

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

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

ERIKA ARROYO-PÉREZ^{1,2}, CECILIA LEONOR JIMÉNEZ-SIERRA^{2,*}, JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA-HURTADO², JOEL FLORES-RIVAS³
E ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO-UGARTE⁴

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

² Laboratorio de Ecología. Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Ciudad de México, México.

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

⁴ Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

* Autor de correspondencia: ceci_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 Toluca 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 Toluca, 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:

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

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 (1998) (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" (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, ρ) 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 (± 2.75) días para el primer año y de 18 (± 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).

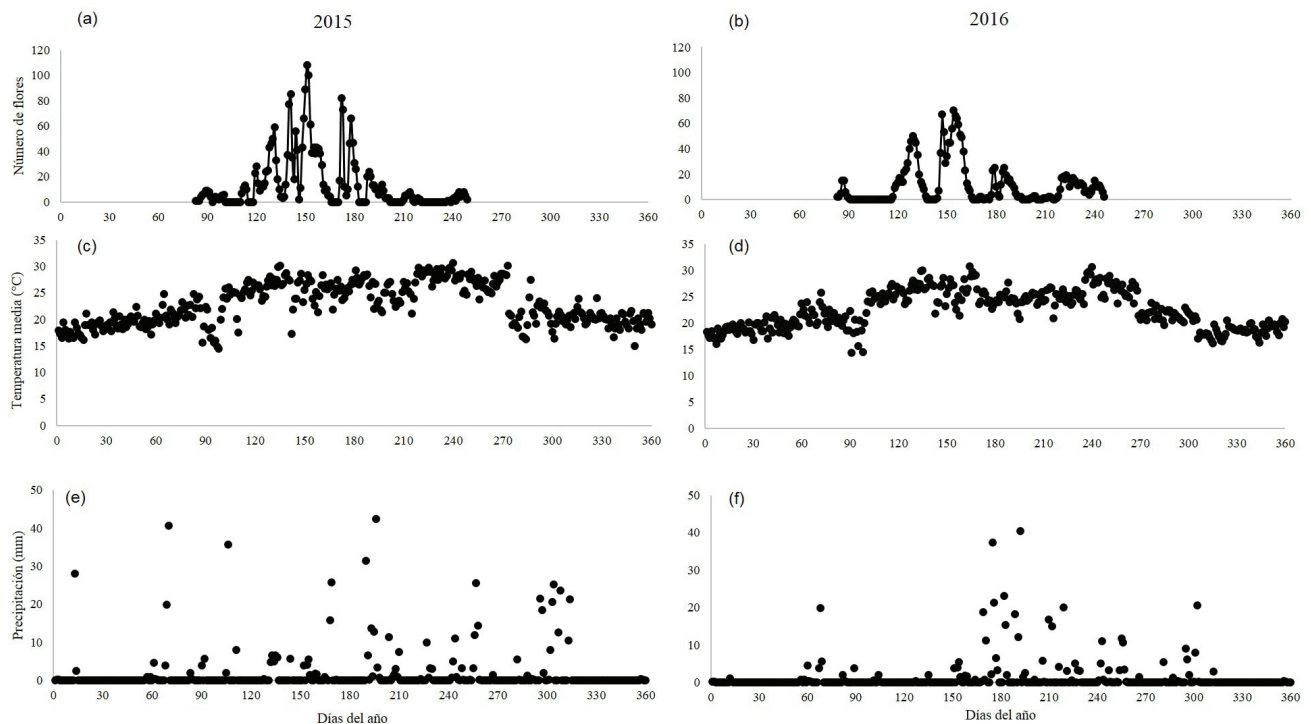


Figura 1. Fenología floral de *N. conoidea*. Cantidad de flores en antesis por día: a) para 2015; b) para 2016; c y d) temperatura media diaria por año; e y f) precipitación diaria para los dos años de estudio.

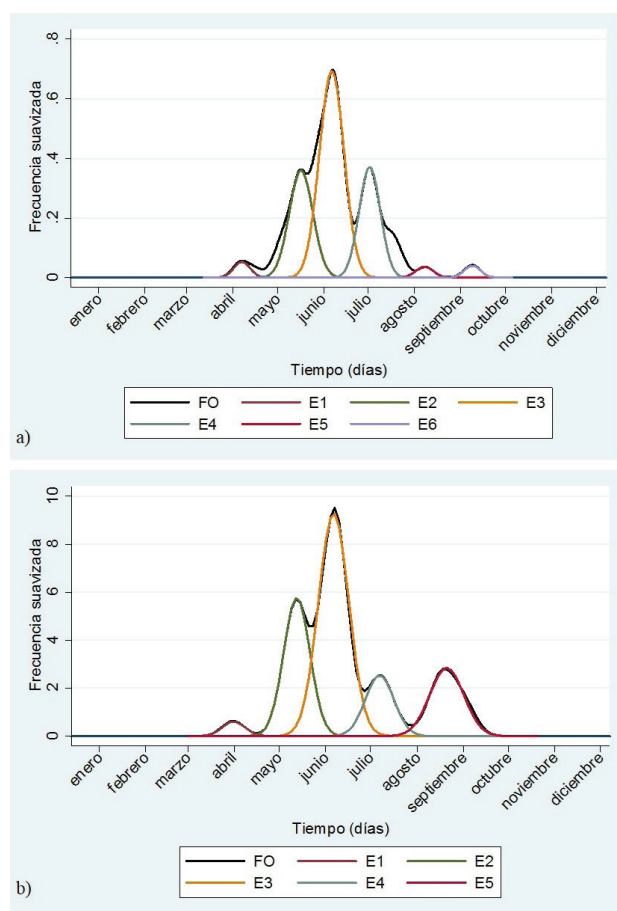


Figura 2. Componentes gaussianos de la floración diaria (flores en antesis) en la población de *N. conoidea* determinados a través del análisis de Estimadores de Densidad por Kernel (EDK). Las medias de estos componentes ± 1 DE corresponden a los límites de cada uno de los pulsos de floración analizados: 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

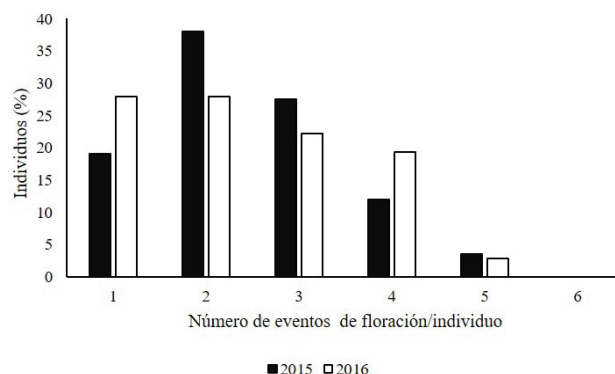


Figura 3. Porcentaje de individuos de *N. conoidea* por número de pulsos en los que produjeron flores por año.

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 ± 0.005 vs. 0.15 ± 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 Ausperger, 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 ^a	14 (± 2.75) ^a	930 ^a	0.19 (± 0.006) ^a	0.41 (± 0.068) ^a	0.67 (± 0.022) ^a	-
2016	5 ^a	18 (± 4.38) ^a	907 ^a	0.15 (± 0.004) ^b	0.33 (± 0.029) ^a	0.58 (± 0.023) ^b	0.69 ± 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) ^{ab}	0.41(0.23) ^{ab}	0.37(0.48) ^b	-
	2do	17	56.29	195	0.23(0.08) ^c	0.36(0.31) ^b	0.69(0.42) ^a	-
	3er	17	77.24	435	0.34(0.04) ^a	0.54(0.40) ^a	0.72(0.36) ^a	-
	4to	15	49.10	227	0.31(0.11) ^{ab}	0.54(0.69) ^a	0.73(0.38) ^a	-
	5to	13	10.17	19	0.24(0.09) ^{bcd}	0.30(0.18) ^b	0.37(0.48) ^b	-
	6to	11	11.37	26	0.16(0.06) ^d	0.23(0.17) ^b	0.57(0.47) ^{ab}	-
2016 N = 142	1ro	11	11.9	24	0.42(0.19) ^a	0.48(0.30) ^a	0.29(0.39) ^b	0.66(0.01) ^a
	2do	17	57.04	229	0.23(0.08) ^c	0.34(0.29) ^{ab}	0.50(0.43) ^{ab}	0.76(0.03) ^a
	3er	19	85.91	408	0.27(0.04) ^b	0.41(0.30) ^a	0.56(0.40) ^{ab}	0.56(0.05) ^a
	4to	19	42.95	227	0.21(0.05) ^c	0.29(0.23) ^{bc}	0.59(0.44) ^{ab}	0.71(0.07) ^a
	5to	23	40.84	19	0.16(0.05) ^d	0.23(0.16) ^c	0.66(0.40) ^a	0.74(0.05) ^a

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

de 0.69 (± 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	
	ρ	P	ρ	P	ρ	P	ρ	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				
	ρ	P	ρ	P	ρ	P	ρ	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 *Pilosocereus 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 florívoros 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 Cordoba 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 *Horatophylla 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 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 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 arieianum*: 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 cactus 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, Rathcke 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.