

Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae)

Martínez-Peralta C¹, Mandujano MC^{1*}

Resumen

Los estudios de biología reproductiva permiten describir aspectos básicos de las interacciones y de la historia de vida de las plantas. En este trabajo describimos la fenología floral y las interacciones con insectos de las siete especies del género *Ariocarpus*, especies raras desde el punto de vista biogeográfico, en listas de especies amenazadas y muy apreciadas por los coleccionistas de cactus. Las siete especies tienen floración otoñal, principalmente entre los meses de octubre y noviembre. El color de las flores varía entre especies, tienen antesis diurna, viven dos días y la floración de las poblaciones es sincrónica con uno o varios pulsos. Los polinizadores son principalmente abejas solitarias que visitan las flores de *Ariocarpus* en busca de néctar y polen como recompensas. Escarabajos y ortópteros son florívoros que consumen los segmentos del perianto o la flor completa. Otros visitantes son hormigas, mariposas y avispas, sin una función clara. Debido a que *Ariocarpus* presenta especies con polinización cruzada predominante, la floración sincrónica podría relacionarse con un despliegue floral que atraiga polinizadores y permita a las poblaciones escapar de la depredación de los florívoros. **Palabras clave:** abejas solitarias, *Ariocarpus*, fenología floral, florivoría, néctar, visitantes florales.

Abstract

Floral biology of species is a tool for describing the basics about interactions and life history traits of plants. We aimed at describing floral phenology and plant-insect interactions of the genus *Ariocarpus*, which comprises seven rare, endangered species, and notably appreciated by collectors. All seven species flower in autumn, during October and November. Flowers vary in color among species, but all of them are diurnal, and live generally two days. Populations presented synchronous and massive flowering, with one or several flowering peaks. Pollinators are solitary bees mainly, that visit flowers to collect pollen and nectar as floral rewards. Beetles and grasshoppers are florivorous that eat perianth segments or whole flowers. Other floral visitors are ants, butterflies and wasps, whose function was not determined. Sexual reproduction in *Ariocarpus* occurs by cross pollination, thus synchronous flowering may represent a strategy for a minimum floral display that attracts pollinators and at the same time let flowers escape from florivory.

Keywords: *Ariocarpus*, floral phenology, floral visitors, florivory, melitophily, nectar, solitary bees.

¹ Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F.

* Autor de correspondencia: mcmandujano@gmail.com

Introducción

En la biología de la conservación se enfatiza la importancia de conocer la dinámica poblacional y las interacciones con otros organismos, debido a que permiten conocer aspectos que aumentan el riesgo de extinción de las poblaciones (Schemske *et al.* 1994). En plantas con sistemas reproductivos xenógamos los polinizadores son cruciales para la reproducción sexual, pues de ellos depende el transporte del polen entre flores. En la familia Cactaceae los síndromes de polinización son quiropterofilia, ornitofilia, falanofilia y, más frecuentemente, melitofilia (Mandujano *et al.* 2010). En Norteamérica, las especies de abejas que polinizan cactus son solitarias en su mayoría, nativas de las regiones desérticas. La abeja de la miel (*Apis mellifera*), originaria de Europa, Asia y África y naturalizada en todo el mundo (Butz 1997), también participa activamente en la polinización de algunos cactus en la actualidad (Martínez-Peralta & Mandujano 2011).

Mientras que los mutualismos con polinizadores y dispersores aumentan el éxito reproductivo de los individuos (Aizen & Feisinger 1994), las presiones de herbivoría de las estructuras reproductivas disminuyen la fertilidad (Pettersson 1991; Sánchez-Lafuente 2007). En particular, la florivoría puede tener repercusiones en la fertilidad de la planta de manera directa, con el consumo de las estructuras reproductivas, y de manera indirecta, con la modificación de las estructuras florales que atraen a los polinizadores (McCall & Irwin 2006).

Se ha observado que ciertas plantas requieren un despliegue floral mínimo para asegurar individuos compatibles y disponibilidad de polinizadores, lo cual puede cambiar negativamente con la fragmentación del

hábitat y la especialización de estos procesos (Aizen & Feisinger 1994; Kearns *et al.* 1998; Parra-Tabla *et al.* 2000). Este efecto de densodependencia es mayor en poblaciones de especies con polinización cruzada y autoincompatibles, como es el caso de algunas cactáceas globosas amenazadas (Bowers 2002; Martínez-Peralta & Madujano 2011). El patrón de floración de la población es, por lo tanto, una característica que afecta directamente la reproducción sexual. De los patrones de floración, la floración sincrónica representa una adaptación que disminuye los efectos de la herbivoría de las estructuras reproductivas, pues los herbívoros se sacian sin eliminar a todas las estructuras reproductivas de la población (Janzen 1971, 1976).

En el género *Ariocarpus* (Scheidweiler) las semillas son la única forma de reclutamiento de nuevos individuos, por lo cual es preciso el conocimiento de aspectos reproductivos como su fenología e interacciones con polinizadores. La época de floración de todas las especies del género es en otoño (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991; Anderson 2001), pero no existe información detallada de la fenología floral a nivel poblacional ni de los visitantes florales. En este trabajo se describen aspectos de historia natural relacionados con el síndrome de polinización, la fenología floral y florivoría de las siete especies del género *Ariocarpus*. Consideramos que la recopilación e integración de ésta información permitirá sentar las bases para estudios futuros sobre las interacciones bióticas, la dinámica poblacional y la conservación de estas especies amenazadas.

Material y métodos

Especies y sitios de estudio

Las especies del género *Ariocarpus* se caracterizan por su forma de crecimiento subglobosa y hábito

Concepción Martínez Peralta



FOTO 1. Individuos de *Ariocarpus agavoides* en floración en el Municipio de Tula, Tamaulipas.

Mauricio Torres.



FOTO 2. *Ariocarpus bravoanus* en floración, Núñez, San Luis Potosí.



FOTO 3. Flores de *Ariocarpus fissuratus* en el valle de Cuatrociénegas, Coahuila.

Concepción Martínez Peralta



FOTO 4. *Ariocarpus kotschoubeyanus* var. *albiflorus* con estructuras reproductivas en Congregación San Miguel, Tula, Tamaulipas. A diferencia de la mayoría de las poblaciones, los individuos de ésta presentan flores blancas y rosa pálido.



FOTO 5. Individuo de *Ariocarpus scaphi-rostris* con flor, en Rayones, Nuevo León. Esta especie presenta típicamente una o dos flores por individuo, raramente tres.

geófito. Entre sus nombres comunes están falso peyote (*A. fissuratus*, *A. bravoanus*, *A. agavoides*), chaute (*A. retusus*, *A. trigonus*), pata o pezuña de venado (*A. kotschoubeyanus*), orejitas (*A. scaphi-rostris*). Son plantas pequeñas, tuberculadas, que crecen en suelos calizos con poca pendiente y de forma agregada. La descripción botánica detallada de las especies puede encontrarse en Aguilar-Morales *et al.* (2011). Su distribución geográfica es esencialmente mexicana, pero algunas poblaciones de *A. fissuratus*, incluyendo la localidad tipo, se encuentran en territorio estadounidense (Aguilar-Morales *et al.* 2011). Los datos de este trabajo fueron colectados en una población por especie, entre los años 2005 y 2009 (Cuadro 1).

Fenología reproductiva

Realizamos visitas en otoño a los sitios de estudio registrando las fechas de floración. La longevidad floral fue evaluada en una muestra de flores de diferentes plantas elegidas al azar; en estas flores se midió el diámetro de apertura del perianto en intervalos de tiempo a lo largo de la vida de la flor. Para tener una estimación del esfuerzo reproductivo se

registró el número total de estructuras reproductivas (botones, flores en antesis y en post-antesis) y el diámetro de cada planta en tres especies (*A. agavoides*, *A. fissuratus* y *A. kotschoubeyanus*); en *A. trigonus* sólo registramos las estructuras reproductivas. La relación entre ambas variables fue explorada con la correlación no paramétrica de Spearman, para saber si existe relación entre el tamaño de la planta y el número de flores. Debido a que los individuos de *A. agavoides* sólo producen una o dos flores, la relación entre número de flores y tamaño se analizó con una regresión logística.

Síndrome de polinización y visitantes florales

En cada una de las especies observamos la conducta de los visitantes florales para describir si son polinizadores u otro tipo de visitante floral (florívoros, polinívoros, nectarívoros). Estos visitantes fueron capturados en cámaras letales de acetato de etilo y montados en alfileres entomológicos para su identificación. Para medir la cantidad de néctar, una muestra de flores fue protegida con bolsas de tul, y otra muestra se

CUADRO 1. Poblaciones estudiadas de las especies del género *Ariocarpus* y periodo de floración estudiado.

Especie	Población	Periodo de floración
<i>A. agavoides</i>	Cd. Tula, Tamps.	31 oct–8 nov 2007
<i>A. bravoanus</i>	Núñez, SLP	30 oct–2 nov 2008
<i>A. fissuratus</i>	Cuatro Ciénegas, Coah.	15–23 oct 2005 a 24–27 oct 2006
<i>A. kotschoubeyanus</i>	Congr. Sn. Miguel Carmen, Tamps.	31 oct–8 nov 2007
<i>A. retusus</i>	Paso Carneros, Coah.	10–14 sep 2009
<i>A. trigonus</i>	Chihue, Tamps.	2–5 nov 2007
<i>A. scaphiostris</i>	Rayones, N. L.	21–24 oct 2008

dejó descubierta, disponible a los polinizadores, con el objetivo de estimar la cantidad de néctar que consumen los polinizadores. En cada una de las muestras de flores, extrajimos el néctar usando tubos capilares de 1 y 2 μ l de capacidad en intervalos de tiempo, que variaron entre tres y seis al día dependiendo de la especie.

Resultados

Fenología reproductiva

Las flores de *Ariocarpus* son diurnas, miden entre 3 y 5 cm de diámetro (Fotos 1-7). Son de color magenta en *A. agavoides*, *A. bravoanus*, *A. fissuratus* y *A. scaphiostris*. En *A. kotschoubeyanus* la mayoría de las poblaciones presentan flores también magentas; sin embargo, este estudio se llevó a cabo en una población de la denominada variedad *albiflorus*, cuyas flores son desde blancas hasta rosa pálido, con algunos tintes rojizos en los segmentos exteriores del perianto. *A. retusus* presenta flores blancas, algunas con ligeras tonalidades rosas, y en *A. trigonus* las flores son amarillas. Las flores inician la antesis entre las 9:00 y 10:00 de la mañana, pero dependiendo de las condiciones ambientales puede retrasarse. Por ejemplo, las poblaciones de *A. bravoanus*,

A. retusus y *A. trigonus* florecieron en días nublados y lluviosos (observación personal), en consecuencia, la antesis inició alrededor de las 11:00. Asimismo, observamos que las flores responden casi de inmediato a la radiación solar, pues cierran o abren dependiendo de la disponibilidad de luz solar (p. ej. *A. retusus* y *A. trigonus*, Fig. 1). La longevidad floral en el género es de dos días, aunque algunas flores viven hasta 3. Aunque no se registraron las condiciones ambientales en los días de estudio, observamos que la longevidad floral puede aumentar en días nublados y con lluvia (p. ej. *A. trigonus*, Fig. 1).

La floración del género *Ariocarpus* fue registrada entre los meses de septiembre y noviembre (Tabla 1). En dos especies fue posible registrar diariamente la antesis de una muestra de plantas durante el periodo de observación (Fig. 2). En *A. fissuratus* este registro se llevó en dos años, 2005 y 2006, y en *A. kotschoubeyanus* en 2007. Estas observaciones indican que las poblaciones son sincrónicas en la floración, abarcando un periodo de una semana o menos. En *A. fissuratus* se observó un pico de floración en ambos años, mientras que en *A. kotschoubeyanus* registramos dos picos de floración en una misma semana. En el resto de las especies no registramos la flora-

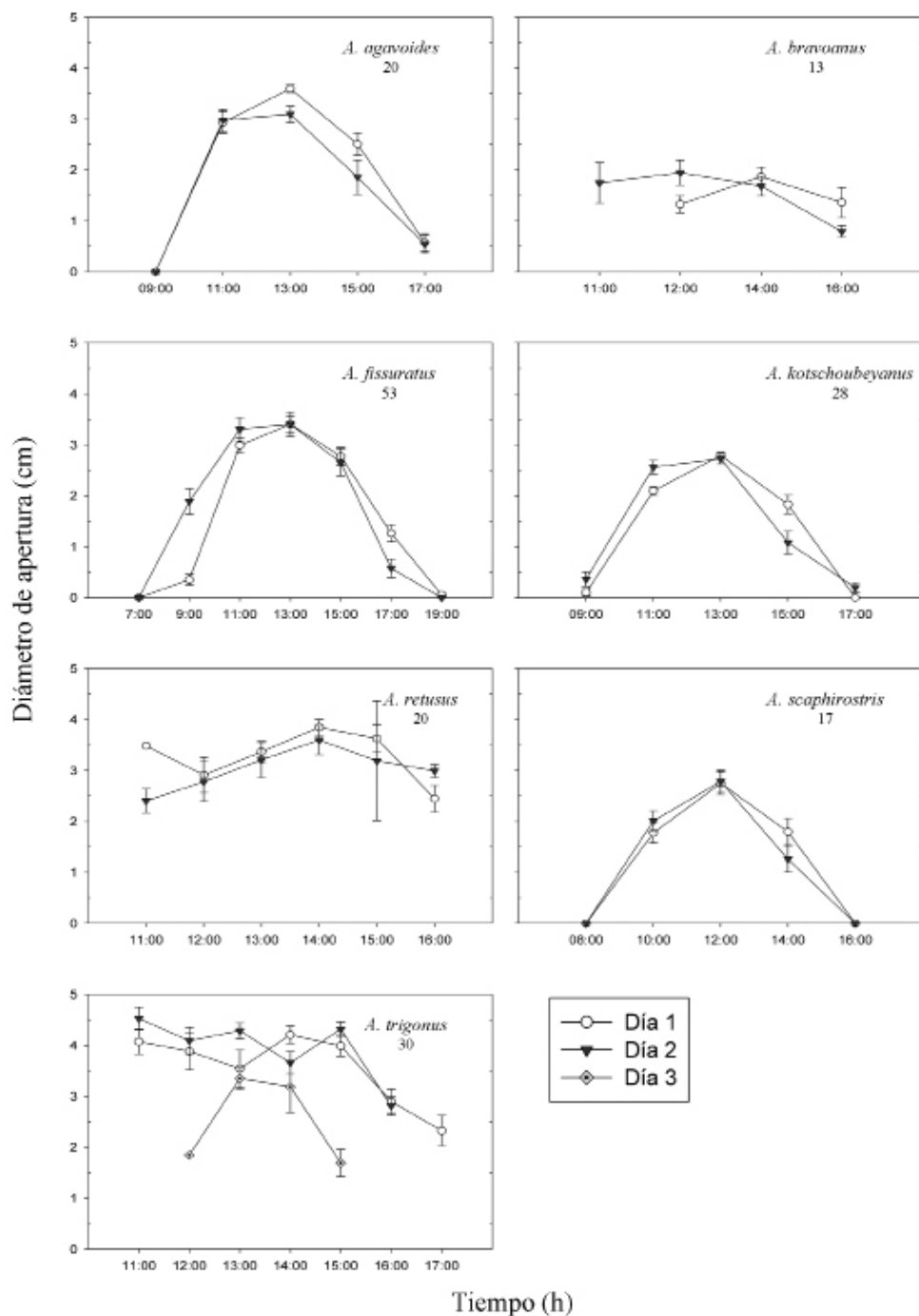


FIGURA 1. Antesis en el género *Ariocarpus*. Se muestra el diámetro de apertura del perianto (\pm e.e.) durante los días de apertura de las flores. El tamaño de muestra se indica después del nombre de cada especie.

Concepción Martínez Peralta



FOTO 6. Flores de *Ariocarpus retusus* en la población de Miquihuana, Tamaulipas.

Concepción Martínez Peralta



FOTO 7. *Ariocarpus trigonus* en floración en las márgenes del río Chihue, Tamps. Dentro del género, esta especie presenta más flores por planta.



FOTO 8. Individuo de *Agapostemon* sp. polinizando las flores de *Ariocarpus bravoanus*.

Mauricio Torres.

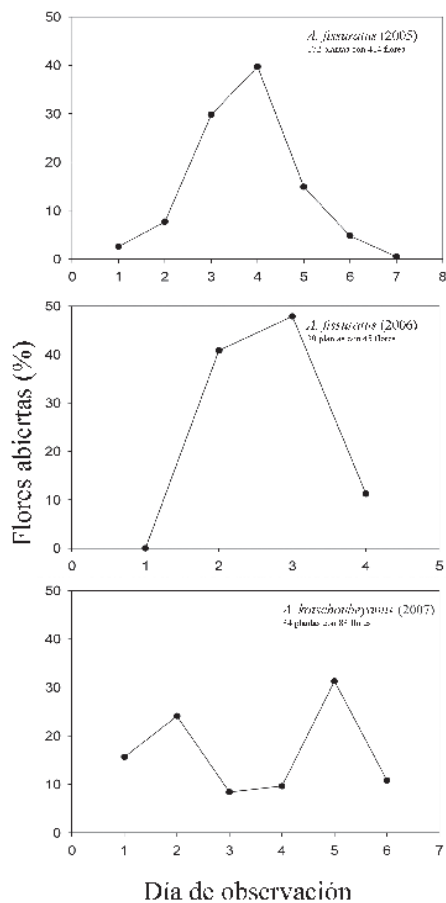


FIGURA 2. Floración en *Ariocarpus fissuratus* y *Ariocarpus kotschoubeyanus*. Registramos la antesis diaria de las flores de una muestra de plantas. El tamaño de la muestra se indica después del nombre de cada especie

ción a nivel poblacional, pero sí observamos que la mayoría de los individuos dentro de una población florecen en un lapso de pocos días (Cuadro 1).

La producción de estructuras reproductivas por planta es contrastante entre especies: *A. agavoides* sólo produce una o dos flores, mientras que *A. trigonus* puede producir hasta 18. En *A. kotschoubeyanus* y *A. fissuratus* la mayoría de las plantas producen entre



FOTO 9. Escarabajo florívoro del género *Epicauta* (Meloideae) consumiendo los segmentos del perianto de *Ariocarpus retusus*. Localidad: Miquihuana, Tamaulipas.

dos y tres estructuras reproductivas (Fig. 3). Existe una correlación significativa en el tamaño de la planta y el número de estructuras reproductivas para las tres especies en que exploramos el esfuerzo reproductivo (*A. agavoides*: $\chi^2=5.1$, $P=0.02$, $n=75$ plantas; *A. fissuratus*, ρ de Spearman=0.54, $P < 0.0001$, $n=177$ plantas; *A. kotschoubeyanus*, ρ de Spearman=0.42, $P=0.01$, $n=33$ plantas). Los diámetros mínimos de plantas con flores son: 2.41 cm en *A. agavoides*, 5.57 cm en *A. fissuratus* y 1.78 cm en *A. kotschoubeyanus*.

Síndrome de polinización y visitantes florales

Los polinizadores observados fueron abejas solitarias, la abeja de la miel *Apis mellifera*, himenópteros, dípteros, escarabajos, hormigas y mariposas (Cuadro 2). De estos grupos de insectos, sólo las abejas fueron calificadas

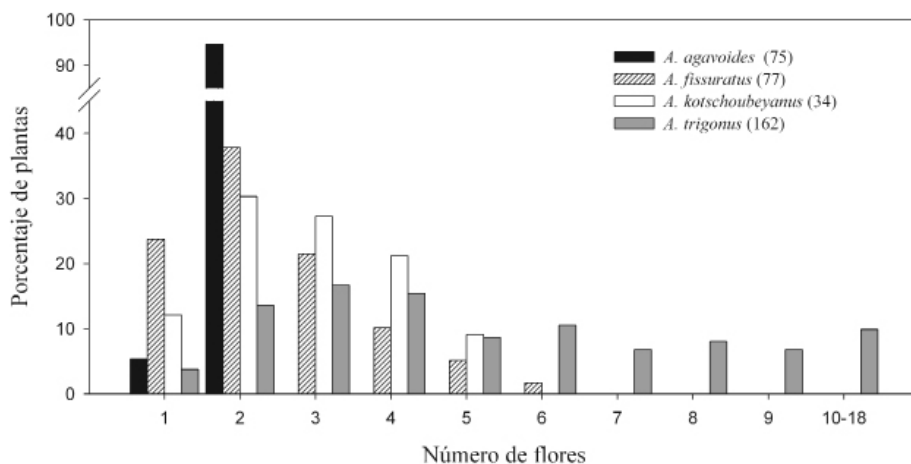


FIGURA 3. Porcentaje de plantas en cuatro especies del género *Ariocarpus* de acuerdo al número de flores (estructuras reproductivas en botones, antes y post-antes). El tamaño de muestra se indica después del nombre de cada especie.

como polinizadores debido a su conducta: al coleccionar polen y néctar como recompensas florales, hacen contacto entre los órganos sexuales de las flores, promoviendo la polinización. En particular, las abejas medianas y grandes (*Diadasia* sp., *Agapostemon* sp. (Foto 8), *Megachilidae* sp., *A mellifera*, *Augochlorella* sp.), se caracterizaron por hacer un contacto notable entre las anteras y el estigma. Las abejas chicas (*Perdita* sp., *Lasioglossum* sp.), también realizaban contacto con ambos órganos, aunque fue menos notable. De los otros insectos observados, las mariposas se limitaron a extender la probóscide y consumir néctar, sin entrar en contacto con las estructuras florales reproductivas. En cuando a los dípteros y avispas, aunque fueron visitantes frecuentes, la mayoría de las veces sólo hicieron contacto con los segmentos del perianto o con los estambres; no se observó que consumieran néctar o polen. En cuando a las hormigas, probablemente sí consumían polen o néctar, lo cual no fue determinado. Los coleópteros y ortópteros se caracterizaron por consumir una o varias

partes florales. En *A. fissuratus*, se reportó florivoría por parte de un escarabajo de la familia Tenebrionidae en 40% de las flores (Martínez-Peralta & Mandujano 2011). En *A. scaphirostris* se ha medido el impacto de la florivoría por parte de un escarabajo del género *Epicauta* (Meloidea) (Álvarez-Lagunas, en proceso). En *A. retusus* también se observaron escarabajos del género *Epicauta* consumiendo activamente los segmentos del perianto (Foto 9). Los ortópteros consumen principalmente los segmentos del perianto, ocasionalmente se observó que consumieran los órganos sexuales (Foto 10). Los escarabajos de la familia Nitidulidae tienen un papel de polinívoros.

De las siete especies, no se midió el néctar en *A. retusus*, debido a la baja disponibilidad de flores. En *A. agavoides* se midió el néctar sólo en flores embolsadas, pues no hubo suficiente número de flores para ambos tratamientos. La producción de néctar fue variable entre especies e intervalos de tiempo, siendo en *A. scaphirostris* y *A. bravoanus* notablemente menor (Fig. 4).

CUADRO 2. Polinizadores y otros visitantes florales en las siete especies del género *Ariocarpus*. P = polinizador, FL = florívoro, POL = polinívoro, NEC = nectarívoro, VF = visitante floral (conducta indeterminada). NR = no registrado.

Especie	Abejas	Escarabajos	Mariposa	Avispas	Dípteros	Hormigas	Ortóp.
<i>A. agavoides</i>	P <i>A. mellifera</i> <i>Agapostemon</i> sp. <i>Lasioglossum</i> sp.	NR	NR	NR	VF	VF	NR
<i>A. bravoanus</i>	P <i>A. mellifera</i> <i>Agapostemon</i> sp.	NR	VF	VF	VF	NR	NR
<i>A. fissuratus</i>	P <i>A. mellifera</i> <i>Agapostemon</i> sp. <i>Lasioglossum</i> sp. <i>Diadasia</i> sp. Megachilidae	FL Tenebrionidae POL Nitidulidae	NEC	VF	VF	VF	FL
<i>A. kotschoubeyanus</i>	P <i>A. mellifera</i> <i>Agapostemon</i> sp. <i>Lasioglossum</i> sp. <i>Diadasia</i> sp. Megachilidae	NR	NEC	VF	VF	VF	NR
<i>A. retusus</i>	P <i>Perdita</i> sp. <i>Augochlorella</i> sp. Megachilidae	FL <i>Epicauta</i> sp. POL Nitidulidae	VF	VF	VF	VF	FL
<i>A. scaphirostris</i>	P <i>Augochlorella</i> sp. <i>Agapostemon</i> sp.	FL <i>Epicauta</i> sp.	NEC	NR	NR	NR	NR
<i>A. trigonus</i>	P <i>Lasioglossum</i> sp. <i>Diadasia</i> sp.	POL Nitidulidae	NR	NR	NR	VF	FL

Discusión

Las flores en la familia Cactaceae viven típicamente uno o hasta dos días (Mandujano *et al.* 2010). En *Ariocarpus*, la longevidad de dos días probablemente está relacionada con la dicogamia (separación en el tiempo de función masculina y femenina), de tal forma que el primer día funcionan como donadoras de polen y el segundo como receptoras de

polen (Martínez-Peralta *et al.*, datos no publicados). La variabilidad en la longevidad floral observada en *A. trigonus* podría relacionarse con condiciones ambientales o con la falta de polinización. En días nublados y lluviosos la duración de la antesis por día disminuye por la falta de radiación solar, originando que las flores sean capaces de abrir un tercer día. Por otro lado, se ha registrado que las flores que no son polinizadas viven más días (p. ej. *Opuntia*



FOTO 10. Ortóptero consumiendo los órganos sexuales de *Ariocarpus trigonus* en el río Chihue, Tamaulipas.

microdasys, C. M-P, observación personal; *Mammillaria grahamii*, Bowers 2002; *Petrocotis viscosa* (Caryophyllaceae), Guitián y Sánchez 1992), lo cual sucedería en días nublados y lluviosos por la falta de polinizadores.

Los datos de esfuerzo reproductivo indican diferencias de la historia de vida de las especies. La gran mayoría de individuos de *A. agavoides* producen hasta dos flores, raramente tres. En *A. kotschoubeyanus* y *A. fissuratus* la producción de estructuras reproductivas producidas es similar. *A. trigonus* presentó mayor variabilidad en el número de estructuras reproductivas, pero también fue la especie que produjo más estructuras reproductivas por individuo. Estas diferencias podrían estar determinadas parcialmente por la talla de los individuos, pues *A. trigonus* presenta las plantas más grandes del género. No obstante, *A. fissuratus* y *A. kotschoube-*

yanus, tienen tallas notablemente distintas y su producción de flores es similar.

El síndrome de polinización es melitofilia, principalmente por abejas solitarias, pero la abeja de la miel también fue observada en algunas especies. Ambos tipos de abejas colectan polen y néctar como recompensas y al hacerlo realizan la polinización de las especies de *Ariocarpus*. Las abejas solitarias son típicamente polinizadoras de Cactaceae y otras especies desérticas, y a diferencia de la abeja de la miel, son especies nativas del Desierto Chihuahuense y zonas adyacentes. A diferencia de las abejas sociales, las abejas solitarias hacen nidos en la tierra, una sola hembra por nido, en donde deposita sus larvas que son alimentadas con el polen que colecta en las flores. La polinización en *Ariocarpus* tiene cierto grado de especialización, pues un número

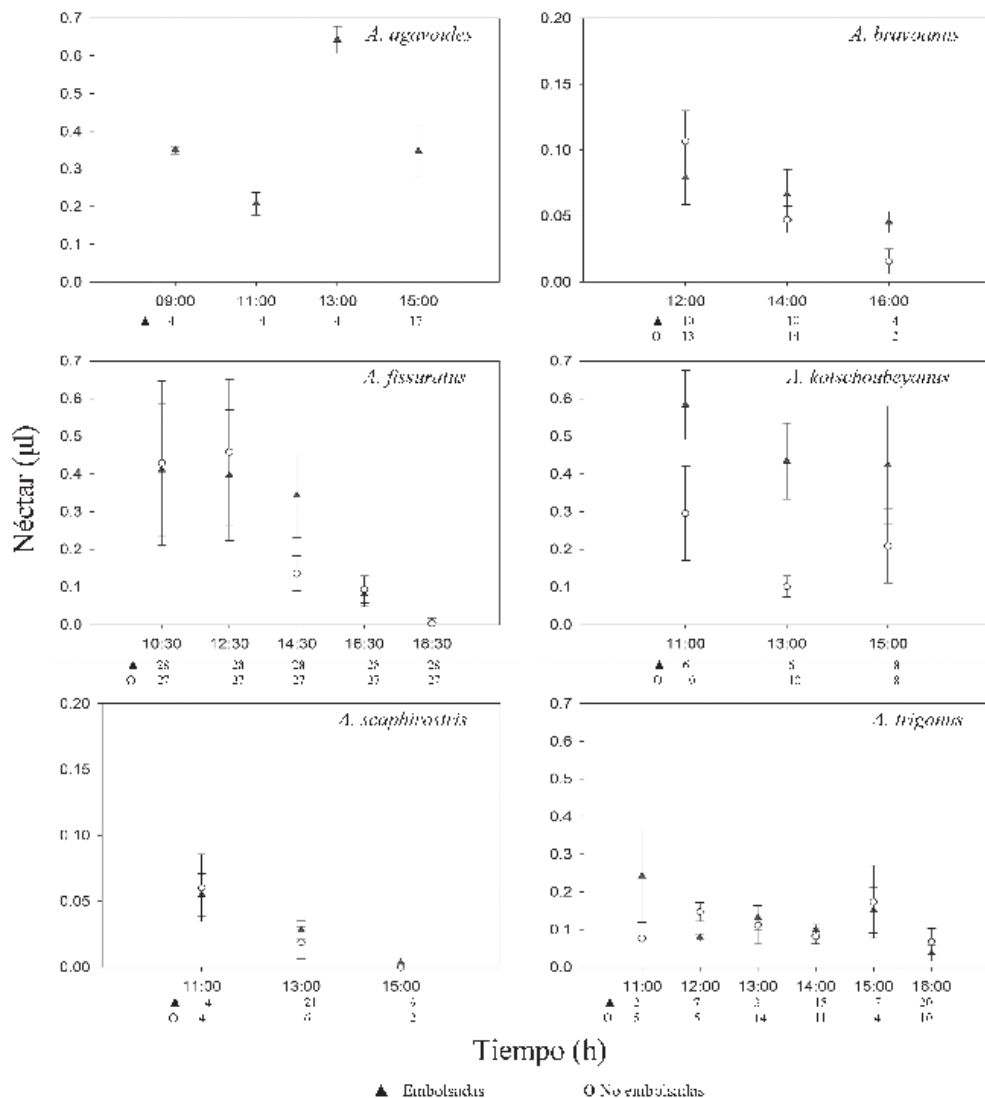


FIGURA 4. Producción de néctar en seis especies de *Ariocarpus* (media \pm E.E.). Se realizaron dos tratamientos: flores embolsadas y flores no embolsadas. Salvo en *A. fissuratus* (medidas repetidas), se siguió un diseño de medidas independientes, y el tamaño de muestra por tratamiento se indica debajo del recuadro de cada especie.

limitado de especies de abejas poliniza a una especie. Se ha reportado que las abejas solitarias, a diferencia de las sociales, visitan preferentemente un grupo reducido de especies de plantas, por lo cual se les llama oligolécticas (Schlindwein 2004). Sin em-

bargo, de acuerdo a la propuesta de Gentry (1974), cuando las flores representan un recurso fugaz, los polinizadores no pueden especializarse, sino que se trata de generalistas que abandonan sus patrones usuales de forrajeo y aprovechan la concentración

de los recursos abundantes. Por lo tanto, queda pendiente por determinar si las abejas solitarias observadas guardan una alta fidelidad a las flores de *Ariocarpus*, y si son más efectivas en la polinización que la abeja de la miel. Asimismo, la presencia de *A. mellifera* podría afectar negativamente la polinización de estas especies de plantas (p. ej., su forrajeo limitado promovería la endogamia, Butz 1997) y competir o desplazar a las poblaciones de abejas nativas. Dada la actual crisis de polinizadores, es posible que su participación en estos sistemas compense la falta de polinizadores nativos.

La sincronía en la floración podría representar una estrategia de atracción de polinizadores, y al mismo tiempo, de escape a la florivoría (hipótesis de saciación de los depredadores, Janzen 1976). Las especies de *Ariocarpus* se caracterizan por tener una distribución agregada, en consecuencia la floración simultánea de la población concentra recursos de recompensas florales espacial y temporalmente. Se ha observado que en *A. kotschoubeyanus* la densidad floral aumenta la atracción de polinizadores a la población, pero podría disminuir la proporción de flores visitadas dentro de un parche (Salomé-Díaz, en proceso).

A diferencia de las abejas, los otros visitantes florales que consumen partes florales no realizan polinización, debido a que visitan en menor medida a las flores y a que su conducta se centra en el consumo de polen (Nitidulidae), de segmentos del perianto (ortópteros) o de la flor completa (p. ej. *Epicauta* y Tenebrionidae). Las morfoespecies de floríferos observadas se caracterizan por ser de grupos generalistas, pues las especies de Nitidulidae son frecuentemente registradas como polinívoros en diferentes especies de angiospermas.

La información aquí presentada acerca de la fenología floral y las interacciones del género *Ariocarpus* indica que las oportunidades para la reproducción sexual ocurren en un corto lapso de tiempo. Esto las hace sumamente vulnerables a eventos como florivoría y la estocasticidad ambiental (condiciones ambientales adversas durante la floración). Por lo tanto, el éxito reproductivo de estas especies de cactáceas en la naturaleza depende de dos factores: i) la floración sincrónica de un buen número de individuos reproductivos, y ii) la disponibilidad de las abejas solitarias. Las observaciones presentadas en este trabajo apoyan la necesidad de conservar no sólo las poblaciones de interés, sino también el hábitat de las especies mutualistas, pues las interacciones entre flores y abejas solitarias asegurarían el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones de las especies de *Ariocarpus*.

Agradecimientos

Agradecemos a Gisela Aguilar-Morales, Jordan Golubov, Hugo G. Altamirano-Vázquez, Rosa Mancilla, Leonardo Guerrero, Juan Hidalgo y Yup Verhulst por su ayuda en el muestreo de campo; a Mariana Rojas por su apoyo en logística. Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de C M-P como parte del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Este trabajo fue financiado por los proyectos SEMARNAT/CONACYT 0350 otorgado a MCM, CONACYT 83790 y 62390 a J. Golubov, y UNAM-PAPIIT IN 207411 a MCM.

Literatura citada

Aizen MA & Feinsinger P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**:320-341.

- Aguilar-Morales G, Martínez-Peralta C, Feria-Arroyo TP, Golubov J, Mandujano MC. 2011. Distribución geográfica del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cact Suc Mex* **56**:49-63.
- Anderson E.F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Inc., Portland, Oregon, USA.
- Bowers JE. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* **49**:201-206
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada RH. 1991. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Butz Huryn VM. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *Quart Rev Biol* **72**:275-297.
- Gentry AH. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**:64-68.
- Gutián J & Sánchez JM. 1992. Flowering phenology and fruit set of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae). *Int J Plant Sci* **153**:409-412.
- Kearns CA, Inouye DW & Waser NM. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Ann Rev Ecol Syst* **29**:83-112
- Janzen DH. 1971. Seed predation by animals. *Ann Rev Ecol Syst* **2**:465-492.
- Janzen DH. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Ann Rev Ecol Syst* **7**:347-391
- Mandujano MC, Carrillo-Angeles IG, Martínez-Peralta C & Golubov J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. En: Ramawat KG, ed. *Desert Plants: Biology and Biotechnology*. Berlin: Springer-Verlag, 197-230.
- Martínez-Peralta C & Mandujano MC. 2011. Reproductive biology of a living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *J Torrey Bot Soc* **138**:145-155.
- McCall A & Irwin RE. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecol Letters* **9**:1351-1365.
- Parra-Tabla V, Vargas CF, Magaña-Rueda S & Navarro J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindley (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest vs agricultural field. *Biol Conserv* **94**:335-340.
- Peterson MW. 1991. Flower herbivory and seed predation in *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae): effects of pollination and phenology. *Holarctic Ecol* **14**:45-50.
- Sánchez-Lafuente AM. 2007. Corolla herbivory, pollination success and fruit predation in complex flowers: an experimental study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). *Ann Bot* **99**:355-364.
- Schemske DW, Husband BC, Ruckelshaus MH, Goodwillie C, Parker IM & Bishop JG. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* **75**:584-606.
- 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*. Imprensa Universitária, Fortaleza.

Recibido: agosto 2012; aceptado: septiembre 2012.
Received: August 2012; accepted: September 2012.