

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES



**FENOLOGÍA FLORAL DE LA ANACAHUITA (*Cordia boissieri*) Y SU
RELACIÓN CON SUS VISITANTES FLORALES**

**FLORAL PHENOLOGY OF ANACAHUITA (*Cordia boissieri*) AND
THEIR RELATIONSHIP WITH THEIR FLORAL VISITORS**

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

Cristian Adrian Martínez Adriano

LINARES, NUEVO LEÓN

SEPTIEMBRE, 2011

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES

SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO

**FENOLOGÍA FLORAL DE LA ANACAHUITA (*Cordia boissieri*) Y SU
RELACIÓN CON SUS VISITANTES FLORALES**

Comité de tesis:



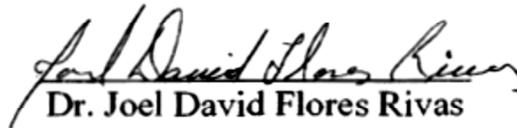
Dr. Enrique Jurado Ybarra
Director



M.C. Luis Gerardo Cuéllar Rodríguez
Asesor



Dr. Humberto González Rodríguez
Asesor



Dr. Joel David Flores Rivas
Asesor externo

DECLARATORIA

Declaro que la presente investigación y su contenido son originales, y se desarrolló para la obtención del título de Maestro en Ciencias Forestales; dónde se utiliza información de otros autores, se otorgan los créditos correspondientes.



Biól. Cristian Adrian Martínez Adriano

Septiembre, 2011

DEDICATORIA

A mi madre Amalia Adriano Espinoza quién me ha brindado su apoyo incondicional y que ha estado siempre en los buenos y malos momentos.

A mi padre Martín Martínez y Tommy por su apoyo, consejos y estar al pendiente de mí.

A mis queridos hermanos Eduardo Guadalupe Adriano, Jesús Samuel Adriano, Jesús Antonio Martínez y Mariana Martínez, quiénes me han dado la alegría de tenerlos y de saber el significado de un hermano.

A mis colegas, compadres y amigos Briandis Soto, Carlys Bustamante, Clau Doria, Ely Zaragoza, Deisy Peñaflo, Emmanuel Fernández, Esme Méndez, Erik Meléndez, Heriberto Méndez, Juma López, Myrims Garza, Poly Hinojosa por ser buenos compañeros, colegas, amigos y estar conmigo en todos esos momentos tan especiales que pasamos juntos dentro de este proceso que ha sido muy grato e integral para mí.

A los doctores de la FCF por haberme brindado su tiempo y dedicación al darme clases. En especial al Dr. Enrique Jurado y Dr. Eduardo estrada por haberme enseñado mucho en tan poco tiempo.

A todas las personas que de alguna forma han ayudado en la realización de mis metas y sueños... y para todas las personas que les sea útil esta información.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la Facultad de Ciencias Forestales–UANL por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría.

A Juanito por su apoyo en la toma de datos y por acompañarme en varias ocasiones a realizar parte del presente trabajo de investigación.

A los colegas y compañeros en especial a las futuras ingenieras y buenas amigas Briandis, Deisy, Diana, Myriam y Poly; además a los futuros maestros en ciencia y grandes amigos Ely y Emmanuel y el futuro doctor compare Juma, por su apoyo desinteresado en mis salidas de campo para la toma de datos del presente trabajo.

A los doctores Lalo Estrada por su apoyo incondicional y al Dr. Oscar Aguirre y Javier Jiménez por su apoyo administrativo y con la gestión de recursos para la impresión de este ejemplar.

A mi comité de tesis Dr. Enrique, M.C. Gerardo, Dr. Humberto y Dr. Joel por ayudar al enriquecimiento del presente trabajo y con la disponibilidad de realizar las correcciones, observaciones y sugerencias pertinentes de mi trabajo de tesis.

Y a todos los que directa e indirectamente fueron participes en la realización del presente estudio.

I. ÍNDICE GENERAL

I. ÍNDICE GENERAL.....	<i>i</i>
II. ÍNDICE DE TABLAS	<i>ii</i>
III. ÍNDICE DE FIGURAS	<i>ii</i>
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO 1	
VARIACIÓN FENOLÓGICA DE LAS FLORES DE LA ANACAHUITA (<i>Cordia boissieri</i>)	2
1.1. RESUMEN.....	2
1.2. ABSTRACT	2
1.3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
1.4. RESULTADOS	11
1.5. DISCUSIÓN.....	16
1.6. CONCLUSIONES.....	20
CAPÍTULO 2	
VISITANTES FLORALES DE <i>Cordia boissieri</i> IMPORTANCIA, PREFERENCIA DE FENOTIPO FLORAL Y VARIACIÓN TEMPORAL EN EL ENSAMBLAJE DEL SISTEMA DE POLINIZACIÓN	21
2.1. RESUMEN.....	21
2.2. ABSTRACT	22
2.3. INTRODUCCIÓN.....	22
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	26
2.5. RESULTADOS	31
2.6. DISCUSIÓN.....	35
2.7. CONCLUSIONES.....	41
3. LITERATURA CITADA	42
APÉNDICE I. Floración y su relación con eventos de precipitación.	53
APÉNDICE II. Integración floral.....	55
Apéndice III. Composición de visitantes florales.....	56
Apéndice IV. Variación de los visitantes en base a los meses de lluvias.	60
Apéndice V. Variación de los visitantes en base a la flor.....	61

II. ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo 1–Tabla 1. ANOVA anidado. Variación entre floraciones y variación entre plantas de los atributos medidos.....	13
Capítulo 1–Tabla 2. Análisis de Kruskal Wallis. Variación de los atributos florales en la población y entre floraciones.....	14
Apéndice I–Tabla 1. Eventos de floración documentados.....	53
Apéndice II–Tabla 1. Correlación de Spearman para los atributos florales medidos.....	55
Apéndice III–Tabla 1. Composición de especies de visitantes florales en <i>C. boissieri</i>	56
Apéndice III–Tabla 1. Composición de especies de visitantes florales en <i>C. boissieri</i> (CONTINUACIÓN).....	57
Apéndice IV–Tabla 1. Composición y abundancia de los visitantes florales durante los distintos meses del estudio.....	60
Apéndice IV–Tabla 2. Correlación de Spearman de la composición y abundancia de los visitantes.....	60
Apéndice V–Tabla 1. Correlación de Spearman del tiempo de vista (TV) en base a los atributos florales.....	61
Apéndice V–Tabla 2. Correlación de Spearman del tipo de vista en base a los atributos florales.....	61

III. ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 1–Fig 1. Distribución de los monitoreos de los visitantes florales en base a los puntos cardinales.....	9
Capítulo 1–Fig. 2. Análisis de los atributos florales de <i>C. boissieri</i>	9
Capítulo 1–Fig. 3. Cantidad de flores por los tipos de estilo.....	11
Capítulo 1–Fig. 4. Tipos de color en 43 plantas con una sola floración.....	12
Capítulo 2–Fig. 1. Clasificación de los tipos de visita de acuerdo a la estructura.....	30
Capítulo 2–Fig. 2. Composición de visitantes florales a lo largo del día.....	31
Capítulo 2–Fig. 3. Visitantes florales diurnos y nocturnos.....	32
Capítulo 2–Fig. 4. Frecuencias de los tipos de visita (suma de las tres floraciones) en <i>C. boissieri</i>	34
Apéndice I–Fig. 1. Variación en el color de la guía nectárea.....	54
Apéndice I–Fig. 2. Expresiones del número de lóbulos en la flor.....	54
Apéndice III–Fig. 1. Abundancia de visitantes florales a lo largo del día.....	58
Apéndice III–Fig. 2. Visitantes florales de <i>C. boissieri</i>	58
Apéndice III–Fig. 3. Escarabajo (Scarabaeidae) visitando flor de <i>C. boissieri</i>	59
Apéndice III–Fig. 4. Visitantes herbívoros en <i>C. boissieri</i>	59
Apéndice III–Fig. 5. Arañas visitantes de <i>C. boissieri</i>	60

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las angiospermas se diferencian de todos los otros grupos de plantas por la ventaja de poseer flores (Harder *et al.*, 2004; Trapnell & Hamrick, 2006). Así, la forma, tamaño de estructuras florales, recompensa de néctar y tiempo de exposición floral (combinando el tamaño y el número de flores), se conocen como factores que tienen influencia sobre las tasas de visitas de los polinizadores y subsecuentemente sobre la exportación y recepción de polen en las flores (Méndez & Díaz, 2001). En algunas especies polinizadas por animales la exposición floral puede incrementar la visita de polinizadores, y con ello el intercambio de polen. Sin embargo, el aumento de atracción de grandes exposiciones florales, a menudo se asocia con el incremento de la frecuencia de los movimientos intraplanta de los polinizadores durante cada visita (Harder & Johnson, 2005; Williams, 2007). Estudios recientes sobre las interacciones planta–polinizador, han detectado dentro de los gremios confluentes de polinizadores una gran diversidad taxonómica, espacial y temporal (Groman & Pellmyr, 1999; McIntosh, 2005). Aunque estas interacciones son una regla generalizada, debido a que los sistemas de polinización evolucionan con una gran rapidez en respuesta a la presión selectiva ejercida por los vectores de polen, principalmente organismos polinizadores (Ollerton 1996; Wilson & Thomson 1996; Gómez, 2002).

En este estudio se presentan dos capítulos sobre la fenología floral y los visitantes florales de *Cordia boissieri*. En el primer capítulo se evalúa la variación fenológica de las flores dentro de la población con nivel temporal dentro de la misma floración y entre floraciones diferentes. El segundo aborda la composición y abundancia de los visitantes florales y su variación con base a los eventos de precipitación y la variación de estos con base a los atributos florales. Ambos capítulos se presentan en el formato de la revista a donde se someterán para ser considerados a publicarse. La literatura citada se presenta en una sola sección para evitar repetirla.

VARIACIÓN FENOLÓGICA DE LAS FLORES DE LA ANACAHUITA (*Cordia boissieri*)

Cristian A. Martínez Adriano^{1(*)}, Enrique Jurado¹, Joel D. Flores Rivas², Humberto González Rodríguez¹ y Luís G. Cuéllar Rodríguez¹.

(Formato de la revista American Journal of Botany).

1.1. RESUMEN

Se evaluó la variación fenológica de las flores de *Cordia boissieri* en una población de 255 individuos en el Noreste de México. Se midieron 20 flores de 43 individuos, para determinar su variación entre las plantas de la población y entre eventos de floración de octubre de 2009 a mayo de 2011. Se documentaron tres procesos de floración de *C. boissieri* y la cantidad de precipitación, para determinar la relación de las floraciones con los eventos de precipitación. Con las mediciones de $n = 2172$ flores se realizó un análisis del grado de integración de los atributos florales que se tomaron en cuenta, con el propósito de elucidar la relación entre estos y con ello determinar si la flor de la especie pertenece a un sistema generalista. Los atributos florales variaron entre plantas, no así entre floraciones, excepto para la longitud de los sépalos y el número de lóbulos, los cuales variaron tanto entre floraciones como entre plantas; el tipo de pistilo y el color no variaron en la planta. No hay relación de las floraciones con la precipitación dentro de la población. De acuerdo a su morfología, la flor de *C. boissieri* pertenece al grupo de las flores generalistas.

Palabras clave: anacahuita, floración, atributos florales, sistema generalista.

1.2. ABSTRACT

Flowering phenological variation of *Cordia boissieri* in a population of 255 individuals was studied in northeastern Mexico. For each of 43 plants 20 flowers were measured to determine variation among plants in the population in three blooming events between October 2009 and May 2011. The significant processes of flowering plants in the population as well as the amount of precipitation (mm) were documented to determine a possible correlation between flowering and rainfall events. Using measurements of $n = 2172$ flowers, an analysis of the integration of floral attributes was carried out to determine the association level of these attributes. The floral attributes varied between plants, but not between blooms, except for the length of the sepals and the number of lobes, which varied both among and between plant blooms, the rate of the pistil and the color did not change in the plant. There was no relationship between flowering and rainfall events within the population. Due to its morphology, *C. boissieri* flowers were considered generalists in terms of their potential pollinators.

Keywords: anacahuita tree, flowering, floral attributes, pollination system.

Las flores pueden ser de cualquier color o combinación de colores, estas pueden tener virtualmente cualquier textura, desde las delgadas y transparentes hasta las gruesas y carnosas (Stern *et al.*, 2008), todas estas expresiones se encuentran dentro de la fenología floral de las especies vegetales. La fenología floral es una propiedad importante de la historia de vida de las especies debido a que el tiempo y programación de los eventos reproductivos a través del tiempo pueden influir fuertemente en el mantenimiento individual de las plantas (Boshier y Lamb, 1997; Justiniano & Fredericksen, 2000; Wolfe & Burns, 2001; Michalski & Durka, 2007; Yadav & Yadav, 2008).

La evolución de la fenología floral de las plantas además de relacionarse estrechamente con los factores abióticos del lugar donde se desenvuelve como la temperatura, el fotoperiodo, la humedad (León de la Luz *et al.*, 1996; Chapman *et al.*, 1999; Justiniano & Fredericksen, 2000; Mapongmetsem, 2002; Yadav & Yadav, 2008; Hódar *et al.*, 2009), los factores edáficos y los factores bióticos (Borchert, 1983); también se encuentra estrechamente relacionada con la aparición de organismos vectores de polen que visitan las flores a cambio de algún recurso en su beneficio (Trapnell & Hamrick, 2006; Medel y Nattero, 2009). Llevando así flor y visitante floral una evolución conjunta por medio de la presión de la competencia entre los diferentes polinizadores con preferencia por cierto tipo de recompensa (Trapnell & Hamrick, 2006; Medel y Nattero, 2009). La lógica que subyace a este fenómeno es que las poblaciones exploran diferentes posibilidades mediante la variación genética y fenotípica, y parte de aquella variación es exitosa en atraer polinizadores y así lograr ventajas reproductivas en relación a otras variantes (Medel y Nattero, 2009) y, por lo general, llevándose a cabo una especialización tanto del visitante como de la exposición floral que presenta la planta, con una repercusión directa en la fenología floral de las especies vegetales (Blanchan, 1900; Knuth, 1906; Lovell, 1919; Macior, 1973; Moldenke, 1975; Borchert, 1983; Barbour *et al.*, 1987; Huerta–Martínez, 1995; Valiente–Banuet *et al.*, 1996; Waser *et al.*, 1996; Kudo, 2006; van Kleunen, *et al.*, 2008; Armbruster & Muchhala, 2009; Harder & Johnson, 2009; Medel y Nattero, 2009). La planta parece manipular el comportamiento de los polinizadores, o bien, las plantas se tienen que adaptar al comportamiento o morfología del polinizador (Neal *et al.*, 1998; Navarro *et al.*, 2007).

En las plantas polinizadas por animales, la exposición floral es crítica para garantizar su reproducción sexual. Esta estrategia permite atraer a los polinizadores mediante la amplia gama de colores que tienen las estructuras florales (Dilcher, 2000). Con ello, se aumenta la variabilidad genética que ofrece mayores ventajas al organismo proveniente de una fecundación cruzada, que aquel que proviene de una autofecundación (Charlesworth & Charlesworth; 1987; Cortinóz *et al.*, 2008). Este fenómeno ha influido sobre la diversidad actual de las características florales tales como: el tamaño, forma, color y olor, las cuales se deben a la evolución bajo selección natural mediada por los vectores de polen (Blanchan, 1900; Lovell, 1919; Fishbein & Venable, 1996; Waser *et al.*, 1996; Wilson & Thompson, 1996; Boshier y Lamb *et al.*, 1997; Gómez & Zamora, 1999; Nabors, 2006; Hargreaves *et al.*, 2009; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011), presentando así estrategias que les permiten atraer a los organismos que transportan el polen y en dicho proceso las guías florales aumentan la eficiencia de forrajeo y un regreso posterior de los visitantes florales (Knuth, 1906; Ushimaru *et al.*, 2007). Por ello, las plantas polinizadas por animales comúnmente muestran rasgos fenotípicos plásticos, debido a que la polinización cruzada depende de los polinizadores cuya abundancia varía dentro y entre las temporadas de reproducción (Harder & Johnson, 2005). Por ejemplo, si los visitantes florales seleccionan preferentemente un fenotipo floral particular dentro de las poblaciones, la variación espacio–temporal del ensamblaje de visitantes podría dirigir una divergencia en el fenotipo floral (Wilson & Thompson, 1996; Armstrong, 1997; Gómez & Zamora, 1999; Groman & Pellmyr, 1999; Sánchez–Lafuente, 2002; Huang & Fenster, 2007). Así, la coloración, el horario de apertura, los recursos ofrecidos (cantidad y calidad) y la morfología floral, son un conjunto de características que deben funcionar en perfecta armonía y sincronismo para alcanzar el éxito reproductivo de las especies vegetales (Bonifácio–Martins *et al.*, 2009).

Esta misma presión de selección natural ha conducido a las plantas a presentar una gran diversidad en forma y arquitectura, pero la tasa de formas observadas representa solo una pequeña fracción de cuan posible es teóricamente (Prusinkiewicz *et al.*, 2007). Para las angiospermas la presencia de flores y su rápida evolución han permitido constituirse en el

conjunto de plantas vasculares más dominante (Waser *et al.*, 1996; Dilcher, 2000; Harder *et al.*, 2004; Hargreaves *et al.*, 2004; Trapnell & Hamrick, 2006).

Los atributos florales que se encuentran bajo una selección direccional o de estabilización se espera que tengan una variación genética y fenotípica. La selección mediada por los polinizadores puede ser un factor importante en la forma de los patrones de variación y covariación de los atributos florales. Se ha demostrado que las especies con atributos florales asociados con sistemas de polinización especializada (flores zigomorfas) tienen menor variación fenotípica dentro de las poblaciones que las especies con atributos asociados con sistemas de polinización generalizados (especies con flores actinomorfas; Stebbins, 1970; Wolfe & Krstolic, 1999; Ushimaru *et al.*, 2004; van Kleunen, *et al.*, 2008; Quesada–Avedaño y Rosas–Guerrero, 2011; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011).

Los estudios de selección fenotípica en las plantas se han enfocado principalmente en evaluar el efecto de un atributo floral simple sobre el mantenimiento de la planta. Sin embargo, las flores se integran de unidades que pueden requerir de una configuración precisa de los órganos florales para una apropiada función (Ushimaru *et al.*, 2004; Armbruster & Muchhala, 2009; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011). Esta configuración puede producir una variación y/o integración de los caracteres florales que podría llevar a una subestimación del rol de los verdaderos polinizadores como agentes selectivos de la expresión fenotípica de las flores (Ushimaru *et al.*, 2004; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011).

Dentro de la familia Boraginaceae una variación que pueden presentar sus miembros en las estructuras florales es la heterostilia, en la cual existe un polimorfismo floral en los que las flores se diferencian en la longitud de los estilos y estambres (Boshier y Lamb, 1997; Custodio y Vitorino da Cruz, 2009). Este polimorfismo comúnmente está acompañado de un sistema de incompatibilidad que impide la autofecundación. Este fenómeno ocurre de dos o tres formas en la misma especie (distilia y tristilia, respectivamente; Darwin, 1877; Ganders,

1979; Faivre & McDade, 2001; Cortinóz *et al.*, 2008; Valois–Cuesta, 2008; Custodio y Vitorino da Cruz, 2009), variando en cantidad de los granos de polen producidos por las diferentes formas florales así como en la ornamentación de la exina de polen en la planta estigmática y el tamaño y morfología de la corola (Ganders, 1979; Custodio y Vitorino da Cruz, 2009).

En el género *Cordia*, la estacionalidad de la floración tiende a variar al acercarse al ecuador, mientras que en las especies de *Cordia* que se distribuyen más hacia el norte, las floraciones comienzan con mayor anticipación en regiones con sequía severa y ocurren con un retraso mayor en áreas con estrés de agua moderado durante la época seca, por ejemplo, la floración en Veracruz, México ocurre en el verano lluvioso (Borchert, 1996). La biología reproductiva de *Cordia* recibió la atención solo hasta cuando la heterostilia fue reportada por primera vez por Fritz Muller cuando envió material botánico desde Brasil a Charles Darwin (1877) quien observó un dimorfismo en la longitud de los estilos, y lo aceptó como heterostilia, sin embargo, dentro del género hay especies con homostilia como es el caso de *Cordia alliodora* (Opler *et al.*, 1975).

El estudio de la variación fenológica floral es de suma importancia para comprender los procesos ecológicos y de variación en las plantas. La flor emblemática del estado de Nuevo León, al noreste de México, es de la anacahuita (*Cordia boissieri* A. DC.) y a pesar de esto y de su importancia ornamental hay una marcada ausencia de estudios sobre las flores de esta especie, sin embargo, podemos citar algunos trabajos hechos sobre especies del género como el de Opler *et al.* (1975) donde mencionan que *Cordia* contiene un número de especies que presenta un amplio rango de sistemas de reproducción, que van desde los homostílicos a los heterostílicos y dioicos, incluyendo las formas florales adaptadas para ensamblajes de polinización variados, utilizando tanto el viento como a los animales como dispersores de sus semillas. Bullock & Solis–Magallanes (1990) observaron que las fenologías reproductivas de *Cordia alliodora* y *C. elaeagnoides* varían mucho. En ambas especies florecen al final de la época lluviosa, aunque *C. alliodora* florece más tardío y por mayor tiempo. Ninguna de las

especies de *Cordia* floreció después de las cabañuelas. Además se observó que en sitios con disturbios severos *C. elaeagnoides* tuvo una floración altamente errática. Por otro lado, Justiniano & Fredericksen (2000) mencionan que la floración de *C. glabra* se lleva a cabo de agosto a septiembre y presenta un tipo de sistema reproductivo monoico. Vieira & Silva (1997) afirman que *C. multispicata* produce flores y frutos durante la mayoría del año, con picos de floración entre el final de la época seca y la mitad de la época húmeda, y las flores de esta especie permanecen abiertas de cuatro a seis días. Por otro lado, con respecto a los trabajos relacionados con la especie en estudio podemos citar al realizado por Alvarado *et al.* (2004) en el cual realizaron una caracterización morfológica y nutricional del fruto de *C. boissieri*. En la presente investigación se analizó la variación fenológica de las flores de la anacahuita para establecer si esta variación ocurre en el mismo proceso de floración o entre diferentes procesos para atender las siguientes cuestiones 1) ¿Existe variación de la fenología floral de la anacahuita dentro de la población?, 2) ¿Existe variación de la fenología floral de la anacahuita en diferentes eventos de floración?, 3) ¿Existe una relación entre las floraciones sincrónicas de la población y la precipitación significativa? y 4) en base a su morfología, ¿La anacahuita es una especie generalista?

1.3. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el período comprendido de octubre del 2009 a mayo de 2011. Se trabajó con una población de 255 plantas, de las cuales se colectaron datos de 43 plantas, 28 plantas con registro de al menos tres floraciones, cinco más con dos floraciones registradas y 10 más con solo una floración documentada.

Área de estudio. El presente estudio se realizó dentro de las instalaciones del “Campus” experimental de la Facultad de Ciencias Forestales – UANL, con vías de acceso a través de la carretera nacional Km. 145, rumbo a Ciudad Victoria, a las afueras de la ciudad de Linares Nuevo León; con una ubicación geográfica entre los paralelos 24° 46’ 43” latitud Norte y los meridianos 99° 31’ 39” longitud Oeste. El trabajo de campo se realizó dentro de la asociación vegetal de matorral espinoso tamaulipeco (Alanís *et al.*, 1996). El área de estudio presenta una

altitud de 370 msnm, con una temperatura media de 14 °C en enero a 22 °C en agosto. La precipitación anual promedio es de 805 mm y los suelos que predominan en el área son del tipo vertisol de origen aluvio–coluvial (SPP–INEGI, 1986; Alanís–Rodríguez *et al.*, 2008).

Especie de estudio. La anacahuita (*Cordia boissieri*), es una planta nativa de Norte América de crecimiento principalmente arbustivo o arbóreo de 5–8 m de altura. Presenta hojas simples, alternas y ovadas de 15–20 cm de largo, con una superficie pilosa–aterciopelada. Las flores son en forma de trompeta, en grupos de cinco a ocho, de color blanco con la guía nectárea color amarillo de hasta 45 mm de longitud; presentan cinco lóbulos redondeados y crispados; cinco estambres de longitudes desiguales unidas de la parte basal dentro del tubo de la corola; las anteras son oblongadas, filiformes, glabras y de color verde amarillento; el pistilo varía en longitud usualmente tan largos como los estambres, estrechos hacia el ápice y terminan en dos estigmas. La floración se da todo el año teniendo repuntes en las épocas de lluvias apareciendo en la primavera tardía hasta el verano temprano (Vines, 1986; Gilman & Watson, 1993; Alanís *et al.*, 1995; Alvarado *et al.*, 2004).

Población de estudio. Para delimitar la población en estudio se realizaron visitas prospectivas dentro de las cuales se identificaron y marcaron permanentemente las plantas de la población, además se determinó que atributos florales se utilizarían para observar la variación de las flores. Cada individuo se marcó con una etiqueta metálica o cinta de marcaje de color llamativo (naranja) y un cordón de nylon en alguna rama visible del individuo, marcando en las etiquetas metálicas o en el marcador números progresivos para su identificación dentro de la base de datos. Sobre las plantas marcadas se realizó la evaluación de la variación fenológica de la especie bajo estudio.

Medición de atributos florales. Se realizaron monitoreos al azar de 10 flores en cinco plantas desde la apertura de la yema floral hasta su muerte, esto con el fin de determinar la duración promedio de vida de la flor y evitar la toma de datos duplicados al momento de realizar un muestreo posterior.

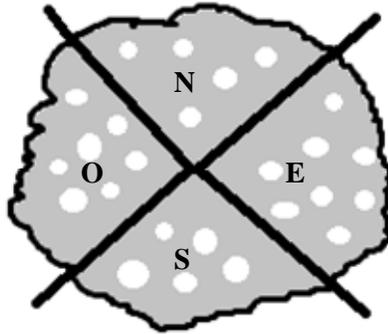


Fig. 1. Distribución de las mediciones de las flores en base a los puntos cardinales (norte, sur este y oeste).

Para determinar si existe variación en el fenotipo de las flores se realizaron mediciones de cinco flores elegidas al azar en cuatro cuadrantes orientados a cada punto cardinal (**Fig. 1**), teniendo 20 flores por planta, sobre las cuales se tomaron medidas morfométricas con un vernier de precisión de 0.05 mm. Los atributos florales que se evaluaron (**Fig. 2**) fueron: el tipo de estilo (TE); número de estilos (NE); número de estambres–anteras (NEA); longitud total (LT; mm); longitud de la corola (LC; mm); diámetro de la corola (DC; mm); diámetro de guía nectárea (DG; mm); número de lóbulos (L); coloración de la guía nectárea (C; mediante la observación directa de los cambios del patrón y tonalidad de color en la el tubo de la flor); y la longitud de los sépalos (LS; mm), la cual se obtuvo mediante la diferencia entre la longitud total y la longitud de la corola.

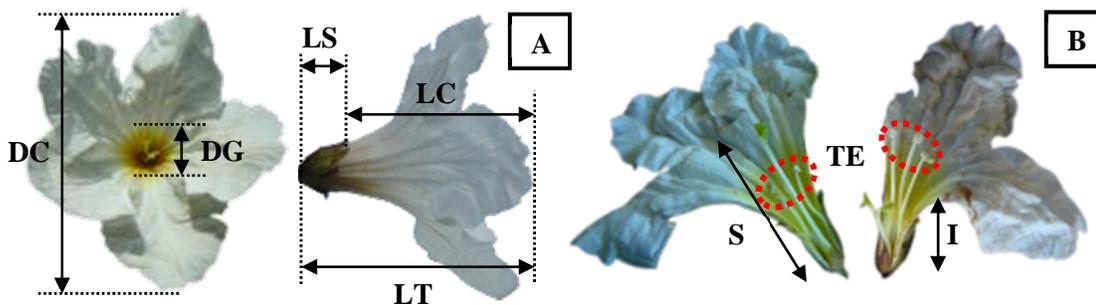


Fig. 2. Análisis de los atributos florales de *C. boissieri*: A) mediciones morfométricas; B) tipo de estilo, I = ínfero, S = súpero, los elementos encerrados en el elipse son los estambres.

Con los datos recabados se realizó una prueba de Kolmogorov–Smirnov para corroborar su distribución normal. Se realizó un ANOVA anidado de los atributos florales entre las plantas de la población y entre las diferentes floraciones con un nivel de significancia de $p = 0.05$, para las variables cuantitativas y un análisis de Kruskal Wallis, para las variables cualitativas y no normales (como lo sugieren Brower y Zar, 1980; Dytham, 2003 y Zar, 2010). Con esto se determinó si los diferentes atributos de las flores varían significativamente dentro de la población y entre diferentes eventos de precipitación. Se realizó además una prueba de χ^2 del tipo de estilo (TE) y el color (C) para saber si las diferentes expresiones fenotípicas tienen variación entre las plantas estudiadas.

Documentación de floraciones y eventos de precipitación. Para saber si las floraciones se encuentran relacionadas con los eventos de precipitación, se registraron el número de plantas con floración significativa dentro de la población y la cantidad de precipitación total mensual dentro del campus. Por medio de un análisis de correlación de Spearman se determinó si los meses en que se presentan las lluvias tuvieron una relación con las floraciones sincrónicas de la especie. Los datos considerados para este análisis fueron la cantidad de plantas con floración significativa dentro de la población y la cantidad de precipitación que se presentó durante el estudio.

En cada evento de floración sincrónica se cuantificaron: las plantas con floración significativa, con deposición de frutos y los individuos sin flor ni fruto. Esta identificación se llevó a cabo mediante observación directa por cada individuo. Los individuos con floración fueron aquellos cuya área ocupada por las inflorescencias fue mayor de 50 % en relación al área total de la copa del individuo y mayor al área ocupada por las infrutescencias (si la planta llegó a presentar deposición de frutos); las plantas con deposición de frutos fueron las que al momento del monitoreo presentaron un porcentaje de área ocupado por los frutos, mayor al área ocupada por las flores y el follaje; y las plantas sin flor ni fruto fueron aquellas que al momento del monitoreo, presentaron un área < 50 % de flores y/o frutos en base al área total de la copa del individuo.

Integración de los atributos florales en C. boissieri. Con los datos obtenidos de las mediciones morfométricas, se realizó un análisis de correlación no paramétrico por rangos de Spearman (de acuerdo con Dytham, 2003) de las mediciones morfométricas de las estructuras florales, para establecer mediante el grado de integración de éstas, si la especie en estudio es generalista o especialista (Quesada–Avedaño y Rosas–Guerrero, 2011; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011).

1.4. RESULTADOS

Variación de fenológica floral dentro de la población. Se determinó que el período de vida de las flores de *C. boissieri* o antesis (apertura del botón floral hasta su muerte) fluctuó entre tres y cinco días.

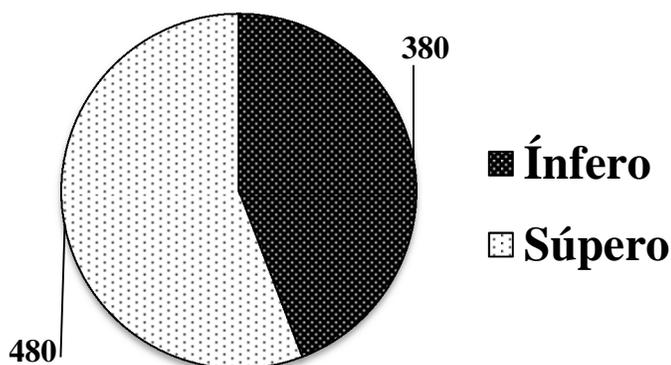


Fig. 3. Cantidad de flores por los tipos de estilo $n = 860$ (plantas que tienen registrado solo el primer evento de floración).

Se encontró que las flores de *C. boissieri* presentan heterostilia, con dos tipos de estilos: súpero e ífero, de los cuales 480 flores (de 24 plantas) fueron del tipo súpero y 380 (de 19 plantas) fueron de tipo ífero (**Fig. 3**). El tipo de estilo no varió dentro del mismo individuo, es decir presentó siempre el mismo tipo de estilo, sin embargo, el análisis de Kruskal Wallis mostró que si existe variación significativa de este atributo entre plantas de la población ($n = 860$; $\chi^2 = 859$; $gl = 42$; $p < 0.001$). Además, la prueba de χ^2 aplicada a los tipos de estilo, mostró que existe una diferencia significativa entre el estilo súpero y el estilo ífero ($n = 860$; $\chi^2 = 11.628$; $gl = 1$; $p = 0.001$).

Los atributos florales que no variaron en la misma planta fueron el tipo de estilo y el color de la guía nectárea (C), por lo que para estos atributos no se realizó la prueba de Kruskal Wallis.

Se encontraron flores de *C. boissieri* ($n = 2172$) dentro de la población de uno a cuatro estilos ($\bar{x} = 2.01 \pm 0.124 DE$), con estambres que van de dos a nueve ($\bar{x} = 5 \pm 0.381 DE$), y lóbulos que van de cuatro a nueve ($\bar{x} = 5.05 \pm 0.385 DE$). La expresión fenotípica de las flores con mayor dominancia fue de dos estilos, cinco estambres y cinco lóbulos. Además, se encontraron cinco colores de la guía nectárea, siendo el color amarillo el de mayor frecuencia en las flores medidas (**Fig. 4**).

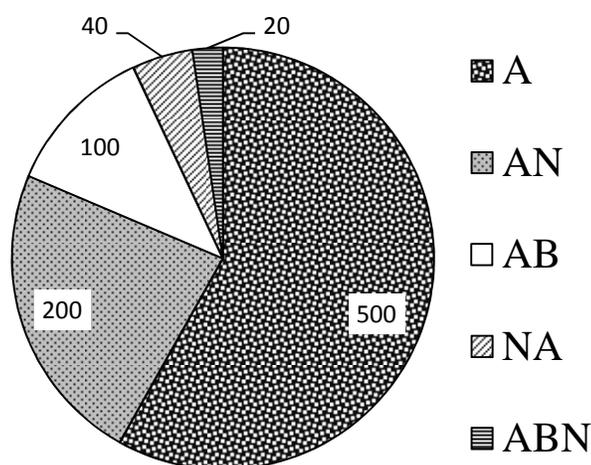


Fig. 4. Tipos de color en 43 plantas con una sola floración documentada $n = 860$ flores. Los colores son: A, amarillo; AN, amarillo–naranja; AB, amarillo–blanco; NA, naranja–amarillo; y ABN, amarillo–blanco–naranja.

El análisis de χ^2 para los colores de las flores encontrados mostró que hay una variación significativa para este atributo ($\chi^2 = 895.814$; $gl = 4$; $p < 0.001$), y dentro de las plantas observadas se logró observar que la expresión de color con mayor número de individuos fue el tipo A seguido del tipo AN y el AB (**Fig. 4**).

Se encontró que las flores de *C. boissieri* tienen una longitud total que va desde los 15.45 mm a los 58.9 mm ($\bar{x} = 35.77 \pm 5.68 DE$), la longitud de la corola que oscila de los 6.45 mm a los 41.1 mm ($\bar{x} = 24.36 \pm 5.14 DE$), la longitud de los sépalos fluctuó de los 4.45 mm a los 29.5 mm ($\bar{x} = 11.4 \pm 2.59 DE$), por otro lado, el diámetro de la corola varió de los 10.55 mm a los 77 mm ($\bar{x} = 48.31 \pm 9.3 DE$), mientras que el diámetro de la guía nectárea osciló entre los 4.9 y 30.6 mm ($\bar{x} = 11.67 \pm 2.23 DE$).

Tabla 1. ANOVA anidado, LT (longitud total, mm), LC (longitud de la corola, mm), LS (longitud de los sépalos, mm), DC (Diámetro de la corola, mm) y DG (Diámetro de la guía nectárea, mm), variación entre plantas y entre floración (28 plantas con tres floraciones diferentes, $n = 1680$). Variación entre floraciones y variación entre plantas de los atributos medidos. La mayor variación se muestra resaltada.

Variable floral		<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
LT FLORACIÓN	Hipótesis	2	266.088	0.939	0.395
	Error	81	283.318		
LT PLANTA	Hipótesis	81	283.318	18.217	< 0.001
	Error	1596	15.553		
LC FLORACIÓN	Hipótesis	2	117.622	0.545	0.582
	Error	81	215.694		
LC PLANTA	Hipótesis	81	215.694	14.532	< 0.001
	Error	1596	14.843		
LS FLORACIÓN	Hipótesis	2	95.817	3.156	0.048
	Error	81	30.364		
LS PLANTA	Hipótesis	81	30.364	5.697	< 0.001
	Error	1596	5.329		
DC FLORACIÓN	Hipótesis	2	2281.709	1.861	0.162
	Error	81	1226.028		
DC PLANTA	Hipótesis	81	1226.028	46.206	< 0.001
	Error	1596	26.534		
DG FLORACIÓN	Hipótesis	2	35.536	0.567	0.569
	Error	81	62.667		
DG PLANTA	Hipótesis	81	62.667	42.335	< 0.001
	Error	1596	1.480		

El ANOVA anidado para cada atributo floral analizado mostró que los atributos tienen mayor variación entre plantas de la población que entre floraciones, aunque la longitud de los sépalos varió entre plantas y entre floraciones (**Tabla 1**).

El análisis Kruskal Wallis mostró que no hay una variación significativa entre floraciones tanto del número de estilos (NE), como del número de anteras (NEA), sin embargo, el número de lóbulos (L) presentó variación significativa entre floraciones al igual que dentro de la población (**Tabla 2**).

Tabla 2. Análisis de Kruskal Wallis ($n = 1680$) para denotar la variación de los atributos florales no normales o cualitativos en las flores de *C. boissieri*. Resaltado la mayor variación de los atributos florales, en rojo el único atributo que varió en la población y entre floraciones.

Fuente	<i>df</i>	χ^2	<i>p</i>
TE (FLORACIÓN)	/	/	/
TE (PLANTA)	27	1679.000	< 0.001
NE (FLORACIÓN)	2	2.823	0.244
NE (PLANTA)	27	112.868	< 0.001
NEA (FLORACIÓN)	2	1.989	0.370
NEA (PLANTA)	27	126.521	< 0.001
L (FLORACIÓN)	2	15.618	< 0.001
L (PLANTA)	27	143.071	< 0.001
C (FLORACIÓN)	/	/	/
C (PLANTA)	27	1679	< 0.001

Floración y su relación con eventos de precipitación. La floración de *C. boissieri* ocurrió generalmente posterior a eventos de precipitación. Se registraron ocho eventos de floración, de los cuales cuatro fueron floraciones de casi toda la población marcada (floración sincrónica y de mayor duración), tres de ellos se presentaron después de eventos de precipitación a la cual llamaremos “floraciones inducidas por lluvia”, dentro de este proceso se pudo observar que la planta presentó un traslape de los procesos de floración con los de fructificación, es decir, se encontraron tanto frutos como flores dentro del mismo proceso. Sin embargo, se encontró una floración en un período sobre el cual no hubo precipitación pluvial a la que nombramos “floración en temporada de sequía”, dentro de este evento, la floración y la deposición de frutos se observaron como procesos separados, donde primero hubo floración y después siguió la deposición de los frutos sin traslape con las flores.

Se documentaron cinco floraciones, una en el 2009 (octubre), tres el año 2010 (marzo, junio, agosto) y una en el 2011 (abril, **Apéndice I–Tabla 1**).

La correlación de las floraciones con los eventos de precipitación mostró que los eventos de floración no están relacionados con la población estudiada ($p = 0.826$; $r = -0.053$; $n = 20$), las floraciones de *C. boissieri* pueden ocurrir sin que haya precipitaciones pluviales.

Integración floral. El análisis de correlación de Spearman realizado a los atributos mostró que el tipo de estilo (TE) se relacionó con todos los atributos excepto con número de estilos (NE) y el número de lóbulos (L), teniendo la mayor fuerza de correlación con el diámetro de la guía nectárea (DG) de manera inversa ($p < 0.001$; $r = -0.310$; $n = 2172$). Por su parte el número de estilos (NE) mostró relación significativa solo con TE y el color (C), aunque con muy poca fuerza de asociación, teniendo mayor grado de asociación con el tipo de estilo ($p = 0.001$; $r = 0.072$; $n = 2172$). El número de estambres se relacionó con el diámetro de la corola (DC), diámetro de la guía nectárea (DG) y número de lóbulos (L), pero con los dos primeros tuvo una fuerza de asociación muy débil, solo con el último atributo tuvo una mediana fuerza de asociación ($p < 0.001$; $r = 0.682$; $n = 2172$). La longitud total (LT) se relaciona con TE de manera negativa, longitud de la corola (LC), longitud de los sépalos (LS), DC, DG, y C de manera positiva, sin embargo, con la variable que tuvo mayor grado de asociación fue con LC ($p < 0.001$; $r = 0.877$; $n = 2172$). La longitud de la corola se relacionó con TE (de forma negativa), LT, DC, DG y C, teniendo un mayor grado de asociación con LC y en segundo lugar con DC ($p < 0.001$; $r = 0.323$; $n = 2172$). La longitud de los sépalos (LS) mostró relacionarse con TE, LT, DC, DG y C, sin embargo, la variable con la que se relaciona más fue con LT ($p < 0.001$; $r = 0.413$; $n = 2172$). El diámetro de la corola y el diámetro de la guía nectárea se relacionaron con las mismas variables, teniendo la mayor asociación entre ellas ($p < 0.001$; $r = 0.566$; $n = 2172$) seguida por la LT ($p < 0.001$; $r = 0.411$; $n = 2172$, para DC y $p < 0.001$; $r = 0.379$; $n = 2172$, para DG). El color se encontró relacionado mayormente con el DC ($p < 0.001$; $r = 0.293$; $n = 2172$), teniendo bajo nivel de asociación con las otra variables **(Apéndice II–Tabla 1).**

1.5. DISCUSIÓN

Variación de la fenología floral dentro de la población. El presente estudio permite revelar las variaciones morfológicas de la fenología floral de *C. boissieri*. Las cuales tienen un período de vida de tres a cinco días, esto quizá se deba a la capacidad receptiva de las flores, ya que el tiempo de apertura de la flor de cada especie varía de acuerdo a los sistemas de polinización, por ejemplo aquellas que abren solamente de día o de noche, o que solo son receptivos en cierta parte del día (Armbruster & Muchhala, 2009). Así que quizá las características de comportamiento de anthesis en la especie, se deben a las interacciones entre competencia dentro de las redes de sistemas de polinización dentro de la comunidad donde ocurre *C. boissieri*. La flor de *C. boissieri* presentó un patrón de heterostilia, quizá perteneciente al grupo de flores distílicas, concordando con lo encontrado anteriormente que sitúa a la familia Boraginaceae dentro de las 24 familias de plantas que presentan el fenómeno de la heterostilia, de la cual el género *Cordia* puede presentar especies con expresiones distílicas o tristílicas (Ganders, 1979), por ello *C. boissieri* puede poseer flores con estilos tanto ínferos como súperos.

Estudios previos indican que no es suficiente con la caracterización del fenotipo de una sola flor de la planta, ya que puede existir una variación floral intraplanta, que incluso puede ser mayor que la que se da entre plantas dentro de las poblaciones y comunidades vegetales (Medel y Nattero, 2009), algo que es contrario con lo que se encontró en la presente investigación, ya que la mayor variación de los atributos florales medidos se dio entre las plantas y no entre las floraciones y/o en la misma planta, exceptuando el color (C) y el tipo de estilo (TE) entre floraciones como los otros atributos. Lo anterior sugiere que *C. boissieri* tiene su mayor variación de una planta a otra. Si bien existe una pequeña variación de los atributos de las flores de *C. boissieri* entre floraciones, quizá la mayor variación del fenotipo floral sería entre plantas dentro de la población estudiada que dentro de la misma planta y entre floraciones.

Las flores de las plantas del presente estudio ayudaron a encontrar algunas diferencias con respecto a las descripciones de las flores de la especie, por ejemplo en cuanto a los estilos,

el morfotipo general o más dominante es de dos estilos en la flor, sin embargo, se lograron encontrar flores de uno a cuatro estilos, complementando la información obtenida de las descripciones florales en la especie, cuya descripción menciona que las flores poseen solo un par de estilos, cinco estambres, cinco lóbulos con una longitud de hasta 45 mm, blancas y con la guía nectárea en color amarillo (Vines, 1986; Gilman & Watson, 1993; Alanís *et al.*, 1995; Alvarado *et al.*, 2004). La mayoría de los atributos evaluados en el presente trabajo indican cambios muy notorios en la descripción de la flor, las flores encontradas tuvieron una longitud total de hasta 58.9 mm y una mínima de 15.45 mm, y la media de la longitud fue de $\bar{x} = 35.77 \pm 5.68 DE$, además se encontraron cinco expresiones de color de la guía nectárea, incluyendo la variación de amarillo que se menciona en la literatura, esto nos puede dar una nueva descripción de las flores de *C. boissieri* ya que las otras variables medidas sobre la flor de la especie no aparecen en la literatura consultada.

Floración y su relación con eventos de precipitación. La variación de la fenología floral (incluyendo tiempo de apertura y cantidad de las flores) comúnmente se correlaciona con eventos climáticos en el lugar donde ocurre como la temperatura, humedad, fotoperiodo (León de la Luz, *et al.*, 1996; Chapman *et al.*, 1999; Justiniano & Fredericksen, 2000; Mapongmetsem, 2002; Yadav & Yadav, 2008; Hódar *et al.*, 2009), los factores edáficos y los factores bióticos (Borchert, 1983) como los polinizadores (Trapnell & Hamrick, 2006; Medel y Nattero, 2009), dispersores de semillas y herbívoros. Por ejemplo, en lugares donde la precipitación tiene un patrón bimodal (Chapman *et al.*, 1999), las plantas que se desarrollan dentro de estas comunidades tienden a estar relacionadas con dichos eventos, así como sucede con *C. boissieri* la cual se menciona en la literatura que produce flores y frutos todo el año, pero que tiene dos floraciones importantes en la primavera tardía hasta el verano temprano (Vines, 1986; Gilman & Watson, 1993; Alanís *et al.*, 1995; Alvarado *et al.*, 2004). Lo que permitiría suponer que las floraciones de *C. boissieri* se comportarían de manera similar, ya que se observó que la tasa de floración de las plantas de la población aumentó significativamente después de un evento prolongado o significativo de precipitación, sin embargo, aunque las floraciones significativas y con mayor tiempo de duración aparecieron posterior a un evento de precipitación (“floración inducida por lluvias”), el análisis estadístico

empleado indicó que no existe una correlación entre los eventos de floración con los eventos de lluvia ($p = 0.826$; $r = -0.053$; $n = 20$), lo que hace pensar que quizá hagan falta más datos tanto de las floraciones como de las precipitaciones, ya que incluso, dentro del presente trabajo se presentó una floración muy significativa dentro de un período donde las precipitaciones fueron sumamente bajas, lo que llamamos “floración en temporada de sequía” como lo menciona León de la Luz *et al.* (1996); o a que la especie no está relacionada con los eventos de precipitación significativos tan estrechamente como se pensaba anteriormente. Además, cuando se observó una floración húmeda hubo un traslape de la floración con los procesos de formación de frutos, esto quizá se deba a que existía el recurso “agua” por el cual la planta tubo capacidad de fructificar y seguir manteniendo el proceso de floración, caso contrario a lo que ocurrió cuando hubo una “floración en temporada de sequía” donde la floración y la fructificación ocurrieron como procesos continuos pero marcadamente separados. Wolfe & Burns (2001) mencionan que el patrón común de las angiospermas es de una sola producción anual de flores, otras ocurren con periodos interrumpidos por periodos no reproductivos y solo algunas especies producen flores y frutos todo el año en casi todo sus individuos. Algo similar a esto sucedió con *C. boissieri*, ya que se observó con floración y fructificación todo el año en algunos individuos, aunque en la especie se encontraron dos floraciones sincrónicas en las que toda, o casi toda la población produjo flores. Lo que concuerda con lo encontrado en la literatura que dice que la especie florece en la primavera tardía y el verano temprano (Vines, 1986; Gilman & Watson, 1993; Alanís *et al.*, 1995; Alvarado *et al.*, 2004). Este comportamiento de floración quizá se deba al traslape de la época de floraciones con la de aparición de los visitantes florales de la especie y la época de precipitaciones significativas.

Integración floral. Una de los factores de importancia del estudio de la integración floral es el de determinar el tipo de sistema de polinización sin conocerlo, ya que mediante el grado de integración de los atributos florales se puede llegar a la conclusión de qué sistema de polinización puede presentar la especie (Wolfe & Krstolic, 1999; Ushimaru *et al.*, 2004; van Kleunen, *et al.*, 2008; Armbruster & Muchhala, 2009; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011;). van Kleunen (2008) encontró que dentro de una comunidad vegetal las especies de plantas zigomorfas tienen menor variación significativa en la longitud y anchura de la flor que las

especies actinomorfas, además observó dos especies de la familia Boraginaceae con distinto tipo de simetría: *Echium vulgare* como especie zigomorfa y *Myostis sylvatica* como especie actinomorfa. La flor de *C. boissieri* pertenece al grupo de las flores con simetría radial o actinomorfas, lo que para distintos autores (van Kleunen, 2008; Quesada–Avedaño y Rosas–Guerrero, 2011) podría ser un indicio de que el sistema de polinización que se involucra con la flor de la especie es de tipo generalista. Otra razón para especular si la naturaleza de las flores de *C. boissieri* es generalista o especialista, es de acuerdo al grado de integración de sus caracteres, es decir, como lo sugieren Quesada–Avedaño y Rosas–Guerrero (2011) y Rosas–Guerrero *et al.* (2011), las especies dentro de sistemas de polinización generalista presentan grados de integración floral muy bajos o poco fuertes dentro de la morfología total de la flor y dichos caracteres presentan una alta covarianza, caso similar a lo que ocurrió en las flores de *C. boissieri* cuyos caracteres medidos están relacionados entre sí pero con una fuerza de correlación muy baja (**Apéndice II–Tabla 1**), lo que se podría esperar de una flor con un sistema de polinización generalista, cuyo grado de asociación debiese ser muy bajo.

1.6. CONCLUSIONES

La flor de *C. boissieri* tiene un período de vida que fluctúa de tres a cinco días.

La mayor variación de la expresión fenotípica de *C. boissieri* se da mayormente entre las plantas de la población, además, esta variación se da con menor frecuencia entre floraciones.

La flor de *C. boissieri* presenta heterostilia con estilos súperos e ínferos en relación con los estambres; presenta generalmente dos estilos, sin embargo se pueden encontrar flores de uno hasta cuatro; presenta generalmente cinco estambres aunque llega a presentar de dos hasta nueve; tiene una longitud que varía de los 15.5 mm a los 59 mm; una longitud de la corola desde 6.5 mm hasta 41.5 mm; los sépalos miden desde 4.5 mm hasta 29.5 mm; el diámetro de la corola varía desde los 10.5 mm hasta los 77 mm; presenta un diámetro de la guía nectárea de los 5 mm a los 30.5 mm; con cuatro a nueve lóbulos; y cinco expresiones fenotípicas de color de la guía nectárea: Amarillo, amarillo–naranja, naranja–amarillo, amarillo–blanco y amarillo–blanco–naranja, cuando se marchita la flor la guía nectárea se torna color café–óxido.

No existe evidencia suficiente de que las floraciones estén estrechamente ligadas con los eventos de precipitación, para el presente estudio, la variación de los eventos de precipitación no tiene influencia sobre los patrones de floración de *C. boissieri*. Las floraciones sincrónicas de *C. boissieri* se presentan de manera bianual y posteriores a eventos de precipitación continua.

El tipo de integración de los atributos florales y morfología indican que la flor de *C. boissieri* es del tipo generalista.

VISITANTES FLORALES DE *Cordia boissieri* IMPORTANCIA, PREFERENCIA DE FENOTIPO FLORAL Y VARIACIÓN TEMPORAL EN EL ENSAMBLAJE DEL SISTEMA DE POLINIZACIÓN

*Cristian A. Martínez Adriano*¹, *Enrique Jurado*¹, *Joel D. Flores Rivas*², *Luís G. Cuellar Rodríguez*¹, *Humberto González Rodríguez*¹.

(Con formato de la revista Journal of Plant Ecology)

2.1. RESUMEN

Objetivos principales

i) Determinar la composición de visitantes florales asociados a *Cordia boissieri*, ii) determinar la importancia de las especies de visitantes en la biología floral de *C. boissieri*, iii) determinar si la composición de visitantes florales es diferente en los diferentes eventos de floración y iv) determinar si los visitantes florales de *C. boissieri* varían de acuerdo a la expresión fenotípica en la flor de la especie.

Métodos

Se determinaron las especies de visitantes florales que ocurren en *C. boissieri* por medio de observación directa y captura de los visitantes observados durante tres procesos de floración diferentes documentadas de octubre del 2009 a mayo de 2011 (observaciones hechas en 19 plantas). Con base en las observaciones de etología de los visitantes, el tiempo y tipo de visita, se determinó la importancia de los visitantes florales para la biología floral de la especie. Con base en el número de especies, abundancia y registros de precipitación observados en cada evento de floración, se determinó si la composición y abundancia de visitas varía con los eventos de precipitación. Además, se determinó la variación del tiempo de visita de acuerdo con los atributos florales.

Conclusiones principales

Cordia boissieri presentó una composición de 62 especies de visitantes florales, de los cuales los insectos fueron los más abundantes. *C. boissieri* presenta un síndrome de polinización generalista por lepidópteros en las floraciones inducidas por lluvia y por abejas en las floraciones dentro de la temporada de sequía. Los coleópteros y ortópteros son los principales organismos florívoros en la especie. Si bien existe una tendencia a la aparición de los visitantes florales de *C. boissieri* posterior a eventos de precipitación, la composición y abundancia de visitantes florales no se encuentran estrechamente relacionados con los eventos de precipitación pluvial registrados en el presente estudio. El tiempo de la visita y el tipo de visita por parte del gremio de visitantes de las flores de *C. boissieri* se relacionó con varios atributos de la flor, sin embargo, el diámetro de la guía nectárea fue el atributo floral que tuvo mayor impacto tanto sobre el tiempo de visita como en el tipo de visita.

Palabras clave: anacahueta, composición de visitantes, abundancia de visitantes, atributo floral, síndrome de polinización.

2.2. ABSTRACT

Aims

i) To determine the composition of floral visitors associated with *Cordia boissieri*, ii) to determine the importance of visitor species on the floral biology of *C. boissieri*, iii) to determine whether the composition of flower visitors differs between flowering events and, iv) to determine whether floral visitors of *C. boissieri* vary according to the floral phenotype of the species.

Methods

We determined the species of flower visitors that occurred in *C. boissieri* through direct observation and capture of the visitors observed for three different flowering processes documented between October 2009 to may 2011 (observations in 19 plants). Based on the observations of visitor's behavior and time and type of visit, we determined their importance to the floral biology of the species. Based on the number of species abundance and observed rainfall records in each flowering event, we determined whether there was a variation in the composition and abundance of visits in rainfall events. We also determined the variation of visiting time according to the floral attributes.

Important findings

A total of 62 species of floral visitors were found in *Cordia boissieri*. Insects were the most abundant. *Cordia boissieri* displayed a generalist pollination syndrome by Lepidoptera in rainy blooms. The bees (mainly *Apis mellifera*) were the most important flower visitors in the dry season blooms. The main florivorous species were Orthoptera and Coleoptera. While there was a trend towards an increase of floral visitors of *C. boissieri* after rainfall events, the composition and abundance of flower visitors of *C. boissieri* were not closely related to the rainfall events in this study. Time and type of visit to the flowers of *C. boissieri* were related to various flower attributes, the diameter of the floral nectarian guide was the attribute that showed the higher impact on visiting time and type.

Keywords: anacahuita tree, visitors' composition, visitors' abundance, attribute floral, pollination syndrome.

2.3. INTRODUCCIÓN

Las angiospermas o plantas con flores tienen ventaja sobre otros grupos de plantas por poseer flores, su rápida radiación y especiación se atribuye a la evolución de las flores y se cree que esta ha sido dirigida principalmente por los organismos que las visitan (Harder *et al.*, 2004; Trapnell & Hamrick, 2006). Aquellas especies que mediante la exposición floral logran atraer una cantidad mayor de visitantes florales, pueden asegurar un intercambio genético, el mantenimiento de su pool génico y sobre todo la producción de semillas fértiles (Coronado–Padilla y Márquez–Delgado, 1981; Huerta–Martínez, 1995; Armbruster & Muchhala, 2009). Los atributos de la flor pueden incrementar la visita de polinizadores, y con ello el intercambio

de polen. Sin embargo, el aumento de atracción de grandes exposiciones florales, a menudo se asocia con el incremento de la frecuencia de los movimientos intraplanta de los polinizadores durante cada visita (Ishii & Sakai, 2002; Harder & Johnson, 2005; Michalski & Durka, 2007; Williams, 2007), lo que promueve la polinización cruzada e incrementa la recepción o remoción de polen y/o la potencial diversidad reproductiva (Ishii & Sakai, 2002). Esto se puede observar en las flores de plantas zoófilas, las cuales se mantienen constantes dependiendo de la efectividad de transferencia de polen entre las flores y la precisión de la forma adecuada entre flor y polinizador (Stebins, 1970; Sánchez–Lafuente, 2002; van Kleunen *et al.*, 2008). El comportamiento y las tasas de visita se ven afectados por las características de las flores como su morfología, fenología, autoincompatibilidad y arquitectura de la inflorescencia, exportación y/o recepción de polen (Méndez & Díaz, 2001; Williams *et al.*, 2001). Además, la exposición floral y el ofrecimiento de alguna recompensa de la flor a sus visitantes florales (como el polen, néctar o fragancias) aumentan la eficiencia del forrajeo y así ayudan a asegurar visitas múltiples de sus visitantes florales (Knuth, 1906; Trapnell & Hamrick, 2006; Ushimaru *et al.*, 2007; Medel y Nattero, 2009). Con lo anterior generan una diferencia de los ambientes reproductivos entre flores (Ishii & Sakai, 2002). En el caso de las angiospermas polinizadas por insectos, los patrones de las guías florales tales como el color de anteras, líneas, manchas y absorción UV en los pétalos juegan un importante papel en la atracción de los visitantes florales (Ushimaru *et al.*, 2007; Stern *et al.*, 2008). Esto es visible en las flores polinizadas por abejas y mariposas, las cuales presentan generalmente colores brillantes principalmente en amarillo y azul y raramente en color rojo (Stern *et al.*, 2008).

Estudios recientes sobre las interacciones planta–polinizador, han obteniendo como resultados una gran diversidad taxonómica, espacial y temporal, dentro de los gremios confluentes de polinizadores (Escalante–Rebolledo, 1996; Groman & Pellmyr, 1999; McIntosh, 2005). Aunque hasta cierto grado estas interacciones son una regla generalizada, debido a que los sistemas de polinización evolucionan con gran rapidez, en respuesta a la presión selectiva ejercida por los vectores de polen, presión que ejercen principalmente los visitantes florales (Ollerton 1996; Wilson & Thomson 1996; Gómez, 2002), debido a que, aunque dentro de los sistemas de polinización se pueden presentar varias especies de visitantes

(Escalante–Rebolledo, 1996), solo un número reducido de especies visitantes son polinizadores efectivos (Howell, 1977; Johnson & Steiner, 2000; Gómez, 2002). Las abejas en la mayoría de los ecosistemas, son los visitantes más dominantes y diversos (Richards, 1986; Waser *et al.*, 1996) y en las regiones áridas y templadas fungen como los principales polinizadores (Moldenke, 1975; Barbour *et al.*, 1987).

La especialización tanto del visitante como de la exposición floral se expresa directamente en la morfología floral de las especies vegetales (Blanchan, 1900; Knuth, 1906; Lovell, 1919; Macior, 1973; Moldenke, 1975; Borchert, 1983; Barbour *et al.*, 1987; Huerta–Martínez, 1995; Valiente–Banuet *et al.*, 1996; Waser *et al.*, 1996; Kudo, 2006; van Kleunen *et al.*, 2008; Armbruster & Muchhala, 2009; Harder & Johnson, 2009; Medel y Nattero, 2009). Se puede observar una relación estrecha de la adaptación en el cambio de comportamiento o morfología de los visitantes florales y el cambio de la morfología de las estructuras reproductivas (Neal *et al.*, 1998; Navarro *et al.*, 2007), puesto que la abundancia de polinizadores y el despliegue floral varían espacial y temporalmente, afectando la dinámica de la interacción planta–polinizador (Sánchez–Lafuente, 2002; Ibarra–Cerdeña *et al.*, 2006). Tal variación puede crear fuertemente diferentes ambientes de polinización para plantas individuales, lo cual favorece una serie de características que promueven el éxito de la fecundación cruzada (Harder & Johnson, 2005). Así, una pauta importante que permite la conversión de los sistemas de polinización generalistas en especializados, se ha repetido dentro de la evolución floral de las flores de simetría radial (actinomorfas) hacia las flores con simetría bilateral (zigomorfas), las cuales presentan flores con sistemas de polinización generalmente especializados (Stebbins, 1970; Wolfe & Krstolic, 1999; Ushimaru *et al.*, 2004; van Kleunen, *et al.*, 2008; Quesada–Avedaño y Rosas–Guerrero, 2011; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011). Las especies de la familia Boraginaceae son conocidas como fuentes atractivas de néctar para una gran variedad de insectos (Boshier y Lamb, 1997). Por ello, las variaciones de la morfología floral en grupos taxonómicamente cercanos se han relacionado con diferencias en el espectro de los polinizadores y la deposición diferencial del polen, señalando entre otras varias Bignoniaceae, algunas Genisteae (Fabaceae), Scrophulariaceae, Zingiberaceae y algunas especies de *Cordia*, *Trichostema*, *Bauhinia* y *Cleome* (Rodríguez y Sanoja, 2008).

Dentro del género de *Cordia* se ha documentado que *Cordia obliqua* presenta un síndrome de polinización por abejas (Murali & Sukumar, 1994), además, se tienen registros de algunas especies de *Cordia* en Costa Rica polinizadas por un ensamblaje de visitantes florales muy diverso, que a menudo consisten de un grupo amplio de lepidópteros e himenópteros, con un menor número de coleópteros, dípteros y otros órdenes de insectos (Opler *et al.*, 1975). Se ha documentado para *Cordia globosa* un total de cinco especies de visitantes florales, de las cuales, algunas avispas del género *Sticia* sp. (Sphecidae) son la principal fuente de transporte de polen en las flores de la especie, también se mencionan dos especies de mariposas (Lemus–Jiménez y Ramírez, 2003). Para *Cordia boissieri* flor emblemática del estado de Nuevo León se han encontrado como visitantes florales a dos especies de abejas: *Xylocopa mexicanorum* y *X. t. parkinsoniae* (Porter, 1981). La variación de los visitantes florales ha sido bien documentada como el caso de *Avicennia germinans* sobre la cual se demostró que la composición de los polinizadores difiere en respuesta a los cambios de temperatura diaria (Escalante–Rebolledo, 1996). Aunque hay pocos estudios que documenten la variación de los visitantes florales o polinizadores en base a las características morfológicas de la flor como en el caso de la preferencia por parte de los insectos por aquellas flores con mayor grado de simetría, documentando la exclusión de las flores del plomillo (Leguminosae) que presentaron una asimetría artificial (Flores–Palacios, 1996). Otra evidencia de la variación de los gremios de polinizadores en base a los atributos morfológicos de la flor es la encontrada en las flores de *Mimulus luteus*, sobre las cuales se evaluó el efecto del daño en la flor sobre los visitantes florales, y en el cual observó que los picaflores discriminaban negativamente aquellas que presentaban algún tipo de daño en los pétalos de aterrizaje (Pohl–Pohl, 2003), o sobre el comportamiento observado en algunas especies de cactáceas que cuando la flor es perturbada ligeramente ya sea por daño natural o de manera artificial, los visitantes rara vez se vuelven a posar en éstas (Beutelspacher, 1971; Martínez–Adriano, 2009) lo que denota una variación de los visitantes hacia los cambios que sufren las flores ya sea de manera natural o de manera artificial (como producto de la participación del hombre).

Considerando que actualmente existe una tendencia a la baja de la abundancia de los polinizadores debido a la fragmentación del hábitat y la intensificación de la agricultura

(Aizen & Harder, 2009; Hódar *et al.*, 2009), que la producción de semillas en algunas plantas está directamente relacionada con la capacidad de desplazamiento del polen por los polinizadores de una flor a otra (Nabors, 2006; Hargreaves *et al.*, 2009), que la especie en estudio (*C. boissieri*) tiene un elevado valor de importancia ornamental y como planta nativa, y ayuda en los procesos de captación de carbono dentro del matorral espinoso tamaulipeco, se realizó la presente investigación. El objetivo principal es el aumentar el conocimiento acerca del fenómeno de la variación del ensamblaje de visitantes florales en *C. boissieri* y así determinar: i) la composición de visitantes florales asociados a *C. boissieri*, ii) la importancia de las especies de visitantes en la biología floral de *C. boissieri*, iii) la diferencia en la composición de visitantes florales en los eventos de floración y iv) la variación de los visitantes florales de *C. boissieri* de acuerdo a la expresión fenotípica floral de la especie.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo de octubre del 2009 a mayo de 2011. Se trabajó con una población de 255 plantas, se realizaron monitoreos a 19 plantas durante los cuales se tomaron los datos de los visitantes forales. Se registraron los visitantes florales dentro de tres eventos de floración, uno de ellos se presentó en un periodo con escasa humedad y los otros eventos ocurrieron en meses con lluvias (**Apéndice IV–Tabla 1**).

Área de estudio. El estudio se realizó en el área experimental de la Facultad de Ciencias Forestales–UANL, con vías de acceso a través de la carretera nacional km 145, rumbo a Ciudad Victoria, en las afueras de la ciudad de Linares, Nuevo León; con una ubicación geográfica entre los paralelos 24° 46' 43" N y los meridianos 99° 31' 39" W. La investigación se realizó en el matorral espinoso tamaulipeco (Alanís *et al.*, 1996). El área de estudio presenta una altitud de 370 msnm, con una temperatura media de 14 °C en enero a 22 °C en agosto. La precipitación anual promedio es de 805 mm y los suelos que predominan en el área son del tipo vertisol de origen aluvio–coluvial (SPP–INEGI, 1986; Alanís–Rodríguez *et al.*, 2008).

Especie de estudio. La anacahuita (*Cordia boissieri*), es nativa de Norte América, de crecimiento arbustivo o arbóreo de 5–8 m de altura. Presenta hojas simples, alternas y ovadas de 15–20 cm de largo, con una superficie pilosa–aterciopelada. La especie presenta flores en forma de trompeta, en grupos de cinco a ocho; de color blanco con la guía nectárea color amarillo; de hasta 45 mm de longitud; presentan cinco lóbulos redondeados; presenta cinco estambres de longitudes desiguales unidas de la parte basal dentro del tubo de la corola; las anteras son oblongadas, filiformes, glabras y de color verde amarillento; el pistilo varía en longitud usualmente tan largos como los estambres, estrechos hacia el ápice y terminan en dos estigmas. La floración ocurre todo el año, teniendo repuntes en las épocas de lluvias y apareciendo en la primavera tardía y el verano temprano (Vines, 1986; Gilman & Watson, 1993; Alanís *et al.*, 1995; Alvarado *et al.*, 2004).

Población de estudio. Para delimitar la población en estudio se realizaron visitas prospectivas dentro de las cuales se identificaron y etiquetaron permanentemente los individuos de la población, además, se determinaron los atributos florales que se utilizaron para observar la variación de las flores. Cada individuo se marcó con una etiqueta metálica o cinta de marcaje de color llamativo (naranja) y un cordón de nylon en alguna rama visible del individuo, marcando en las etiquetas metálicas o en el marcador números progresivos para su identificación dentro de la base de datos.

Determinación de la composición y abundancia de las especies de visitantes florales en C. boissieri. Para determinar las especies de visitantes florales de *C. boissieri* se realizaron monitoreos de cinco plantas en la floración sincrónica sobre las cuales se registraron todos los visitantes florales que llegaron a las flores de la planta mediante observación directa durante 15 minutos. Cada planta se monitoreó en intervalos de tres horas y a cada flor fue visitada por un organismo se le realizaron las mediciones morfométricas de los siguientes atributos: tipo de estilo (TE), número de estilos (NE), número de estambres (NEA), longitud total (LT; mm), longitud de la corola (LC; mm), diámetro de la corola (DC; mm), diámetro de la guía nectárea (DG; mm), número de lóbulos (L) y color de la guía nectárea (C; **Capítulo 1–Fig. 2**).

Con base a monitoreos previos de la actividad de los visitantes florales en *C. boissieri*, se determinaron las horas de observación para la toma de datos a lo largo del día. La observación de los visitantes inició de las 9:00 h a las 18:00 h y de las 21:00 h a las 06:00 h del día siguiente (visitantes diurnos y nocturnos, respectivamente), debido a que la flor abre todo el día. Se omitieron dos periodos de observación para el estudio (de 06:00 h a 09:00 h y de 18:00 h a 21:00 h), ya que mediante observaciones previas de las visitas, durante estos lapsos de tiempo la actividad de los visitantes es nula o casi nula.

Dentro de los monitoreos se documentaron los organismos que realizaron visitas en las flores de *C. boissieri*. Los visitantes se colectaron mediante captura directa, con ayuda de una red entomológica de captura aérea estándar. Con los datos de abundancia observada se identificaron las horas de mayor actividad de los visitantes florales (tanto diurnos como nocturnos). Se realizó una prueba de χ^2 de la abundancia y composición de los visitantes por hora, y de la abundancia de los visitantes diurnos y nocturnos para determinar si éstas varían a lo largo del día.

Una vez colectados los insectos se colocaron dentro de una cámara letal con acetato de etilo como lo sugieren Riley (1892); Borror & White (1970); Bland (1978) y Lorea (2004), la cual cuenta con modificaciones de cámara húmeda, para la adecuada conservación de los especímenes. Una vez que los insectos murieron, se fotografiaron con ayuda de una cámara digital (también se fotografiaban en campo cuando fue posible), esto por si las sustancias químicas de preservación cambiaban los colores naturales de los insectos. Para el caso de los lepidópteros se realizó un montaje estándar para evitar que perdieran las características distintivas de las escamas alares. Posteriormente se transportaron al laboratorio, donde se colocaron dentro de viales con alcohol al 70%, etiquetándolos con los siguientes datos: número de planta, hora y fecha, para su preservación e identificación en la base de datos e identificación taxonómica, la cual se llevó a cabo con ayuda de guías de campo y claves taxonómicas. La identificación de colibríes se realizó sin capturar las aves, por observación directa.

Función de los visitantes florales en la biología floral de C. boissieri. Para la determinación de los visitantes como potenciales polinizadores, se observaron por 15 minutos por planta, todos los visitantes florales en intervalos de 3 h sobre las plantas seleccionadas y se registraron: la composición de especies, la abundancia total y la abundancia por especie. Para cada visitante floral se registró el tiempo que duró la visita con ayuda de un cronómetro digital. Además se registró el tipo de visita (**Fig. 1**) de acuerdo con la clasificación de los tipos de visita sugerida por Martínez–Adriano (2009), así como las características de mayor relevancia del visitante como el color y morfotipo (mosca, abeja, polilla, abejorro, avispa). Se realizó el mismo procedimiento para cada una de las plantas seleccionadas para el monitoreo hasta el final del muestreo. Con base en las observaciones en campo referentes a la etología de los visitantes florales, el tipo y el tiempo de visita, se propuso la posible función de los visitantes florales sobre la biología floral de la especie, incluyendo a los polinizadores potenciales. Se realizó una prueba de χ^2 de los tipos de visita para determinar diferencias entre los tipos observados.

Se consideró visita cuando el organismo se posó sobre alguna parte de la flor, esta fue la pauta para iniciar el cronometraje, cuando el visitante abandonó la flor se detuvo el avance del tiempo y se registró la duración para cada visitante en la bitácora correspondiente. Cuando se presentó más de un visitante durante la misma observación se usó la opción de “lap” o duración de vuelta del cronómetro, anotando el número de vuelta para cada visitante y así evitar sobreestimaciones en la toma del tiempo. Además se realizó una prueba de χ^2 a las frecuencias de aparición de los tipos de visita para determinar diferencias entre un tipo de visita y otro.

Determinación de la variación de los visitantes florales con base a la disponibilidad de lluvia. Con los datos obtenidos dentro de los monitoreos de las floraciones y los registros de precipitación en el área, se determinó la variación de la composición y abundancia de los visitantes florales con relación al total de lluvia obtenida en los meses de monitoreo, con una

prueba de correlación no paramétrica de Spearman a un nivel de significancia de $p = 0.05$ como lo sugieren Brower y Zar (1980), Dytham (2003) y Zar (2010).

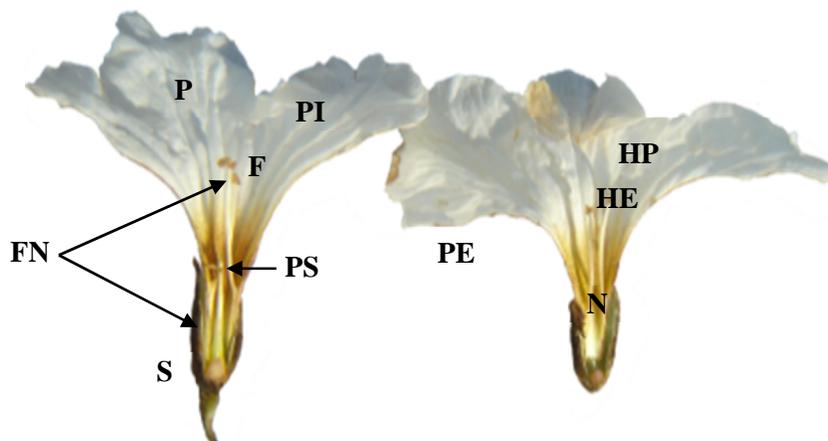


Fig. 1. Clasificación de los tipos de visita de acuerdo a la estructura: P, en pétalo con subdivisión de PI, en parte interna y PE en parte externa; F, visita en estambres; FN, forrajero–nectarífero; HP, herbivoría en pétalo; HE, herbivoría en estambre; HB, herbivoría en botón; HA, herbivoría en pétalo–estambre–pistilo; PS, herbivoría en pistilo; S, visita en sépalo; FP, forrajero–pétalo; y N, visitante nectarífero.

Determinación de la variación de los visitantes florales con base a los tipos de flor. Para determinar cuáles fueron las flores que prefirieron los visitantes, se utilizaron los datos obtenidos en los monitoreos de los visitantes florales a lo largo del día y fueron comparados con los datos morfométricos de la flor que el visitante prefirió, la cual se marcó con una clave en la parte exterior del pétalo para evitar medirla dos veces. Cada flor visitada fue medida con ayuda de un vernier con precisión de 0.05 mm. Por cada flor preferida por los visitantes florales se tomó una flor al azar que no fuese visitada, de una base de datos de las flores de la misma población, para de esta forma poder contrastar la preferencia del visitante por algún atributo de la flor. Con ayuda de los datos de morfometría de las flores y los datos de los visitantes florales se realizaron pruebas de correlación de Spearman para determinar si las variables se encuentran relacionadas.

2.5. RESULTADOS

Composición de visitantes florales. Se obtuvo una composición de 62 especies de visitantes florales en *C. boissieri*, de los cuales se lograron identificar hasta género un total de 17 especies. Se encontraron cuatro clases de organismos asociados al sistema de polinización de *C. boissieri*, siendo el de mayor importancia la clase Insecta con un total de 54 especies, los otros grupos encontrados fueron las clases Aracnida, Aves y Chilopoda. Del total de los insectos visitantes, los lepidópteros fueron el grupo con mayor número de especies, representadas tanto por mariposas como por polillas (Diurnas y nocturnas, respectivamente, **Apéndice III–Tabla 1**).

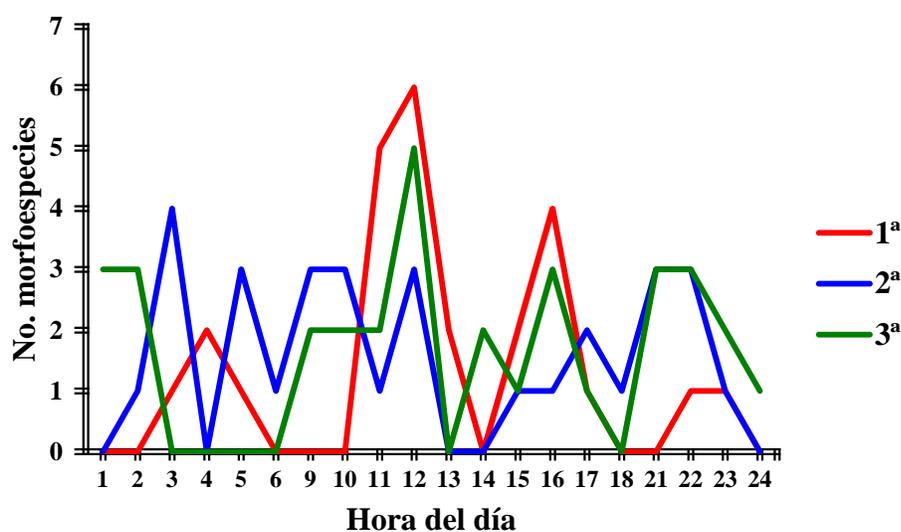


Fig. 2. Composición de visitantes florales a lo largo del día en las tres diferentes floraciones. Meses en que se presentaron las floraciones: 1ª, junio de 2010; 2ª, agosto de 2010 (después del huracán Alex); y abril de 2011 (floración en época de sequía).

Los organismos que se observaron comúnmente fueron una especie del orden Thysanoptera y una hormiga (asquelillo, Formicidae; **Apéndice III–Tabla1**). La composición durante las horas del día fue muy variada dentro de las tres floraciones registradas, sin embargo, se presenta una mayor composición de visitantes de las 10:00 h a las 13:00 h (**Fig. 2**). Se observó que la composición varía muy notablemente del día a la noche, por ejemplo las especies de mariposas solo se presentaron de día y por otro lado las polillas solo de noche, a excepción de *Aellopos clavipes*, única polilla que se presentó visitando las flores de día. Se

obtuvo una composición de 17 especies de visitantes florales en la primera floración, 36 en la segunda y 28 en la tercera floración (las dos primeras fueron floraciones inducidas por lluvias).

Por otra parte se obtuvo una variación altamente significativa de la abundancia de los visitantes florales por hora dentro de los tres eventos de floración registrados ($\chi^2 = 134.811$, $gl = 19$, $p < 0.001$). Dentro de las tres floraciones se registraron $n = 233$ individuos, obteniendo un comportamiento bimodal de los periodos con mayor abundancia de visitantes de 10:00 h a 13:00 h y un poco más baja de las 15:00 h a las 17:00 h (**Apéndice III–Fig. 1**).

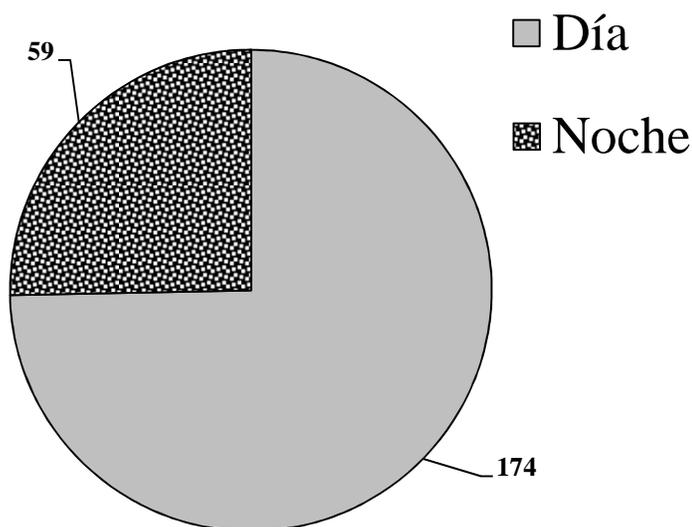


Fig. 3. Abundancia (suma de visitas) de los visitantes florales diurnos y nocturnos durante las tres floraciones observadas.

Se observó que la abundancia del gremio de los visitantes varía notablemente del día a la noche ($\chi^2 = 56.76$, $gl = 1$, $p < 0.001$). Esto se hace notar gracias a que durante los tres eventos de floración se observaron 174 individuos diurnos y 59 de ellos se observaron solo de noche (**Fig. 3**). Además se pudo notar que en los dos primeros eventos de floración se obtuvieron abundancias similares, de 45 observaciones para la primera y 50 para la segunda, para la tercera floración se encontró una abundancia de 138 visitantes, mucho mayor a las floraciones previas.

Función de los visitantes florales en la biología floral de C. boissieri. Se encontraron cuatro grupos principales de visitantes florales: 1) los posibles polinizadores, 2) los florívoros, 3) los de recursos secundarios y 4) los ocasionales.

Los posibles polinizadores son aquellas especies que tienen la capacidad para mover los granos de polen de una flor a otra, dentro de este grupo están las especies que presentaron el tipo de visita N como tipo de visita principal, estos grupos fueron comúnmente los lepidópteros (mariposas diurnas y polillas nocturnas, principalmente en época de lluvias) y los himenópteros (hormigas y abejas, principalmente en época de sequía; **Apéndice III–Fig. 2**).

Los visitantes florívoros son aquellos que se presentaron consumiendo alguna parte de la flor diferente al néctar, estos fueron principalmente los escarabajos (coleópteros) que se encontraron alimentándose principalmente del polen y las anteras (**Apéndice III–Fig. 3**), aunque también se les logró observar entrando a la cámara nectarífera y como visitantes ocasionales. Los ortópteros (chapulines, langostas y grillos) se encontraron alimentándose de todas las estructuras de la flor, sin embargo la mayoría de las especies se presentó consumiendo principalmente los pétalos, anteras y estambres (**Apéndice III–Fig. 4**).

Los organismos que en el presente estudio se identificaron cómo visitantes por recursos secundarios son aquellos que ocurren para la obtención de recursos ajenos a la flor, dentro de este grupo de visitantes se encontraron principalmente a las arañas, las cuales se presentan como depredadores de otros visitantes (**Apéndice III–Fig. 5**). Por otro lado, se observó que existen visitantes nocturnos que se presentan en la flor cuando la humedad relativa es muy alta (la cual ocurre en las primeras horas del día), la morfología propia de la flor condensa pequeñas gotas de agua cuyo recurso aprovechan algunas especies de invertebrados como las arañas, opiliones, ciempiés y mosquitos, los cuales se observaron obteniendo el agua de alguna parte de la flor (también se observaron obteniéndolo del envés de las hojas). Algunas especies de visitantes que ocurrieron parecen tomar a la flor como refugio en las horas críticas de

temperaturas elevadas, otras se pueden encontrar prácticamente todo el tiempo dentro de la flor como lo son los trips.

Los visitantes ocasionales fueron aquellos que se presentaron en pocas ocasiones y sin preferencia aparente por el consumo de alguna parte de la flor, como la “araña gris pequeña” que se presentó solo en la parte interna del pétalo de la flor pero próximo a la parte apical y por muy poco tiempo; así como el “escarabajo negro pequeño”.

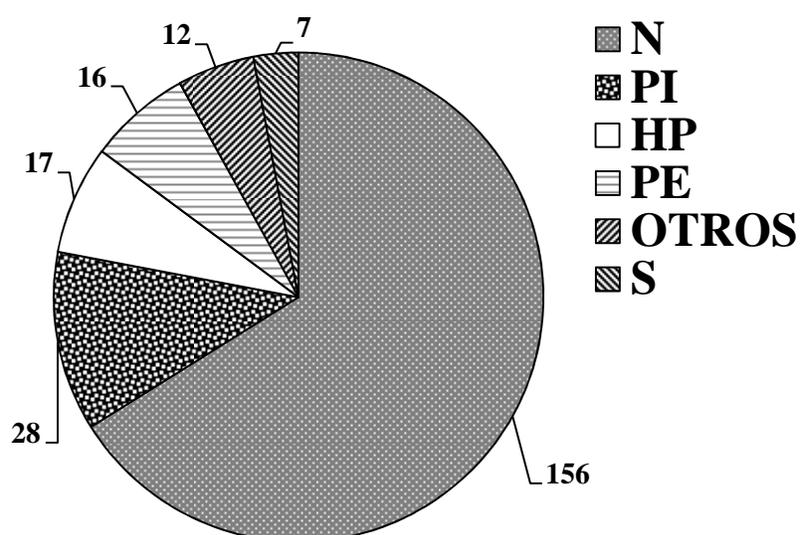


Fig. 4. Frecuencias de los tipos de visita (suma de las tres floraciones) en *C. boissieri*. Tipos de visita: N, nectarífero; PI, parte interna del pétalo; HP, herbívoro en pétalo; PE, parte externa del pétalo; S, visita en sépalos. En el grupo de otros se encuentran los otros tipos de visita observados (forrajero, F; forrajero–nectarífero, FN; herbivoría en estambre, HE; herbivoría en botón, HB; herbivoría en pétalo–estambre–estilo, HA; herbivoría en estilo, PS; y FP) el tipo de visita F y FN solo se observaron fuera de monitoreo.

Se encontró que los tipos de visita dentro de los monitoreos variaron significativamente ($\chi^2 = 871.592$; $gl = 9$; $p < 0.001$). El tipo de visita con mayor frecuencia durante los tres monitoreos de la investigación fue el de tipo nectarífero (N) con 156 registros de visita, seguido por el tipo de visita parte interna del pétalo (PI) con 28 registros ($n = 233$; **Fig. 4**).

Variación de los visitantes vs. disponibilidad de lluvia. Se observó que la composición de los visitantes varió dentro los diferentes eventos de floración. Dentro de la floración que se observó con baja precipitación se obtuvo una composición de visitantes de 28 especies con una abundancia de 138 visitantes, principalmente abejas de la especie *Apis mellifera*. Dentro de las dos floraciones previas a eventos de precipitación considerables, se observó una composición de visitantes de 17 especies con 45 individuos y de 36 especies con 50 individuos (primer y segunda floración, respectivamente). La aparición de los visitantes florales se observó después de los eventos de precipitación (**Apéndice IV–Tabla 1**), sin embargo, la correlación de Spearman mostró que no hay relación directa entre la composición y abundancia de los visitantes florales con los eventos de precipitación (**Apéndice IV–Tabla 2**).

Variación del tiempo de visita según los atributos florales. Para la variación de los tiempos de visita en base al tipo de flor, la variable que se encontró correlacionada con mayor fuerza y de manera negativa fue el diámetro de la guía nectárea, es decir a menor diámetro de la guía nectárea los visitantes tuvieron una mayor duración en la visita ($r = -0.272$, $p < 0.001$, $n = 372$). Se encontró una relación débil con las siguientes variables: con el tipo de estilo, longitud total, longitud de la corola, diámetro de la corola, número de lóbulos y el color (**Apéndice V–Tabla 1**). Por otro lado, las variables que influyeron principalmente en el tipo de visita que realizaron los visitantes florales fueron el diámetro de la guía nectárea de manera inversa ($r = -0.174$, $p = 0.019$, $n = 181$) y el tipo de estilo ($r = 0.153$, $p = 0.040$, $n = 181$; **Apéndice V–Tabla 2**).

2.6. DISCUSIÓN

Composición de visitantes florales. Los gremios de polinizadores generalmente ocurren en los sistemas de polinización con una gran diversidad taxonómica, espacial y temporal (Escalante–Rebolledo, 1996; Groman & Pellmyr, 1999; McIntosh, 2005). Esto se refleja perfectamente en el sistema de polinización observado en *C. boissieri*, ya que se observaron un total de 62 especies de visitantes florales, de los cuales los grupos de mayor importancia los representaron

los lepidópteros y los himenópteros; de estos dos grupos, los lepidópteros fueron los que se presentaron prácticamente todo el día. La clase detectada con mayor frecuencia fue la de los insectos con 54 especies seguida de los arácnidos, quilópodos y las aves (**Apéndice III–Tabla 1**). Las especies de la familia Boraginaceae son conocidas como fuente atractiva para una gran variedad de insectos (Boshier y Lamb, 1997). Así, la amplia composición de especies visitantes en *C. boissieri* concuerda con lo descrito en la literatura ya que se comenta que algunas especies del género *Cordia* son polinizadas por un ensamblaje de visitantes florales muy diverso. Este ensamblaje a menudo consiste en un grupo muy amplio de lepidópteros e himenópteros, con un menor número de coleópteros, dípteros y otros órdenes de insectos (Opler *et al.*, 1975). Lo que indica, junto con la morfología y el color claro y brillante, principalmente amarillo y azul en sus flores (Stern *et al.*, 2008), la posible importancia de los insectos para el sistema de polinización de *C. boissieri*, siendo quizá los de mayor importancia los himenópteros y lepidópteros.

En otros estudios se han registrado a los himenópteros como un grupo de importancia como polinizadores para las especies de plantas que se distribuyen en zonas áridas y templadas (Moldenke, 1975; Barbour *et al.*, 1987), siendo las abejas el grupo de mayor diversidad y dominancia (Richards, 1986; Waser *et al.*, 1996). Otro trabajo que documentó la presencia de himenópteros como grupo único de visitantes fue el realizado con el plomillo (Leguminosae), donde se observó una composición de visitantes florales de cinco especies de himenópteros que son los únicos registrados como visitantes (Flores–Palacios, 1996). Se ha documentado que algunas especies como *Cordia obliqua* presentan un síndrome de polinización por abejas (Murali & Sukumar, 1994). Esto concuerda con lo encontrado para *Cordia globosa* donde los principales visitantes florales con capacidad de mover el polen de una flor a otra son avispas (himenópteros), además de dos especies de lepidópteros (Lemus–Jiménez y Ramírez, 2003). Para *Cordia boissieri*, Porter, (1981) encontró como visitantes florales a dos especies de abejas: *Xylocopa mexicanorum* y *X. t. parkinsoniae*, lo anterior resulta interesante, pues en el presente estudio no se observaron muchas especies de himenópteros en las floraciones inducidas por lluvia. Sin embargo, en la floración documentada en la temporada de sequía, se observó un gran cambio tanto en la composición como en la abundancia de este grupo,

principalmente de la abeja europea (*Apis mellifera*) aunque no como polinizador nativo de *C. boissieri*, este cambio repentino quizá se debió a que *C. boissieri* fue la única especie de planta en floración en ese periodo (abril de 2011, **Apéndice IV–Tabla 1**).

La variación de la composición y de la abundancia de los polinizadores se ha demostrado en algunos trabajos, donde la actividad de estos se ve afectada marcadamente por la temperatura diaria (Escalante–Rebolledo, 1996). Dentro del gremio de visitantes florales se observó también una variación de la composición a lo largo del día presentándose una gran diferencia entre las especies observadas de día y de noche. Esto también ocurrió con la abundancia de los visitantes, ya que la mayor actividad se presentó por parte de los visitantes de hábitos diurnos (174 individuos diurnos y 59 nocturnos). Trabajando con *Opuntia streptacantha*, Huerta – Martínez (1995) encontró que los visitantes tienen una mayor actividad de las 10:00 h a las 11:00 h con un promedio de 35 visitas, y una posterior disminución de 11:00 h a 12:00 h con solo 23 visitas, de las 12:00 h a 13:00 h aumenta nuevamente a 30 visitantes y posteriormente baja significativamente. Por otra parte, Flores–Palacios (1996) registró en el plomillo una notable actividad de los visitantes de las 08:25 h a las 9:25 h. En el presente trabajo se corroboró también la variación de la composición de manera temporal donde se observó que ésta varió en los tres eventos de floración de 16, 36 y 28 especies en las floraciones 1, 2 y 3, respectivamente, y una preferencia de las 10:00 h a las 13:00 h (**Fig. 4**). Para la abundancia se obtuvo una oscilación dentro de las horas del día, sin embargo, dentro de los tres eventos de floración se notó un comportamiento bimodal en la preferencia de actividad de los visitantes, el primero de 10:00 h a 13:00 h y el segundo con menor actividad de las 15:00 h a las 17:00 h. Esto quizá indica que los visitantes florales de *C. boissieri* tienen alguna preferencia por cierta hora del día.

La especialización de la interacción planta–animal se refleja en la sincronía de la aparición de los visitantes con las floraciones de las especies vegetales (Blanchan, 1900; Knuth, 1906; Lovell, 1919; Macior, 1973; Moldenke, 1975; Borchert, 1983; Barbour *et al.*, 1987; Huerta–Martínez, 1995; Valiente–Banuet *et al.*, 1996; Waser *et al.*, 1996; Kudo, 2006;

van Kleunen *et al.*, 2008; Armbruster & Muchhala, 2009; Harder & Johnson, 2009; Medel y Nattero, 2009), esto se hace notar al momento de observar el comportamiento de los visitantes florales con base a los eventos de precipitación significativos, debido a que se obtuvo una variación en la abundancia y la composición de los visitantes florales que se presentaron en una floración inducida por lluvias y una floración en la temporada de sequía. Dentro de esta floración se presentó la mayor abundancia de visitantes, esta fue significativa solo para una especie (*Apis mellifera*). Esto quizá da la pauta para suponer que los visitantes tienen alguna preferencia por cierta época del año.

Función de los visitantes florales en la biología floral de C. boissieri. Dentro de las interacciones entre los visitantes florales y las flores existe una regla generalizada (Ollerton 1996; Wilson & Thomson 1996; Gómez, 2002), ya que la relación planta–polinizador es raramente de uno a uno puesto que de la amplia diversidad de visitantes florales observados en los sistemas de polinización (Escalante–Rebolledo, 1996) y solo un pequeño número de especies visitantes son polinizadores efectivos (Howell, 1977; Johnson & Steiner, 2000; Gómez, 2002). Esto concuerda con lo observado en el presente estudio, ya que dentro del total especies de visitantes observados solo los de los órdenes lepidóptera e himenóptera podrían realizar la polinización cruzada de la especie. También se observaron otros grupos de visitantes que tienen repercusión con el flujo de polen en la flor pero de manera indirecta, como es el caso de los florívoros los cuales se ha documentado que disminuyen drásticamente la presencia de los visitantes florales debido al daño que sufren las anteras, estilos y pétalos (Beutelspacher, 1971; Pohl–Pohl, 2003; Martínez–Adriano, 2009). Para *C. boissieri*, no se observó discriminación por parte de los grupos de visitantes, además obtuvo en su mayoría un tipo de visita del tipo nectarífero. El daño observado en las estructuras florales de *C. boissieri* podría tener una repercusión directa cuando se presenta en las anteras y los estambres, ya que esto podría interrumpir el flujo de polen hacia los óvulos en las flores.

Otro grupo observado que concuerda con lo reportado en la literatura (Huerta–Martínez, 1995), es el grupo de visitantes asociados a recursos secundarios, como el caso de

las arañas las cuales ocurrieron para alimentarse de otros visitantes mediante el asecho dentro de la flor. El microclima que provee la flor de la especie favorece la condensación de agua por su alta pubescencia, importante como fuente de agua para algunos opiliones y arañas observados durante los monitoreos de noche. Este microclima aparentemente también favorece a los trips los cuales se ocultaron dentro de la flor en la mayoría del tiempo de observación de las flores. Este tipo de visitas suelen presentarse de manera simultánea con los visitantes comunes en *C. boissieri*. La literatura reporta que estos individuos no juegan un papel importante en la polinización, para el caso de cactáceas (Huerta–Martínez, 1995), para la especie en estudio hasta cierto punto esto es cierto, ya que es difícil que una araña esté adaptada para intercambiar polen de una flor a otra. Sin embargo, como depredadores de visitantes florales tienen un efecto directo en la deposición del polen y por ende en la formación de semillas y frutos. Esto nos puede indicar la gran importancia tanto de los visitantes florales por recursos secundarios y los florívoros para la polinización, como de la flor de *C. boissieri* para los organismos que obtienen alguna recompensa secundaria de la flor, ya sea de resguardo o como fuente del líquido vital que es el agua en el ambiente donde ocurre la especie. Así se podría manejar de manera más compleja el sistema de polinización y los organismos que indirectamente participan en el proceso y con ello elaborar una posible categorización de la importancia por grupo de los visitantes florales.

Variación del tiempo de visita según los atributos florales. Se ha documentado que los visitantes florales tienen variación con base en los atributos florales presentes en la flor, como lo es la simetría. En un estudio con el plomillo (Fabaceae) se encontró que los insectos visitantes de la especie tuvieron preferencia por las flores con mayor grado de simetría (Flores–Palacios, 1996). Se ha demostrado que la modificación de los atributos florales por medio de algún tipo de perturbación, tiene repercusiones inmediatas en las tasas de visita posteriores al proceso de florivoría (Pohl–Pohl, 2003) o la modificación artificial de las estructuras, ya que una vez que se presenta el cambio en alguna de las estructuras de la flor, los visitantes rara vez vuelven a posarse en éstas (Beutelspacher, 1971; Martínez–Adriano, 2009). En la presente investigación se puede corroborar esta variación, ya que la preferencia de los visitantes con base al tiempo que dura la visita estuvo limitada principalmente por el

diámetro de la guía nectárea. Esto quizá se deba a que en la asociación planta–animal principalmente en los sistemas de polinización se puede observar una fuerte y estrecha relación entre el comportamiento y morfología que tienen los visitantes con los cambios de morfología que tiene la especie vegetal en sus estructuras reproductivas (Neal *et al.*, 1998; Navarro *et al.*, 2007). La exposición floral y la abundancia del gremio de polinizadores varían en tiempo y espacio y afectan así los sistemas de polinización (Sánchez–Lafuente, 2002; Ibarra–Cerdeña *et al.*, 2006). Esto está muy relacionado con el tipo de simetría que presentan las flores de las especies ya que comúnmente las especies generalistas presentan flores actinomorfas, mientras que las especialistas presentan una flores zigomorfas (Stebbins, 1970; Wolfe & Krstolic, 1999; Ushimaru *et al.*, 2004; van Kleunen, *et al.*, 2008; Quesada–Avedaño y Rosas–Guerrero, 2011; Rosas–Guerrero *et al.*, 2011). En esta investigación, por un lado la flor de *C. boissieri* representa el tipo de morfología polinizada por mariposas y abejas, y por otro lado presenta flores actinomorfas. Debido a la cantidad de especies de mariposas que se encuentran visitando las flores de *C. boissieri*, a la morfología y a la simetría que presentan las flores de *C. boissieri* quizá el sistema de polinización que se presenta en la especie es del tipo generalista.

2.7. CONCLUSIONES

Cordia boissieri presentó una composición de 62 especies de visitantes florales, de los cuales los insectos fueron los más abundantes.

C. boissieri presenta un síndrome de polinización generalista por lepidópteros en las floraciones inducidas por lluvia y por abejas en las floraciones dentro de la temporada de sequía. Los coleópteros y ortópteros son los principales organismos florívoros en la especie.

Si bien existe una tendencia a la aparición de los visitantes florales de *C. boissieri* posterior a eventos de precipitación, la composición y abundancia de visitantes florales no se encuentran estrechamente relacionados con los eventos de precipitación pluvial registrados en el presente estudio.

El tiempo de la visita y el tipo de visita por parte del gremio de visitantes de las flores de *C. boissieri* se relacionó con varios atributos de la flor, sin embargo, el diámetro de la guía nectárea fue el atributo floral que tuvo mayor impacto tanto sobre el tiempo de visita como en el tipo de visita.

3. LITERATURA CITADA

- AIZEN, M. A. & L. D. HARDER. 2009.** Increasing demands on global pollination capacity. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current Biology*, 19(11): 915–918.
- ALANÍS, G., M. GONZÁLEZ, M. GUZMÁN y G. CANO. 1995.** Flora representativa de Chipinque: árboles y arbustos, 1ª parte. Consejo Consultivo estatal para la preservación y fomento de la flora y fauna silvestre de Nuevo León, Subcomisión de flora. Impresora Monterrey, S.A. de C.V. México.
- ALANÍS, G., G. CANO y M. ROVALO. 1996.** Vegetación y flora de Nuevo León: Una guía botánico–ecológica. Edición y publicación CEMEX. Monterrey, México.
- ALANÍS–RODRÍGUEZ, E., J. JIMÉNEZ–PÉREZ, O. AGUIRRE–CALDERÓN, E. TREVIÑO–GARZA, E. JURADO–YBARRA y M. GONZÁLEZ–TAGLE. 2008.** Efecto del uso del suelo en la fitodiversidad del matorral espinoso tamaulipeco. *Ciencia UANL*, XI(1): 56–62.
- ALVARADO, M., R. FOROUGHBAKHCH, E. JURADO Y A. ROCHA. 2004.** Caracterización morfológica y nutricional del fruto de anacahuita (*Cordia boissieri* A. DC.) en dos localidades del Noreste de México. *Revista Internacional de Botánica experimental, PHYTON*, 85–90.
- ARMBRUSTER, W. S. & N. MUCHHALA. 2009.** Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? *Evol. Ecol.* 23: 159–179.
- ARMSTRONG, J. E. 1997.** Pollination by deceit in nutmeg (*Myristica insipida*, Myristicaceae): floral displays and beetle activity at male and female trees. *American Journal of Botany*, 84(9): 1266–1274.
- BARBOUR, M. G., J. H. BURK & W. D. PITTS. 1987.** Terrestrial plant ecology. 2nd. edition. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, California.

- BEUTELSPACHER, C. R. 1971.** Polinización en *Opuntia tomentosa* Salm–Dyck y *O. robusta*, Wendland en el Pedregal de San Ángel. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, XVI(4): 84–86.
- BLANCHAN, N. 1900.** An aid to knowledge of our wild flowers and their insects visitors. Doubleday, Page & Co. New York.
- BLAND, R. 1978.** How to know the insects. Third Edition. Wm. C. Brown Company Publishers. Dubuque, Iowa. United States of America.
- BONIFÁCIO–MARTINS, M., R. DE MELO–VALENTE, M. MOTTA–MAUÉS, F. PLÁCIDO–MAGALHÃES, S. DE FEVERI y A. COLOSIO. 2009.** Conservación de las interacciones insecto–planta y transferencia de conocimientos en la Amazonía. En: Medel, R., M.A. Aizen y R. Zamora (Eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta–animal*. Editorial Universitaria, S. A. Santiago de Chile. pp. 301–313
- BORCHERT, R. 1983.** Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15(2): 81–89.
- BORCHERT, R. 1996.** Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: Evidence from *herbarium* collections. *Journal of Tropical Ecology*, 112(1): 65–80.
- BORROR, D. & R. WHITE. 1970.** A field guide to the insects of North of Mexico. Houghton Mifflin Company Boston. United States of America.
- BOSHIER, D. H. y A. T. LAMB. 1997.** Biología reproductiva. En: Boshier, D. H. y A. T. Lamb (Eds.). *Cordia alliodora*. Genética y mejoramiento de árboles. Tropical forest papers, 36. Oxford Forestry Institute, Department of plant sciences. United Kingdom. pp. 13–19.
- BROWER, J. E. & J. H. ZAR. 1980.** Field and laboratory methods for general ecology. Third Edition. Company Brown Publishers. Dubuque, Iowa. United States of America.
- BULLOCK, S. H. & J. A. SOLIS–MAGALLANES. 1990.** Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica*, 22(1): 22–35.

- CHAPMAN, C. A., R. W. WRANGHAM, L. J. CHAPMAN, D. K. KENNARD & A. E. ZANNE. 1999.** Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, 15(2): 189–211.
- CHARLESWORTH, D. & B. CHARLESWORTH. 1987.** Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 237–268.
- CORONADO–PADILLA, R. y A. MÁRQUEZ–DELGADO. 1981.** Introducción a la entomología: Morfología y taxonomía de los insectos. Editorial LIMUSA S. A. México.
- CORTINÓZ, J., P. ILHA, P. RODRIGUES & S. DINIZ. 2008.** Heterostilia e deposição diferencial de pólen sobre o polinizador em *Psychotria nuda* (Rubiaceae). Projetos orientados 04, Curso de campo: Prática da Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica, pp. 1–3.
- CUSTODIO, E. y M. A. VITORINO DA CRUZ. 2009.** Palinotaxonomia das espécies de Cordiaceae (Boraginales) ocorrentes no Estado de São Paulo. *Revista Brasil Bot.*, 32(1): 33–55.
- DARWIN, C. 1877.** The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London, UK.
- DILCHER, D. 2000.** Toward a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(3): 7030–7036.
- DYTHAM, C. 2003.** Choosing and using statistics: a biologist's guide. Second Edition. Black Well Publishing. Oxford, United Kingdom.
- ESCALANTE–REBOLLEDO, S. 1996.** Producción de néctar y visitantes florales en *Avicennia germinans* (L.) L. (Avicenniaceae) en la Mancha, Veracruz. Curso de ecología de campo. Instituto de Ecología A.C. Posgrado en ecología y manejo de recursos naturales. Xalapa Veracruz. pp. 192–195.

- FAIVRE, A. E. & L. A. MCDADE. 2001.** Population–level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany*, 88(5): 841–853.
- FISHBEIN, M. & D. L. VENABLE. 1996.** Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 77(4): 1061–1073.
- FLORES–PALACIOS, A. 1996.** Efecto de la asimetría floral en la frecuencia de visitas, tiempo de manipulación de las flores y conducta de los visitantes del plomillo. Curso de ecología de campo. Instituto de Ecología A.C. Posgrado en ecología y manejo de recursos naturales. Xalapa Veracruz. pp. 158–161.
- GANDERS, F. R. 1979.** The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17: 607–635.
- GILMAN, E. F. & D. G. WATSON. 1993.** *Cordia boissieri*. Wild–Olive. Fact Sheet ST–181, a series of the Environmental Horticulture Department, Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida. USA.
- GÓMEZ, J. M. & R. ZAMORA. 1999.** Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80(3): 796–805.
- GÓMEZ, J. M. 2002.** Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 105–116.
- GROMAN, J. D. & O. PELLMYR. 1999.** The pollination biology of *Manfreda virginica* (Agavaceae): relative contribution of diurnal and nocturnal visitors. *Oikos*, 87: 373–381.
- HARDER, L. D., C. Y. JORDAN, W. E. GROSS & M. B. ROUTLEY. 2004.** Beyond florocentrism: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, 19: 137–148.
- HARDER, L. D. & S. D. JOHNSON. 2005.** Adaptive plasticity of floral display size in animal–pollinated plants. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 2651–2657.

- HARDER, L. D. & S. D. JOHNSON. 2009.** Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, 183(3): 530–545.
- HARGREAVES, A. L. L. D. HARDER & E. NOL. 2004.** Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? An experimental test in an “ornithophilous” African *Protea*. *Oecologia*, 140: 295–301.
- HARGREAVES, A. L., L. D. HARDER & S. D. JOHNSON. 2009.** Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews*, 84: 259–276.
- HÓDAR, J. A., J. R. OBESO y R. ZAMORA. 2009.** Cambio climático y modificación de interacciones planta–animal. En: Medel, R., M. A. Aizen y R. Zamora (Eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta–animal*. Editorial Universitaria, S. A. Santiago de Chile. pp. 287–299.
- HOWELL, D. J. 1977.** Time sharing and body partitioning in bat–plant pollination systems. *Nature*, 270: 509–510.
- HUANG, S. Q. & C. B. FENSTER. 2007.** Absence of long–proboscis pollinators for long–corolla–tubed Himalayan *Pedicularis* species: implications for the evolution of corolla length. *International Journal of Plant Sciences*, 168(3): 325–331.
- HUERTA–MARTÍNEZ, F. M. 1995.** Algunos aspectos sobre la polinización de *Opuntia streptacantha* Lemaire. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, XL(3): 68–72.
- IBARRA–CERDEÑA, C. N., V. SÁNCHEZ–CORDERO, P. IBARRA–LÓPEZ Y L. I. ÍÑIGUEZ–DÁVALOS. 2006.** Estabilidad temporal en la polinización de *Stenocereus queretaroensis*, un cactus chiropterófilo del occidente de México. No. Registro: 476. Memoria de contribuciones presentadas orales del Congreso Mexicano de Ecología. Sociedad Científica Mexicana de Ecología. Morelia, Michoacán, del 26 al 30 de noviembre de 2006.

- ISHII, H. S. & S. SAKAI. 2002.** Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 89(3): 441–446.
- JOHNSON, S. D. & K. E. STEINER. 2000.** Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 140–143.
- JUSTINIANO, M. J & T. S. FREDERICKSEN. 2000.** Phenology of the species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32(2): 276–281.
- KNUTH, P. 1906.** Handbook of flower pollination. Volume I. Introduction and literature. Clarendon Press. University of Oxford. England.
- KUDO, G. 2006.** Flowering phenologies of animal–pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: Harder & Barret (eds.). Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press Inc. New York. pp. 139–158.
- LEMUS–JIMÉNEZ, L. J y N. RAMÍREZ. 2003.** Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Ácta Científica Venezolana*, 54(2): 97–114.
- LEÓN DE LA LUZ, J. L., R. CORIA–BENET y M. CRUZ–ESTRADA. 1996.** Fenología floral diurna de una comunidad árido–tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, 35: 45–64.
- LOREA, L. 2004.** Guía para la captura y conservación de los insectos. Universidad Nacional de Santiago del Estero. Facultad de Ciencias Forestales. Instituto de Control Biológico. Santiago del Estero, Argentina.
- LOVELL, J. H. 1919.** The flower and the bee. Plant life and pollination. Constable and Co., Ltd. Scribner Press. New York, United States of America.
- MACIOR, L. W. 1973.** The pollination ecology of *Pedicularis* on Mount Rainer. *American Journal of Botany*, 60: 863–871.

- MAPONGMETSEM, P. M., B. A. NKONGMENECK & B. DUGUMA. 2002.** Patterns of flowering in some indigenous tree species in the humid lowlands of Cameroon. *Ghana J. Sci.* 42: 19–27.
- MARTÍNEZ–ADRIANO, C. A. 2009.** Composición, densidad de visitantes florales y herbivoría en una población de *Astrophytum myriostigma* Lemaire (1839) en la Sierra El Sarnoso, Durango, México. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez del Estado de Durango. Escuela Superior de Biología. Gómez Palacio, Durango, México.
- MCINTOSH, M. E. 2005.** Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus–specialist bees and their host plants. *Functional Ecology*, 19: 727–734.
- MEDEL, R. Y J. NATTERO. 2009.** Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. En: Medel, R., M.A. Aizen y R. Zamora (Eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta–animal*. Editorial Universitaria, S. A. Santiago de Chile. pp. 77 – 94.
- MÉNDEZ, M. & A. DÍAZ. 2001.** Flowering dynamics in *Arum italicum* (Araceae): relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context on fruit initiation. *American Journal of Botany*, 88(10): 1774–1780.
- MICHALSKI, S. G. & W. DURKA. 2007.** Synchronous pulsed flowering: analysis of the flowering phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany*, 1–15.
- MOLDENKE, A. R. 1975.** Niche specialization and species diversity along a California transect. *Oecologia*, 21: 219–242.
- MURALI, K. S. & R. SUKUMAR. 1994.** Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, Southern India. *Journal of Ecology*, 82(4): 759–767.
- NABORS, M. W. 2006.** Introducción a la botánica. Pearson Education, S.A. Madrid, España.
- NAVARRO, L., G. AYENSA & P. GUITIÁN. 2007.** Adaptation of floral traits and mating system to pollinator unpredictability: the case of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in southwestern Colombia. *Plant Systematics and Evolution*. 266: 165–174.

- NEAL, P. R., A. DAFNI, & M. GIURFA. 1998.** Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 345–373.
- OLLERTON, J. 1996.** Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology*, 84(5): 767–769.
- OPLER, P. A., H. G. BAKER, & G. W. FRANKIE. 1975.** Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica*, 7(4): 234–247.
- POHL-POHL, N. B. M. 2003.** Importancia de la guía de néctar en la interacción entre herbivoría floral y polinización en *Mimulus luteus*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. República de Chile.
- PORTER, C. C. 1981.** Ecological notes on lower Río Grande Valley *Xylocopa* (Hymenoptera: Anthophoridae). *The Florida Entomologist*, 64(1): 175–182.
- PRUSINKIEWICZ, P., Y. ERASMUS, B. LANE, L. D. HARDER & E. COEN. 2007.** Evolution and development of inflorescence architectures. *Science*, 316: 1452–1456.
- QUESADA-AVEDAÑO, M. y V. ROSAS-GUERRERO. 2011.** Influencia de la especialización y sistema reproductivo de plantas en la variación e integración floral. No. Registro: P7. Resúmenes de Simposios del III Congreso Mexicano de Ecología. Sociedad Científica Mexicana de Ecología, A. C. Boca del Rio, Veracruz, del 3 al 7 de abril de 2011.
- RICHARDS, A. J. 1986.** Plant breeding systems. London: George Allen and Unwin.
- RILEY, C. V. 1892.** Directions for collecting and preserving insects. Part F of Bulletin of the United States National Museum. No. 39. Government Printing Office. United States of America.
- RODRÍGUEZ, L. y E. SANOJA. 2008.** Fenología floral y de polinización de especies de la familia Vochysiaceae en la Guayana Venezolana. *Acta Botánica Venezolánica*, 31(2): 331–366.

- ROSAS–GUERRERO, V., M. QUESADA, W. S. ARMBRUSTER, R. PÉREZ–BARRALES, & S.D. SMITH. 2011.** Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution*, 65(2): 350–363.
- SÁNCHEZ–LAFUENTE, A. M. 2002.** Floral variation in the generalist perennial herb *Paeonia broteroi* (Paeoniaceae): differences between regions with different pollinators and herbivores. *American Journal of Botany*, 89(8): 1260–1269.
- SPP–INEGI. 1986.** Síntesis geográfica del Estado de Nuevo León. Secretaría de Programación y Presupuesto. Instituto Nacional de Información Estadística y Geográfica, México.
- STEBBINS, G. L. 1970.** Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 1: 307–326.
- STERN, K., J. E. BIDLACK & S. H. JANSKY. 2008.** Introductory plant biology. Eleventh Edition. McGraw–Hill. Dubuque, IA.
- TRAPNELL, D. W. & J. L. HAMRICK. 2006.** Floral display and mating patterns within populations of the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 93(7): 1010–1018.
- USHIMARU, A., S. KIKUCHI, R. YONEKURA, A. MARUYAMA, N. YANAGISAWA, M. KAGAMI, M. NAKAGAWA, S. MAHORO, Y. KOHMATSU, A. HATADA, S. KITAMURA & K. NAKATA. 2004.** The influence of floral symmetry and pollination systems on flower size variation. *Nordic Journal of Botany*, 24(5): 593–598. doi: 10.1111/j.1756-1051.2004.tb01644.x (Abstract).
- USHIMARU, A., T. WATANABE & K. NAKATA. 2007.** Colored floral organs influence pollinator behavior and pollen transfer in *Commelina communis* (Commelinaceae). *American Journal of Botany*, 94(2): 249–258.

- VALIENTE–BANUET, A., M. C. ARIZMENDI, A. ROJAS–MARTÍNEZ & L. DOMÍNGUEZ–CANSECO. 1996.** Ecological relationships between columnar cacti and nectar–feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103–119.
- VALOIS–CUESTA, H. 2008.** Diestilia y ecología de la polinización de *Palicourea demissa* Standl. (Rubiaceae) en una selva nublada de los andes venezolanos. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Facultad de ciencias. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Postgrado en Ecología Tropical. Mérida, Venezuela.
- VAN KLEUNEN, M., A. MEIER, M. SAXENHOFER & M. FICSHER. 2008.** Support for the predictions of the pollinator–mediated stabilizing selection hypothesis. *Journal of Plant Ecology*, 1(3): 173–178.
- VIEIRA, I. C. G. & J. M. C. DA SILVA. 1997.** Phenology, fruit set and dispersal of *Cordia multispicata* Cham., an important weed shrub of abandoned pastures in eastern Amazonia. *Revta brasil. Bot.*, 20(1): 51–56.
- VINES, R. A. 1986.** Trees, shrubs, and woody vines of the southwest. University of Texas Press. Austin. USA.
- WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS & J. OLLERTON. 1996.** Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4): 1043–1060.
- WILLIAMS, C. F., J. RUVINSKY, P. E. SCOTT & S. K. HEWS. 2001.** Pollination, breeding system, and genetic structure in two sympatric *Delphinium* (Ranunculaceae) species. *American Journal of Botany*, 88(9): 1623–1633.
- WILLIAMS, C. F. 2007.** Effects of floral display size and biparental inbreeding on outcrossing rates in *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 94(10): 1695–1705.
- WILSON, P. & J. D. THOMSON. 1996.** How do flowers diverge? In: Lloyd, D.G. & S.C.H. Barrett (eds.). *Floral biology. Studies on floral evolution in animal–pollinated plants.* Chapman & Hall, New York, New York. pp. 88–111.

WOLFE, L. M. & J. L. KRSTOLIC. 1999. Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *The American Naturalist*, 154(4): 484–488.

WOLFE, L. M. & J. L. BURNS. 2001. A rare continual flowering strategy and its influence on offspring quality in a gynodioecious plant. *American Journal of Botany*, 88(8): 1419–1423.

YADAV, R. K. & A. S. YADAV. 2008. Phenology of selected woody species in a tropical dry deciduous forest in Rajasthan, India. *Tropical Ecology*, 49(1): 25–34.

ZAR, J. H. 2010. Biostatistical analysis. Fifth Edition. Prentice Hall, USA.

APÉNDICE I. Floración y su relación con eventos de precipitación.**Tabla 1.** Eventos de floración documentados. Resaltados en negro los eventos de floración y precipitación significativos. En rojo cuando hubo floración no significativa.

Año	Mes	Flor	Fruto y flor	Sin flor y fruto	Precipitación (mm)
2009	Sep	0	0	0	294.00
	Oct	215	21	19	91.60
	Nov	0	0	0	30.40
	Dic	0	0	0	0.40
2010	Ene	0	0	0	6.40
	Feb	0	0	0	49.60
	Mar	6	4	245	11.40
	Abr	19	9	227	255.60
	May	0	0	0	116.60
	Jun	234	11	10	1.60
	Jul	0	0	0	176.00
	Ago	219	18	18	33.00
	Sep	0	0	0	5.80
	Oct	18	9	228	5.20
	Nov	0	0	0	3.60
	Dic	0	0	0	20.60
2011	Ene	0	0	0	32.40
	Feb	0	0	0	5.80
	Mar	5	0	250	28.00
	Abr	240	0	15	36.00

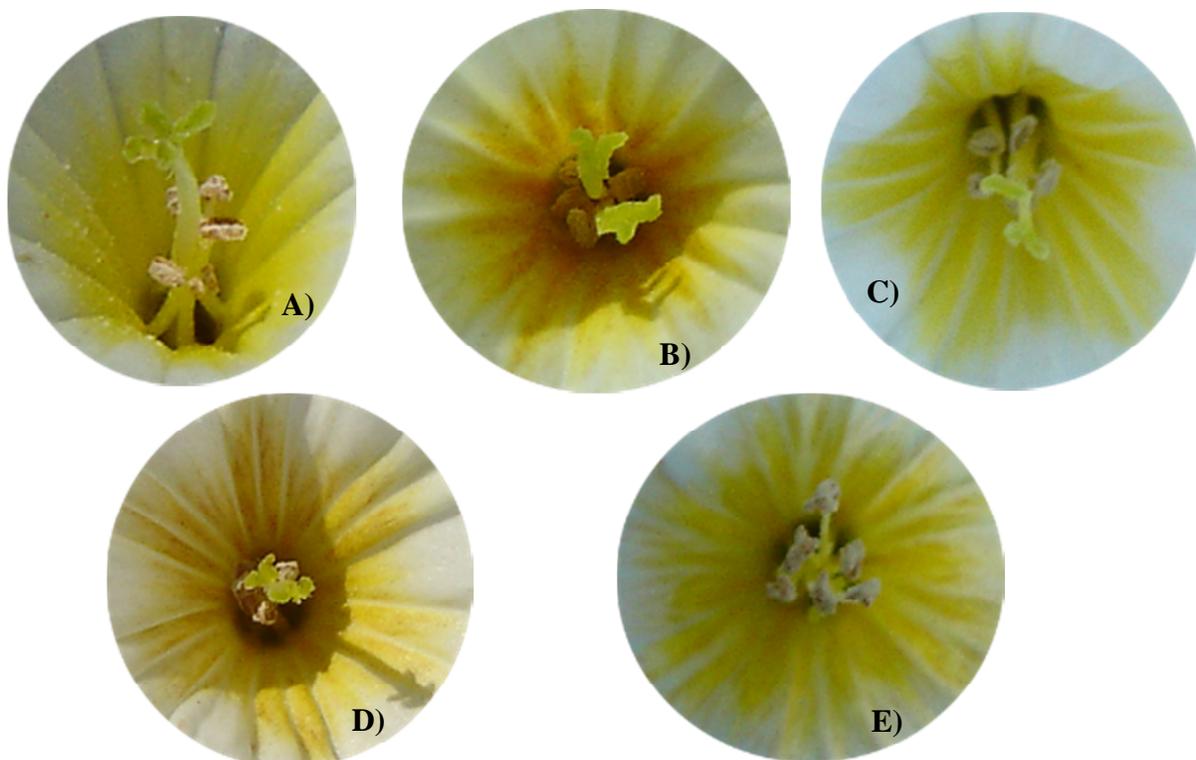


Fig. 1. Variación del color de la guía nectárea. A) A, amarillo; B) AN, amarillo–naranja; C) AB, amarillo–blanco; D) NA, naranja–amarillo; y E) ABN, amarillo–blanco–naranja.

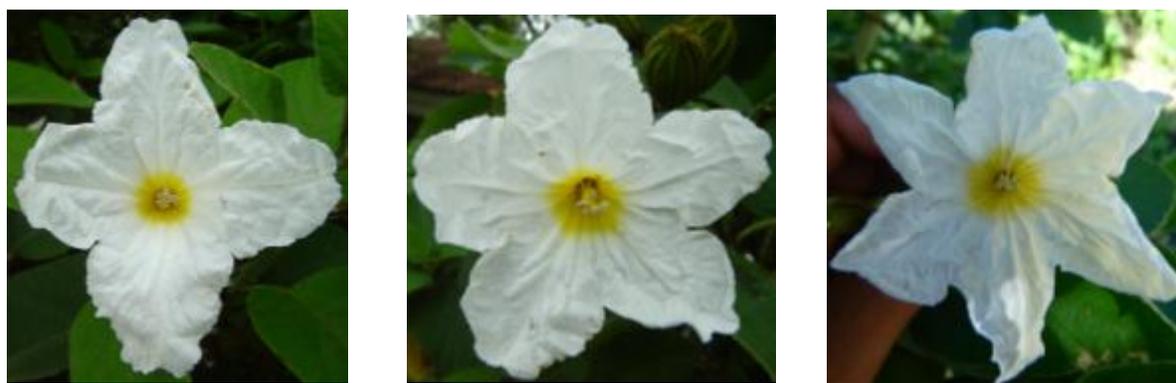


Fig. 2. Expresiones del número de lóbulos en la flor de *C. biossieri*. Expresiones florales con cuatro, cinco y seis lóbulos (izquierda, centro y derecha, respectivamente).

APÉNDICE II. Integración floral.

Tabla 1. Correlación de Spearman para los atributos florales medidos. ** Significancia de la correlación a 0.01, ** Significancia de la correlación a 0.05.

Atributo floral		TE	NE	NE	LT (mm)	LC (mm)	LS (mm)	DC (mm)	DG (mm)	L	C
TE	Correlación	1.000	0.072**	0.012	-0.175**	-0.161**	-0.058**	-0.253**	-0.310**	0.025	-0.068**
	<i>p</i>	.	0.001	.585	<0.001	<0.001	0.006	<0.001	<0.001	0.238	0.002
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
NE	Correlación	0.072**	1.000	0.033	-0.034	-.0017	-0.034	-0.003	-0.011	0.021	-0.054*
	<i>p</i>	0.001	.	0.121	0.118	0.430	0.114	0.898	0.609	0.337	0.012
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
NEA	Correlación	0.012	0.033	1.000	-0.016	-0.031	0.038	0.074**	0.150**	0.682**	0.019
	<i>p</i>	0.585	0.121	.	0.469	0.154	0.073	0.001	<0.001	<0.001	0.367
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
LT (mm)	Correlación	-0.175**	-0.034	-0.016	1.000	0.877**	0.413**	0.411**	0.379**	-0.022	0.203**
	<i>p</i>	<0.001	0.118	0.469	.	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.301	<0.001
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
LC (mm)	Correlación	-0.161**	-0.017	-0.031	0.877**	1.000	-0.016	0.323**	0.302**	-0.032	0.147**
	<i>p</i>	<0.001	0.430	0.154	<0.001	.	0.456	<0.001	<0.001	0.131	<0.001
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
LS (mm)	Correlación	-0.058**	-0.034	0.038	0.413**	-0.016	1.000	0.257**	0.236**	0.032	0.150**
	<i>p</i>	0.006	0.114	0.073	<0.001	0.456	.	<0.001	<0.001	0.140	<0.001
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
DC (mm)	Correlación	-0.253**	-0.003	0.074**	0.411**	0.323**	0.257**	1.000	0.566**	0.056**	0.293**
	<i>p</i>	<0.001	0.898	0.001	<0.001	<0.001	<0.001	.	<0.001	0.008	<0.001
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
DG (mm)	Correlación	-0.310**	-0.011	0.150**	0.379**	0.302**	0.236**	0.566**	01.000	0.180**	0.205**
	<i>p</i>	<0.001	0.609	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	.	<0.001	<0.001
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
L	Correlación	0.025	0.021	0.682**	-0.022	-0.032	0.032	0.056**	0.180**	1.000	-0.010
	<i>p</i>	0.238	0.337	<0.001	0.301	0.131	0.140	0.008	<0.001	.	0.658
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172
C	Correlación	-0.068**	-0.054*	0.019	0.203**	0.147**	0.150**	0.293**	0.205**	-0.010	1.000
	<i>p</i>	0.002	0.012	0.367	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.658	.
	<i>n</i>	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172	2172

Apéndice III. Composición de visitantes florales.
Tabla 1. Composición de especies de visitantes florales en *C. boissieri*. Especies por determinar (*). Hábito. D, diurno; y N, nocturno. Tipos de visita en orden de mayor frecuencia por cada visitante, el primero de izquierda es el más común.

Clase	Orden	Familia	Género	Especie	Hábito	Tipos de visita
Arachnida	Araneae	Araneidae	Araña gris	pequeña *	D	PI
		Oxyopidae	<i>Peucetia</i>	<i>viridans</i>	D	PI
		Salticidae	Araña	saltarina 1 *	D	PI, PE
		Thomisidae	Araña cangrejo	verde *	D, N	PI, PE
		*	Araña	café *	N	PI, PE, S
		Opilionida	Phalangidae	Opilión	café *	N
Aves	Apodiformes	Trochilidae	Colibrí	*	D	N
Insecta	Díptera	*	Mosca	pequeña *	D	PI, N
		Culicidae	Mosquito	*	N	PI
Coleoptera	Coccinellidae	Catantina	Catantina	moteado naranja *	D	PI, HE
		Curculionidae	Picudo #1	*	D	PI, HE
			Picudo #2	*	D	PI, HE
			Scarabaeidae	Escarabajo	metálico *	D
		*	Escarabajo	gris *	D	N, HE
		*	Escarabajo	negro-rojo*	D	HE, N
		*	Escarabajo	negro pequeño *	D	PI
		*	Escarabajo	largo N *	D	N, PI, PE
		*	Escarabajo	café *	D	PI
		Hemiptera	Corimelaenidae	Chinche	negra *	D
Miridae	<i>Lopidea</i>		sp.	D	S, PI, PE	
*	Chinche		de planta 1 *	D	S	
*	Chinche		gris *	D	S, PE	
*	Chinche		café *	D	S	
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis</i>	<i>mellifera</i>	D	N, S, PI	
		*	Abeja negra	amarillo *	D	S, N, PI
		*	Abejorro	negro *	D	N
	Vespidae	<i>Polistes</i>	sp.	D	PE, PI	
	Formicidae	Asquelillo	café *	D,N	N, PI, PE, S	
		Hormiga	dorada *	D,N	N, S	
		Hormiga negro	rojo *	D,N	N, PI, PE, S	
		Hormiga negro	rojo pequeña *	D,N	N, PI, PE, S	
	Hormiga negro	pequeña *	D,N	N, PI, PE, S		

Tabla 1. Composición de especies de visitantes florales en *C. boissieri*. Especies por determinar (*). Hábito. D, diurno; y N, nocturno. Tipos de visita en orden de mayor frecuencia por cada visitante, el primero de izquierda es el más común. (CONTINUACIÓN...).

Clase	Orden	Familia	Género	Especie	Hábito	Tipos de visita	
Insecta	Lepidóptera	Hesperiidae	<i>Amblyscistes</i>	<i>celia</i>	D	N, PI	
			<i>Astraptus</i>	<i>fulgerator</i>	D	N, PI, PE	
			<i>Chioides</i>	<i>catillus</i>	D	N, PI	
			<i>Erynnis</i>	<i>tristis</i>	D	N, PI	
			<i>Urbanus</i>	<i>proteus</i>	D	N, PI, PE	
			Nymphalidae	<i>Agraulis</i>	<i>vanillae</i>	D	PI, N
				Papilionidae	<i>Papilio</i>	<i>eresphontes</i>	D
			Pieridae		<i>Eurema</i>	<i>lisa</i>	D
				<i>Phoebis</i>	<i>agarithe</i>	D	N, PI
				<i>Phoebis</i>	<i>sennae</i>	D	N, PI
		Sphingidae	<i>Aellopos</i>	<i>clavipes</i>	D	N	
			Polilla	esfinge 1 *	N	N	
			Polilla	esfinge 2 *	N	N	
			*	Polilla	café *	N	N
			*	Polilla	0559 *	N	N
			*	Polilla	2 *	N	N
			*	Polilla +	*	N	N
			*	Polilla + 2	*	N	N
			*	Polilla plata	oro *	N	N
			*	Polilla	rinoceronte *	N	N
			*	Polilla banda	café *	N	N
			Orthoptera	Acrididae	Chapulín 1, 4, 5	*	D,N
		Chapulín # 2 y 3			*	D,N	HP, HE, HB
		Chapulín gris			patas verdes *	D,N	HP, HE, HB
		Chapulín			verde *	D,N	HP, HE, HB
		Gryllidae		<i>Oecanthus</i>	<i>fultoni</i>	N	HP, HE, HB
		Tettigoniidae		Langosta	verde adulto *	D,N	HP, HE, HB
				Lomo	rojo juvenil *	D,N	HP, HE, HB
Thysanoptera	*	Trips	*	D	N, PI		
Chilopoda	Scutigera	Scutigera	sp.	N	S		

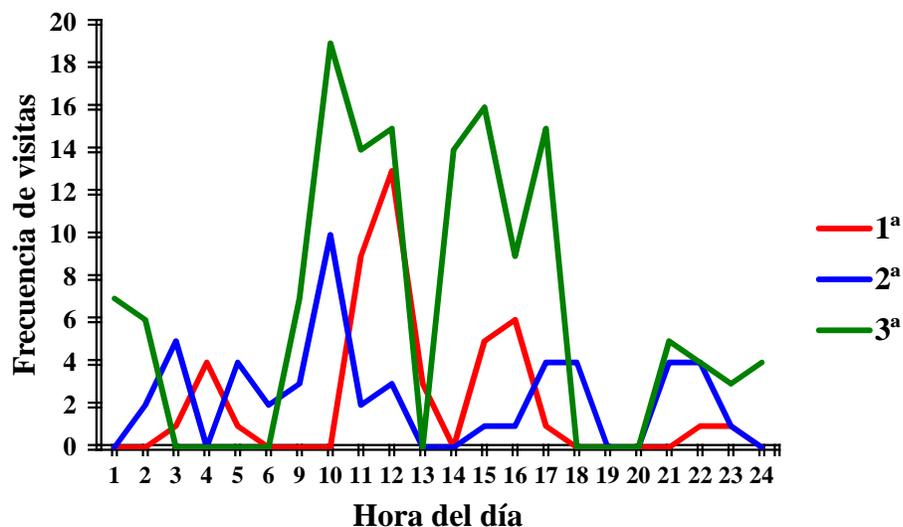


Fig. 1. Abundancia de visitantes florales a lo largo del día en las tres diferentes floraciones. Meses en que se presentaron las floraciones: 1ª, junio de 2010; 2ª, agosto de 2010 (después del huracán Alex); y abril de 2011 (floración en época de sequía).

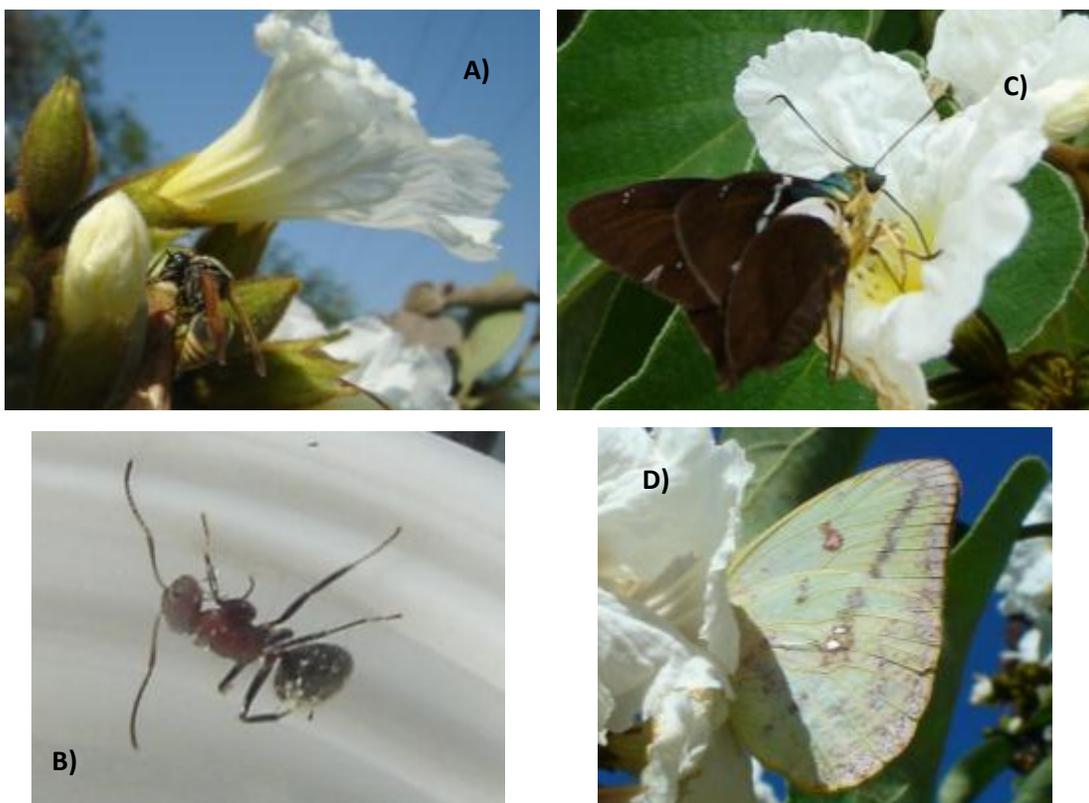


Fig. 2. Visitantes florales de *C. boissieri*. A) Abeja nativa presente en la floración con escasa humedad, B) hormiga visitante con polen de *C. boissieri* en el abdomen. C) *Astraptus fulgurator* y D) *Phoebis agarithe* algunas de las especies de mariposas diurnas que visitan a *C. boissieri*.



Fig. 3. Escarabajo (Scarabaeidae) visitando flor de *C. boissieri*.



Fig. 4. Visitantes herbívoros en *C. boissieri*. A) Tettigonidae, B) Acrididae, C) *Oecanthus fultoni*.



Fig. 5. Izquierda araña lince (*Peucetia viridans*) y derecha araña cangrejo (Thomisidae) en visita de la flor de *C. boissieri*.

Apéndice IV. Variación de los visitantes en base a los meses de lluvias.

Tabla 1. Composición y abundancia de los visitantes florales durante los distintos meses del estudio.

Año	Mes	Composición	Abundancia	Precipitación (mm)
2009	Sep	0	0	294.00
	Oct	15	45	91.60
	Nov	1	1	30.40
	Dic	0	0	0.40
2010	Ene	0	0	6.40
	Feb	0	0	49.60
	Mar	0	0	11.40
	Abr	1	1	255.60
	May	1	1	116.60
	Jun	4	4	1.60
	Jul	0	0	176.00
	Ago	35	50	33.00
	Sep	0	0	5.80
	Oct	0	0	5.20
2011	Nov	0	0	3.60
	Dic	0	0	20.60
	Ene	0	0	32.40
	Feb	0	0	5.80
	Mar	0	0	28.00
	Abr	28	138	36.00

Tabla 2. Correlación de Spearman de la composición y abundancia de los visitantes en base a la cantidad de precipitación total en los meses de realización del estudio.

		Composición	Abundancia	Precipitación por mes
Precipitación por mes	Correlación	0.308	0.310	1.000
	<i>p</i>	0.187	0.184	.
	<i>n</i>	20.000	20.000	20.000

Apéndice V. Variación de los visitantes en base a la flor.

Tabla 1. Correlación de Spearman del tiempo de vista (TV) en base a los atributos florales. Nivel de significancia de 0.05 (*) y nivel de significancia de 0.01 (**).

		TV	TE	NE	NEA	LT (cm)	LC (cm)	DC (cm)	DG (cm)	L	C
TV	Correlación	1.000	0.126*	-0.048	0.092	-0.120*	-0.187**	-0.229**	-0.272**	0.110*	-0.111*
	<i>p</i>	.	0.015	0.355	0.077	0.020	<0.001	<0.001	<0.001	0.034	0.033
	<i>n</i>	372	372	372	372	372	372	372	372	372	372

Tabla 2. Correlación de Spearman del tipo de vista (Tip.Vis) en base a los atributos florales. Nivel de significancia de 0.05 (*).

		Tip.Vis	TE	NE	NEA	LT (cm)	LC (cm)	DC (cm)	DG (cm)	L	C
Tip.Vis	Correlación	1.000	0.153*	.	-0.022	0.017	0.019	-0.098	-0.174*	-0.028	-0.008
	<i>p</i>	.	0.040	.	0.770	0.823	0.796	0.191	0.019	0.706	0.918
	<i>n</i>	181	181	181	181	181	181	181	181	181	181