

# Demografía floral de *Ferocactus robustus*

Piña Hugo<sup>1\*</sup> & Flores-Martínez Arturo<sup>2</sup>

## Resumen

En este trabajo se evaluó el desarrollo de botones florales de *Ferocactus robustus* hasta la formación de frutos maduros con semillas, en una estación reproductiva en el año de 1998. Esta es una especie que produce estructuras reproductivas durante todo el año, sin embargo tiene un pico floral en los meses donde la precipitación pluvial es mayor. Con respecto al comportamiento floral se encontró que la antesis de *F. robustus* es diurna y dura dos días. Los botones iniciados durante el pico floral desarrollan hasta fruto en porcentajes bajos (14.9%). A pesar de que ocurren pérdidas importantes en el paso de botón iniciado a botón de 10 a 20 mm, las pérdidas más significativas se dan en las fases posteriores a la formación de las flores. Muchas flores (54.4%) se abortan inmediatamente después de la antesis, lo que sugiere que los recursos pueden tener un papel importante. Se observa una fuerte depredación de frutos inmaduros lo que reduce aún más la formación de frutos con semillas viables. En comparación a otras angiospermas tiene un asentamiento de frutos alto, pero en relación a otras cactáceas es muy bajo.

**Palabras clave:** Botones florales, demografía floral, fenología, Tehuacán

## Abstract

Reproductive success in angiosperms depends on the amount of flowers that produce viable seeds. We studied the floral demography of *Ferocactus robustus* in one population at Zapotitlán Salinas, Puebla, México during 1998. Flowering occurs throughout the year, but it is more common during the rainy season. Anthesis occurs during the daytime and lasts up to two days. Around 300 floral buds were followed to fruit set. The development of flower buds was interrupted only in 14% of the cases, and fruit abortion was observed in 54.4%. Total fruit predation was estimated as 98%. The species displayed low fruit set in comparison to other cacti.

**Key words:** floral bud, floral demography, floral phenology, Tehuacan

## Introducción

El éxito de la reproducción sexual en las plantas con flor depende del destino que tienen las flores producidas. En los procesos

reproductivos de las plantas se desarrollan diversas fases: la producción de flores, frutos y semillas (Stephenson 1981), y en las particularidades resultantes de la interacción con los polinizadores (Howe

<sup>1</sup> Universidad Autónoma Indígena de México, Ingeniería Forestal y Desarrollo Sustentable. Juárez 39, C.P. 81890, Mochicahui, El Fuerte, Sinaloa, México.

<sup>2</sup> Dirección General de Estadística e Información Ambiental. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Semarnat. Boulevard Adolfo Ruiz Cortines no. 4209. Jardines en la Montaña, cp. 14210. Tlalpan, México D. F.

\* Autor de correspondencia: hugo\_uaim@hotmail.com



FOTO 1. Individuo de *Ferocactus robustus* en floración en el que se observa su forma de crecimiento cespitoso.

& Westley 1997). Cada planta tiene su biología floral, es decir, diferentes rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos que resultan en diferentes niveles de atracción de ciertos polinizadores (Bosch 1992). Aspectos como la producción de flores, el comportamiento floral, la cantidad y calidad de recompensas, la cantidad de semillas producidas, la aborción de flores y frutos, entre otros, participan de forma importante en el éxito reproductivo de las plantas, entendido como la cantidad de semillas fértiles producidas por una planta en un evento reproductivo (Waser 1983a).

Se ha reportado que tanto el número de flores como el tiempo en que se efectúa su producción pueden influir en la capacidad de atracción de ciertos visitantes (Waser 1983a,b; Zimmerman 1988). El número de flores producidas tiene relación con la cantidad de semillas posibles de formarse, lo cual obviamente estará relacionado con la cantidad de nuevas plantas que pueden establecerse, además de que es una adaptación para atraer polinizadores específicos (Proctor *et al.* 1996; Faegri & van der Pijl 1972). Las sincronías entre la floración y la actividad de los polinizadores favorecen la

adecuación de las plantas, mientras que las asincronías la limitan (Thompson & Willson 1979; Bailey & Ridsell-Smith 1991).

Las plantas están especialmente su-peditadas a la acumulación de recursos y a la asignación de éstos al crecimiento, manutención y reproducción (Willson 1979). Después de la fertilización y fusión del núcleo del endospermo, las semillas en desarrollo producen pulsos hormonales que se cree controlan el crecimiento y diferenciación de los frutos jóvenes (Stephenson 1981), además de jugar un papel primario en la movilización de recursos (Tamas *et al.* 1979). Los recursos necesarios para el desarrollo de los frutos y semillas provienen de diversas fuentes; los nutrientes inorgánicos y el agua se transportan vía xilema, mientras que los carbohidratos y los nutrientes reciclados de órganos vegetativos entran a los frutos vía floema (Stephenson 1981; Coombe 1976). También los frutos pueden utilizar recursos asimilados en años previos y que se encuentran almacenados en los tejidos (Stephenson 1981). Los recursos disponibles para la reproducción pueden variar entre episodios reproductivos según las condiciones ambientales y la ocurrencia

de la herbivoría, la competencia inter e intraespecífica, y la mortalidad, entre otros aspectos (Stephenson 1980).

De esta forma, la aborción de flores y frutos se encuentra relacionada con la disminución en la producción de hormonas y con el aumento en la cantidad de inhibidores del crecimiento, como el ácido abscísico y etileno (Stephenson 1980; 1981). Los daños causados por agentes bióticos o abióticos en los frutos provocan también aborción. Se ha reportado, por ejemplo, que heladas causan gran mortalidad de frutos, al igual que la depredación de semillas por insectos (en frutos jóvenes). La interrupción selectiva del desarrollo de frutos dañados, puede ser entendida como un mecanismo que permite que las plantas dejen de asignar recursos a frutos que no contribuirán a una futura generación (Stephenson 1981).

La competencia entre frutos y la aborción tienden a incrementarse con la escasez de recursos, y con el número de frutos iniciados. Por ejemplo, en algunas plantas, los periodos de producción de frutos son seguidos por periodos de fuerte abscisión. Se ha reportado que la proporción de frutos sobrevivientes es una función de la disminución del número de frutos iniciados (Stephenson 1980; 1981; Udovic & Aker 1981). La evidencia sugiere que la maduración de frutos es selectiva para muchas especies; las flores y los frutos jóvenes maduran selectivamente de acuerdo a aspectos como el orden de polinización, el número de semillas en desarrollo, la fuente de polen o alguna combinación de éstos (Bertin 1982). En una inflorescencia o individuo determinado, los frutos de las primeras flores polinizadas, tienen más posibilidades de madurar que los frutos de flores que son polinizados más tardíamente (Wyatt 1982).

En este trabajo se presenta un estudio de demografía floral de *Ferocactus robustus*, que dilucidó el destino y las particularidades del desarrollo de los botones florales, la producción y depredación de frutos y la aborción.

## Material y métodos

*Ferocactus robustus* (Link ex Otto) modificado de Britton *et* Rose, *Cactaceae* 3:135, 1922.

Planta cespitosa que forma montículos de grandes dimensiones, con numerosas cabezuelas (Foto 1). Posee tallos ovoides o cilíndricos, que tienen diámetros muy variables por encima de 10 cm, y son de color verde (en diferentes tonalidades). El número de costillas es de 8 (Foto 2; algunos individuos presentan 10), son prominentes y algo engrosadas bajo las areolas. Las areolas son circulares, miden alrededor de 8 mm de diámetro, se encuentran distantes entre sí por arriba de 3.5 cm, y están provistas de fieltro color castaño claro. El número de espinas radiales es de 10 a 14, las superiores son setosas y las inferiores parecidas a las centrales, son radiadas de color más claro. El número de espinas centrales es de 4 a 6, son radiadas de sección transversal angulada y a veces algo aplanadas, anilladas y rectas, de color purpúreo rojizo o grises (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991) (Foto 3).

La longitud y ancho de las flores es variable, por encima de los 3 cm de longitud, son infundibuliformes, de color amarillo (en diferentes tonalidades); el pericarpelo está cubierto de escamas imbricadas anchas y redondeadas, en transición con los segmentos exteriores del perianto, los cuales son de color amarillo con la franja media roja o a veces sin franja, y están mucronados; los segmentos interiores del perianto son lanceolados, angostos, y agudos. El número de lóbulos del estigma es de 10 y son amarillos. El fruto es ovoide, de tamaño variable partiendo de 2 cm de longitud y un poco menos de anchura,

son de color amarillo cuando están maduros y tienen escamas deltoides. Las semillas miden aproximadamente 1.5 mm de longitud y tienen testa reticulada negra (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991).

### Fenología floral

Para determinar la dinámica de la floración de *Ferocactus robustus*, se realizaron censos de flores en la zona de estudio, en un área aproximada de 300 × 200 m, durante cada 15 días aproximadamente, durante el año de 1998. Para relacionar la cantidad de lluvia que se presentó en la zona con los patrones de floración observados, se obtuvieron datos de precipitación en la estación meteorológica más cercana (en Zapotitlán Salinas, Puebla) y se realizó una regresión lineal (Zar 1984).

### Demografía floral

**Desarrollo de botones florales.** Para realizar el seguimiento de los diferentes estadios fenológicos de los primordios y botones florales de *F. robustus* hasta la formación y maduración del fruto, se marcaron 289 botones de reciente formación (de 1 a 10 mm de ancho) y se registró su desarrollo cada quince días, a partir del mes de abril hasta julio de 1998. Durante este tiempo se registraron los diferentes eventos que ocurrieron durante su desarrollo como la desecación de botones, interrupción del crecimiento, formación de la flor, formación y aborción de frutos y finalmente la maduración.

**Crecimiento de botones florales.** Con base en el estudio de demografía floral, se realizó una estimación aproximada del número de días de desarrollo de 129 botones florales de diferentes dimensiones iniciales (3 a 15 mm) que alcanzaron a transformarse en fruto (partiendo de abril de 1998). El número de días de desarrollo se calculó, en la mayoría de los casos, tomando

en cuenta los intervalos entre las fechas de monitoreo.

## Resultados

### Fenología floral

Aunque *F. robustus* florece durante todo el año, presenta una floración máxima en los meses de agosto y septiembre, lo que coincide con la presencia de precipitaciones pluviales que ocurrieron de forma abundante durante el año (1998) (Fig. 1). En el mes de junio se observó una considerable abundancia de flores debido posiblemente a la presencia temprana de lluvias.

En general la producción de flores se encontró relacionada de manera significativa con la precipitación ( $R^2 = 0.52$ ,  $F = 9.83$ ,  $P = 0.0119$ ), lo que muestra que el recurso hídrico es importante para el desarrollo de botones florales.

### Demografía floral

**Desarrollo de botones florales.** El 13.5 % de los botones florales inicialmente marcados no alcanzaron a desarrollarse en flor (39 del total), esto es que el 86.5% de los botones florales muestreados se desarrollaron en flores (250) (Fig. 2). En el siguiente estadio se observó que una considerable cantidad de flores no alcanzaron a desarrollarse en frutos inmaduros (54.4%, 136 flores), alcanzando este estadio sólo el 45.6 % del total de las flores (114 frutos), lo que muestra que únicamente el 39.4 % de los botones iniciales se desarrollaron en frutos inmaduros. Se observó también que el 62.2 % de los frutos inmaduros no alcanzó a madurar (71 frutos) por efecto de la depredación, lo que indica que el 37.8 % pasó al siguiente estadio (43 frutos), y constituye sólo el 14.3 % de los 289 botones inicialmen-

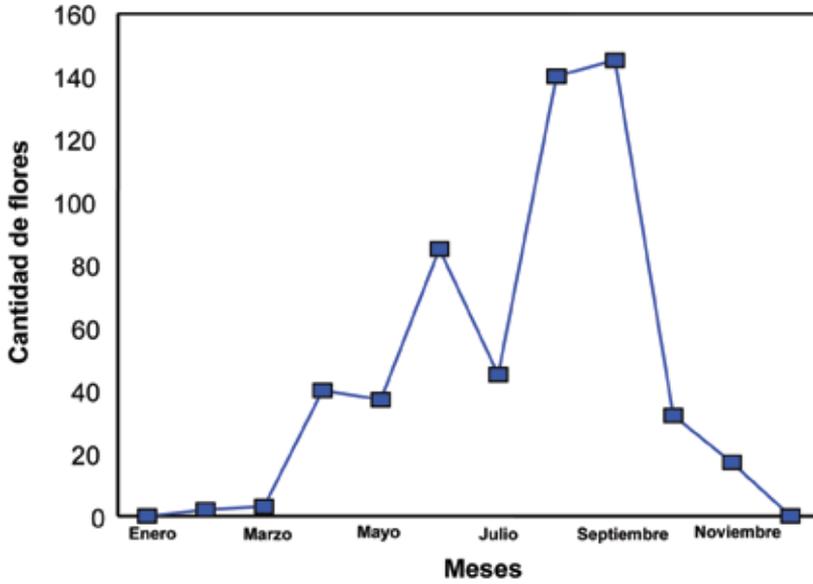


FIGURA 1. Floración de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Datos de la población de Plan de Fierro en 1998.

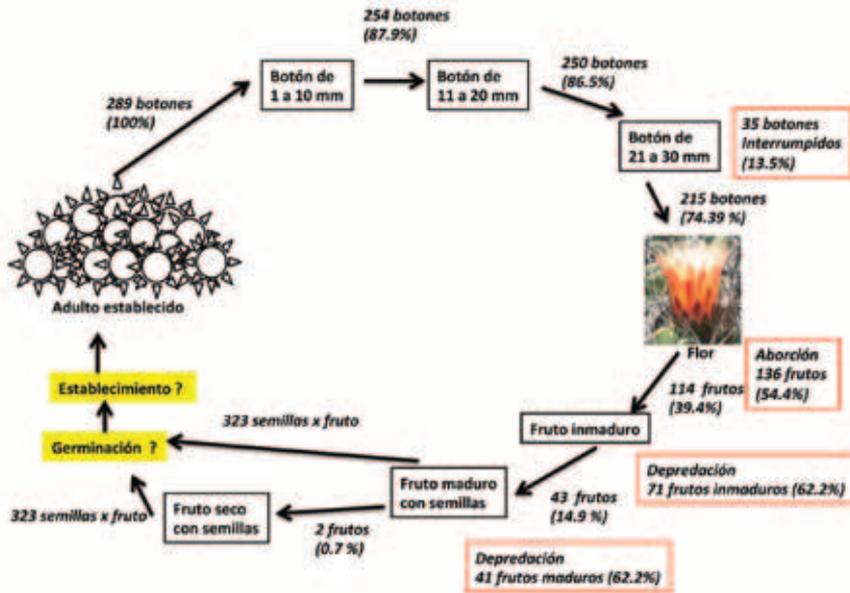


FIGURA 2. Demografía floral de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Se especifica el número de elementos que pasa a la siguiente etapa y la proporción con respecto al número de botones inicial. Las cajas rojas indican las pérdidas importantes en el proceso de desarrollo de botones a frutos maduros. Los bloques amarillos indican los procesos que no se determinaron en este trabajo y no se conoce su contribución demográfica.



FOTO 2. Tallos o cabezuelas de *Ferocactus robustus* donde se aprecian las 8 costillas que presentan.

te marcados. Con respecto al último estadio se observó que de los 43 frutos maduros sólo 2 frutos pasaron a fruto seco (4.7%), lo que muestra que el 95.3 % son depredados. De los 289 botones inicialmente marcados sólo el 0.7 % alcanzó el estadio de fruto seco.

La depredación total de frutos fue estimada en 98%, es decir que de 114 frutos producidos sólo permanecieron hasta el final del estadio 2 frutos (Fig. 2).

**Crecimiento de botones florales.** La velocidad de crecimiento de los botones analizados, hasta la formación del fruto, se muestra en el cuadro 1. Se observa una relación inversa entre la dimensión del botón y el tiempo en que éste alcanza el estadio de fruto inmaduro.

## Discusión

A diferencia de otras especies de cactáceas que tienen una floración más estacional (ver Mandujano *et al.* 1996; 2010), *Ferocactus robustus* es una cactácea que se caracteriza por producir flores durante todo el año, incluso en la parte más seca del mismo. La producción floral es muy variable y asincrónica a nivel poblacional e individual, sin embargo, fueron apreciables picos de floración en algunos meses del año, los cuales correspondieron con altos niveles de precipitación acaecidos durante el mes. La existencia de una relación significativa entre la producción de flores y la precipitación pluvial, muestra la gran importancia del recurso hídrico para el desarrollo de botones florales, lo que se observó inclusive

CUADRO 1. Velocidad de crecimiento (número de días) de botones florales (n = 129) de diferentes tamaños de *Ferocactus robustus* hasta la formación del fruto. Datos de una población en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla México durante la floración de 1998.

Número de flores muestreadas	Tamaño de botón (mm)	Días de desarrollo (promedio)	Error estándar
6	3	63	2.45
12	4	57	3.11
17	5	40	2.81
20	6	30	0.80
7	7	25	3.06
11	8	26	1.62
4	9	25	3.17
15	10	29	2.77
9	11	18	1.67
10	12	17	1.53
6	13	16	0
6	14	16	0.66
6	15	16	0

cuando las precipitaciones pluviales fueron mínimas, aunque es necesario mencionar que las variaciones en la producción de flores no sólo están relacionadas con la precipitación, sino también con el número de primordios y botones florales presentes en la población, el cual varía considerablemente durante el año, debido a la asincronía floral y al lento desarrollo de las flores (obs. pers.). Esto explicaría porque aun cuando existe una relación directa entre la precipitación y la producción de flores, en algunos meses no se observan repuntes en la producción (mes de julio). También es necesario mencionar que la presencia de humedad en el sistema, puede permitir el aumento en la producción de flores aun cuando las precipitaciones pluviales hayan disminuido durante el mes (mes de agosto).

Las flores de *F. robustus* mantienen un comportamiento fenológico similar a lo largo del año, el cual está caracterizado por una larga antesis diurna (18 horas en total), interrumpida por un periodo nocturno. Este amplio periodo es suficiente para que los visitantes florales se presenten y favorezcan la polinización. La duración de la antesis (h) en otras cactáceas es variable, por ejemplo: *Trichocereus pasacana*, >24 (Ortega-Baes *et al.* 1999); *Carnegiea gigantea*, >24 (McGregor *et al.* 1962); *Pachycereus weberi*, 19, y *Pilosocereus chrysacanthus*, 15 (Valiente-Banuet *et al.* 1997); *Subpilocereus repandus*, 14, y *Stenocereus griseus*, 11 (Petit & Freeman 1997). Un aspecto muy relacionado con la duración de la antesis, que contribuye al proceso de polinización, es la prolongada receptividad de los estigmas,



FOTO 3. Semillas de *Ferocactus robustus* (escala en mm, fotografía de microscopio estereoscópico 10x).

que sugiere que el polen recibido tiene una alta probabilidad de germinar a cualquier hora en que es depositado, lo cual constituye una ventaja para la especie en términos de ampliar sus posibilidades de producir semillas. Esta observación se confirmó por medio de polinizaciones controladas en flores que se encontraban en su segundo día de antesis, observándose que las flores producen semillas normalmente (obs. pers).

En cuanto al ofrecimiento de recompensas, se observó que *F. robustus* no secreta néctar (por lo menos en cantidades medibles), pero presenta una considerable producción de polen, que es aprovechado por las abejas solitarias oligolécticas, de las cuales se ha reportado consumen principalmente polen (Teppedino & Parker 1982; Wcislo & Cane 1996). La escasez de néctar es un rasgo de la biología floral que distingue a *F. robustus* de muchas otras especies de cactáceas que muestran una mayor producción de esta recompensa, como por ejemplo, *Pachycereus pringlei*, columnar del desierto sonorense (Fleming & Sandrine 1994); *Opuntia rastrera* en el bolsón de Mapimí (Mandujano *et al.* 1996); *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* en Curacao, antillas holandesas (Petit &

Freeman 1997); *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus chrysacanthus* en el valle de Tehuacán (Valiente-Banuet *et al.* 1997); y *Trichocereus pasacana* en Sudamérica (Ortega-Baes *et al.* 1999). Se puede establecer que la recompensa principal que ofrece *F. robustus* es el polen y no el néctar, y que la falta o escasez de este último no es un factor que esté limitando la actividad de los polinizadores y, en última instancia, la producción de semillas.

Otra característica del comportamiento floral en *F. robustus* es que existe una sincronía entre el fenómeno de dehiscencia de anteras y disponibilidad del polen, y el inicio de la receptividad estigmática, pues ambos fenómenos ocurren simultáneamente después de la apertura floral, y alcanzan su clímax aproximadamente una hora después. Esta sincronía es conocida como homogamia (Lloyd & Barret 1996), y es una condición que facilita o promueve la autopolinización en las plantas (por no existir una separación temporal de funciones masculinas y femeninas o hercogamia), lo que puede conllevar (como es el caso de *F. robustus*) a la autofecundación y posterior generación de semillas.

El estudio de demografía floral mostró que la especie posee altos niveles de inte-

rupción en el desarrollo de frutos, que se consideró aborción sin abscisión, además de mostrar una alta depredación de frutos. El fenómeno de aborción de frutos podría estar relacionado principalmente con la escasez del recurso hídrico en la mayor parte del año, como se ha reportado en numerosas plantas (Stephenson 1980; 1981; Lloyd & Barret 1996). Desde esta perspectiva, podría ser posible que los patrones de asignación del recurso hídrico en *Ferocactus robustus*, pudieran ser designados en gran proporción a la reproducción sexual, el recurso factible de ser asignado sea muy limitado por no estar disponible, lo que originaría que no todos los frutos pudieran mantenerse en pie, sino sólo algunos, a los cuales se les estaría brindando un orden preferencial, como ha sido reportado para otras especies (Stephenson 1981). El sostenimiento de los frutos hasta su maduración, podría verse afectado por el largo periodo de desarrollo de los botones hasta frutos maduros, el cual es mayor a dos meses en los primordios florales. Sin embargo, este tiempo de desarrollo de los botones puede variar dependiendo la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales imperantes (Stephenson 1981).

Por otra parte, no se descarta la posibilidad de que *F. robustus* se enfrente, por lo menos en algún periodo del año, a una escasez de polinizadores, situación que estaría provocando que muchas flores no fueran visitadas o recibieran escasas visitas, lo que conllevaría a que una gran parte de los óvulos no sean fertilizados, y por ende se produjera un escaso número de semillas, y con ello quizás la aborción de frutos (Bertin 1982). Dado que *F. robustus* presenta autocompatibilidad (Piña, 2000), es posible que si las flores, en determinadas ocasiones, recibieran bajas cantidades de polen exóge-

no y elevadas cantidades de polen propio, los frutos originados no alcancen a producir un número suficiente de semillas como para mantener dichos frutos en pie (Stephenson 1981), por lo que tenderían a ser abortados. Como el transporte de polen en *F. robustus* se realiza esencialmente por medio de polinizadores (no por otros medios, como por ejemplo el viento), la escasez o falta de visitas en las flores se constituye como un factor que podría estar generando aborción. Esta posibilidad se apoya en la observación (realizada durante las polinizaciones controladas) de que flores que recibían, deliberadamente, sólo una cantidad mínima de polen, usualmente no producían fruto, lo que sugiere una relación entre la cantidad de polen depositado en los estigmas y la probabilidad de producir frutos.

Los altos niveles de aborción encontrados en *F. robustus* afectan directamente la producción de semillas y reducen posibilidades de reclutamientos futuros. Sin embargo, aún con la disminución causada por este fenómeno e inclusive por la depredación, la producción de semillas en la población es considerablemente elevada, ya que cada fruto en condiciones naturales produce alrededor de 323 semillas en promedio (Piña, 2000), por lo que no podría catalogarse como deficiente. Aún más, es importante mencionar que cada semilla producida tiene una alta probabilidad de ser viable y poder germinar (Piña 2000), aunque aún se desconoce el comportamiento germinativo en condiciones naturales. En este sentido, la producción de semillas en *F. robustus*, tanto en calidad como en cantidad, se puede considerar como satisfactoria y no constituye en sí un problema en la especie.

En cuanto a la remoción de frutos, las tasas encontradas fueron muy altas

(>98%), inclusive para la depredación de frutos inmaduros (>62%), lo cual constituye, en este último aspecto, un abatimiento substancial del potencial reproductivo la planta. Si el depredador de los frutos (no identificado) destruye las semillas maduras en su tracto digestivo, significaría que la frugivoría estaría directamente implicada en el bajo reclutamiento observado en la especie (Herrera, 1995). Por otro lado, cabe mencionar que la alta depredación de frutos también posibilita que *F. robustus* tenga una apropiada dispersión de semillas, como ha sido reportado para otras especies (Herrera 1995). Estas observaciones muestran la importancia de realizar estudios orientados a la dispersión de semillas, iniciando por la identificación del frugívoro(s) y su modo de acción.

Es importante señalar que los estudios realizados no permiten dilucidar los cambios a través del tiempo en aspectos como la aborción de frutos, la interrupción del desarrollo de botones o la maduración de frutos. Esto podría variar en cada temporada, por lo que es necesario realizar estudios de la asignación de recursos en la especie y del comportamiento de los visitantes en toda la temporada y entre temporadas, para poder tener un mayor entendimiento de la relación existente entre la producción floral y los diversos aspectos abordados. No obstante, con la información que tenemos se puede concluir que *F. robustus* no presenta problemas relacionados con su floración y biología floral que expliquen el bajo nivel de reclutamiento observado.

### Agradecimientos

Agradecemos a los doctores Concepción Rodríguez, Fabián Vargas, Santiago Arizaga, Raquel Galván y María Mandujano su revisión.

### Literatura citada

- Bailey WJ & Ridsell-Smith. 1991. *Reproductive behaviour of insects: Individual and populations*. Bailey & Ridsell-Smith, Eds. Chapman and Hall, London, England.
- Bertin RI. 1982. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae). *Am J Bot* **69**:122-134.
- Bosch J. 1992. Floral biology and pollinators of three co-occurring *Cistus* species (Cistaceae). *Bot J Linnean Soc* **109**:39-55.
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México* Vol. II. UNAM, México, D.F.
- Coombe BG. 1976. The developmental of fleshy fruits. *Ann Rev Plant Physiol* **27**:507-528.
- Faegri K & L van der Pijl. 1972. *The Principles of pollination ecology*. Pergamon, Oxford.
- Fleming H & Sandrine M. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Am J Bot* **81**:858-867.
- Herrera CM. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Ann Rev Ecol Syst* **26**:705-727.
- Howe HF & LC Westley. 1997. Ecology of Pollination and seed dispersal. In: M.J. Crawley (Ed), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lloyd DG & S Barret. 1996. *Floral biology*. D.G. Lloyd (Ed). Chapman & Hall, USA.
- Mandujano MC, Montaña C & L E Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: Why are sexually recruitments so rare?. *Am J Bot* **83**:63-70.
- Mandujano MC, Carrillo-Angeles I, Martínez-Peralta C, & J Golubov. 2010. Chapter 10. Reproductive biology of Cactaceae. In

- Ramawat KG, ed. *Desert Plants - Biology and Biotechnology*. Springer.
- Ortega-Baes P, de Viana M & M Saravial. 1999. Biología de la polinización de *Trichocereus pasacana* en el Parque nacional los cardones (Argentina). En: *Memorias del II Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamericano y del Caribe*, Oaxaca, México.
- Petit S & E Freeman. 1997. Nectar production of two sympatric species of columnar cacti. *Biotropica* **29**:175-183.
- Piña H. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Maestría. Escuela Nacional de ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. IPN.
- Proctor M, Yeo P & A Lack. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Inc., Portland, Oregon.
- Stephenson AG. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* **61**:57-64.
- Stephenson AG. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate function. *Ann Rev Ecol Syst* **12**:253-281.
- Tamas I A, Wallace DH, Ludford PM & JL Oz-bun. 1979. Effects of older fruits on abortion and abscisic acid concentration of younger fruits in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol* **64**:620-622.
- Teppedino VJ & FD Parker. 1982. Interspecific differences in the relative importance of pollen and nectar to bee species foraging on sunflowers. *Environ Entom* **70**:573-577.
- Thompson JN & MF Willson. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* **73**:1780-1791.
- Udovic D & C Aker. 1981. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia* **49**:245-248.
- Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Casas A, del Coro-Arizmendi M & P Dávila. 1997. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan valley, central Mexico. *J Arid Environ* **37**:331-341.
- Waser NM. 1983a. The adaptative nature of floral traits: ideas and evidence. In L. Real (Ed) *Pollination biology*. Academic Press, Orlando, Fl.
- Waser NM. 1983b. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of the evidence. In CE Jones & RJ Little (Eds), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Wcislo WT & JH Cane. 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Ann Rev Entomol* **41**:257-286.
- Willson MF. 1979. Sexual selection in plants. *Am Nat* **113**:777-790.
- Wyatt R. 1982. Inflorescence architecture: How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany*. **69**:585-594.
- Zar JH. 1984. *Biostatistical analysis*, 2 ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Zimmerman M & GH Pyke. 1988. Reproduction in *Polemonium*: Assessing the factors limiting seed set. *Am Nat* **131**.

---

Recibido: diciembre 2011; aceptado: marzo 2012.  
Recieved: December 2011; accepted: March 2012.