulsos, en Tolimán, Querétaro, México.

Año/Pulso	$S_A$ vs. <i>fruit set</i>		$S_M$ vs. <i>fruit set</i>		$S_A$ vs. <i>seed set</i>		$S_M$ vs. <i>Seed se</i>	
	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P
2014	0.0679	0.4667	-0.0812	0.3843	-	-	-	-
1er	0.0690	0.5301	0.0534	0.6272	-	-	-	-
2do	0.1463	0.3266	0.1009	0.4996	-	-	-	-
2015	0.1527	0.0630	0.0868	0.2926	-0.0043	0.9800	0.3470	0.0381
1er	0.1102	0.2802	0.0102	0.9205	0.1446	0.5002	0.1045	0.6271
2do	0.0871	0.4544	0.1587	0.1709	-0.4015	0.2501	-0.2983	0.4025
2016	-0.0113	0.9195	-0.0211	0.8497	-0.1828	0.4405	0.5691	0.0088
1er	0.2786	0.0455	0.1548	0.2731	-0.0782	0.7905	-0.0223	0.9396
2do	-0.0118	0.9332	0.1109	0.4063	-0.1765	0.7050	-0.3336	0.4647

## Discusión

El periodo de floración para la población de *A. kotschoubeyanus* en el municipio de Tolimán, Querétaro, México, fue otoñal para los tres años de estudio; abarcando desde finales de octubre hasta principios de diciembre con dos pulsos de floración por año. El primer pulso de floración coincide con el periodo reportado para una población del norte de México en el cual la floración se presenta en un periodo de ocho días, en el que se presentaron dos picos de floración (Martínez-Peralta y Mandujano 2012, Salomé-Díaz 2014). La extensión del periodo de floración de *A. kotschoubeyanus* en Tolimán fue en promedio de 43.66 ( $\pm 8.96$ ) días, con dos pulsos de floración claramente separados por periodos entre 15 y 21 días, lo cual corresponde al periodo más largo reportado para especies del género *Ariocarpus* (Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Periodos de floración de las especies del género *Ariocarpus* reportados por Martínez-Peralta y Mandujano (2012) en diferentes regiones de México. En negritas los reportados en este estudio.

Especie	Localidad	Fecha de la floración	Periodo de floración (días)
<i>A. agavoides</i>	Cd. Tula, Tamps.	31 oct–8 nov 2007	9
<i>A. bravoanus</i>	Núñez, SLP.	30 oct–2 nov 2008	4
<i>A. fissuratus</i>	Cuatro Ciénegas, Coah.	15–23 oct 2005; 24–27 oct 2006	9-4
<i>A. kotschoubeyanus</i>	Congr. Sn. Miguel Carmen, Tamps.	31 oct–8 nov 2007	9
<i>A. retusus</i>	Paso Carneros, Coah.	10–14 sep 2009	5
<i>A. trigonus</i>	Chihue, Tamps.	2–5 nov 2007	4
<i>A. scaphirostris</i>	Rayones, N. L.	21–24 oct 2008	4
<b><i>A. kotschoubeyanus</i></b>	<b>Tolimán, Qro.</b>	<b>24 oct-4 dic 2014,</b>	<b>42</b>
		<b>22 oct-14 dic 2015</b>	<b>54</b>
		<b>25 oct-4 dic 2016</b>	<b>41</b>

El patrón de floración observado en *A. kotschoubeyanus* en Tolimán, fue claramente bimodal, donde cada pulso tiene una duración no mayor a 15 días. Este patrón de floración no se ajusta a ninguno de los patrones de floración descritos por Gentry (1974). Sin embargo, se han reportado patrones bimodales en otras cactáceas, como en la columnar *Stenocereus griseus* (Ruiz *et al.* 2000) y en la toneliforme *F. cylindraceus* (McIntosh 2002). Este patrón de floración es intermedio entre una floración multimodal y una unimodal o *sensu* Gentry, entre un patrón de multiple-bang y uno de big bang, con lo cual se tendrían las ventajas de cada uno de los patrones antes mencionados, dejando abierta la posibilidad de que el tiempo y las presiones de selección ajusten este sistema hacia el de mayor adecuación.

Un patrón de floración multimodal, permitiría una distribución de los recursos florales a través del tiempo, minimizando los riesgos de presentar un solo evento de reproducción lo cual podría asemejarse a una estrategia de “bet hedging” (Bawa 1983), mientras que un patrón unimodal, podría permitir una mayor atracción de los polinizadores (Faegri y Van Der Pijil 1971, Gentry 1974, Opler *et al.* 1976, Martínez-Peralta y Mandujano 2011) y una saciación de los depredadores, para que una proporción de flores quedaran libres para la formación de frutos (Janzen 1971, Ausperger 1979).

La mayoría de los individuos de *A. kotschoubeyanus* tienden a presentar un solo pulso de floración al año, donde el 66.66 % se reprodujeron en el primer pulso durante los tres años de estudio. Por lo que, los dos pulsos de floración observados en este estudio son en su mayoría el producto de la floración de distintos individuos, contrario a lo que ocurre con las cactáceas *Pilosocereus leucocephalus* (Munguía-Rosas y Sosa 2010) y *N. conoidea* (Arroyo-Pérez *et al.* 2019), donde la floración pulsada es el resultado de floraciones repetidas de los mismos individuos.

Los valores medios de sincronía de Augspurger ( $S_A$ ) en *A. kotschoubeyanus*, fueron de 0.15 (2014); 0.11 (2015) y 0.20 (2016). Estos valores junto con los de *N. conoidea* ( $S_A=0.19$  y 0.15;  $S_M=0.41$  y 0.33) (Arroyo-Pérez *et al.* 2019) constituyen los valores más bajos de sincronía floral reportados hasta la fecha para la familia de las cactáceas, *i.e.*: *Ferocactus cylindraceus* ( $S_A = 0.50$ ) y *F. wislizeni* ( $S_{A1996} = 0.77$ ,  $S_{A1997} = 0.75$  y  $S_{A1998} = 0.80$ ) (McIntosh 2002); *P. leucocephallus* ( $S_A = 0.25$  y 0.31) (Munguía-Rosas y Sosa, 2010); *Ariocarpus kotschoubeyanus* ( $S_{A2007} = 0.37$ ,  $S_{A2011sitio1} = 0.44$  y  $S_{A2011sitio2} = 0.68$ ); *A. fissuratus* ( $S_A = 0.7$ ) y *A. trigonus* ( $S_A = 0.65$ ) (Salomé-Díaz 2014). Los valores bajos de sincronía floral

encontrados en la población de *A. kotschoubeyanus* de Tolimán, podrían deberse a que, aunque la población presenta un periodo de floración relativamente corto, éste resulta ser tres veces mayor al reportado en una población de Tamaulipas de la misma especie (8 días) donde se obtuvo una mayor sincronía (Salomé-Díaz 2014).

A través del índice de Augspurger ( $S_A$ ) y de Marquis ( $S_M$ ) se encontraron diferencias significativas entre años, donde el 2016 mostró valores más altos de sincronía que el 2015. Los valores calculados a través del índice de Marquis, resultaron ser mayores, debido a que este índice toma en cuenta el número de flores por individuo, mientras que el índice de Augspurger simplemente considera la presencia o ausencia de flores/individuo (Bolmgren 1998, Michalski y Durka 2007, Freitas y Bolmgren 2008, Arroyo-Pérez *et al.* 2019). Al comparar los valores del índice de Marquis por año y entre pulsos para *A. kotschoubeyanus* y *N. conoidea* (Arroyo-Pérez *et al.* 2019), *A. kotschoubeyanus* presentó los valores más bajos, lo cual puede deberse a que ésta cactácea presenta en promedio tan solo dos flores/individuo/día, en comparación con cuatro que presenta *N. conoidea* (Arroyo-Pérez, datos no publicados)

Se encontraron diferencias significativas entre el *fruit set* y *seed set* por años, siendo mayores los valores del 2015 (0.75 y 0.89, respectivamente). En este año, los valores de sincronía floral fueron los más bajos observados durante los tres años de estudio ( $S_A = 0.11$ ;  $S_M = 0.14$ ). Sin embargo, en 2015, se presentó el mayor número de flores, así como el mayor número de individuos reproductivos, lo que confirma la no correlación entre los valores de sincronía y el éxito reproductivo y coincide con lo reportado para cactáceas en otros trabajos (McIntosh 2002, Munguía-Rosas y Sosa 2010, Salomé-Díaz 2014, Arroyo-Pérez *et al.* 2019).

Con base en los supuestos planteados en este estudio, se constató que *A. kotschoubeyanus* es una especie que presenta un periodo de floración relativamente corto comparado con los de otras cactáceas. Sin embargo, los valores de sincronía floral son bajos y estos no están relacionados con el éxito reproductivo. La presencia de dos pulsos discretos fue persistente para los tres años de estudio. Al igual que en otros estudios en cactáceas, no se detectó una correlación significativa entre la sincronía floral y el éxito reproductivo (McIntosh 2002, Munguía-Rosas y Sosa 2010, Salomé-Díaz 2014, Arroyo-Pérez *et al.* 2019). Esta falta de correlación puede deberse a que la sincronía floral puede ser menos importante en las

especies polinizadas por animales que las polinizadas por viento (Munguía-Rosas y Sosa 2010), donde otros factores como la disponibilidad de recursos de la planta, la abundancia de florívoros y el cambio climático, pueden jugar un papel más importante (Fenner 1998). En el caso de la población de *A. kotschoubeyanus* en Tolimán, se sabe que, aunque puede formar semillas por autopolinización, la mayor parte de semillas provienen de polinización cruzada donde las abejas solitarias nativas juegan un papel primordial en el acarreo de polen (Arroyo-Pérez, datos no publicados (Capítulo 1)).

Se concluye que la fenología de floración de *A. kotschoubeyanus* es corta y bimodal, presenta una baja sincronía floral y su éxito reproductivo no está correlacionado con la sincronía floral. El estudio de este tipo de patrón intermedio entre la unimodalidad y multimodalidad resulta interesante y abre nuevas interrogantes entre las cuales se puede señalar: ¿Cómo han evolucionado estos patrones?, ¿Cuáles son los factores que han permitido el desarrollo de estos patrones? y ¿Cuáles son sus ventajas evolutivas?

### Referencias

- Arroyo-Pérez E. 2014. Características de la Historia de Vida de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (CACTACEAE) en el Estado de Querétaro. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, MX.
- Arroyo-Pérez E., Jiménez-Sierra C.L., Zavala-Hurtado J.A., Flores-Rivas J., Salgado-Ugarte I. H. 2019. Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de *Neolloydia conoidea* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 97 (4): 579-587.
- Augspurger C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 15: 257-267.
- Bawa K. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little JR, eds. Handbook of Experimental Pollination Biology, pp. 394-410. ISBN-13: 978-0442246761
- Bayona C. A. 2016. Los suelos en el estado de Querétaro. In: Jones RW, Serrano CV, eds. Historia Natural de Querétaro. Querétaro, México: Universidad Autónoma de Querétaro, pp. 667-87. ISBN: 9786075132440
- Bhattacharya C. G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23: 115-135.

- Bolmgren K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproduction phenology. *Oikos*, 82: 411-415.
- Borchert R. M, Meyer SA, Felger RS, Porter-Bolland L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 409-425.
- Bravo-Hollis H., Sánchez-Mejorada H. 1991. Las cactáceas de México. Vol. II. México, DF: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 404pp.
- Chambers J. M, Cleveland W. S, Kleiner B., Tukey P. A. 1983. Graphical methods for data analysis. Belmont, CA: Chapman and Hall/CRC. ISBN-13: 978-0412052712
- CONAGUA [Comisión Nacional del Agua]. 2010. Información climatológica por estado. <<http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=qro>> (Diciembre 8, 2018)
- Crone E., Lesica P. 2004. Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant. *Ecology*, 85: 1944-1954.
- Domínguez C. A, Dirzo R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selective on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, 9: 204-216.
- Ehrlén J. 2014. Selection on flowering time in a life-cycle context. *Oikos*, 124(1): 92-101.
- Elzinga J. A, Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A. E., Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 432-439.
- Faegri K., Van Der Pijl L. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, Inglaterra. 256pp.
- Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1: 78-91.
- Fox G. A. 1990. Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany*, 77: 1508-1518.
- Freitas L., Bolmgren K. 2008. Synchrony is more than overlap: measuring phonological synchronization considering time length and intensity. *Brazilian Journal of Botany*, 31: 721-724.



- Gentry A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64-68.
- Giorgis M. A, Cingolani A. M, Gurvich D. E, Astegiano J. 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass and number of five coexisting *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Cordoba Mountain, Argentina. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 142: 220-230.
- Gómez-Hinostrosa C., Sotomayor M., Hernández H. M., Smith M. 2017. *Ariocarpus kotschoubeyanus* (amended version of 2013 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T41217A121435216.
- Härdle W. 1991. Smoothing Techniques. With Implementations in S. Springer-Verlag. Nueva York, Estados Unidos. 262pp. ISBN-13: 978-0387973678
- Janzen D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-37.
- Johnson R. A. 1992. Pollination and reproductive ecology of acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 153(3): 400-408.
- Koptur S. 1983. Flowering phenology and floral biology of Inga (Fabaceae: Mimosoideae). *Systematic Botany*, 8(4): 354-368.
- Kudo G. 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. En: Harder LD, Barrett CH, eds. Ecology and Evolution of Flowers, pp. 139-158, New York: Oxford University Press. ISBN-13: 978-0198570868
- Lüthy J. M. 2001. The Cacti of CITES Appendix I. CITES identification manual. CITES, Federal Veterinary Office Switzerland, Botanical Garden of the University of Berne, IOS, & Sukulent-Sammlung, Zürich.
- Mahoro S. 2002. Individual flowering Schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany*, 80: 82-92.
- Mandujano M. C., Carrillo-Angeles I., Martínez-Peralta C., Golubov J. 2010 Reproductive biology of Cactaceae. In: Ramawat KG, eds. Desert Plants. Berlin: Springer-Verlag.

- Marquis R. J. 1988. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology*, 69: 1552-1565.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M. C. 2011. Reproductive biology of a living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal Torrey Botanical Society*, 138:145-155.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M. C. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 54(4):114-127.
- McIntosh M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 159: 1-13.
- Michalski S. y Durka W. 2007. Synchronous Pulsed Flowering: Analysis of the Flowering Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany*, 100: 1271-1285.
- Moeller D. A 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, 85(12): 3289–3301.
- Mori S. A., Pipoly J. J. 1984. Observations on the “big-bang” flowering on *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). *Brittonia*, 36: 337-341.
- Munguía-Rosas M. A. y Sosa V. J. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (cactaceae, tribe Cereeae) a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, 211:191-201.
- Newstrom L., Frankie G., Baker H. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26: 141-159.
- Opler P. A., Frankie G. W., Baker H. G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal Biogeography*, 3: 231-236.
- Poole R. W. y Rathcke B. J. 1979. Regularity, randomness and aggregation in flowering phenologies. *Science*, 203: 470-471.
- Primack R.B. 1985. Patterns of flowering phenology on communities, populations, individuals, and single flowers. In: White J, eds. *The Population Structure of Vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers, pp. 571-593. ISBN-13: 978-9401089272

- R Core Team. 2007. R a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07- 0 < <http://www.R-project.org>> (Septiembre 25, 2018)
- Rathke B. y Lacey E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 179-214.
- Salgado-Ugarte I. H., Gómez-Márquez J. L., Peña-Mendoza B. 2005. Métodos actualizados para el análisis de datos biológicos-pesqueros. FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 240pp.
- Salgado-Ugarte I. H, Shimizu M., Taniuchi T., Matsushita K. 2000. Size frequency analysis by averaged shifted histograms and kernel density estimators. *Asian Fisheries Science*, 13: 1-12.
- Salgado-Ugarte I. H, Shimizu M., Taniuchi T., Matsushita K. 2000. Size frequency analysis by averaged shifted histograms and kernel density estimators. *Asian Fisheries Science*, 13: 1-12.
- Salgado-Ugarte I. H., Shimizu M., Taniuchi T. 1994. Semi-graphical determination of Gaussian components in mixed distributions. *The Stata Technical Bulletin Reprints*, 18: 15-27.
- Salgado-Ugarte, I. H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN. 970-32-0292-6.
- Salomé-Díaz A. J. 2014. Patrón de floración y su relación con el éxito reproductivo en *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tula, Tamaulipas, México. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Scheinvar L. 2005. Flora cactológica del estado de Querétaro. Diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica. México. 390pp. ISBN: 968167314X, 9789681673147
- Silverman B. W. 1986. Density estimation for statistics and data analysis. London: Chapman & Hall. ISBN: 9780412246203
- StataCorp. 2013. Stata: Release 13. Statistical Software. College Station, TX: StataCorp LP.
- Tarter M. E. y Kronmal R. A. 1976. An introduction to the implementation and theory of nonparametric density estimation. *The American Statistician*, 30: 105-112.
- Waser N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist*, 127: 593-603.

### **Capítulo III**

**Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de *Neolloydia conoidea* (Cactaceae)**

**Publicado en Botanical Sciences**

Erika Arroyo-Pérez, Cecilia Leonor Jiménez-Sierra, José Alejandro Zavala-Hurtado, Joel Flores-Rivas e Isaías Hazarmabeth Salgado-Ugarte. *Botanical Sciences* 97 (4): 579-587. 2019.

## Introducción

La floración es el proceso dentro del ciclo de vida de las angiospermas con el cual se inicia la reproducción sexual (Fenner 1998, Jiménez-Sierra y Matías-Palafox 2010, Márquez *et al.* 2013). El periodo de floración puede definirse como el intervalo de tiempo en el que los individuos de una población producen flores, exponiéndolas a posibles agentes polinizadores (Primack 1985, Rathke y Lacey 1985, Fenner 1998). El periodo de la floración puede estar restringido tanto por factores exógenos como endógenos. Entre los factores exógenos están factores abióticos como la temperatura, el periodo de lluvia, la humedad relativa y el fotoperiodo (Rathke y Lacey 1985, Fenner 1998, Borchert *et al.* 2004) y bióticos como la disponibilidad de polinizadores, dispersores y depredadores de semillas (Elzinga *et al.* 2007, Giorgis *et al.* 2015). Como factores endógenos se encuentran las características evolutivas y filogenéticas propias de cada especie, las cuales condicionan la velocidad de respuesta de los organismos para la formación de flores (Marquis 1988, Fenner 1998, Fox 2003), así como la cantidad de recursos almacenados por los organismos, donde el tamaño y la arquitectura de la especie son importantes (Ollerton y Lack 1998). Debido al conjunto de factores antes mencionados es posible entonces, que se expresen una gran variedad de patrones fenológicos de floración aun dentro de una misma comunidad. (Gentry 1974, Augspurger 1983, Newstrom *et al.* 1994).

La fenología floral puede ser descrita a diferentes niveles: intraindividual, poblacional y a nivel de comunidad (Newstrom *et al.* 1994, Kudo 2006, Munguía-Rosas y Sosa 2010). Entre los principales aspectos considerados para la descripción de la fenología floral se encuentran: la fecha de inicio (aparición de la primera flor); la fecha de finalización, la duración, así como la sincronía floral (Newstrom 1994, Munguía-Rosas y Sosa 2010). La sincronía floral es la coincidencia en la producción de flores en un tiempo determinado y suele ser cuantificada a través de diversos índices (Janzen 1967, Augspurger 1983, Domínguez y Dirzo 1995, Crone y Lesica 2004, Michalski y Durka 2007, Munguía-Rosas y Sosa 2010). La importancia de la sincronía floral radica en la potencial ventaja que ésta otorgaría sobre el éxito reproductivo de las plantas que requieren de polinización cruzada (Augspurger 1983, Marquis 1988, Mahoro 2002, Kudo 2006, Michalski y Durka 2007), ya que ésta aumentaría la disponibilidad de consortes (mate availability) (Gentry 1974) y reduciría la limitación de polen (Gentry 1974, Mori y Pipoly 1984). Sin embargo, aunque las probabilidades de entrecruzamiento se

incrementarían con la sincronía floral, también es probable que existan umbrales en la densidad del recurso que puedan promover una baja movilidad de los polinizadores, con lo que se podría incrementar la geitonogamia o polinización entre las flores de un mismo individuo (Rathke y Lacey 1985). Según Augspurger (1983), altos valores de sincronía de floración poblacional se asocian con: a) cortos periodos de floración; b) altas densidades poblacionales; c) altas densidades de flores efímeras y d) la presencia de botones florales latentes que están a la espera de un estímulo ambiental que detonan su desarrollo. En contraste, las especies con baja sincronía floral presentan largos periodos de floración, sin claros factores ambientales que actúen como disparadores de este proceso, además de que no presentan botones florales latentes y sus poblaciones presentan bajas densidades.

En México, los estudios sobre fenología floral en cactáceas son incipientes, a pesar de que el país es uno de los principales centros de diversificación de dicha familia. La mayor parte de estos estudios, se han centrado en cactáceas columnares, dado que tanto sus flores como sus frutos son recursos importantes para vertebrados como aves y murciélagos (Mandujano *et al.* 2010). En lo que respecta a las cactáceas globosas, las cuales no son tan conspicuas como las columnares, se sabe que algunas especies pueden tener periodos de floración que se extienden por varios meses como ocurre en *Thelocactus leucacanthus* Britton & Rose ssp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanov. (Martínez-Ramos 2017) y *Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg ssp. *recurvus* (Arias *et al.* 1997). La producción de flores de estas cactáceas constituye recursos potenciales para pequeños vertebrados e insectos, algunos de los cuales actúan como agentes polinizadores. En los tres estudios existentes sobre sincronía floral en cactáceas globosas, incluyendo a *Ferocactus cylindraceus* (Engelm.) Orcutt (cuyo periodo de floración es de 20-23 semanas); *F. wislizeni* Britton & Rose (con un periodo de floración de 13-15 semanas) (McIntosh 2002) y *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K. Schum de Tamaulipas (con un periodo de floración de 7 días), no se ha encontrado una correlación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo (McIntosh 2002, Salomé-Díaz 2014).

Este estudio se centra en una población de la pequeña cactácea globosa, *Neolloydia conoidea* (DC.) Britton & Rose que habita en el estado de Querétaro, en la cual se ha observado que la floración se presenta durante la primavera y el verano. Sin embargo, hasta la fecha no hay estudios detallados sobre su fenología floral y se desconoce si ésta es continua o se presentan

pulsos en los que se alternan periodos de floración con periodos en los que no se observan flores. El objetivo general de este estudio fue describir el patrón de floración de *N. conoidea* a nivel poblacional, y de manera particular: a) determinar la sincronía floral a lo largo del período de floración y, en su caso, dentro de pulsos discretos de producción de flores y b) indagar sobre la posible existencia de una relación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo. Así, partiendo de la suposición de que la sincronía floral estaría inversamente relacionada con la longitud del período de floración en una población (Augspurger 1983) y de que una mayor sincronía favorecería el entrecruzamiento (Augspurger 1983, Michalski y Durka 2007), la hipótesis fue, que a nivel general, habría una baja relación entre sincronía y éxito reproductivo, pero que esta relación sería variable a lo largo del período reproductivo en caso de encontrarse pulsos discretos de floración. Nuestras preguntas de investigación fueron: ¿Cómo es el patrón de floración a nivel poblacional? ¿Cómo es la sincronía floral? y ¿Existe relación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo?

## **Materiales y métodos**

### *Fenología de la floración*

En febrero de 2015 en el sitio de estudio (ver la descripción en introducción general), se marcaron 200 individuos de *N. conoidea*. Durante la época reproductiva de 2015 y 2016 (marzo-noviembre) se siguieron individualmente, a través de censos semanales de las flores en anthesis presentes en estos individuos. Solamente los organismos con una altura mayor a 4 cm, produjeron estructuras reproductivas, por lo que se contó con 146 individuos para 2015 y 142 para 2016 (ya que algunos individuos desaparecieron). A partir de estos datos se elaboraron matrices de floración/individuo/día. La frecuencia de producción de flores/día, fue analizada a través de Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) (Tarter y Kronmal 1976, Chambers *et al.* 1983, Silverman 1986, Fox 1990, Härdle 1991, Salgado-Ugarte *et al.* 2000, Salgado-Ugarte 2002, Salgado-Ugarte *et al.* 2005) y el programa Stata (StataCorp. 2013). La distribución multimodal resultante representa una distribución mezclada, la cual puede considerarse compuesta por distribuciones gaussianas individuales. La separación de los componentes gaussianos de esta distribución se hizo mediante el método de Bhattacharya (1967) con las rutinas de cómputo propuestas por Salgado-Ugarte *et al.* (1994; 2005). Los

valores de las medias de estos componentes, más menos una desviación estándar fueron considerados como intervalos para la evaluación de la sincronía floral y del éxito reproductivo/pulso.

### *Sincronía floral*

La sincronía floral ha sido evaluada mediante el uso de diversos índices (Poole y Rathcken 1979, Augspurger 1983, Marquis 1988, Bolmgren 1998, Mahoro 2002, Giorgis *et al.* 2015). A nivel poblacional, los índices más utilizados han sido el de Augspurger ( $S_A$ ) y el de Marquis ( $S_M$ ). Ambos producen resultados que oscilan entre 0 y 1, donde 1 representa la máxima sincronía y cero la ausencia de ésta (Michalski y Durka 2007). No obstante, el índice de Augspurger, ha sido criticado debido a su dependencia a la duración de la floración y a la falta de consideración del número de flores producidas sincrónicamente, es decir que se limita a la presencia o ausencia de flores/individuo (Bolmgren 1998, Michalski y Durka 2007). En este trabajo se presentan los resultados obtenidos con el empleo de ambos índices. El índice de Augspurger se calculó con la finalidad de hacer comparaciones con otros estudios de cactáceas, en los cuales este índice ha sido empleado (McIntosh 2002, Munguía-Rosas y Sosa 2010, Salomé-Díaz 2014). Sin embargo, se presenta también el índice de Marquis, ya que éste es apropiado cuando los individuos producen varias flores sincrónicamente (Bolmgren 1998, Michalski y Durka 2007) como ocurre con *N. conoidea*.

El índice de sincronía de Augspurger (1983) ( $S_A$ ) fue calculado como:

$$S_A = \left(\frac{1}{n-1}\right) \times \left(\frac{1}{f_i}\right) \times \sum_{j=1}^n e_{i \neq j}$$

Donde;  $n$  es el número de individuos en la población,  $f_i$  es el número de días del individuo  $i$  en floración y  $e$  el número de días que ambos individuos  $i$  y  $j$  estuvieron en floración sincrónica.

Mientras que el índice de sincronía de Marquis (1988) ( $S_M$ ), fue calculado como:

$$S_M = \sum_{t=0}^n \left(\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t}\right) \times p_t$$

Donde;  $x_t$  es el número de flores de cada individuo en el tiempo  $t$ ,  $\sum x_t$  es el número total de flores de cada individuo durante todo el período de floración,  $n$  es el número de días que los individuos están en floración y  $p_t$  es la proporción de todas las plantas con flores en el día  $t$ .



Ambos índices fueron calculados utilizando el paquete “Flower” (Michalski y Durka 2007), en R 3.4.0 (R Development Core team 2007).

### *Éxito reproductivo*

El éxito reproductivo por año y pulsos se evaluó a través del *fruit set* y el *seed set* que son medidas generalmente empleadas en estudios de biología reproductiva (Mandujano *et al.* 2010). El *seed set* se calculó, como la probabilidad de paso de una flor a fruto y el *seed set*, como la probabilidad de paso de óvulo a semilla. El promedio de óvulos/flor se obtuvo a partir del conteo de los óvulos de 20 flores de 20 individuos diferentes de *N. conoidea*, las cuales fueron colectadas en mayo de 2015. El número de semillas por fruto se obtuvo a partir de los frutos provenientes de los diferentes pulsos de floración. El *seed set* sólo se pudo calcular para el 2016 cuando se contó con frutos completos para la especie en estudio.

El efecto de la sincronía sobre el éxito reproductivo (*fruit set* y *seed set*) se determinó mediante análisis no paramétricos de correlación (Spearman,  $\rho$ ), ya que los datos no se ajustaron a una distribución normal. Para determinar diferencias significativas de los parámetros estudiados a través del tiempo (índices de sincronía, *fruit set* y *seed set*) se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis con nivel de significancia de 0.05. En caso de encontrarse diferencias significativas se empleó la prueba de Wilcoxon para determinar cuáles pulsos eran diferentes. Para la comparación de la amplitud promedio de los pulsos entre años, se aplicó una ANOVA, ya que este parámetro presentó una distribución normal. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el software estadístico JMP<sup>®</sup> v10.0.0 (SAS, 2012).

## **Resultados**

El periodo de floración de *N. conoidea*, ocurrió durante la primavera y el verano (de marzo a septiembre), tanto en 2015 como en 2016, lo cual coincide aproximadamente con la época más cálida y lluviosa para el sitio de estudio (Figura 3.1).

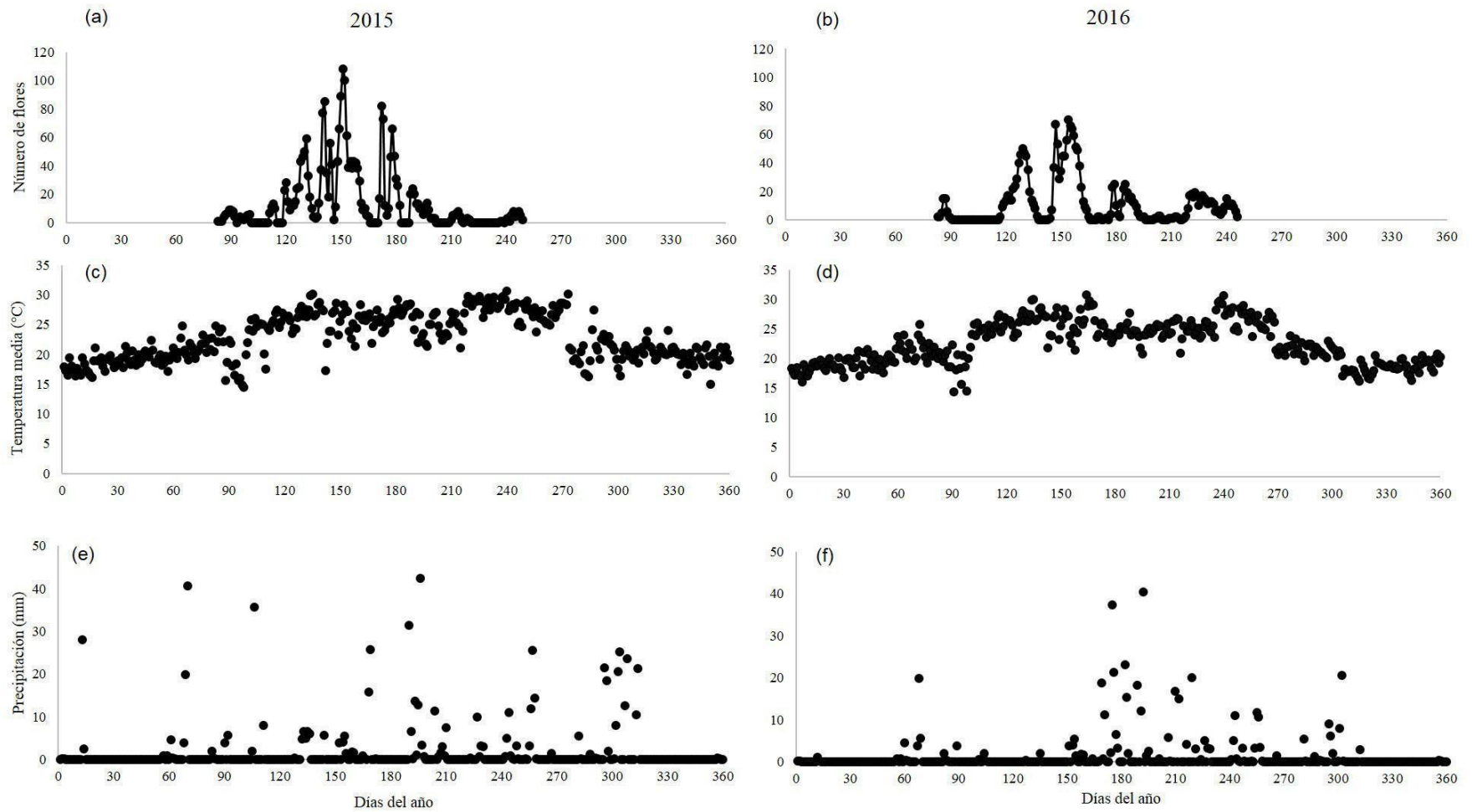


Figura 3.1. Fenología floral de *N. conoidea*. Cantidad de flores en antesis por día: a) para 2015; b) para 2016; c y d) temperatura media diaria por año; e y f) precipitación diaria para los dos años de estudio.

En Tolimán, Querétaro, México. Para ambos años, la floración poblacional no fue continua durante estos siete meses, sino que se presentaron varios pulsos separados por periodos de entre cuatro y 26 días, en los que no se observaron flores. El análisis de la distribución del número de flores diarias en antesis en la población a través de EDK mostró 6 modas para 2015 y 5 modas para el 2016 (Figura 3.2).

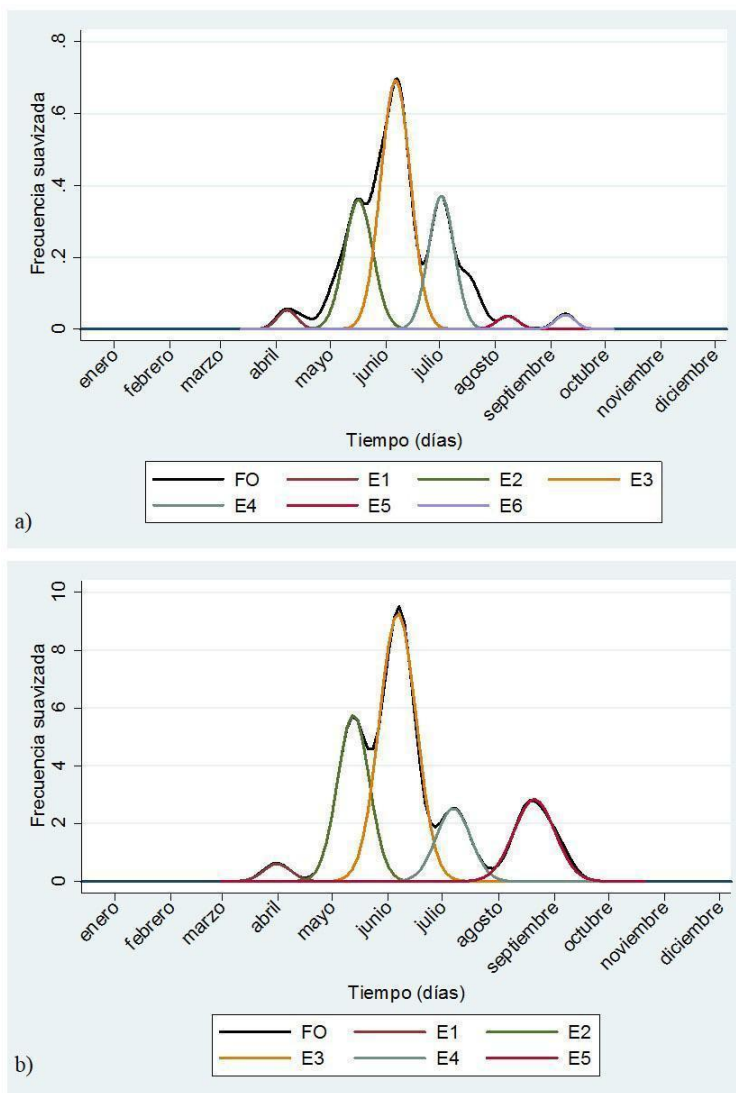


Figura 3.2. Componentes gaussianos de la floración diaria (flores en antesis) en la población de *N. conoidea* determinados a través del análisis de estimadores de densidad por Kernel (EDK): a) floración 2015; b) floración 2016. (FO = Frecuencia observada y E = amplitud de cada pulso). En Tolimán, Querétaro, México.

La amplitud de los pulsos varió entre 11 y 23 días considerando ambos años, con una media de 14 ( $\pm 2.75$ ) días para el primer año y de 18 ( $\pm 4.38$ ) días para el segundo año, no encontrándose diferencias significativas entre éstas (Tablas 3.1 y 3.2). La frecuencia de floración/pulso, varió entre 19 y 435 flores en el 2015 y entre 19 y 408 en el 2016. En el tercer pulso de floración para ambos años se presentó la máxima frecuencia (Tabla 3.2). El porcentaje de individuos con flores/pulso también varió, presentándose los porcentajes más altos para ambos años durante el tercer pulso (con 77 y 86 % de los individuos, respectivamente) (Tabla 3.2).

Tabla 3.1. Parámetros anuales de la floración de una población de *Neolloydia conoidea* en Tolimán, Querétaro, México: Frecuencia = Número de flores producidas al año;  $S_A$  = Índice de sincronía de Augspurger;  $S_M$  = Índice de sincronía de Marquis; (Media  $\pm$  Error Estándar).

Año	Núm. Pulsos	Amplitud por pulso (días)	Frecuencia	$S_A$	$S_M$	<i>Fruit set</i>	<i>Seed set</i>
2015	6 <sup>a</sup>	14 ( $\pm 2.75$ ) <sup>a</sup>	930 <sup>a</sup>	0.19 ( $\pm 0.006$ ) <sup>a</sup>	0.41 ( $\pm 0.068$ ) <sup>a</sup>	0.67 ( $\pm 0.022$ ) <sup>a</sup>	-
2016	5 <sup>a</sup>	18 ( $\pm 4.38$ ) <sup>a</sup>	907 <sup>a</sup>	0.15 ( $\pm 0.004$ ) <sup>b</sup>	0.33 ( $\pm 0.029$ ) <sup>a</sup>	0.58 ( $\pm 0.023$ ) <sup>b</sup>	0.69 $\pm$ 0.08
	$\chi^2 = 0.16; P = 0.90$	$F = 3.08; P = 0.11$	$\chi^2 = 0.58; P = 0.25$				

Superíndices con letras diferentes señalan diferencias significativas prueba Wilcoxon ( $P < 0.05$ ).

Tabla 3.2. Parámetros de los pulsos de floración de *Neolloydia conoidea* en Tolimán, Querétaro, México:  $S_A$  = Índice de sincronía de Augspurger;  $S_M$  = Índice de sincronía de Marquis (Media  $\pm$  Error estándar).

Año	Individuos	Pulsos	Amplitud por pulso (días)	por Individuos con flores (%)	Frecuencia( Número de flores)	$S_A$	$S_M$	<i>Fruit set</i>	<i>Seed set</i>
2015	N = 146	1ro	11	14.97	28	0.32(0.12) <sup>ab</sup>	0.41(0.23) <sup>ab</sup>	0.37(0.48) <sup>b</sup>	-
		2do	17	56.29	195	0.23(0.08) <sup>c</sup>	0.36(0.31) <sup>b</sup>	0.69(0.42) <sup>a</sup>	-
		3er	17	77.24	435	0.34(0.04) <sup>a</sup>	0.54(0.40) <sup>a</sup>	0.72(0.36) <sup>a</sup>	-
		4to	15	49.10	227	0.31(0.11) <sup>ab</sup>	0.54(0.69) <sup>a</sup>	0.73(0.38) <sup>a</sup>	-
		5to	13	10.17	19	0.24(0.09) <sup>bcd</sup>	0.30(0.18) <sup>b</sup>	0.37(0.48) <sup>b</sup>	-
		6to	11	11.37	26	0.16(0.06) <sup>d</sup>	0.23(0.17) <sup>b</sup>	0.57(0.47) <sup>ab</sup>	-
2016	N = 142	1ro	11	11.9	24	0.42(0.19) <sup>a</sup>	0.48(0.30) <sup>a</sup>	0.29(0.39) <sup>b</sup>	0.66(0.01) <sup>a</sup>
		2do	17	57.04	229	0.23(0.08) <sup>c</sup>	0.34(0.29) <sup>ab</sup>	0.50(0.43) <sup>ab</sup>	0.76(0.03) <sup>a</sup>
		3er	19	85.91	408	0.27(0.04) <sup>b</sup>	0.41(0.30) <sup>a</sup>	0.56(0.40) <sup>ab</sup>	0.56(0.05) <sup>a</sup>
		4to	19	42.95	227	0.21(0.05) <sup>c</sup>	0.29(0.23) <sup>bc</sup>	0.59(0.44) <sup>ab</sup>	0.71(0.07) <sup>a</sup>
		5to	23	40.84	19	0.16(0.05) <sup>d</sup>	0.23(0.16) <sup>c</sup>	0.66(0.40) <sup>a</sup>	0.74(0.05) <sup>a</sup>

Para cada año, letras distintas en la misma columna representan diferencias significativas, prueba Wilcoxon ( $P < 0,05$ )

El número de pulsos en los que participó cada individuo a lo largo del año fue variable, encontrándose que solamente 27 individuos (19 %) en 2015 y 39 (27 %) en 2016, produjeron flores en tan solo un pulso. Por lo que 119 en 2015 (81 %) y 103 en 2016 (73 %) de los individuos reproductores produjeron flores en más de un pulso /año. No se registró ningún individuo que participara en los seis pulsos del 2016 y tan sólo cinco individuos (3 %) en 2015 y cuatro individuos (2 %) en 2016 produjeron flores en cinco pulsos (Figura 3.3).

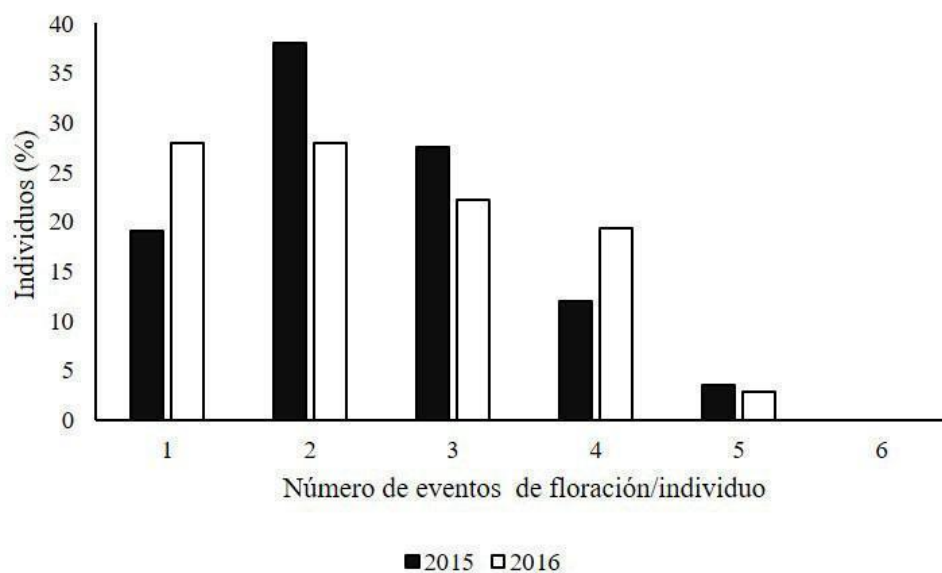


Figura 3.3. Porcentaje de individuos de *Neolloydia conoidea* por número de pulsos en los que produjeron flores por año, en Tolimán, Querétaro, México.

El valor medio del índice de sincronía de floración de Augspurger ( $S_A$ ) para el primer año fue mayor que para el segundo ( $0.19 \pm 0.005$  vs.  $0.15 \pm 0.006$ ) (Tabla 3.1). El  $S_A$  de los pulsos del primer año varió entre 0.16 y 0.34 y para el segundo entre 0.16 y 0.42. Al comparar los  $S_A$  de los pulsos intra anuales se detectaron diferencias significativas (Tabla 3.2). En lo que se refiere a los valores medios anuales obtenidos a través del índice de sincronía de Marquis ( $S_M$ ), se encontró la misma tendencia que la mostrada con el índice de Ausperger, aunque las diferencias no fueron significativas (2015 =  $0.41 \pm 0.068$  vs. 2016 =  $0.33 \pm 0.029$ ) (Tabla 3.1). Los valores de sincronía de Marquis para los pulsos intra anuales, oscilaron entre 0.23 y 0.54 para el primer año y entre 0.23 y 0.48 para el segundo año, con diferencias

significativas intra anuales (Tabla 3. 2). Para ambos años los pulsos con los valores más altos de sincronía tienden a presentarse en los cuatro primeros pulsos.

El *fruit set* promedio del primer año fue más alto que el del segundo (2015 =  $0.67 \pm 0.022$  vs. 2016 =  $0.58 \pm 0.023$ ) (Kruskall-Wallis  $p \leq 0.05$ ) (Tabla 3.1). Se observaron diferencias significativas intra anuales en los valores medios del *fruit set* (Tabla 3. 2) y aunque el patrón observado no es claro, los valores más bajos tienden a presentarse en los primeros pulsos, incrementándose hacia los pulsos intermedios (para el 2015) o últimos (para el 2016). En lo que respecta al *seed set* promedio para el 2016 (único año en el que este parámetro pudo ser calculado), su valor medio fue de  $0.69 (\pm 0.08)$  no encontrándose diferencias significativas entre pulsos. Además, no se detectaron correlaciones significativas entre la sincronía floral evaluada a través del índice de Augspurger y del índice de Marquis con el éxito reproductivo (Tabla 3.3).



Tabla 3.3. Correlaciones de Spearman ( $\rho$ ) entre los Índices de Sincronía floral:  $S_A$  = Índice de Augspurger;  $S_M$  = Índice de Marquis y el éxito reproductivo: probabilidad de formación de frutos (*fruit set*) y semillas (*seed set*) producidas de *Neolloydia conoidea*, por año y pulsos. En Tolimán, Querétaro, México.

	<i>S<sub>A</sub>-fruit set</i>		<i>S<sub>M</sub>-fruit set</i>		<i>S<sub>A</sub>-seed set</i>		<i>S<sub>M</sub>-seed set</i>	
	$\rho$	<b>P</b>	$\rho$	<b>P</b>	$\rho$	<b>P</b>	$\rho$	<b>P</b>
2015	0.0808	0.134	-0.0477	0.3766				
1er	0.2251	0.3851	0.2341	0.3657				
2do	-0.0816	0.4718	0.0432	0.7001				
3er	0.1229	0.1636	-0.1634	0.0632				
4to	0.08	0.4752	0.2333	0.3674				
5to	-0.0843	0.7478	-0.1839	0.0981				
6to	-0.1257	0.608	0.0867	0.7243				
2016	-0.0519	0.341	0.0631	0.2466	-0.1637	0.1183	-0.1307	0.1582
1er	-0.4235	0.0907	0.3594	0.1566	0.2356	0.2901	0.2385	0.1259
2do	0.0658	0.5594	0.0848	0.4518	-0.0023	0.3256	-0.1578	0.0230
3er	0.0223	0.8076	0.1338	0.1416	0.2556	0.251	0.0852	0.4521
4to	0.2204	0.0878	0.1358	0.2967	-0.1278	0.6523	-0.0880	0.1456
5to	0.0094	0.9439	0.1412	0.2904	-0.3201	0.2554	-0.5891	0.0927

## Discusión

El periodo de floración de la población de *N. conoidea* se extendió por siete meses. Este patrón podría ser unimodal si al principio aparecieran pocas flores y su número se incrementara con el tiempo hasta llegar a un máximo y luego disminuyera al final de la floración (Stephenson 1982). No obstante, al observar este proceso con detalle se distinguen pulsos de floración de entre 11 y 23 días separados por intervalos de entre 4 y 26 días en los que no se presentan flores. En las gráficas de dispersión se visualizan varios picos de floración y el análisis de las frecuencias a través de EDK permitió estimar el número de modas o pulsos por año. Patrones de floración en pulsos han sido descritos para especies de la familia Juncaceae, donde los pulsos aunados a una alta sincronía de floración parecen favorecer la polinización anemófila de las especies de esta familia (Michalski y Durka 2007). Dentro de la familia Cactaceae solo para la especie columnar *Pilosocereus leucocephalus*, se ha descrito un patrón de floración en pulsos, el cual muestra una baja sincronía (Munguía-Rosas y Sosa 2010). Sin embargo, en los estudios antes mencionados, el comportamiento pulsado de la floración se refiere al número de pulsos observados por individuo. El enfoque del presente estudio, en cambio, se basa en la frecuencia de flores abiertas/día a nivel poblacional, en cuyo caso los pulsos podrían ser resultado de floraciones alternantes de distintos individuos o el producto de floraciones repetidas de los mismos individuos. Los pulsos observados en *N. conoidea*, parecen ser producto en su mayor parte de pulsaciones a nivel de individuos, ya que entre el 81 y 73 % de estos produjeron flores en más de un pulso por año. Este patrón no había sido reportado en ninguna cactácea globosa, ya que generalmente los estudios de fenología floral se han enfocado a determinar la duración del periodo de floración y los picos observados a través de censos mensuales o quincenales sin un seguimiento individual de las flores (McIntosh 2002, Nassar y Ramírez 2004, Matias-Palafox *et al.* 2017). Solamente existe en la literatura un trabajo donde se evidencia la ocurrencia de pulsos en la cactácea columnar *Pilosocereus leucocephalus* (Munguía-Rosas y Sousa 2010).

Se ha sugerido que para las especies polinizadas por vectores bióticos, un patrón de floración intermitente permitiría una distribución de los recursos florales en un periodo de tiempo más largo, con lo cual se minimizarían los riesgos de presentar un solo evento de reproducción,

en el cual cambios azarosos en los factores bióticos (florivoría o limitación de polinizadores) o abióticos (variaciones atípicas en las temperaturas o en los patrones de precipitación) podrían impactar drásticamente sobre el éxito reproductivo (Fox 1990, Inouye y McGuire 1991, Gómez 1993). Aunque, la propuesta más aceptada para explicar el patrón de floración en pulsos corresponde a una estrategia evolutiva de diversificación de apuestas a través del tiempo o “bet hedging” (Bawa 1983), que además favorecería la presencia del recurso floral para los polinizadores (McIntosh 2002, Michalski y Durka 2007, Munguía-Rosas y Sosa 2010), este supuesto aún no ha sido probado. Por otro lado, Munguía-Rosas y Sosa (2010), sugieren que aspectos de competencia por los recursos entre las flores y el desarrollo de los frutos podría también estar involucrado en el desarrollo de esta estrategia. Otros factores que podrían influir en la presencia de este patrón podrían ser las fluctuaciones en algunos factores ambientales como la temperatura y la humedad, aunque factores bióticos como la competencia interespecífica por polinizadores podrían ser también fuerzas selectivas importantes (Kudo 2006). En consecuencia, se sugiere que en futuros estudios sean explorados estos aspectos.

Los valores medios de sincronía de Augspurger ( $S_A$ ) en *N. conoidea*, para los periodos de floración anual estudiados fueron de 0.19 para 2015 y de 0.15 para 2016. Estos valores constituyen los valores más bajos de sincronía floral reportados hasta la fecha para la familia cactácea, *i.e.*: *Ferocactus cylindraceus* ( $S_A = 0.50$ ) y *F. wislizeni* ( $S_A = 0.75$  y  $0.80$ ) (McIntosh 2002); *P. leucocephallus* ( $S_A = 0.25$  y  $0.31$ ) (Munguía-Rosas y Sosa, 2010); *Ariocarpus kotschoubeyanus* ( $S_A = 0.3$  y  $0.6$ ); *A. fissuratus* ( $S_A = 0.7$ ) y *A. trigonus* ( $S_A = 0.65$ ) (Salomé-Díaz 2014). Los valores bajos determinados en *N. conoidea*, podrían estar relacionados con su largo periodo de floración (7 meses), así como por el hecho de que la mayor parte de los individuos produjeron flores en varios pulsos al año y a que la longevidad de las flores es de solo dos días (E. Arroyo-Pérez, datos no publicados). Los valores más altos observados en otras cactáceas corresponden a especies con cortos periodos de floración como *F. wislizeni* con una floración de seis semanas y con un marcado pico de floración (McIntosh 2002) y *A. fissuratus* con solo cuatro días de floración (Salomé-Díaz 2014).

A través del índice de Augspurger  $S_A$ , se detectaron diferencias significativas entre años; sin embargo, estas diferencias no resultaron significativas con el índice de Marquis  $S_M$ . Esto podría deberse a que el índice de Marquis toma en cuenta el número de flores por individuo,

mientras que el índice de Auspurger simplemente considera la presencia o ausencia de flores/individuo (Bolmgren 1998, Michalski y Durka 2007, Freitas y Bolmgren 2008). Dado que no existen otros reportes de sincronía floral evaluados con el  $S_M$  para cactáceas, se optó por presentar los resultados de ambos índices con los resultados obtenidos mediante el  $S_M$  como referencia para estudios posteriores. Debido a que la especie requiere de polinización cruzada y es polinizada por abejas sociales y solitarias (E. Arroyo-Pérez, datos no publicados), los valores bajos de *fruit set* en los primeros pulsos por año, pueden ser resultado de la escasez de visitantes florales, debido al incipiente despliegue floral, como ha sido sugerido en otros estudios (Thomson 1980, Salomé-Díaz 2014).

Con base en los supuestos de este trabajo, se confirma que *N. conoidea* es una especie que presenta un periodo de floración largo y que su sincronía floral es baja como se esperaba. La presencia de pulsos discretos fue constatada para los dos años de estudio, al igual que una variación en los índices de sincronía calculados para estos pulsos. Al igual que en otros estudios en cactáceas, no se encontró una correlación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo (McIntosh 2002, Munguía-Rosas y Sosa 2010, Salomé-Díaz 2014). Esta falta de correlación puede deberse a que la sincronía es menos importante en las especies polinizadas por animales (Munguía-Rosas y Sosa 2010), donde otros factores como la presencia de polinizadores efectivos, la disponibilidad de recursos de la planta, la abundancia de florívoros y cambios climáticos, podría estar jugando un papel más importante (Fenner 1998).

Asimismo, con base en las preguntas de investigación se concluye que la fenología de floración de *N. conoidea* es pulsada con una baja sincronía floral y que el éxito reproductivo no está correlacionado con la sincronía floral. Es imperativo, realizar estudios sobre la fenología de diversas especies de cactáceas con metodologías similares, lo que permitiría hacer comparaciones para dilucidar las causas próximas y últimas de la presencia de diferentes patrones de floración.

## Referencias

- Arias S., Gama-López S., Guzmán-Cruz L.U. 1997. Fascículo 14, Cactaceae, *In*: Medina LR, Sánchez Ken JK, García MA, Arias MS, eds. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN fascículo: 968-36-6011-8
- Arroyo-Pérez E. 2014. *Características de la historia de vida de Ariocarpus kotschoubeyanus (Cactaceae) en el Estado de Querétaro*. MSc. Thesis, Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Augspurger C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 15: 257-267.
- Bawa K. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. *In*: Jones CE, Little JR, eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology*, pp. 394-410. ISBN-13: 978-0442246761
- Bayona C. A. 2016. Los suelos en el estado de Querétaro. *In*: Jones RW, Serrano CV, eds. *Historia Natural de Querétaro*. Querétaro, México: Universidad Autónoma de Querétaro, pp. 667-87. ISBN: 9786075132440
- Bhattacharya C. G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23: 115-135.
- Bolmgren K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproduction phenology. *Oikos*, 82: 411-415.
- Borchert R. M, Meyer S A, Felger R S, Porter-Bolland L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 409-425.
- Bravo-Hollis H., Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol. II. México, DF: Universidad Autónoma de México.
- Chambers J. M., Cleveland W. S., Kleiner B, Tukey PA. 1983. *Graphical methods for data analysis*. Belmont, CA: Chapman and Hall/CRC. ISBN-13: 978-0412052712
- CONAGUA [Comisión Nacional del Agua]. 2010. Información climatológica por estado. <<http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=gro>> (diciembre 8, 2018)
- Crone E., Lesica P. 2004. Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant. *Ecology*, 85: 1944-1954.

- Domínguez C. A., Dirzo R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selective on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, 9: 204-216.
- Elzinga J. A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A. E., Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 432-439.
- Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1: 78-91.
- Fox G. A. 1990. Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany*, 77: 1508-1518.
- Fox G. A. 2003. Assortative mating and plant phenology: evolutionary and practical consequences. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 1-18.
- Freitas L, Bolmgren K. 2008. Synchrony is more than overlap: measuring phonological synchronization considering time length and intensity. *Brazilian Journal of Botany*, 31: 721-724.
- Gentry A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64-68.
- Giorgis M. A, Cingolani AM, Gurvich DE, Astegiano J. 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass and number of five coexisting *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Cordoba Mountain, Argentina. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 142: 220-230.
- Gómez J. M. 1993. Phenotypic selection on flowering synchronic in a high mountain plant *Hormatophylla spinosa* (Crucifera). *Journal of Ecology*, 81: 605-613.
- Guzmán U, Arias S, Dávila P. 2003. *Catálogos de las cactáceas mexicanas*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN 970-9000-20-9
- Härdle W. 1991. *Smoothing Techniques. With Implementations in S*. Nueva York: Springer-Verlag. ISBN-13: 978-0387973678
- Inouye D. W., McGuire A. D. 1991. Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): implications for climate change. *American Journal of Botany*, 78: 997-1001.

- Janzen D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-37.
- Jiménez-Sierra C., Matias-Palafox M. L. 2010. "La sexualidad en las plantas". *Revista Digital Universitaria*. 11(8). <http://www.revista.unam.mx/vol.11/num8/art75/index.html> (noviembre 25, 2018)
- Kudo G. 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: Harder LD, Barrett CH, eds. *Ecology and Evolution of Flowers*, pp. 139-158, New York: Oxford University Press. ISBN-13: 978-0198570868
- Mahoro S. 2002. Individual flowering Schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany*, 80: 82-92.
- Mandujano M. C, Carrillo-Angeles I., Martínez-Peralta C., Golubov J. 2010 Reproductive biology of Cactaceae. In: Ramawat KG, eds. *Desert Plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Márquez G. J., Collazo O. M, Martínez G. M, Orozco S. A, Vázquez S. S. 2013. *Biología de angiospermas*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 6070227050, 9786070227059
- Marquis R. J. 1988. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology*, 69: 1552-1565.
- Martínez-Ramos L. M., Mejía Rosas M., Rojas-Aréchiga M., Mandujano M. C. 2017. La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *Schmollii*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 62: 13-22.
- Matias-Palafox M. L, Jiménez-Sierra C. L, Golubov J., Mandujano M. C. 2017. Reproductive ecology of the threatened "star cactus" *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences*, 95: 1-14.
- Matias-Palafox M. L. 2019. Evaluación del éxito reproductivo de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose y *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha, dos cactáceas en riesgo que cohabitan en una zona semiárida de Hidalgo. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México.
- McIntosh M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 159: 1-13.
- Michalski S., Durka W. 2007. Synchronous Pulsed Flowering: Analysis of the Flowering

- Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany*, 100: 1271-1285.
- Mori S. A., Pipoly J. J. 1984. Observations on the “big-bang” flowering on *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). *Brittonia*, 36: 337-341.
- Munguía-Rosas M. A., Sosa V. J. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (cactaceae, tribe Cereeae) a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, 211:191-201.
- Nassar J. M, Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics Evolution*, 248: 31-44.
- Newstrom L., Frankie G., Baker H. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26: 141-159.
- Ollerton J., Lack A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* **139**: 35-47.
- Poole R. W, Rathcke B. J. 1979. Regularity, randomness and aggregation in flowering phenologies. *Science*, 203: 470-471.
- Primack R. B. 1985. Patterns of flowering phenology on communities, populations, individuals, and single flowers. In: White J, eds. *The Population Structure of Vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers, pp. 571-593. ISBN-13: 978-9401089272
- R Core Team. 2007. R, a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07- 0 < <http://www.R-project.org>> (septiembre 25, 2018)
- Rathke B., Lacey EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 179-214.
- Salgado-Ugarte I. H, Shimizu M., Taniuchi T. 1994. Semi-graphical determination of Gaussian components in mixed distributions. *The Stata Technical Bulletin Reprints*, 18: 15-27.
- Salgado-Ugarte I. H., Shimizu M., Taniuchi T., Matsushita K. 2000. Size frequency analysis by averaged shifted histograms and kernel density estimators. *Asian Fisheries Science*, 13: 1-12.
- Salgado-Ugarte, I. H. 2002. *Suavización no paramétrica para análisis de datos*. FES



- Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 139. ISBN. 970-32-0292-6.
- Salgado-Ugarte I. H., Gómez-Márquez J. L., Peña-Mendoza B. 2005. Métodos actualizados para el análisis de datos biológicos-pesqueros. FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 240pp.
- 5 *Patrón de floración y su relación con el éxito reproductivo en Ariocarpus kotschoubeyanus en Tula, Tamaulipas, México*. BSc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Scheinvar L. 2005. Flora cactológica del estado de Querétaro. Diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica. México. 390pp. ISBN: 968167314X, 9789681673147
- Silverman B. W. 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. London: Chapman & Hall. 176pp. ISBN: 9780412246203
- StataCorp. 2013. Stata: Release 13. Statistical Software. College Station, TX: StataCorp LP. < <https://www.stata.com/manuals13/u.pdf> > (septiembre 20, 2018)
- Stephenson AG. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? *Evolution*, 36: 762-767.
- Tarter M. E. y Kronmal RA. 1976. An introduction to the implementation and theory of nonparametric density estimation. *The American Statistician*, 30: 105-112.
- Thomson J. D. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. *Ecology*, 61: 572-79.

## **Capítulo IV**

### **Germinación de las semillas de las especies estudiadas y el fenómeno de serotinia en *Ariocarpus kotschoubeyanus***

## Introducción

La germinación de las semillas es un aspecto relevante dentro del ciclo de vida de las especies vegetales, ya que es a través de este proceso que el embrión contenido en la semilla se desarrolla hasta convertirse en una plántula. Las semillas de las cactáceas suelen enfrentar condiciones ambientales adversas y la germinación será exitosa solamente si se presentan ciertas condiciones favorables (Rojas-Aréchiga y Vásquez-Yanes 2000, Barrios *et al.* 2020). Entre los principales factores que pueden influir en la germinación de las semillas de cactáceas esta la presencia de luz (Amritphale *et al.* 1993, Steadman 2004, Flores *et al.* 2006), el potencial hídrico del suelo (Flores y Briones 200) y la temperatura (Potter *et al.* 1986, Cluff y Roundy 1988, El-Sharkawi y Farghali 1988). La presencia y combinación de estos factores es variable a través de los ciclos anuales. La persistencia de las semillas en el suelo, constituyendo bancos de semillas, representa una estrategia que permite conservar germoplasma que puede potencialmente aprovechar las condiciones favorables que eventualmente se presentan en las zonas áridas y semiáridas (Mandujano *et al.* 1997, Rojas-Aréchiga y Vásquez Yanes 2000, Sánchez Hermes *et al.* 2012).

En las cactáceas se han reportado bancos de semillas en el suelo, por ejemplo, en *Trichocereus pasacana* (F. A. C. Weber ex Rümpler) Britton & Rose (De Viana 1999), *Mammillaria grahamii* (Bowers, 2005), *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. Ex Pfeiff.) Console (Cano-Salgado *et al.* 2012), así como en algunas especies del género *Ferocactus* (Bowers 2000, 2005). Sin embargo, también se conoce la existencia de bancos de semillas entre las estructuras de la planta madre a los que se les designa bancos aéreos. Este fenómeno se ha reportado en la cactácea toneliforme *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, donde las semillas quedan retenidas en el tejido lanoso del ápice de los tallos (López-López 2006). También en algunas especies del género *Mammillaria* como *M. solisioides* Backeberg, *M. napina* Purpus, *M. hernandezii* Glass et Foster (Rodríguez-Ortega *et al.* 2006) y *M. pectinifera* FAC Weber (Peters *et al.* 2009), se ha encontrado la formación de bancos aéreos de semillas, las cuales son retenidas entre los tubérculos o mamilas del tallo. La retención de semillas en la planta madre por más de un año se le conoce como serotinia (Lamont *et al.* 1991, Lamont y Enright 2000, Midgley 2000), fenómeno que ha sido reportado en siete familias de plantas que incluyen tanto a gimnospermas como angiospermas (Pinaceae, Cupressaceae, Myrtaceae, Proteaceae, Asteraceae, Acanthaceae y Cactaceae) (Rodríguez-

Ortega *et al.* 2006). La serotinia ha sido considerada como una estrategia ventajosa para las especies que la presentan, ya que: 1) las semillas podrían ser liberadas en el momento en el que se presenten las condiciones óptimas para la germinación; 2) las semillas estarían disponibles por largos periodos de tiempo aun cuando no haya habido producción de semillas durante la temporada inmediata anterior de fructificación, y 3) las semillas podrían estar protegidas de sus potenciales depredadores (Lamont 1991, Midgley 2000, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006, Peters *et al.* 2009). El fenómeno de serotinia se ha reportado para varios géneros de la familia Cactaceae, por ejemplo, en *Coryphantha*, *Dolichothele*, *Mammillaria*, *Neobesseya*, *Echinocactus*, *Aztekium*, *Lophophora*, *Obregonia*, *Pelecypora* y *Ariocarpus* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Peters *et al.* 2009).

México cuenta con una gran riqueza de especies de cactus, de las cuales la mayoría son endémicas (Godínez-Álvarez y Ortega-Baes 2007). Muchas de sus especies se clasifican como raras y un gran número de especies son consideradas como vulnerables o en peligro de extinción, debido a extracción ilegal, cambio de uso del suelo y pastoreo excesivo (Hernández y Godínez 1994, Hernández y Bárcenas 1995, Gómez-Hinostrosa y Hernández 2000). El estudio de la germinación de las semillas de cactáceas y la determinación de la presencia de bancos de semillas es un aspecto importante para el establecimiento de estrategias de conservación de las poblaciones silvestres.

El objetivo de este capítulo fue conocer las características de germinación de las semillas de *Neolloydia conoidea* y *Ariocarpus kotschoubeyanus* de diferentes edades (tiempo de colecta), además de describir el fenómeno de serotinia en *Ariocarpus kotschoubeyanus*.

## **Materiales y métodos**

### *Germinación de las semillas de N. conoidea de diferentes edades*

Para conocer el comportamiento de la germinación de las semillas de diferentes edades de *N. conoidea*, se colectaron 30 frutos maduros de 30 plantas diferentes durante los meses de julio a septiembre del 2014, 2015 y 2016. Los frutos colectados se almacenaron en pequeñas bolsas de papel y se trasladaron al laboratorio de Ecología de Zonas Áridas de la Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa, donde se extrajeron las semillas manualmente. Se registró el número de semillas por fruto, así como el peso total de las semillas contenidas en

cada fruto. Las semillas por fruto fueron almacenadas en bolsas de papel de estraza a temperatura ambiente hasta la realización de los experimentos de germinación.

Para llevar a cabo los experimentos de germinación se escogieron al azar 250 semillas de los treinta frutos colectados por año. Además, se contó con un lote extra de semillas del 2016, para los experimentos de germinación en oscuridad que se describen más adelante. Se consideraron cuatro tratamientos: el primero con semillas de 2014 (semillas de dos años y seis meses de edad), el segundo con semillas de 2015 (semillas con un año y seis meses de edad), el tercero con semillas del 2016 (semillas con seis meses de edad) y el cuarto con semillas del 2016 para el experimento de germinación en oscuridad. A cada tratamiento se le realizaron dos procesos de desinfección: 1) con hipoclorito de sodio comercial (Cloralex) al 10% (1 ml) por 10 minutos, y 2) con una solución fungicida (Captan 50 Bayer: 5 g/500 ml de agua destilada estéril) durante 10 minutos (Uribe-Salazar 2016).

Las semillas desinfectadas, fueron sembradas en cajas Petri de 5 cm de diámetro (25 semillas por caja (N=10)), usando como sustrato agar bacteriológico simple al 1%. Las cajas fueron colocadas en una cámara de germinación Lumistell<sup>MR</sup> modelo ICP19 (Gto., México), con un fotoperiodo de 12 luz/12h oscuridad y a una temperatura 25 °C (Nobel 1988, Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000).

La germinación se registró cada dos días, tomando como día cero el día de la siembra (14 febrero 2017). Se consideró como semilla germinada aquella en la que su radícula era visible (Flores *et al.* 2005). Las observaciones se realizaron hasta diez días posteriores al registro de la última germinación. Para el tratamiento de oscuridad, las cajas se cubrieron con dos capas de papel aluminio y no fueron descubiertas sino hasta el final del experimento.

Para cada tratamiento se estimó el tiempo de inicio y terminación de la germinación, así como el tiempo medio de germinación ( $t_{50}$ ) (Maguire 1962), así como la germinación acumulada. Las comparaciones entre tratamientos se realizaron a través de modelos lineales generalizados (GLM), usando una función de enlace logit y una distribución binomial para el total de semillas germinadas por tratamiento y una distribución de Poisson para el resto de los parámetros estudiados usando para ello el programa JMP ® v 10.0.0. (SAS, 2012).

### *Germinación de las semillas de A. kotschoubeyanus de diferentes edades*

En febrero de 2015 y 2016 se colectaron 20 frutos (de individuos diferentes) antes de su dehiscencia para obtener semillas. Las semillas fueron extraídas de los frutos y contabilizadas y se almacenaron en el laboratorio donde se conservaron a temperatura ambiente en bolsas de papel estraza. El 14 de febrero de 2017 se realizó la siembra de las semillas (N=250/año; 250 del 2016 en obscuridad) siguiendo la metodología utilizada para las semillas de *N. conoidea*.

### *Serotinia en Ariocarpus kotschoubeyanus*

Para determinar si *A. kotschoubeyanus* presenta retención de semillas en la planta madre, se marcaron al azar 30 plantas adultas en la época de floración (4 noviembre 2016). Cuatro meses después de la floración, las plantas fueron colectadas (Permiso de colecta N° SGPA/DGVS/05236/17 otorgado por SEMARNAT) y trasladadas al Laboratorio de Ecología de Zonas Áridas de la Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa, donde para cada individuo registró: 1) en la sección aérea del tallo el diámetro máximo, número de tubérculos y número de anillos o espirales formados por los tubérculos (Figura 4.1a), y 2) en la sección subterránea la longitud del tallo y de la raíz principal (Figura 4.1b). Para extraer y contabilizar el número de semillas retenidas por anillo, se separaron los tubérculos comenzando por los tubérculos del anillo más externo (basal) (Figura 4.2). Para determinar si existían diferencias significativas en el número de semillas retenidas por anillo se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) considerando una distribución de Poisson, con la ayuda del programa JMP ® v 10.0.0. (SAS, 2012).

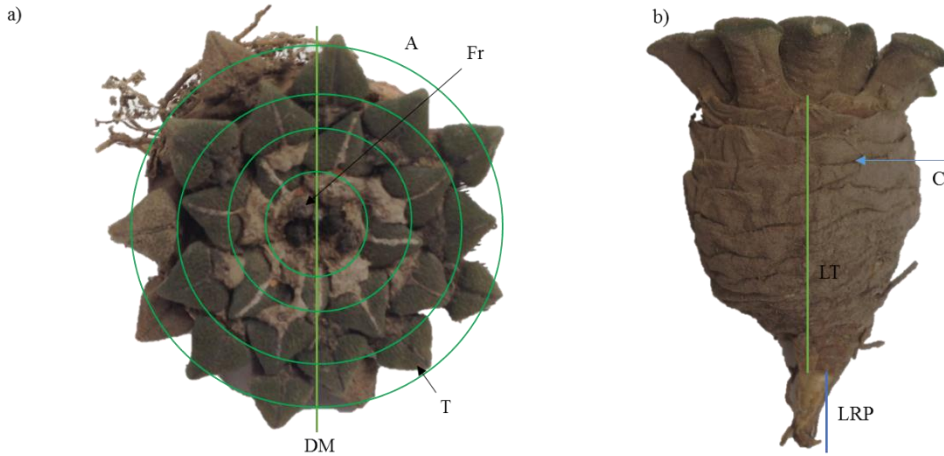


Figura 4.1 a) Vista superior de un individuo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* colectado en Tolimán, Querétaro, México y variables registradas: DM= diámetro mayor; T= tubérculos y A= anillos, representados por las cuatro circunferencias. b) Vista lateral y variables registradas: LT= longitud del tallo subterráneo; LRP= longitud de la raíz principal y C = cicatrices dejadas por los tubérculos muertos.

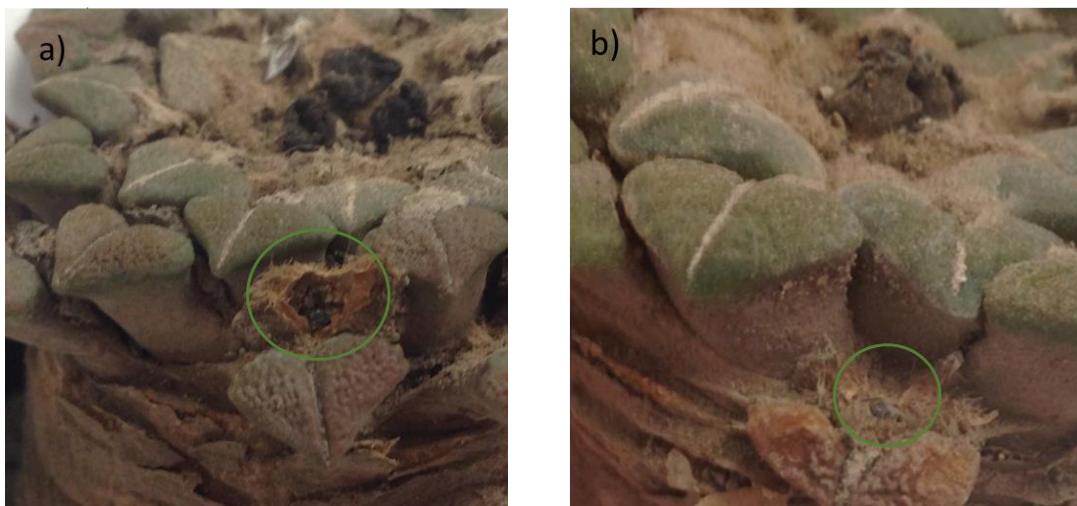


Figura 4.2. Retención de frutos y semillas entre los tubérculos que conforman los anillos del tallo aéreo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de la población de Tolimán, Querétaro, México: a) semillas contenidas entre restos del pericarpio retenido entre uno de los tubérculos más externos y b) semillas desnudas retenidas en los tricomas de la base de uno de los tubérculos a punto de desprenderse de la planta.

Se analizaron fotografías tomadas anualmente durante cinco años de 30 individuos de la población de estudio, con lo cual se determinó la tasa media de producción de tubérculos por año, lo que permitió tener un estimado del tiempo requerido para la formación de cada anillo y de la edad aproximada de las semillas retenidas entre los anillos. La edad completa de estas plantas no pudo ser determinada, debido a que los tubérculos de los anillos más externos mueren y se desprenden, quedando solo algunas cicatrices en la sección del tallo subterráneo.

*Germinación de las semillas de Ariocarpus kotschoubeyanus colectadas de los diferentes anillos de la planta madre*

Con las semillas colectadas de las diferentes partes de las plantas madre (N=30 plantas) se realizaron siete tratamientos de germinación. El ápice de la planta corresponde al anillo cero, en el cual se generan los nuevos tubérculos y las estructuras reproductivas y donde se encontraban los frutos recientes. El anillo uno corresponde a las semillas producidas entre uno y 3.4 años anteriores. Las semillas del anillo 2 corresponden a semillas producidas entre 3.5 y 9.8 años anteriores y así sucesivamente. El número de semillas germinadas por tratamiento varió con relación al número de semillas disponible (Tabla 4.1).



Tabla 4.1 Semillas germinadas de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de una población de Tolimán, Querétaro, México, por tratamiento, señalando la edad estimada de retención de las mismas en la planta madre. La tasa media de producción de tubérculos por año fue de 1.42 ( $\pm 0.58$ ).

Tratamientos	Semillas puestas a germinar /repeticiones	Edad aproximada (años)
Anillo 0 y frutos	100/10	Recientes
Anillo 1	100/10	1 a 2.7
Anillo 2	100/10	2.8 a 7.3
Anillo 3	80/8	7.4 a 13.3
Anillo 4	19/2	13.4 a 19.8
Anillo 5	30/3	19.9 a 23.9
Anillo 6 (semillas colectadas de tubérculos apunto de desprenderse)	28/3	>24

Las semillas fueron sembradas sin pre-tratamiento (*i.e.* lavado, escarificado o desinfección) en cajas Petri de 5 cm de diámetro, usando como sustrato agar bacteriológico simple al 1%. Las cajas se colocaron en una cámara de germinación Lumistell MR modelo ICP-19 (Gto., México), con fotoperiodos 12 luz//12h oscuridad y a una temperatura 25 °C (Nobel 1988; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000). Se registró diariamente el número de semillas germinadas hasta que se estabilizó la curva de germinación. Se consideró como semilla germinada aquella en la que su radícula era visible.

Se determinó para cada tratamiento: tiempo de inicio y terminación de la germinación, porcentaje final de germinación y tiempo medio de germinación ( $t_{50}$ ) (Maguire 1962). Para determinar si existían diferencias significativas en la germinación, los tiempos medios de germinación y el inicio y final de la germinación entre tratamientos, se usó un modelo lineal generalizado (GLM), usando una función de enlace logit y una distribución binomial en el caso de la germinación, mientras que para los demás parámetros se usó una distribución de Poisson en el programa JMP® v 10.0.0. (SAS, 2012). Los análisis se realizaron con la ayuda del programa JMP® v 10.0.0. (SAS, 2012).

## Resultados

### *Germinación de las semillas de Neolloydia conoidea de diferentes edades*

En lo que se refiere a los porcentajes de germinación, las semillas con mayor tiempo de colecta (2.5 años) presentaron los porcentajes más altos, mientras que las semillas más recientemente colectadas (seis meses) presentaron los porcentajes más bajos ( $\chi^2 = 440.2053$ ,  $gl=3$ ,  $P<0.0001$ ). En lo que se refiere al tiempo medio de germinación, aunque las diferencias no fueron significativas, las semillas de menor edad tienden a presentar mayor tiempo ( $\chi^2 = 1.96$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.98$ ). El día del inicio de la germinación fue similar entre tratamientos (3 días) ( $\chi^2 = 0.48$ ,  $gl=2$ ,  $P<0.78$ ), aunque la finalización de la germinación se prolongó cinco días más en las semillas de mayor edad en comparación con las más recientes ( $\chi^2 = 6.89$ ,  $gl=2$ ,  $P=0.03$ ). Resulta interesante mencionar que en obscuridad se obtuvo un porcentaje de germinación del 6.4% (Tabla 4.2; Figura 4.3).

Tabla 4.2 Germinación de las semillas de *Neolloydia conoidea* de una población de Tolimán, Querétaro, México (N=250 semillas/tratamiento). Entre paréntesis, el error estándar.

Año de colecta	% final de germinación	Tiempo medio de germinación (t <sub>50</sub> )	Día de inicio	Día Final
2014	82.8 (2.8)	8.3 (0.4)	3.3 (0.3)	29.2 (1.6)
2015	80.8 (2.65)	9.9 (0.6)	3.5 (3.4)	23.80 (1.9)
2016	66 (4.18)	9.8 (0.7)	3.1 (0.3)	24.80 (2.8)
Obscuridad	6.4 (1.4)	-	-	-

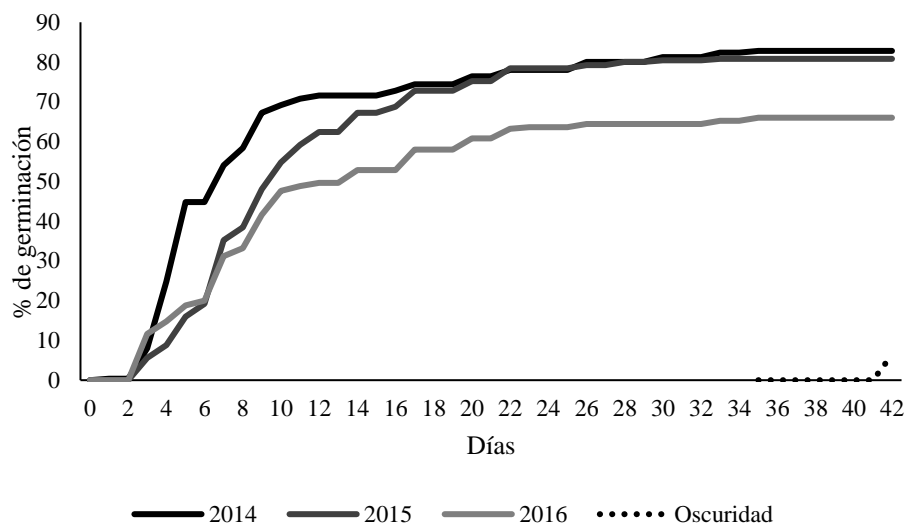


Figura. 4.3 Curvas de germinación acumulada de las semillas de *Neolloydia conoidea* de una población de Tolimán, Querétaro, México.

#### *Germinación de las semillas de Ariocarpus kotschoubeyanus*

En los experimentos de germinación de las semillas de *A. kotschoubeyanus*, no se obtuvieron los resultados deseados, ya que para el 2015 sólo 8 semillas germinaron y para el 2016 solamente se obtuvieron 4 semillas, mientras que en la oscuridad ninguna semilla germinó. Estos resultados pueden deberse a que las semillas de los frutos colectados eran inmaduras o al hecho de que estas semillas necesitan un tiempo para una maduración fisiológica, ya que semillas colectadas entre los tricomas apicales de las plantas (anillo cero) en el mes de julio 2019 presentaron una tasa de germinación del 51% (Uribe-Salazar, en preparación). Además, para las semillas de esta especie se ha encontrado germinación del 56% (Flores *et al.* 2006) y del 60% (Rojas-Aréchiga 2014).

#### *Serotinia en Ariocarpus kotschoubeyanus*

Las plantas colectadas para el estudio de serotinia presentaron en promedio 1.8 frutos maduros y 3.3 ( $\pm 0.52$ ) anillos concéntricos de tubérculos, con un número mínimo de 3 y un máximo de 5, aunque solo tres plantas presentaron este último número (Tabla 4.3). El 86.6 % de las plantas examinadas presentaron semillas retenidas entre los tubérculos de los diferentes anillos, siendo el primer anillo (anillo 1) el que presentó mayor número de semillas

retenidas ( $N= 22.85 \pm 15.91$ ) (Tabla 4.4). También se registraron plántulas creciendo entre los tubérculos de los anillos más externos (4 plántulas en total en diferentes individuos) (Figura 4.4).



Figura 4.4 Individuo de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de Tolimán, Querétaro, México, con plántula creciendo entre los tubérculos. El tubérculo subyacente o más externo a punto de desprenderse.

Tabla. 4.3. Promedio de los parámetros registrados para los ejemplares de *Ariocarpus kotschoubeyanus* examinados de una población de Tolimán, Querétaro, México (N=30).

Entre paréntesis  $\pm$  desviación estándar.

	Diámetro máximo del tallo aéreo (cm)	Longitud del tallo subterráneo (cm)	Longitud de la raíz principal (cm)	Núm. tubérculos /individuo	Núm. anillos/individuo	Núm. de frutos	Número de tubérculos/anillo				
							<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
Promedio	4.6(0.8)	4.49(1.53)	4.33(1.2)	20.7(6.1)	3.3(0.5)	1.8(0.8)	3.8(1.4)	6.6(1.3)	8.8(2.4)	8.7(2.3)	8.5(1.2)
Mínimo	3.5	2.3	3	14	3	1	2	3	5	6	6
Máximo	6.5	8	7	34	5	4	7	10	15	13	9

Tabla. 4.4 Promedio de semillas contenidas en los frutos y retenidas entre los anillos conformados por los tubérculos del tallo de los individuos de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en la población de Tolimán, Querétaro, México. Se encontraron diferencias significativas en el número de semillas retenidas por anillo ( $\chi^2 = 251.78$ ,  $gl=4$ ,  $P<0.0001$ ).

	Número de semillas/fruto	Semillas retenidas entre los tubérculos/individuo	Número de semillas retenidas/anillo/planta					Semillas retenidas entre tubérculos muertos
			1er	2do	3ro	4to	5to	
Promedio	41.1(17.1)	31.92(21.51)	<b>22.85(15.91)</b>	<b>9.72(10.91)</b>	<b>6.22(3.73)</b>	<b>4.8(4.65)</b>	<b>10(1)</b>	2.3(1)
Mínimo	2	4	2	1	1	1	9	1
Máximo	79	85	58	43	15	12	11	4

*Germinación de las semillas obtenidas de los anillos del tallo de Ariocarpus kotschoubeyanus*

En lo que se refiere a la germinación de las semillas obtenidas de los distintos anillos conformados por los tubérculos del tallo de las plantas, se encontraron diferencias significativas en la proporción de semillas germinadas ( $\chi^2=251.78$ ,  $gl=6$ ;  $P<0.0001$ ). El porcentaje de germinación más alto se presentó en las semillas provenientes del anillo 4, seguidas por las del anillo 1, mientras que el menor porcentaje se presentó en las semillas obtenidas de los frutos (los cuales corresponden a la floración de noviembre de 2016) (Tabla 4.5 Figura 4.5). El valor más alto del tiempo medio de germinación lo presentaron las semillas de los frutos recién recolectados, mientras que el valor más bajo se presentó en las semillas colectadas en los tubérculos muertos que estaban por desprenderse ( $\chi^2=14.81$ ,  $gl=6$ ;  $P=0.021$ ). Las semillas colectadas en los anillos más externos germinaron más rápido que las semillas de los frutos recién recolectados, encontrándose diferencias significativas en el día de inicio de la germinación por tratamiento ( $\chi^2=38.39$ ;  $gl=6$ ;  $P<0.0001$ ), pero no en el día del fin de la germinación ( $\chi^2=12.33$ ,  $gl=6$ ;  $P=0.054$ ) (Tabla 4.5).

Tabla 4.5 Parámetros de la germinación de las semillas de *Ariocarpus kotschoubeyanus* obtenidas de los de los anillos del tallo y de frutos recién formados de una población de Tolimán, Querétaro, México. Promedio ( $\pm$ EE).

Semillas colectadas	% germinación	$t_{50}$ (días)	Inicio (día)	Final (día)
Anillo 0 y frutos	13.57 (3.4)	6.69 (1.19)	6.14 (1.07)	7.14 (1.33)
Anillo 1	56 (5.42)	3.40 (0.24)	1.70 (0.26)	6.80 (0.70)
Anillo 2	51 (3.489)	4.19 (0.54)	2.30 (0.42)	6.50 (0.76)
Anillo 3	52.5 (5.26)	4.16 (0.49)	1.75 (0.25)	7.63 (0.78)
Anillo 4	73.68 (7.69)	3 (0.57)	2 (0.57)	6 (1.16)
Anillo 5	40 (5.77)	2.73 (0.69)	1.33 (0.33)	4.33 (1.85)
Anillo 6 (de tubérculos a punto de desprenderse)	50.83 (10.44)	2.42(0.21)	1.66 (0.33)	3 (0.57)

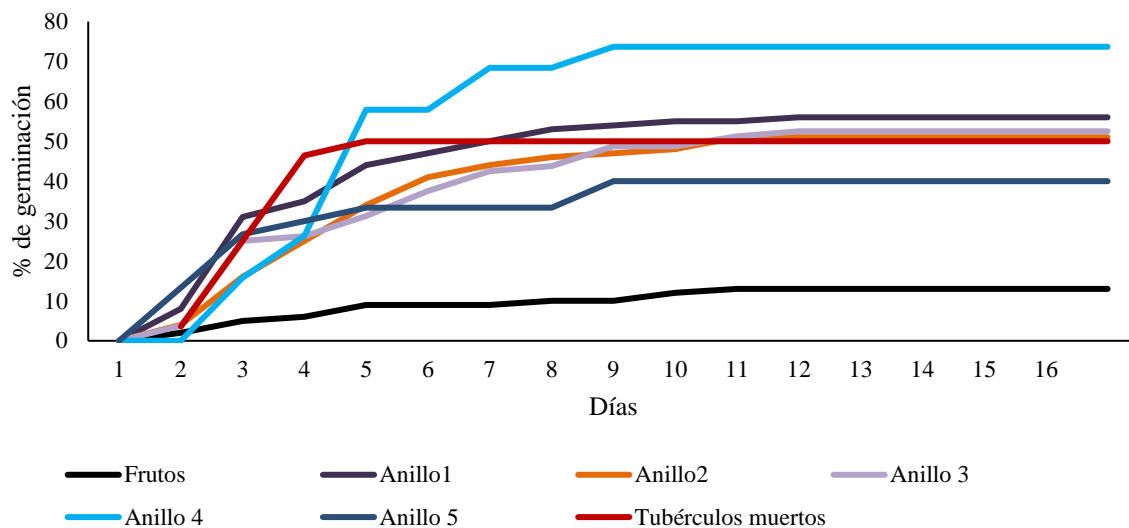


Figura 4.5 Curva de germinación acumulada de las semillas colectadas de los anillos conformados por los tubérculos en los tallos de *Ariocarpus kotschoubeyanus* de la población de Tolimán, Querétaro, México.

### Discusión

Las semillas de *N. conoidea* de dos años y seis meses de edad presentaron un mayor porcentaje de germinación que las semillas más recientes (semillas de 2014= 82.8% vs. semillas de 2016= 66.6%). Lo que indica que *N. conoidea* tiene un alto potencial para formar bancos de semillas, sin embargo, son necesarios más estudios a largo plazo, donde se evalué la viabilidad de semillas preservadas en condiciones naturales, además de ahondar en la dinámica de las semillas después de su diseminación, ya que estas quedan expuestas, por ejemplo, a ávidos depredadores, lo que limitaría el número de semillas disponibles para la formación de un banco de semillas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000). Las semillas de *N. conoidea* presentaron fotoblastismo neutro ya que algunas semillas germinaron en la

oscuridad, contrario a lo reportado para otras cactáceas globosas que presentan fotoblastismo positivo. El fotoblastismo positivo parece ser un requerimiento necesario para la formación de un banco de semillas, ya que los mecanismos de percepción de la luz que poseen las semillas les permiten detectar las condiciones lumínicas para germinar (Rojas-Aréchiga y Batis 2001). Por otro lado, la presencia de una floración en pulsos en *N. conoidea* (Arroyo-Pérez *et al.* 20019) puede representar una ventaja para la formación de bancos de semillas, ya que al haber floración en pulsos se espera que haya fructificación en pulsos a lo largo del año y, por lo tanto, algunas semillas podrían escapar de los depredadores y formar parte del banco de semillas del suelo. La presencia de un banco de semillas en especies que viven en zonas desérticas es importante, ya que las condiciones que promueven la germinación y permiten el establecimiento de plántulas se presentan ocasionalmente (Mandujano *et al.* 1997, Rojas-Aréchiga y VázquezYanes 2000, Sánchez Hermes *et al.* 2012), por lo que al haber semillas viables en el suelo podrían en algún momento llegar a germinar y establecerse. Se ha reportado la retención de frutos y semillas en varios géneros de cactáceas, entre los cuales se menciona al género *Ariocarpus* (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1991). Este estudio presenta los primeros datos sobre la dinámica de retención de las semillas entre el tejido de la planta madre de *A. kotschoubeyanus* y de su proceso de germinación. Los frutos de *A. kotschoubeyanus* maduran hundidos en el tejido lanoso del ápice de la planta madre. Cuando los frutos maduran, estos se secan y debido a que presentan dehiscencia, una porción de las semillas en ellos contenidas es liberada. La proporción de semillas retenidas o liberadas depende de que tan inmerso o escondido se encuentre el fruto entre el tejido de la planta madre. Se registraron frutos en la planta madre completamente inmersos mientras que otros estaban parcial o totalmente expuestos. Así que, la proporción de semillas retenidas puede variar, como se reportó para *Mammillaria solisioides*. donde un gran número de plantas liberaron sucesivamente todas sus semillas, mientras que otras retuvieron hasta el 80% de ellas (Rodríguez-Ortega *et al.* 2006). Para el caso de *A. kotschoubeyanus* las semillas liberadas, permanecen sobre la planta madre y debido a su pequeño tamaño (1.3mm de diámetro (Uribe-Salazar datos en preparación)) pueden ser dispersadas por factores abióticos como el viento y la lluvia o bióticos como el acarreo por hormigas, aunque hasta la fecha esto no ha sido registrado en el campo.



En *A. kotschoubeyanus* la porción del fruto retenido y las semillas en ellos contenidos o las semillas individuales, permanecen entre el tejido lanoso del ápice y los tubérculos. Los nuevos tubérculos formados en la región apical del tallo desplazan a los anteriores a la región subapical reteniendo las semillas que en ellos se encontraban. En el campo se observó que la compactación del tejido del tallo puede variar con las condiciones de humedad del ambiente, de tal manera que en época más húmeda el espacio entre los tubérculos se incrementa y las posibilidades de liberación de las semillas contenidas entre los tubérculos se incrementan.

Rodríguez-Ortega *et al.* (2006) reportaron para tres especies del género *Mammillaria* que una pequeña porción de semillas permanece retenida en el tallo subterráneo. Para el caso de *A. kotschoubeyanus* no se observaron semillas retenidas en el tallo subterráneo, por lo que la liberación de las semillas que aún permanecían entre las estructuras del tejido materno podría darse en el momento en el que los tubérculos más externos mueren y se desprenden de la planta madre. La presencia de serotinia y la dinámica de la pérdida de tubérculos en *A. kotschoubeyanus*, podría ser un fenómeno de gran importancia ya que favorece la persistencia de bancos de semillas aéreas en la planta madre como se ha sugerido en otras cactáceas como en *Echinocactus platyacanthus* (López-López 2006) y en algunas especies del género *Mammillaria* (Rodríguez-Ortega *et al.* 2006, Peters *et al.* 2009). Esta estrategia permitiría la exploración de condiciones ambientales variables de un año a otro, como las variaciones en la precipitación (Ellner y Shmida, 1981, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006) y permitiría a los individuos cubrir diversas apuestas en la que los fenotipos con germinación tardía podrían verse favorecidos sobre los fenotipos con germinación rápida según lo expuesto por Philippi y Seger (1989) y Rodríguez-Ortega *et al.* (2006).

El mayor porcentaje de germinación se observó en las semillas retenidas entre los tubérculos que formaban el cuarto anillo (semillas de más de 13 años de edad), mientras que los valores más bajos se observaron en las semillas de los frutos recientemente formados, así como en las semillas colectadas del ápice de la planta. Esto sugiere que las semillas de *A. kotschoubeyanus* requieren de un tiempo para madurar antes de su germinación, lo cual coincide con observaciones previas, donde se encontró que semillas provenientes de frutos recientes tuvieron un menor porcentaje de germinación en comparación con las semillas colectadas de entre los tubérculos más externos (Arroyo-Pérez 2014).

En conclusión, la retención de semillas en la población de *A. kotschoubeyanus* en Tolimán, Querétaro, México, es un fenómeno recurrente en los individuos, ya que en el 86.6 % de las plantas examinadas retenían semillas viables entre sus tubérculos, lo que refuerza la idea de la existencia de serotinia en esta especie. La presencia de un banco de semillas aéreo facilitado por la retención de semillas entre los tubérculos, así como la dinámica de la pérdida de tubérculos podrían estar jugando un papel muy importante en la estructura y dinámica de poblaciones de esta especie, por lo que la integración de estos fenómenos en estudios de dinámica poblacional es un aspecto crítico para comprender el comportamiento demográfico de especies raras como *Ariocarpus kotschoubeyanus*.

### Referencias

- Amritphale D., Gutch, A. y Hsiao A. I. 1993 Acidification, growth promoter and red light effects on germination of skotodormant seeds of *Hygrophila auriculata*. *Environmental and Experimental Botany*, 33: 471–477.
- Arroyo-Pérez E. 2014. Características de la Historia de Vida de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (CACTACEAE) en el Estado de Querétaro. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México.
- Arroyo-Pérez E., Jiménez-Sierra C.L., Zavala-Hurtado J.A., Flores-Rivas J., Salgado-Ugarte I.H. 2019 Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de *Neolloydia conoidea* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 97 (4): 579-587.
- Barrios, D., Sánchez, J. A., Flores, J., y Jurado, E. 2020. Seed traits and germination in the Cactaceae family: A review across Americas. *Botanical Sciences*, 98(3): 417-440.
- Baskin C., y J. M. Baskin. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego, Calif.
- Bowers J., 2000. “Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank?” *Journal of Arid Environments*, 45: 197-205.
- Bravo-Hollis H. Sánchez-Mejorada H. (1991) Las cactáceas de México. Vol. II. Ed. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Cano-Salgado A., Zavala-Hurtado J. A., Orozco-Segovia A., Valverde- Valdés M. T. y Pérez-Rodríguez P. 2012. Composición y abundancia del banco de semillas en una

- región semiárida del trópico mexicano: patrones de variación espacial y temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 437-446
- Cluff G. J. y Roundy B.A. 1988. Germination responses of desert salt grass to temperature and osmotic potential. *Journal of Range Management*, 41: 150–153.
- De Viana M. L., 1999. “Seed production and seed bank of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) in northwestern Argentina”. *Tropical Ecology*, 40: 79-84
- Ellner S., y A. Schmida. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia*, 51: 133 – 144.
- El-Sharkawi H. M. y Farghali K. A. 1988. Interactive effects of water potential and temperature on carbohydrate allocation in germinating seeds of three desert perennials: the role of water potential. *Journal of Arid Environments*, 14: 255–265.
- Flores J. A., Arredondo y Jurado E. 2005. Comparative Seed Germination in Species of *Turbinicarpus*: an Endangered Cacti Genus. *Natural Areas Journal*, 25:183–187
- Flores J. y Briones O. 2001. Plant life form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments*, 47: 485–497
- Flores J., Jurado E., Arredondo A., 2006. “Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico”. *Seed Science Research*, 16: 149-155.
- Godínez-Álvarez H., Ortega-Baes P. 2007. Mexican cactus diversity: environmental correlates and conservation priorities. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81: 81–87.
- Gómez-Hinostrosa C., Hernández H. M. 2000. Diversity, geographic distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 9: 403-418.
- Hernández H. M., Godínez H., 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26: 33-52.
- Hernández H. M., R. T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. I. Distribution patterns. *Conservation Biology*, 9: 1176-1188.
- Lamont A. A., Le Maitre D. C., Cowling R. M., Enlight N. J. 1991 . Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review*, 57: 277 – 317.

- Lamont B. B., Enright N. J. 2000. Adaptive advantages of aerial seed banks. *Plant Species Biology*, 15: 157 – 166.
- López-López, J.V., 2006. “Banco de semillas de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (Cactaceae) y especies asociadas en una región semiárida de la Reserva de la Biosfera ‘Barranca de Metztitlán’, Hidalgo”. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Maguire J. D. 1962. Speed of germination aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*, 2: 176-177.
- Mandujano M. D. C., Golubov J., Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 36: 259–266.
- Midgley J. 2000. What are the relative costs, limits and correlates of increased degree of serotiny? *Austral Ecology*, 25: 65 – 68.
- Nobel P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University, Press. Cambridge, Inglaterra. 270pp.
- Peters E. M, Martorell C., Ezcurra E. 2009. The adaptive value of cued dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera*, a small globose cactus. *American Journal of Botany*, 96: 537–541.
- Philippi T., y Seger J. 1989. Hedging one’s evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 41–44.
- Potter R. L., Ueckert D. N., Petersen J. L. McFarland M. L. 1986. Germination of fourwing saltbush seeds: interaction of temperature, osmotic potential, and pH. *Journal of Range Management*, 39: 43–46.
- Rodríguez-Ortega C., Franco M., M. C. Mandujano. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology*, 7: 533 – 544.
- Rojas-Aréchiga M., Batis A. I., 2001. “Las semillas de cactáceas, ¿forman bancos en el suelo?” *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 46: 76-82.
- Rojas-Aréchiga M., Vázquez-Yanes C. 2000. “Cactus seed germination: a review”. *Journal of Arid Environments*, 44: 85-104.

- Rojas-Aréchiga. 2014. Patrones de respuesta fotoblástica en semillas de cactáceas: un enfoque ecológico y filogenético. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, México.
- Sánchez H. L., Manzanero G. I. 2012. Germinación y latencia comparativa de especies del género *Mammillaria* (Cactaceae) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*, 57(1): 4-15.
- SAS. 2012. JMP ® 10.0.0. Copyright © Institute Inc. All Rights Reserved.
- Shapiro S. S., Wilk M. B. 1965. An analysis of variance for normality (complete samples). *Biometrika*, 52: 591-611.
- Steadman K. J. 2004. Dormancy release during hydrated storage in *Lolium rigidum* seeds is dependent on temperature, light quality, and hydration status. *Journal of Experimental Botany*, 55: 929–937.
- Uribe-Salazar Y. 2016. Efecto del tamaño de las semillas en la germinación y supervivencia de las plántulas de dos especies de cactáceas. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México.

## DISCUSIÓN GENERAL

La investigación aquí presentada sobre el “Éxito reproductivo y germinación de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* (Cactaceae) en una zona semiárida de Querétaro” desarrollada en los cuatro capítulos que componen esta tesis se puede condensar evocando las hipótesis planteadas inicialmente y haciendo algunos señalamientos precisos sobre ellas:

Hipótesis 1: Si las especies simpátricas aquí estudiadas presentan similitud floral y muestran una floración secuencial o escalonada, es probable que compartan un alto porcentaje de polinizadores.

Esta hipótesis se comprobó, en el Capítulo I, ya que las especies presentan una gran similitud floral y una floración secuencial y comparten un alto porcentaje de polinizadores, lo cual podría ser ventajoso, tanto para las cactáceas como para los polinizadores.

Hipótesis 2: Si las especies estudiadas presentan eventos de floración sincrónica, es probable que su éxito reproductivo se reduzca en comparación al éxito reproductivo de eventos de floración escalonados.

Esta hipótesis no se pudo comprobar ya que aunque se tiene evidencia de que puede ocurrir floración sincrónica entre las especies estudiadas, durante el tiempo de estudio esto no ocurrió, por lo que este punto queda pendiente para futuros estudios (Capítulo I).

Hipótesis 3: Si *A. kotschoubeyanus* presenta un periodo corto de floración, es probable que presente una alta sincronía floral. Y en caso de presentarse pulsos discretos de floración, estos podrían presentar diferencias en su sincronía y estar altamente relacionada con el éxito reproductivo.

En el Capítulo II, se comprueba que *A. kotschoubeyanus* es una especie con un periodo de floración relativamente corto (41-54 días) comparado con los de otras cactáceas globosas. Sin embargo, se encontró que los valores de sincronía floral evaluados a través de los índices de sincronía de Augspurger y de Marquis presentan valores relativamente bajos y se encontró que estos valores de sincronía no estaban relacionados con los valores de éxito reproductivo (*fruit set* y *seed set*) tanto del evento completo de floración como de cada uno de los pulsos de floración.

Hipótesis 4: Si *N. conoidea* presenta un periodo de floración largo y se parte de la suposición de que la sincronía floral está inversamente relacionada con la longitud del período de floración de una población, entonces, es probable que, a nivel general, exista una baja sincronía y que no exista una relación con el éxito reproductivo, pero esta sincronía y su relación con el éxito reproductivo podría variar a lo largo del período reproductivo si se detectan pulsos discretos de floración.

En el Capítulo III, se confirma que *N. conoidea* presenta un periodo de floración largo y que su sincronía floral es baja como se esperaba. Además, se encontraron pulsos discretos de floración para los dos años de estudio observándose una variación en los índices de sincronía y el éxito reproductivo de estos pulsos, aunque no se encontró relación entre la sincronía y los valores de éxito reproductivo.

Por último, aunque no se presentó como hipótesis inicial, en el Capítulo IV, se presenta evidencia de que *A. kotschoubeyanus* presenta el fenómeno de serotinia, ya que las plantas madres retienen parte de las semillas producidas y estas permanecen viables a través del tiempo. Con respecto a la germinación de las semillas de *N. conoidea* se encontró que su viabilidad se incrementa con el tiempo y que algunas semillas pueden germinar en la obscuridad, lo que lleva a suponer que las semillas de esta especie presentan fotoblastismo neutro.

Los datos presentados en esta tesis permiten un acercamiento a la biología reproductiva de dos especies de cactácea que coexisten en una zona semiárida de Querétaro y abre nuevas interrogantes sobre la historia de vida de los polinizadores y la importancia que las flores de las cactáceas tienen en la coexistencia de las especies en las comunidades xerófilas.

## CONCLUSIONES GENERALES

- La época reproductiva de las dos especies de estudio se encuentra desfasada en el tiempo. *Ariocarpus kotschoubeyanus* es una especie con un corto período reproductivo, con una floración otoñal, mientras que *Neolloydia conoidea* presentó un período reproductivo más largo, con floración en la primavera y el verano.
- Las flores de las especies estudiadas son muy similares, en forma, tamaño, color, tiempo de vida (dos días), comportamiento y en la producción de polen. Son polinizadas por abejas solitarias nativas y por la abeja social exótica *A. mellifera*.
- La separación en los períodos de floración y las similitudes en las flores de estas especies simpátricas podría ser un factor importante en la coexistencia de las especies estudiadas, ya que pueden utilizar los mismos polinizadores y evitar la competencia interespecífica.
- En lo que respecta al sistema de apareamiento y de cruce, ambas especies presentan un sistema de apareamiento xenógamo obligado, mientras que para el sistema de cruce los experimentos de polinización sugieren que *A. kotschoubeyanus* presenta un sistema mixto con tendencia a la entrecruza y *N. conoidea* un sistema de entrecruza.
- El patrón de floración para las dos especies fue diferente, *A. kotschoubeyanus* presentó un patrón de floración bimodal, mientras que *N. conoidea* presentó un patrón de floración en pulsos (multimodal), con gaps entre modas o pulsos.
  
- Los índices de sincronía poblacional estimados para *A. kotschoubeyanus* y *N. conoidea* reflejan una sincronía floral baja para ambas especies tanto por período completo de floración como por pulsos y esta no se encuentra correlacionada con el éxito reproductivo.
- Las semillas de *N. conoidea* de mayor edad presentaron un mayor porcentaje de germinación que las semillas más recientes (semillas de 2014= 82.8% vs semillas de 2016= 66.6%) y las semillas germinadas en oscuridad tuvieron un porcentaje de germinación muy bajo (6.4%), lo que sugiere que la mayoría de las semillas producidas son fotoblásticas positivas.



- El 86.6 % de las plantas examinadas de *A. kotschoubeyanus* retenían semillas entre sus tubérculos. Las semillas que presentaron mayor porcentaje de germinación fueron las semillas que se encontraban retenidas en el cuarto anillo y las semillas recientes colectadas de los frutos o del ápice de la planta presentaron los porcentajes más bajos de germinación. Un banco de semillas aéreo en esta especie podría estar jugando un papel muy importante en la estructura y dinámica de sus poblaciones.

Este trabajo representa el primer acercamiento a la biología reproductiva de *N. conoidea* y se representa el primer reporte sobre reproducción de una de las poblaciones más sureñas de *A. kotschoubeyanus* así como el primer estudio sobre serotinia en esta especie.

## **ANEXO**



## FENOLOGÍA, SINCRONÍA FLORAL Y ÉXITO REPRODUCTIVO DE *NEOLLOYDIA CONOIDEA* (CACTACEAE)

## PHENOLOGY, FLORAL SYNCHRONY AND REPRODUCTIVE SUCCESS OF *NEOLLOYDIA CONOIDEA* (CACTACEAE)

ERIKA ARROYO-PÉREZ<sup>1,2</sup>, CECILIA LEONOR JIMÉNEZ-SIERRA<sup>2\*</sup>, JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA-HURTADO<sup>2</sup>, JOEL FLORES-RIVAS<sup>3</sup>  
E ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO-UGARTE<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Ciudad de México, México.

<sup>2</sup> Laboratorio de Ecología. Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Ciudad de México, México.

<sup>3</sup> Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica/División de Ciencias Ambientales, San Luis Potosí, México.

<sup>4</sup> Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

\* Autor de correspondencia: cecl\_jsierra@hotmail.com

### Resumen

**Antecedentes:** Los estudios sobre los patrones de floración, sincronía floral y éxito reproductivo en cactáceas son incipientes y de muchas especies se desconoce prácticamente su biología reproductiva como ocurre con la cactácea globosa *Neolloydia conoidea*.

**Preguntas:** ¿Cómo es el patrón de floración a nivel poblacional? ¿Cómo es la sincronía floral? y ¿Existe relación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo?

**Especie:** *Neolloydia conoidea* Britton & Rose (Cactaceae)

**Sitio de estudio y fechas:** Municipio de Toluimán en Querétaro, México. Dos años de observaciones (N = 146 individuos en 2015; 142 en 2016) en una población de *Neolloydia conoidea*.

**Métodos:** Censo de las flores en anthesis y análisis de la fenología de floración a través de Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) y componentes gaussianos. Determinación de la sincronía floral a través de los índices de Augspurger ( $S_A$ ) y de Marquis ( $S_M$ ) y comparación del éxito reproductivo (fruit set y seed set) por año y por pulsos.

**Resultados:** *Neolloydia conoidea* presentó un patrón de floración con 5 a 6 pulsos discretos al año. La sincronía por año y por pulsos fue baja y no se correlacionó con el éxito reproductivo.

**Conclusiones:** *Neolloydia conoidea* presenta un patrón de floración en pulsos con bajos niveles de sincronía. Este es el primer registro de dicha estrategia para una cactácea globosa, aunque un patrón similar ya ha sido reportado para una cactácea columnar. Sugerimos que esto podría representar una estrategia de "bet hedging" en el sitio de estudio.

**Palabras clave:** Estimadores de densidad por kernel, patrón de floración, proporción de frutos, proporción de semillas.

### Abstract

**Background:** Studies on flowering patterns, floral synchrony and reproductive success in cacti are incipient. Reproductive biology of most cacti species is unknown, such as the case of the globose cactus *Neolloydia conoidea*.

**Questions:** How is the pattern of flowering at the population level? How is the floral synchrony? Is there a relationship between floral synchrony and reproductive success?

**Species:** *Neolloydia conoidea* (DC.) Britton & Rose (Cactaceae).

**Study site and dates:** Municipality of Toluimán, Querétaro, México. Two years of observations (N = 146 individuals in 2015, 142 in 2016) in a population of *Neolloydia conoidea*.

**Methods:** Census of flowers in anthesis and analysis of flowering phenology through Kernel Density Estimators (KDE) and Gaussian components. Determination of floral synchrony through Augspurger ( $S_A$ ) and Marquis ( $S_M$ ) indexes and comparison of reproductive success (fruit set and seed set) per year and per pulse.

**Results:** *Neolloydia conoidea* presents a flowering of pulsed pattern with low synchrony levels. This is the first record of this strategy for a globose cactus, although a similar pattern has already been reported for a columnar cactus. We suggest that this could represent a reproductive strategy of "bet hedging" on study site.

**Conclusions:** *Neolloydia conoidea* presents a pattern of flowering in pulses with low levels of synchrony. This is the first record of such a strategy for a globose cactus, although a similar pattern has already been reported for a columnar cactus. We suggest that this could represent a "bet hedging" strategy at the study site.

**Keywords:** Flowering pattern, fruit set, kernels' density estimators, seed set.



La floración es el proceso dentro del ciclo de vida de las angiospermas con el cual se inicia la reproducción sexual (Fenner 1998, Jiménez-Sierra & Matías-Palafox 2010, Márquez *et al.* 2013). El periodo de floración puede definirse como el intervalo de tiempo en el que los individuos de una población producen flores, exponiéndolas a posibles agentes polinizadores (Primack 1985, Rathke & Lacey 1985, Fenner 1998). El periodo de la floración puede estar restringido tanto por factores exógenos como endógenos. Entre los factores exógenos encontramos factores abióticos como la temperatura, el periodo de lluvia, la humedad relativa y el fotoperiodo (Rathke & Lacey 1985, Fenner 1998, Borchert *et al.* 2004) y bióticos como la disponibilidad de polinizadores, de dispersores y depredadores de semillas (Elzinga *et al.* 2007, Giorgis *et al.* 2015). Como factores endógenos se encuentran las características evolutivas y filogenéticas propias de cada especie, las cuales condicionan la velocidad de respuesta de los organismos para la formación de flores (Marquis 1988, Fenner 1998, Fox 2003), así como la cantidad de recursos almacenados por los organismos, donde el tamaño y la arquitectura de la especie son importantes (Ollerton & Lack 1998). Debido al conjunto de factores antes mencionados es posible entonces, encontrar una gran variedad de patrones fenológicos de floración aun dentro de una misma comunidad. (Gentry 1974, Augspurger 1983, Newstrom *et al.* 1994).

La fenología floral puede ser descrita a diferentes niveles: intraindividual, poblacional y a nivel de comunidad (Newstrom *et al.* 1994, Kudo 2006, Munguía-Rosas & Sosa 2010). Entre los principales aspectos considerados para la descripción de la fenología floral se encuentran: la fecha de inicio (aparición de la primera flor); la fecha de finalización, la duración, así como la sincronía floral (Newstrom 1994, Munguía-Rosas & Sosa 2010). La sincronía floral es la coincidencia en la producción de flores en un tiempo determinado y suele ser cuantificada a través de diversos índices (Janzen 1967, Augspurger 1983, Domínguez & Dirzo 1995, Crone & Lesica 2004, Michalski & Durka 2007, Munguía-Rosas & Sosa 2010). La importancia de la sincronía floral radica en la potencial ventaja que ésta otorgaría sobre el éxito reproductivo de las plantas que requieren de polinización cruzada (Augspurger 1983, Marquis 1988, Mahoro 2002, Kudo 2006, Michalski & Durka 2007), ya que ésta aumentaría la disponibilidad de consortes (mate availability) (Gentry 1974) y reduciría la limitación de polen (Gentry 1974, Mori & Pipoly 1984). Sin embargo, aunque las probabilidades de entrecruzamiento se incrementarían con la sincronía floral, también es probable que existan umbrales en la densidad del recurso que puedan promover una baja movilidad de los polinizadores, con lo que se podría incrementar la geitonogamia o polinización entre las flores de un mismo individuo (Rathke & Lacey 1985). Según Augspurger (1983) altos valores de sincronía de floración poblacional se asocian con: a) Cortos periodos de floración; b) Altas densidades poblacionales; c) Altas densidades de flores efímeras y d) La presencia de botones florales latentes que están a la espera de un estímulo ambiental que detonan su desarrollo. En contraste, las especies con baja sincronía floral presentan largos periodos de floración, sin claros factores ambientales que actúen como disparadores

de este proceso, además de que no presentan botones florales latentes y sus poblaciones presentan bajas densidades.

En México, los estudios sobre fenología floral en cactáceas son incipientes, a pesar de que el país es uno de los principales centros de diversificación de dicha familia. La mayor parte de estos estudios, se han centrado en cactáceas columnares dado que tanto sus flores como sus frutos son recursos importantes para vertebrados como aves y murciélagos (Mandujano *et al.* 2010). En lo que respecta a las cactáceas globosas, las cuales no son tan conspicuas como las columnares, se sabe que algunas especies pueden tener periodos de floración que se extienden por varios meses como ocurre en *Thelocactus leucacanthus* Britton & Rose ssp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanov. (Martínez-Ramos 2017) y *Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg ssp. *recurvus* (Arias *et al.* 1997). La producción de flores de estas cactáceas constituye recursos potenciales para pequeños vertebrados e insectos, algunos de los cuales actúan como agentes polinizadores. En los tres estudios existentes sobre sincronía floral en cactáceas globosas, incluyendo a *Ferocactus cylindraceus* (Engelm.) Orcutt (cuyo periodo de floración es de 20-23 semanas); *F. wislizeni* Britton & Rose (con un periodo de floración de 13-15 semanas) (McIntosh 2002) y *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K. Schum de Tamaulipas (con un periodo de floración de 7 días), no se ha encontrado una correlación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo (McIntosh 2002, Salomé-Díaz 2014).

Nuestro estudio se centra en una población de la pequeña cactácea globosa, *Neolloydia conoidea* (DC.) Britton & Rose que habita en el estado de Querétaro, en la cual hemos observado que la floración se presenta durante la primavera y el verano. Sin embargo, hasta la fecha no hay estudios detallados sobre su fenología floral y se desconoce si ésta es continua o se presentan pulsos en los que se alternan periodos de floración con periodos en los que no se observan flores. Nuestro objetivo general fue describir el patrón de floración de *N. conoidea* a nivel poblacional, y de manera particular: a) determinar la sincronía floral a lo largo del periodo de floración y, en su caso, dentro de pulsos discretos de producción de flores y b) indagar sobre la posible existencia de una relación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo. Así, partiendo de la suposición de que la sincronía floral estaría inversamente relacionada con la longitud del periodo de floración en una población (Augspurger 1983) y de que una mayor sincronía favorecería el entrecruzamiento (Augspurger 1983, Michalski & Durka 2007), avanzamos la hipótesis de que, a nivel general, habría una baja relación entre sincronía y éxito reproductivo, pero que esta relación sería variable a lo largo del periodo reproductivo en caso de encontrarse pulsos discretos de floración. Nuestras preguntas de investigación fueron: ¿Cómo es el patrón de floración a nivel poblacional? ¿Cómo es la sincronía floral? y ¿Existe relación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo?

#### Materiales y métodos

*Especie.* *Neolloydia conoidea* es una cactácea cortamente cilíndrica. Al inicio, su tallo es simple y con la edad se



ramifica, alcanzando hasta 15 cm de altura (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991). Esta especie se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta la región central de México (Guzmán *et al.* 2003). Las flores emergen de las axilas de los tubérculos apicales o subapicales y son de 3 a 4 cm de longitud, de color magenta (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991). La antesis es diurna, las flores abren dos días y requieren de polinización cruzada, para la formación de semillas, ya que la especie es autoincompatible. Los himenópteros (*Apis mellifera* y otras abejas solitarias nativas) actúan como sus principales polinizadores (E. Arroyo-Pérez, datos no publicados). *Neolloydia conoidea* es una planta ornamental apreciada por los coleccionistas y aunque no se encuentra en alguna categoría de riesgo, es altamente vulnerable por las múltiples actividades humanas, donde el cambio de uso del suelo, el pisoteo del ganado y la colecta directa de ejemplares son los factores principales que ponen en riesgo a las poblaciones en el estado de Querétaro (Scheinvar 2004).

**Sitio de estudio.** El sitio de estudio se encuentra en la región centro oeste del estado de Querétaro, México, cerca del poblado de San Miguel Tolimán, municipio de Tolimán. La vegetación presente es matorral xerófilo micrófilo en donde las especies dominantes son *Acacia vernicosa* Stand.; *Fouquieria splendens* Engelman (Fouquieriaceae); *Karwinskia humboldtiana* Schult & Zucc. (Rhamnaceae); *Lippia graveolens* Kunth (Verbenaceae) y *Parthenium incanum* Kunth (Asteraceae) (Scheinvar 2004). También se encuentran representadas otras especies de cactáceas como *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F. M. Knuth; *Coryphantha radians* Britton & Rose; *C. erecta* Lem.; *Echinocereus cinerascens* Lem.; *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto; *Ferocactus latispinus* Britton y Rose; *Mammillaria parkinsonii* Ehrenb.; *M. perbella* Hildm. ex K. Schum. y *Thelocactus leucacanthus* Britton & Rose (Scheinvar 2004). El área de estudio pertenece a la zona árida queretano-hidalguense, región Sierra Madre Oriental. En el sitio el sustrato es calizo intercalado con afloramientos de lutitas (Arroyo-Pérez 2014, Bayona 2016). El clima es estepario semi seco templado con lluvias en verano. El mes más cálido es mayo cuando se alcanzan temperaturas máximas entre 22.5 y 30 °C y el mes más frío es febrero con temperaturas que oscilan entre 4.5 y 14 °C. La precipitación anual oscila entre 380 a 470 mm y los meses con mayor cantidad de lluvia van de mayo a octubre (CONAGUA 2010, Bayona 2016).

**Fenología de la floración.** En febrero de 2015 dentro de una hectárea, se marcaron 200 individuos de *N. conoidea*. Durante la época reproductiva de 2015 y 2016 (marzo-noviembre) se siguieron individualmente, a través de censos semanales, las flores en antesis presentes en estos individuos. Solamente los organismos con una altura mayor a 4 cm, produjeron estructuras reproductivas, por lo que se contó con 146 individuos para 2015 y 142 para 2016 (ya que algunos individuos desaparecieron). A partir de estos datos se elaboraron matrices de floración/individuo/día. La frecuencia de producción de flores/día, fue analizada a través de Esti-

madores de Densidad por Kernel (EDK) (Tarter & Kronmal 1976, Chambers *et al.* 1983, Silverman 1986, Fox 1990, Härdle 1991, Salgado-Ugarte *et al.* 2000, Salgado-Ugarte 2002, Salgado-Ugarte *et al.* 2005) y el programa Stata (StataCorp. 2013). La distribución multimodal resultante representa una distribución mezclada la cual puede considerarse compuesta por distribuciones gaussianas individuales. La separación de los componentes gaussianos de esta distribución se hizo mediante el método de Bhattacharya (1967) con las rutinas de cómputo de Salgado-Ugarte *et al.* (1994; 2005). Los valores de las medias de estos componentes, más menos una desviación estándar fueron considerados como intervalos para la evaluación de la sincronía floral y del éxito reproductivo/pulso.

**Sincronía floral.** La sincronía floral ha sido evaluada mediante el uso de diversos índices (Poole & Rathcken 1979, Augspurger 1983, Marquis 1988, Bolmgren 1998, Mahoro 2002, Giorgis *et al.* 2015). A nivel poblacional, los índices más utilizados han sido el de Augspurger ( $S_A$ ) y el de Marquis ( $S_M$ ). Ambos producen resultados que oscilan entre 0 y 1, donde 1 representa la máxima sincronía y cero la ausencia de ésta (Michalski & Durka 2007). No obstante, el índice de Augspurger, ha sido criticado debido a su dependencia a la duración de la floración y a la falta de consideración del número de flores producidas sincrónicamente, es decir que se limita a la presencia o ausencia de flores/individuo (Bolmgren 1998, Michalski & Durka 2007). En este trabajo se presentan los resultados obtenidos con el empleo de ambos índices. El índice de Augspurger se calculó con la finalidad de hacer comparaciones con otros estudios de cactáceas, en los cuales este índice ha sido empleado (McIntosh 2002, Munguía-Rosas & Sosa 2010, Salomé-Díaz 2014). Sin embargo, presentamos también el índice de Marquis ya que éste es apropiado cuando los individuos producen varias flores sincrónicamente (Bolmgren 1998, Michalski & Durka 2007) como ocurre con *N. conoidea*.

El índice de sincronía de Augspurger (1983) ( $S_A$ ) fue calculado como:

$$S_A = \left( \frac{1}{n-1} \right) \times \left( \frac{1}{f_i} \right) \times \sum_{j=1}^n e_{ij}$$

donde  $n$  es el número de individuos en la población,  $f_i$  es el número de días del individuo  $i$  en floración y  $e$  el número de días que ambos individuos  $i$  y  $j$  estuvieron en floración sincrónica.

Mientras que el índice de sincronía de Marquis (1998) ( $S_M$ ), fue calculado como:

$$S_M = \sum_{i=1}^n \left( \frac{x_i}{\sum_{i=1}^n x_i} \right) \times p_i$$

donde  $x_i$  es el número de flores de cada individuo en el tiempo  $t$ ,  $\sum x_i$  es el número total de flores de cada individuo durante todo el período de floración,  $n$  es el número de días que los individuos están en floración y  $p_i$  es la proporción de todas las plantas con flores en el día  $t$ . Ambos índices fueron calculados utilizando el paquete "Flower" (Mi-

chalski & Durka 2007), en R 3.4.0 (R Development Core Team 2007).

**Éxito reproductivo.** El éxito reproductivo por año y pulsos se evaluó a través del fruit set y el seed set que son medidas generalmente empleadas en estudios de biología reproductiva (Mandujano *et al.* 2010). El fruit set se calculó, como la probabilidad de paso de una flor a fruto y el seed set, como la probabilidad de paso de óvulo a semilla. El promedio de óvulos/flor se obtuvo a partir del conteo de los óvulos de 20 flores de 20 individuos diferentes de *N. conoidea*, las cuales fueron colectadas en mayo de 2015. El número de semillas por fruto se obtuvo a partir de los frutos provenientes de los diferentes pulsos de floración. El seed set sólo se pudo calcular para el 2016 cuando se contó con frutos completos de la especie de estudio.

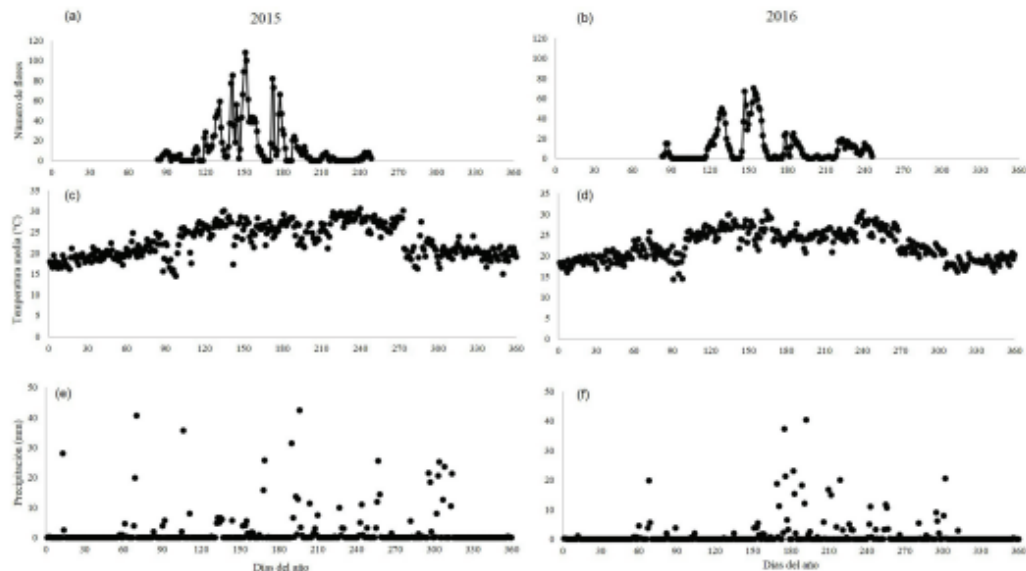
Para determinar el efecto de la sincronía sobre el éxito reproductivo (fruit set y seed set) se utilizaron análisis no paramétricos de correlación (Spearman,  $\rho$ ) ya que los datos no presentaron normalidad. Para determinar diferencias significativas de los parámetros estudiados a través del tiempo (índices de sincronía, fruit set y seed set) se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis con nivel de significancia de 0.05. En caso de encontrarse diferencias significativas se empleó la prueba de Wilcoxon para determinar cuáles pulsos eran diferentes. Para la comparación de la amplitud promedio de los pulsos entre años, se aplicó una ANOVA, ya que este parámetro presentó una distribución normal. Todos los

análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el software estadístico JMP® v10.0.0.

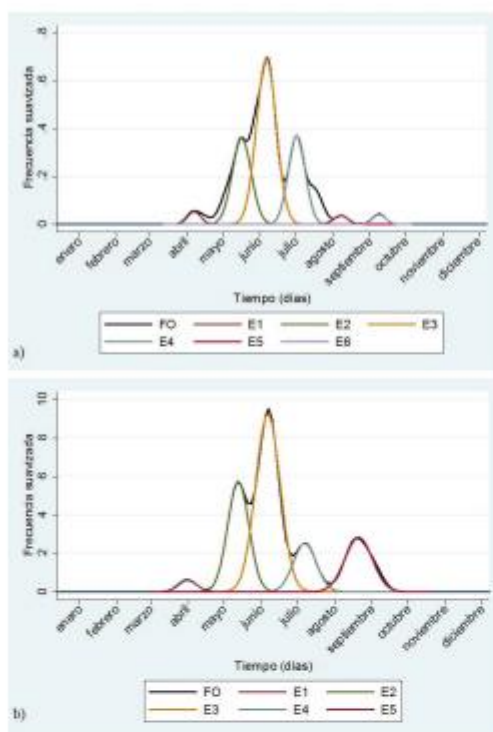
**Resultados**

El periodo de floración de *N. conoidea*, ocurrió durante la primavera y verano (de marzo a septiembre), tanto en 2015 como en 2016, lo cual coincide aproximadamente con la época más cálida y lluviosa para el sitio (Figura 1). Para ambos años, la floración poblacional no fue continua durante estos siete meses, sino que se presentaron varios pulsos separados por periodos de entre cuatro y 26 días en los que no se observaron flores. El análisis de la distribución del número de flores diarias en antesis en la población a través de EDK mostró 6 modas para 2015 y 5 modas para el 2016 (Figura 2).

La amplitud de los pulsos varió entre 11 y 23 días considerando ambos años, con una media de 14 ( $\pm$  2.75) días para el primer año y de 18 ( $\pm$  4.38) días para el segundo año, no encontrándose diferencias significativas entre éstas (Tablas 1 y 2). La frecuencia de floración/pulso, varió entre 19 y 435 flores en el 2015 y entre 19 y 408 en el 2016. En el tercer pulso de floración para ambos años se presentó la máxima frecuencia (Tabla 2). El porcentaje de individuos con flores/pulso también varió, presentándose los porcentajes más altos para ambos años durante el tercer pulso (con 77 y 86 % de los individuos, respectivamente) (Tabla 2).

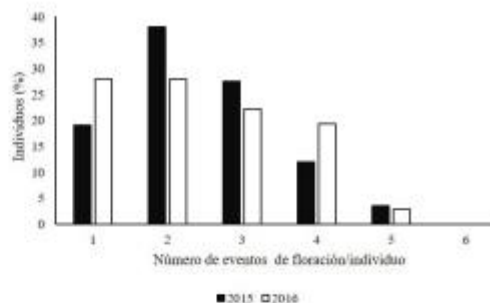


**Figura 1.** Fenología floral de *N. conoidea*. Cantidad de flores en antesis por día: a) para 2015; b) para 2016; c y d) temperatura media diaria por año; e y f) precipitación diaria para los dos años de estudio.



**Figura 2.** Componentes gaussianos de la floración diaria (flores en antesis) en la población de *N. conoidea* determinados a través del análisis de Estimadores de Densidad por Kernel (EDK). Las medias de estos componentes  $\pm$  IDE corresponden a los límites de cada uno de los pulsos de floración analizados: a) Floración 2015; b) Floración 2016. (FO = Frecuencia observada y E = amplitud de cada pulso).

El número de pulsos en los que participó cada individuo a lo largo del año es variable, encontrándose que solamente 27 individuos (19 %) en 2015 y 39 (27 %) en 2016, produjeron flores en tan solo un pulso. Por lo que 119 en 2015 (81 %) y 103 en 2016 (73 %) de los individuos reproductores produjeron flores en más de un pulso/año. No se encontró ningún individuo que participara en los seis pulsos del 2016 y tan



**Figura 3.** Porcentaje de individuos de *N. conoidea* por número de pulsos en los que produjeron flores por año.

sólo cinco individuos (3 %) en 2015 y cuatro individuos (2 %) en 2016 produjeron flores en cinco pulsos (Figura 3).

El valor medio del índice de sincronía de floración de Augspurger ( $S_A$ ) para el primer año fue mayor que para el segundo ( $0.19 \pm 0.005$  vs.  $0.15 \pm 0.006$ ) (Tabla 1). El  $S_A$  de los pulsos del primer año varió entre 0.16 y 0.34 y para el segundo entre 0.16 y 0.42. Al comparar los  $S_A$  de los pulsos intra anuales se encontraron diferencias significativas (Tabla 2). En lo que se refiere a los valores medios anuales obtenidos a través del índice de sincronía de Marquis ( $S_M$ ), se encontró la misma tendencia que la mostrada con el índice de Augspurger, aunque las diferencias no resultaron significativas ( $2015 = 0.41 \pm 0.068$  vs.  $2016 = 0.33 \pm 0.029$ ) (Tabla 1). Los valores de sincronía de Marquis para los pulsos intra anuales, oscilaron entre 0.23 y 0.54 para el primer año y entre 0.23 y 0.48 para el segundo año, encontrándose diferencias significativas intra anuales (Tabla 2). Para ambos años los pulsos con los valores más altos de sincronía tienden a presentarse en los cuatro primeros pulsos.

El fruit set promedio del primer año fue más alto que el del segundo ( $2015 = 0.67 \pm 0.022$  vs.  $2016 = 0.58 \pm 0.023$ ) (Kruskal-Wallis con nivel de significancia de 0.05) (Tabla 1). Se observaron diferencias significativas intra anuales en los valores medios de fruit set (Tabla 2) y aunque el patrón observado no es claro, los valores más bajos tienden a presentarse en los primeros pulsos, incrementándose hacia los pulsos intermedios (para el 2015) o últimos (para el 2016). En lo que respecta al seed set promedio para el 2016 (único año en el que este parámetro pudo ser calculado), su valor medio fue

**Tabla 1.** Parámetros anuales de la floración de una población de *Neolloydia conoidea*: Frecuencia = Número de flores producidas al año;  $S_A$  = Índice de sincronía de Augspurger;  $S_M$  = Índice de sincronía de Marquis (Media  $\pm$  Error Estándar).

Año	Núm. pulsos	Amplitud por pulso (días)	Frecuencia	$S_A$	$S_M$	Fruit set	Seed set
2015	6*	14 ( $\pm 2.75$ ) <sup>a</sup>	930 <sup>a</sup>	0.19 ( $\pm 0.006$ ) <sup>a</sup>	0.41 ( $\pm 0.068$ ) <sup>a</sup>	0.67 ( $\pm 0.022$ ) <sup>a</sup>	-
2016	5*	18 ( $\pm 4.38$ ) <sup>a</sup>	907 <sup>a</sup>	0.15 ( $\pm 0.004$ ) <sup>a</sup>	0.33 ( $\pm 0.029$ ) <sup>a</sup>	0.58 ( $\pm 0.023$ ) <sup>a</sup>	0.69 $\pm 0.08$
		$\chi^2 = 0.16; P = 0.90$	$F = 3.08; P = 0.11$	$\chi^2 = 0.58; P > 0.25$			

Superíndices con letras diferentes señalan diferencias significativas prueba Wilcoxon ( $P < 0.05$ ).



**Tabla 2.** Parámetros de los pulsos de floración de *N. conoidea*:  $S_A$  = Índice de sincronía de Augspurger;  $S_M$  = Índice de sincronía de Marquis (Media  $\pm$  Error estándar).

Año Individuos	Pulsos	Amplitud por pulso (días)	Individuos con flores (%)	Frecuencia (Número de flores)	$S_A$	$S_M$	Fruit set	Seed set
2015 N = 146	1ro	11	14.97	28	0.32(0.12) <sup>ab</sup>	0.41(0.23) <sup>ab</sup>	0.37(0.48) <sup>b</sup>	-
	2do	17	56.29	195	0.23(0.08) <sup>a</sup>	0.36(0.31) <sup>b</sup>	0.69(0.42) <sup>a</sup>	-
	3er	17	77.24	435	0.34(0.04) <sup>a</sup>	0.54(0.40) <sup>a</sup>	0.72(0.36) <sup>a</sup>	-
	4to	15	49.10	227	0.31(0.11) <sup>ab</sup>	0.54(0.69) <sup>a</sup>	0.73(0.38) <sup>a</sup>	-
	5to	13	10.17	19	0.24(0.09) <sup>abd</sup>	0.30(0.18) <sup>b</sup>	0.37(0.48) <sup>b</sup>	-
	6to	11	11.37	26	0.16(0.06) <sup>d</sup>	0.23(0.17) <sup>b</sup>	0.57(0.47) <sup>ab</sup>	-
2016 N = 142	1ro	11	11.9	24	0.42(0.19) <sup>a</sup>	0.48(0.30) <sup>a</sup>	0.29(0.39) <sup>b</sup>	0.66(0.01) <sup>a</sup>
	2do	17	57.04	229	0.23(0.08) <sup>a</sup>	0.34(0.29) <sup>ab</sup>	0.50(0.43) <sup>ab</sup>	0.76(0.03) <sup>a</sup>
	3er	19	85.91	408	0.27(0.04) <sup>b</sup>	0.41(0.30) <sup>a</sup>	0.56(0.40) <sup>ab</sup>	0.56(0.05) <sup>a</sup>
	4to	19	42.95	227	0.21(0.05) <sup>a</sup>	0.29(0.23) <sup>bc</sup>	0.59(0.44) <sup>ab</sup>	0.71(0.07) <sup>a</sup>
	5to	23	40.84	19	0.16(0.05) <sup>d</sup>	0.23(0.16) <sup>a</sup>	0.66(0.40) <sup>a</sup>	0.74(0.05) <sup>a</sup>

Para cada año, letras diferentes en la misma columna representan diferencias significativas, prueba Wilcoxon ( $P < 0,05$ ).

de 0.69 ( $\pm 0.08$ ) no encontrándose diferencias significativas entre pulsos. Además, no se encontraron correlaciones entre la sincronía floral evaluada a través del índice de Augspurger y del índice de Marquis con el éxito reproductivo determinado a través del fruit set y el seed set (Tabla 3).

**Discusión**

El periodo de floración de la población de *N. conoidea* se extendió por siete meses. Este patrón podría ser unimodal si al principio aparecieran pocas flores y su número se in-

crementará con el tiempo hasta llegar a un máximo y luego disminuiría al final de la floración (Stephenson 1982). No obstante, al observar este proceso con detalle se distinguen pulsos de floración de entre 11 y 23 días separados por intervalos de entre 4 y 26 días en los que no se presentan flores. En las gráficas de dispersión se visualizan varios picos de floración y el análisis de estas frecuencias a través de EDK nos permitió estimar el número de modas o pulsos/año. Patrones de floración en pulsos han sido descritos para especies de la familia Juncaceae donde los pulsos aunados a una alta sincronía de floración parecen favorecer la polinización anemófila

**Tabla 3.** Correlaciones entre los Índice de sincronía: Augspurger ( $S_A$ ) y Marquis ( $S_M$ ) y el éxito reproductivo: fruit set y seed set. Por año y pulsos intra anuales. (Coeficientes de correlación de Spearman ( $P < 0.001$ )).

	$S_A$ Fruit set		$S_M$ fruit set		$S_A$ Seed set		$S_M$ Seed set	
	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P
2015	0.0808	0.134	-0.0477	0.3766				
1er	0.2251	0.3851	0.2341	0.3657				
2do	-0.0816	0.4718	0.0432	0.7001				
3er	0.1229	0.1636	-0.1634	0.0632				
4to	0.08	0.4752	0.2333	0.3674				
5to	-0.0843	0.7478	-0.1839	0.0981				
6to	-0.1257	0.608	0.0867	0.7243				
	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P	$\rho$	P
2016	-0.0519	0.341	0.0631	0.2466	-0.1637	0.1183	-0.1307	0.1582
1er	-0.4235	0.0907	0.3594	0.1566	0.2356	0.2901	0.2385	0.1259
2do	0.0658	0.5594	0.0848	0.4518	-0.0023	0.3256	-0.1578	0.0230
3er	0.0223	0.8076	0.1338	0.1416	0.2556	0.251	0.0852	0.4521
4to	0.2204	0.0878	0.1358	0.2967	-0.1278	0.6523	-0.0880	0.1456
5to	0.0094	0.9439	0.1412	0.2904	-0.3201	0.2554	-0.5891	0.0927



de estas especies (Michalski & Durka 2007). Dentro de la familia Cactaceae solo para la especie columnar *Pilosoce-reus leucocephalus*, se ha descrito un patrón de floración en pulsos, el cual muestra una baja sincronía (Munguía-Rosas & Sosa 2010). Sin embargo, en los estudios antes mencionados, el comportamiento pulsado de la floración se refiere al número de pulsos observados por individuo. Nuestro enfoque, en cambio se basa en la frecuencia de flores abiertas/día a nivel poblacional, en cuyo caso los pulsos podrían ser resultado de floraciones alternantes de distintos individuos o el producto de floraciones repetidas de los mismos individuos. Para *N. conoidea*, los pulsos observados parecen ser producto en su mayor parte de pulsaciones a nivel de individuos, ya que entre el 81 y 73 % de estos produjeron flores en más de un pulso por año. Este patrón no ha sido reportado en ninguna cactácea globosa, ya que generalmente los estudios de fenología floral se han abocado a determinar la duración del periodo de floración y los picos observados a través de censos mensuales o quincenales sin un seguimiento individual de las flores (McIntosh 2002, Nassar & Ramírez 2004, Matias-Palafox *et al.* 2017). Solamente encontramos en la literatura un trabajo donde se evidencia la ocurrencia de pulsos en la cactácea columnar *Pilosocereus leucocephalus* (Munguía-Rosas & Sousa 2010).

Se ha sugerido que para las especies polinizadas por vectores bióticos, un patrón de floración intermitente permitiría una distribución de los recursos florales en un periodo de tiempo más largo, con lo cual se minimizarían los riesgos de presentar un solo evento de reproducción, en el cual cambios azarosos en los factores bióticos (florivoría o limitación de polinizadores) o abióticos (variaciones atípicas en las temperaturas o en los patrones de precipitación) podrían impactar drásticamente sobre el éxito reproductivo (Fox 1990, Inouye & McGuire 1991, Gómez 1993). Aunque, la propuesta más aceptada para explicar el patrón de floración en pulsos corresponde a una estrategia evolutiva de diversificación de apuestas a través del tiempo o "bet hedging" (Bawa 1983), que además favorecería la presencia del recurso floral para los polinizadores (McIntosh 2002, Michalski & Durka 2007, Munguía-Rosas & Sosa 2010), este supuesto aún no ha sido probado. Por otro lado, Munguía-Rosas & Sosa (2010), sugieren que aspectos de competencia por los recursos entre las flores y el desarrollo de los frutos podría también estar involucrado en el desarrollo de esta estrategia. Otros factores que podrían influir en la presencia de este patrón son fluctuaciones en factores ambientales como la temperatura y la humedad, aunque factores bióticos como la competencia interespecífica por polinizadores podrían ser también fuerzas selectivas importantes (Kudo 2006). Por lo cual en futuros estudios estos factores deberían ser explorados.

Los valores medios de sincronía de Augspurger ( $S_A$ ) en *N. conoidea*, para los periodos de floración anual estudiados fueron de 0.19 para 2015 y de 0.15 para 2016. Estos valores constituyen los valores más bajos de sincronía floral reportados hasta la fecha para la familia cactácea, *i.e.*: *Ferocactus cylindraceus* ( $S_A = 0.50$ ) y *F. wislizeni* ( $S_A = 0.75$  y  $0.80$ ) (McIntosh 2002); *P. leucocephalus* ( $S_A = 0.25$  y  $0.31$ ) (Munguía-Rosas & Sosa, 2010); *Ariocarpus kotschoubeyanus*

( $S_A = 0.3$  y  $0.6$ ); *A. fissuratus* ( $S_A = 0.7$ ) y *A. trigonus* ( $S_A = 0.65$ ) (Salomé-Díaz 2014). Los valores bajos encontrados en *N. conoidea*, podrían estar relacionados con su largo periodo de floración (7 meses), así como por el hecho de que la mayor parte de los individuos produjeron flores en varios pulsos al año y a que la longevidad de las flores solo es de dos días (E. Arroyo-Pérez, datos no publicados). Los valores más altos observados en otras cactáceas corresponden a especies con cortos periodos de floración como *F. wislizeni* con una floración de seis semanas y con un marcado pico (McIntosh 2002) y *A. fissuratus* con cuatro días de floración (Salomé-Díaz 2014).

A través del índice de Augspurger  $S_A$ , se encontraron diferencias significativas entre años, sin embargo, estas diferencias no resultaron significativas con el índice de Marquis  $S_M$ . Esto podría deberse a que el índice de Marquis toma en cuenta el número de flores por individuo, mientras que el índice de Augspurger simplemente considera la presencia o ausencia de flores/individuo (Bolmgren 1998, Michalski & Durka 2007, Freitas & Bolmgren 2008). Dado que no existen otros reportes de sincronía floral evaluados con el  $S_M$  para cactáceas, se optó por presentar los resultados de ambos índices quedando los resultados obtenidos mediante el  $S_M$  como referencia para estudios posteriores. Debido a que la especie requiere de polinización cruzada y es polinizada por abejas sociales y solitarias (E. Arroyo-Pérez, datos no publicados), los valores bajos de fruit set de los primeros pulsos/año, pueden ser resultado de la escasez de visitantes florales debido al incipiente despliegue floral, como ha sido sugerido en otros estudios (Thomson 1980, Salomé-Díaz 2014).

Volviendo a nuestros supuestos, confirmamos que *N. conoidea* es una especie que presenta un periodo de floración largo y que su sincronía floral es baja como se esperaba. La presencia de pulsos discretos fue constatada para los dos años de estudio, al igual que una variación en los índices de sincronía calculados para estos pulsos. Al igual que en otros estudios en cactáceas, no se encontró una correlación entre la sincronía floral y el éxito reproductivo (McIntosh 2002, Munguía-Rosas & Sosa 2010, Salomé-Díaz 2014). Esta falta de correlación puede deberse a que la sincronía es menos importante en las especies polinizadas por animales (Munguía-Rosas & Sosa 2010), donde otros factores como la presencia de polinizadores efectivos, la disponibilidad de recursos de la planta, la abundancia de floríferos y cambios climáticos, pueden jugar un papel más importante (Fenner 1998).

Volviendo a nuestras preguntas de investigación concluimos que la fenología de floración de *N. conoidea* es pulsada y que se presenta una baja sincronía floral y que el éxito reproductivo no está correlacionado con la sincronía floral. Es imperativo, el desarrollo de estudios sobre la fenología de diversas especies de cactáceas con metodologías similares, lo que permitiría hacer comparaciones para dilucidar las causas próximas y últimas de la presencia de diferentes patrones de floración.

#### Agradecimientos

Al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa

(UAM-I). Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (266150) por la beca otorgada a EAP. A los proyectos Ecología, genética y aprovechamiento de los recursos vegetales en las zonas semiáridas de México (UAM-I), Red de investigación temática CONACyT Áreas Naturales protegidas (RENANP) y Red Socioecos-CONACyT a CLJS por el apoyo financiero para el trabajo de campo. Agradecemos a L. Matias-Palafox por el conocimiento compartido, a J. Hernández F., B. Mancera T. y R. Vega G. por su apoyo en campo y a un revisor anónimo por sus acertados comentarios.

#### Literatura citada

- Arias S, Gama-López S, Guzmán-Cruz LU. 1997. Fascículo 14, Cactaceae. In: Medina LR, Sánchez Ken JK, García MA, Arias MS, eds. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN fascículo: 968-36-6011-8
- Arroyo-Pérez E. 2014. *Características de la Historia de Vida de Ariocarpus kotschoubeyanus (Cactaceae) en el Estado de Querétaro*. MSc. Thesis, Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Augsburger CK. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* **15**: 257-267. DOI: <https://doi.org/10.2307/2387650>
- Bawa K. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little JR, eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology*, pp. 394-410. ISBN-13: 978-0442246761
- Bayona CA. 2016. Los suelos en el estado de Querétaro. In: Jones RW, Serrano CV, eds. *Historia Natural de Querétaro*. Querétaro, México: Universidad Autónoma de Querétaro, pp. 667-87. ISBN: 9786075132440
- Bhattacharya CG. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* **23**: 115-135.
- Bolmgren K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproduction phenology. *Oikos* **82**: 411-415. DOI: <https://doi.org/10.2307/3546986>
- Borchert RM, Meyer SA, Felger RS, Porter-Bolland L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography* **13**: 409-425. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00111.x>
- Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol. II. México, DF: Universidad Autónoma de México.
- Chambers JM, Cleveland WS, Kleiner B, Tukey PA. 1983. *Graphical methods for data analysis*. Belmont, CA: Chapman and Hall/CRC. ISBN-13: 978-0412052712
- CONAGUA [Comisión Nacional del Agua]. 2010. Información climatológica por estado. <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=qro> (Consultado: diciembre 8, 2018)
- Crone E, Lesica P. 2004. Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant. *Ecology* **85**: 1944-1954. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0256>
- Domínguez CA, Dirzo R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selective on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* **9**: 204-216. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01237757>
- Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 432-439. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.006>
- Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**: 78-91. DOI: <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00053>
- Fox GA. 1990. Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany* **77**: 1508-1518. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb12563.x>
- Fox GA. 2003. Assortative mating and plant phenology: evolutionary and practical consequences. *Evolutionary Ecology Research* **5**: 1-18.
- Freitas L, Bolmgren K. 2008. Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. *Brazilian Journal of Botany* **31**: 721-724. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042008000400017>
- Gentry AH. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68. DOI: <https://doi.org/10.2307/2989698>
- Giorgis MA, Cingolani AM, Gurvich DE, Astegiano J. 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass and number of five coexisting *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Córdoba Mountain, Argentina. *Journal of the Torrey Botanical Society* **142**: 220-230. DOI: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00017.1>
- Gómez JM. 1993. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant *Hormatophylla spinosa* (Crucifera). *Journal of Ecology* **81**: 605-613. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261659>
- Guzmán U, Arias S, Dávila P. 2003. *Catálogos de las cactáceas mexicanas*. México, DF: Universidad Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN 970-9000-20-9
- Härdle W. 1991. *Smoothing Techniques. With Implementations in S*. Nueva York: Springer-Verlag. ISBN-13: 978-0387973678
- Inouye DW, McGuire AD. 1991. Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): implications for climate change. *American Journal of Botany* **78**: 997-1001. DOI: <https://doi.org/10.2307/2445179>
- Janzen DH. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**: 620-37. DOI: <https://doi.org/10.2307/2406621>
- Jiménez-Sierra C, Matias-Palafox ML. 2010. "La sexualidad en las plantas". *Revista Digital Universitaria*. 11(8) <http://www.revista.unam.mx/vol.11/num8/art75/index.html> (Consultado: noviembre 25, 2018)
- Kudo G. 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: Harder LD, Barrett CH, eds. *Ecology and Evolution of Flowers*, pp. 139-158, New York: Oxford University Press. ISBN-13: 978-0198570868



- Mahoro S. 2002. Individual flowering Schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany* **80**: 82-92. DOI: <https://doi.org/10.1139/b01-136>
- Mandujano MC, Carrillo-Angeles I, Martínez-Peralta C, Golubov J. 2010 Reproductive biology of Cactaceae. In: Ramawat KG, eds. *Desert Plants*. Berlin: Springer-Verlag. DOI: 10.1007/978-3-642-02550-1; eISBN: 978-3-642-02550-1
- Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA, Vázquez SS. 2013. *Biología de angiospermas*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 6070227050, 9786070227059
- Marquis RJ. 1988. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arietanum*: causes and consequences. *Ecology* **69**: 1552-1565. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941653>
- Martínez-Ramos LM, Mejía Rosas M, Rojas-Aréchiga M, Mandujano MC. 2017. La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *Schmollii*. *Cactáceas y Suculentas mexicanas* **62**: 13-22.
- Matias-Palafox ML, Jiménez-Sierra CL, Golubov J, Mandujano MC. 2017. Reproductive ecology of the threatened "star cactus" *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences* **95**: 1-14. DOI: <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.780>
- McIntosh ME. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* **159**: 1-13. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1015589002987>
- Michalski S, Durka W. 2007. Synchronous Pulsed Flowering: Analysis of the Flowering Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany* **100**: 1271-1285. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcm206>
- Mori SA, Pipoly JJ. 1984. Observations on the "big-bang" flowering on *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). *Brittonia* **36**: 337-341 DOI: <https://doi.org/10.2307/2806595>
- Munguía-Rosas MA, Sosa VJ. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (cactaceae, tribe Cereeae) a columnar catus whit asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology* **211**: 191-201. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9784-z>
- Nassar JM, Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics Evolution* **248**: 31-44. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0193-4>
- Newstrom L, Frankie G, Baker H. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**: 141-159. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Ollerton J, Lack A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* **139**: 35-47. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1009798320049>
- Poole RW, Ratheke BJ. 1979. Regularity, randomness and aggregation in flowering phenologies. *Science* **203**: 470-471. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.203.4379.470>
- Primack RB. 1985. Patterns of flowering phenology on communities, populations, individuals, and single flowers. In: White J, eds. *The Population Structure of Vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers, pp. 571-593. ISBN-13: 978-9401089272
- R Core Team. 2007. R, a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0 <http://www.R-project.org> (Consultado: septiembre 25, 2018)
- Rathke B, Lacey EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 179-214. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>
- Salgado-Ugarte IH, Shimizu M, Taniuchi T. 1994. Semi-graphical determination of Gaussian components in mixed distributions. *The Stata Technical Bulletin Reprints* **18**: 15-27.
- Salgado-Ugarte IH, Shimizu M, Taniuchi T, Matsushita K. 2000. Size frequency analysis by averaged shifted histograms and kernel density estimators. *Asian Fisheries Science* **13**: 1-12.
- Salgado-Ugarte, IH. 2002. *Suavización no paramétrica para análisis de datos*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN. 970-32-0292-6.
- Salgado-Ugarte IH, Gómez-Márquez JL, Peña-Mendoza B. 2005. *Métodos actualizados para el análisis de datos biológicos-pesqueros*. Universidad Nacional Autónoma de México. 970-32-3120-9
- Salomé-Díaz AJ. 2014. *Patrón de floración y su relación con el éxito reproductivo en *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tula, Tamaulipas, México*. BSc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Scheinvar L. 2004. *Flora cactológica del estado de Querétaro. Diversidad y riqueza*. México: Fondo de Cultura Económica. ISBN: 968167314X, 9789681673147
- Silverman BW. 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. London: Chapman & Hall. ISBN: 9780412246203
- StataCorp. 2013. Stata: Release 13. Statistical Software. College Station, TX: StataCorp LP. <https://www.stata.com/manuals13/u.pdf> (Consultado: septiembre 20, 2018)
- Stephenson AG. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? *Evolution* **36**: 762-767. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1982.tb05442.x>
- Tarter ME, Kronmal RA. 1976. An introduction to the implementation and theory of nonparametric density estimation. *The American Statistician* **30**: 105-112. DOI: <https://doi.org/10.2307/2683854>
- Thomson JD. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. *Ecology* **61**: 572-79. DOI: <https://doi.org/10.2307/1937423>

---

**Editor de sección:** Eduardo Ruiz-Sanchez

**Contribuciones de los autores:** EAP (<http://orcid.org/0000-0002-0178-3444>): Trabajo de campo, análisis de datos y redacción. CLJS (<http://orcid.org/0000-0003-0984-1925>): Análisis de datos y redacción. JAZH (<http://orcid.org/0000-0003-3665-5159>): Redacción y revisión. JFR (<http://orcid.org/0000-0001-8856-6022>): Redacción y revisión. IHSU (<http://orcid.org/0000-0001-5543-922X>): Análisis de datos.





Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

# ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00100

Matrícula: 2143800419

Éxito reproductivo y germinación de *Ariocarpus kotschoubeyanus* y *Neolloydia conoidea* (Cactaceae) en una zona semiárida de Querétaro.

Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 17:00 horas del día 10 del mes de diciembre del año 2020 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DRA. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA  
DRA. ANA LAURA IBAÑEZ AGUIRRE  
DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA  
DR. NUMA POMPILIO PAVON HERNANDEZ  
DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO



ERIKA ARROYO PEREZ  
ALUMNA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: ERIKA ARROYO PEREZ

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

## APROBAR

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

REVISÓ

MTRA. ROSALVA BEDRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTA

DRA. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA

VOCAL

DRA. ANA LAURA IBAÑEZ AGUIRRE

VOCAL

DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

VOCAL

DR. NUMA POMPILIO PAVON HERNANDEZ

SECRETARIO

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO