



UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y
TECNOLÓGICAS

POSGRADO EN BIOCENCIAS

**VISITANTES FLORALES Y FENOLOGÍA FLORAL
DEL MANGLE NEGRO *Avicennia germinans* L. EN
EL ESTERO LA CRUZ, BAHÍA DE KINO,
SONORA.**

TESIS

que para obtener el grado de:

MAESTRO EN BIOCENCIAS

presenta:

EMMANUEL MARIO BERNAL LOAIZA

Hermosillo, Sonora, México

Enero de 2017

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

DERECHOS DE AUTOR

El presente trabajo de tesis se presenta como uno de los requisitos parciales para la obtención del grado de **Maestro en Biociencias** de la Universidad de Sonora.

Se deposita en la biblioteca de Ciencias Biológicas y de la Salud para ponerla a disposición de los interesados. Se permiten citas breves del material contenido en la tesis sin permiso del autor, siempre y cuando se otorgue el crédito correspondiente. Para reproducir, o en su caso referirse a este documento en forma parcial o total, se deberá solicitar la autorización al Coordinador del Programa del Posgrado.

Bajo cualquier otra circunstancia se debe solicitar permiso directamente al autor.

Atentamente

Emmanuel Mario Bernal Loaiza

Autor

Dra. Nohemí Gámez Meza

Coordinadora del Programa de Maestría en Biociencias

VISITANTES FLORALES Y FENOLOGÍA FLORAL DEL MANGLE NEGRO *Avicennia
germinans* L. EN EL ESTERO LA CRUZ, BAHÍA DE KINO, SONORA

TESIS

Que para obtener el grado de:

MAESTRO EN BIOCENCIAS

Presenta:

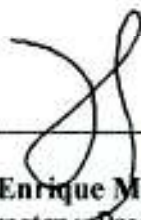
EMMANUEL MARIO BERNAL LOAIZA

Hermosillo, Sonora, México

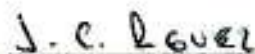
17 de enero de 2017

APROBACIÓN

Los miembros del Comité designado para revisar la tesis intitulada: Visitantes florales y fenología floral del mangle negro *Avicennia germinans* L. en el estero La Cruz, Bahía de Kino, Sonora presentada por Emmanuel Mario Bernal Loiza la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Biociencias con Especialidad en Ecología Costera.



Dr. Alf Enrique Meling López
Director y Presidente



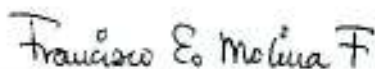
Dr. Julio César Rodríguez
Co-Director



**Dr. Alejandro Emilio Castellanos
Villegas**
Sinodal interno y Secretario



Dr. Pedro Ortega Romero
Sinodal interno



**Dr. Francisco Elizandro Molina
Freaner**
Sinodal externo

DEDICATORIA

Dedico este trabajo en primera instancia a ese Poder Superior que mantiene funcionando el mundo natural, fuente primordial de mi motivación para estudiar la biología. Me tiene maravillado el insecto que viaja y busca la flor del mangle y se posa sobre ella; en este tiempo tuve la gracia de documentar este proceso y descubrí muchas de las sutilezas que guardan los seres vivos y su entorno. Me quedo con la dicha de haber sido un miembro más del ecosistema durante mi tiempo de estudiante.

Viví los episodios más difíciles y confusos de mi vida durante el tiempo que duró mi estudio de maestría, sin embargo, mi familia estuvo ahí en todo el momento procurando mi bienestar. Con mi familia hago el mejor equipo para cumplir cualquier objetivo que me proponga, por lo tanto, este trabajo es fruto del esfuerzo tanto mío como suyo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la naturaleza misma y a mi familia.

Agradezco a mis profesores; especialmente al doctor Alf Meling quien con su retorcida sabiduría me ayudó a conocerme plenamente como persona, al doctor Francisco Molina por sus invaluable consejos y al biólogo temazcalero Rigoberto López quien me ayudó en mi espiritualidad.

Agradezco a toda la banda de la unidad experimental Kino, especialmente al Moisés, al Pancho, al Ulises y al Sabi.

Agradezco a *Pains* (Dolores Vásquez) por su excelente servicio, su amistad y empatía.

Agradezco a mis amigos y a mis romances, cada persona que estuvo conmigo a lo largo de estos casi tres años tiene un lugar en mi corazón.

A Estefanía, mi amiga y amor que ha perdurado a pesar de los momentos difíciles, me has acompañado y me has enseñado mucho acerca de la vida y por eso te agradezco.

Agradezco finalmente a la Universidad de Sonora y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por haberme dado esta oportunidad.

RESUMEN

Varios estudios previos en zonas tropicales del planeta indican que las flores de mangles del género *Avicennia* son visitadas por varias especies de artrópodos terrestres. De igual forma, estos estudios han documentado que tienen un sistema de polinización generalista en el que las abejas europeas son los principales visitantes y en menor medida otros insectos o por geitonogamia. Sin embargo, se desconoce cuáles son los grupos de artrópodos que visitan las flores de los manglares de la Costa del Pacífico en América. Como objetivo general, se determinaron las especies de visitantes florales de *Avicennia germinans* L. en el estero La Cruz, Bahía de Kino, Sonora, mediante observaciones sistemáticas en las flores, y se determinaron las fenofases y la duración del ciclo fenológico floral durante los años 2015 y 2016. Se encontraron 27 especies de visitantes florales, de las cuales 10 son polinizadores potenciales; el resto corresponden a la categoría de ladrones de recursos florales, o depredadores. Dentro de los insectos más frecuentes se registraron hormigas, abejas europeas, avispas y moscas. El máximo de floración se observó en junio (temporada seca), el ciclo fenológico completo de una inflorescencia fue de aproximadamente cuatro meses, pero la longevidad de las flores individuales fue de 96 horas. Se determinó que el 14% de las flores excluidas de visitantes florales probablemente originan fruto por geitonogamia, mientras que el 50% de las flores no excluidas producen frutos.

ABSTRACT

According to some studies on tropical and sub-tropical areas of the world, flowers of *Avicennia* (Black mangrove) are visited by several species of terrestrial arthropods. These mangroves have an entomophilous pollination system in which, honeybees are the main pollinators in almost every study. Other species of insects and geitonogamy seem to play a minor role. However, the flower visitors of black mangrove on the Pacific Coast of America are still unknown. Our main objective was to determine the species visiting mangrove flowers in estero La Cruz, Bahía de Kino, Sonora by making systematic observations on the flowers. Our specific objectives were to 1) determine the potential pollinators of the plants 2) determine the habits of each species, 3) determine the phenologic phases of the plants during 2015 and 2016, and 4) determine the self-compatibility of black mangrove flowers. We found 27 species of flower visitors, from which, 10 are potential pollinators, and the rest are flower thieves or insect predators. Ants, honeybees, wasps and flies were the most common insects. The flowering peak occurred on June (dry season), the floral longevity was 96 hours but the whole phenologic cycle last four months. Our results indicate that 14% of flowers that were excluded from pollinators originate fruits by geitonogamy, while 50% of non-excluded flowers originate fruits.

	Página
IV.3.3 Etapa III: Fenología y floración	30
IV.3.3.1 Conteo de flores y frutos con cuadrante	30
IV.3.3.2 Seguimiento fenológico cualitativo	31
IV.3.3.3 Selección de inflorescencias inmaduras	32
IV.3.3.4 Seguimiento fenológico cuantitativo	32
IV.3.4 Etapa IV: Aislamiento de inflorescencias	33
IV.3.5 Etapa V: Colecta de inflorescencias	33
IV.4 Análisis estadístico	33
V. RESULTADOS	35
V.1 Visitantes florales	35
V.1.1 Riqueza de especies y frecuencia de visita floral	35
V.1.1.1 Hymenoptera	35
V.1.1.2 Diptera	37
V.1.1.3 Visitantes florales menos frecuentes	39
V.1.2 Patrones de actividad	41
V.1.2.1 Polinizadores potenciales	41
V.1.2.2 Ladrones de néctar y/o polen	41
V.1.2.3 Depredadores	42
V.1.3 Horarios y estacionalidad	42
V.2 Fenología y floración	43
V.2.1 Conteo de flores y frutos con cuadrante	43
V.2.2 Seguimiento fenológico cualitativo	44
V.2.3 Seguimiento fenológico cuantitativo	47
V.2.4 Estructura de inflorescencias y clústers florales	48
V.2.5 Tratamiento de exclusión de visitantes florales	49
VI. DISCUSIÓN	53
VII. CONCLUSIONES	61
VIII. LITERATURA CITADA	62

INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Riqueza en especies de abejas. En el Estado de Sonora se han registrado 359 especies de abejas, mientras que el valor máximo lo tiene Chihuahua con 396 especies; Campeche cuenta con el valor mínimo (18 especies).	5
2	Superficie de una hoja de <i>Avicennia germinans</i> mostrando cristales de sal.	14
3	Flores de <i>Avicennia germinans</i> del Estero la Cruz, Sonora.	15
4	Mapa del sitio de estudio (tomado de la ficha Ramsar de Humedales de la Laguna La Cruz).	23
5	Climograma de Bahía de Kino.	24
6	Localización de los sitios de muestreo.	26
7	Método empleado para estimar fenología floral, especialmente el pico de floración.	31
8	Gráfico de rango-abundancia que muestra la visita floral de cada especie	37
9	Hormiga de la familia Formicidae y del género <i>Crematogaster</i> sp.	38
10	Abeja europea, <i>Apis mellifera</i> , con corbícula llena de polen.	38
11	Diptera: a) <i>Odontomyia</i> sp, b) <i>Sarcophaga</i> sp, <i>Cochliomyia macellaria</i> y <i>Medetera</i> sp.	39
12	Chinche no identificada, de hábito nocturno (Orden Hemiptera).	40
13	Mariposa <i>Brephidium exilis</i> (orden Lepidoptera)	40
14	Horarios de actividad de los grupos de visitantes florales	43
15	Abundancias de grupos de visitantes florales por mes	44
16	Disponibilidad de flores y frutos de <i>Avicenniagerminans</i> , en el estero La Cruz durante 2015.	45
17	Imágenes de fases fenológicas de la inflorescencia de mangle negro	48
18	Fenología de flores y frutos durante 2015	49
19	Histograma de frecuencias que indica cuántas flores son producidas por cada clúster.	50
20	Histograma que indica cuántos clústers tienen las inflorescencias de <i>A.germinans</i> .	50
21	Diagrama comparativo de los resultados del experimento de exclusión de visitantes florales.	51

INDICE DE TABLAS

Tabla		Página
1	Categorización de los visitantes florales.	6
2	Investigaciones sobre visitantes florales de <i>Avicennia</i> publicadas por diferentes autores.	9
3	Cronograma de muestreo.	26
4	Descripciones dasométricas de las plantas marcadas.	27
5	Fases fenológicas de las flores de mangle negro.	32
6	Patrones de actividad y frecuencias de visitantes florales de <i>Avicennia germinans</i> .	36
7	Fases fenológicas presentes en los meses de muestreo. E: presencia de la fase en la población entera, D: presencia dispersa.	46
8	Resultados del experimento de exclusión de visitantes florales.	52

INTRODUCCIÓN

El mangle negro *Avicennia germinans* (Linneo, 1764) es una de las especies de plantas leñosas más importantes de los humedales costeros de México (Pennington y Sarukhán, 2005). Esta planta habita en zonas inundables o de transición tierra-mar en las costas tropicales y subtropicales de América y el oeste de África (Toledo y Ordoñez, 1998) y cuenta con adaptaciones fisiológicas y estructurales para utilizar el agua marina (Kathiresan y Bingham, 2001; Madrid *et al.*, 2014). Los ecosistemas formados por mangles, llamados manglares, han recibido atención científica desde las últimas décadas del siglo pasado (Lugo y Snedaker, 1974; Tomlinson, 1986) debido a su alta productividad, a los servicios ambientales que proveen y a la biodiversidad que mantienen (Twilley *et al.*, 1996; Nagelkerken *et al.*, 2008).

Los manglares son hábitat para cientos de especies animales (Tomlinson, 1986; Reyes y Campos, 1992). Dentro del agua, las raíces fúlcreas o neumatóforos de los mangles son el sustrato de epibiontes como bivalvos, cirripedios, esponjas y urocordados; dentro del sedimento y sobre él habitan peces, crustáceos y moluscos (Nagelkerken *et al.*, 2008). Sobre la superficie del agua, los vástagos de los mangles sirven de hábitat para aves, mamíferos, reptiles, arácnidos e insectos (Nagelkerken *et al.*, 2008). Una parte importante de la fauna en manglares son los visitantes florales, quienes aprovechan el néctar y el polen directamente de las flores (Tomlinson, 1986). A su vez, algunos visitantes florales son polinizadores y se encargan de asegurar la distribución de los gametos masculinos entre las poblaciones de mangle (Hermansen *et al.*, 2014).

La floración es un periodo crucial en el ciclo de vida del mangle por dos razones fundamentales: 1) Las flores de todas las especies de mangle producen frutos vivíparos, que germinan antes de separarse de la planta madre y cuando caen al sedimento tienen una sola oportunidad de establecerse (Tomlinson, 1986; Vázquez-Yanes y Segovia, 1984), por tanto, no es posible la formación de bancos de semilla en los manglares; 2) Una amplia variedad de polinizadores y visitantes florales se alimenta de recursos provenientes de flores de mangle (Hermansen, 2014). Actualmente no se encuentra documentada la fenología floral de

Avicennia germinans L. que es la especie dominante en algunas zonas de manglar a lo largo de la Costa de Sonora (Arréola-Lizárraga *et al.*, 2004), incluyendo el estero La Cruz (Meling *et al.*, 1993). Sin embargo, se considera que es de suma importancia entender la biología floral del mangle en zonas del noroeste de México, por ello, en el presente estudio se presentan datos colectados en campo de fenología floral y producción de frutos del mangle negro.

La fauna de visitantes florales y polinizadores en especies de *Avicennia* consiste en varios taxones de insectos, principalmente abejas, moscas, hormigas y avispa (Katherisan y Bingham, 2011). Este tema ha sido estudiado por Tomlinson (1986), Rico-Gray (1989), Aluri (1990), Clarke y Myerscough (1991), Rathcke *et al.*, (2001), Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda (2012), y Hermansen *et al.*, (2014). La investigación acerca de los visitantes florales y polinizadores es fundamental para comprender la historia natural de los manglares y tener más herramientas para la conservación de estos ecosistemas a nivel regional.

Las poblaciones de polinizadores han sido gravemente afectadas a nivel global a causa de varios factores antropogénicos: como el uso de pesticidas y cultivos transgénicos por parte de las industrias agrícolas; la pérdida de hábitat y el cambio de uso de suelo; enfermedades parasitarias (Spivak *et al.*, 2010); la presencia de especies exóticas en comunidades naturales y el cambio climático han propiciado que las especies de polinizadores -nativas e introducidas- estén disminuyendo cada vez más (Hermansen *et al.*, 2014; Spivak *et al.*, 2010).

El cambio climático también ha repercutido en la fenología floral de muchas comunidades vegetales alrededor del planeta. Walther *et al.* (2002) reportó que la época de floración de algunas especies se adelanta en el ciclo anual, fenómeno que afecta de manera negativa a los animales que requieren de los recursos florales para realizar sus ciclos biológicos (Bowers, 2007). El estudio de la fenología floral del mangle negro es necesario para comprender la dinámica poblacional de las plantas y de los visitantes florales (Duke, 1990; Clarke y Myerscough, 1991; Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2011).

I. ANTECEDENTES

I.1 Visitantes florales

Según el papel que presenten dentro de la estructura floral, los visitantes florales se pueden categorizar como polinizadores, ladrones de néctar y/o polen, depredadores oportunistas, visitantes ocasionales, entre otros. En la Tabla 1, se hace una categorización de los tipos de visitantes florales mencionados y se relaciona con la naturaleza de la interacción que tiene cada uno con una flor.

Los visitantes florales son los animales asociados con las flores de una planta. Los más comunes son algunas especies de insectos, aves o murciélagos (Real, 1983). A menudo, estas especies se encargan de polinizar, es decir, distribuir los gametos masculinos en las angiospermas de una flor a otra. La asociación entre las flores y los polinizadores es de gran importancia en biología por los procesos de co-evolución que subyacen en la naturaleza de estas interacciones (Real, 1983).

Los artrópodos asociados a flores representan un grupo funcional importante dentro de cualquier comunidad biológica donde existan plantas con flores. Muchas especies han desarrollado, a lo largo de procesos de evolución, estructuras y comportamientos en torno a la interacción con las flores: por ejemplo, las patas posteriores de la abeja de colmena *Apis mellifera* cuentan con una bolsa llamada corbícula cuya función es acarrear el polen recolectado; esta especie vive en sociedades llamadas colmenas y tienen un sistema complejo de comunicación (Von Frisch, 1972) que consiste en series de zumbidos y danzas, por parte de una abeja exploradora, que indican al resto de las abejas de una colmena el lugar preciso donde se encuentran las flores.

Otras especies de abejas (Hymenoptera: Apoidea) son fundamentales en el ciclo sexual de las plantas con flor en todo el mundo; en un contexto nacional se ha determinado que en México se han descrito alrededor de 1,800 especies de abejas y que las zonas con mayor riqueza se encuentran en la región noroeste del país (Figura 1: Ayala *et al.*, 1993).

Paradójicamente, el noroeste de México (Sonora y la península de Baja California) es de las regiones que menos han sido estudiadas (Ayala *et al.*, 1993). Sin embargo, las investigaciones realizadas en la región norte del Desierto Sonorense han determinado que esta, presenta la mayor diversidad de Apoidea en Estados Unidos (Moisset y Buchmann, 2010). Por lo anterior, se piensa que la mayor diversidad de abejas en México se encuentre en el Desierto Sonorense.

Además de las abejas, existen otros tipos de visitantes florales de gran importancia. Algunas moscas (Insecta: Diptera), avispas (Insecta: Hymenoptera: Vespoidea), escarabajos (Insecta: Coleoptera), mariposas y polillas (Insecta: Lepidoptera) son reconocidos como polinizadores efectivos de muchas plantas; sin embargo, hay otros roles ecológicos que juegan estos organismos además de la polinización. El consumo de las recompensas florales (néctar, polen y aceites) sin retribuir a la planta con el transporte de gametos es conocido como robo de néctar y/o polen (Galen, 1999) y se ha determinado que una parte importante de los visitantes florales pertenece a esta categoría. Algunas chinches (Insecta: Hemiptera), hormigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) e incluso coleópteros y dípteros visitan con frecuencia las flores para robar recursos florales y en algunos casos provocan la destrucción de la pieza floral.

Los hexápodos (insectos) ingieren alimento por medio del aparato bucal. Es un aparato compuesto por piezas bucales articuladas, estas son principalmente el clipeo, el labro, un par de mandíbulas, un par de maxilas, el labio y la hipofaringe. La forma del aparato bucal y la ubicación que tiene con respecto a la cabeza del animal está en función del tipo de material que la especie usa como alimento. El aparato bucal de tipo masticador es el más simplesiomórfico (carácter más basal en el taxón) entre los miembros del Subphylum Hexapoda; los animales con este tipo de mecanismo despedazan el material orgánico con las mandíbulas y lo introducen al tracto digestivo por medio de las maxilas.

Las mariposas y polillas (Insecta: Lepidoptera), y las chinches, cigarras, áfidos (Insecta: Hemiptera) tienen aparatos bucales del tipo chupador. Los lepidópteros adultos cuentan con una probóscide (lengua prolongada), usualmente más larga que el cuerpo del animal completo y un par de palpos labiales (Borroret *et al.*, 2005). El resto de las piezas bucales (mandíbulas, maxilas, etc.) están ausentes en la mayoría de estos insectos, con excepción de una familia

primitiva de lepidópteros llamada Micropterigidae. Es importante señalar que sólo los adultos cuentan con la probóscide ya que las larvas sí tienen mandíbulas funcionales: esto es un buen ejemplo de cómo el tipo de aparato bucal está en función de la alimentación del animal. Las larvas de lepidópteros se alimentan de tejidos verdes, algunas son depredadoras e incluso hay saprófagas; mientras que los adultos suelen alimentarse de néctar y/o sangre, utilizando la probóscide para succionar el líquido.

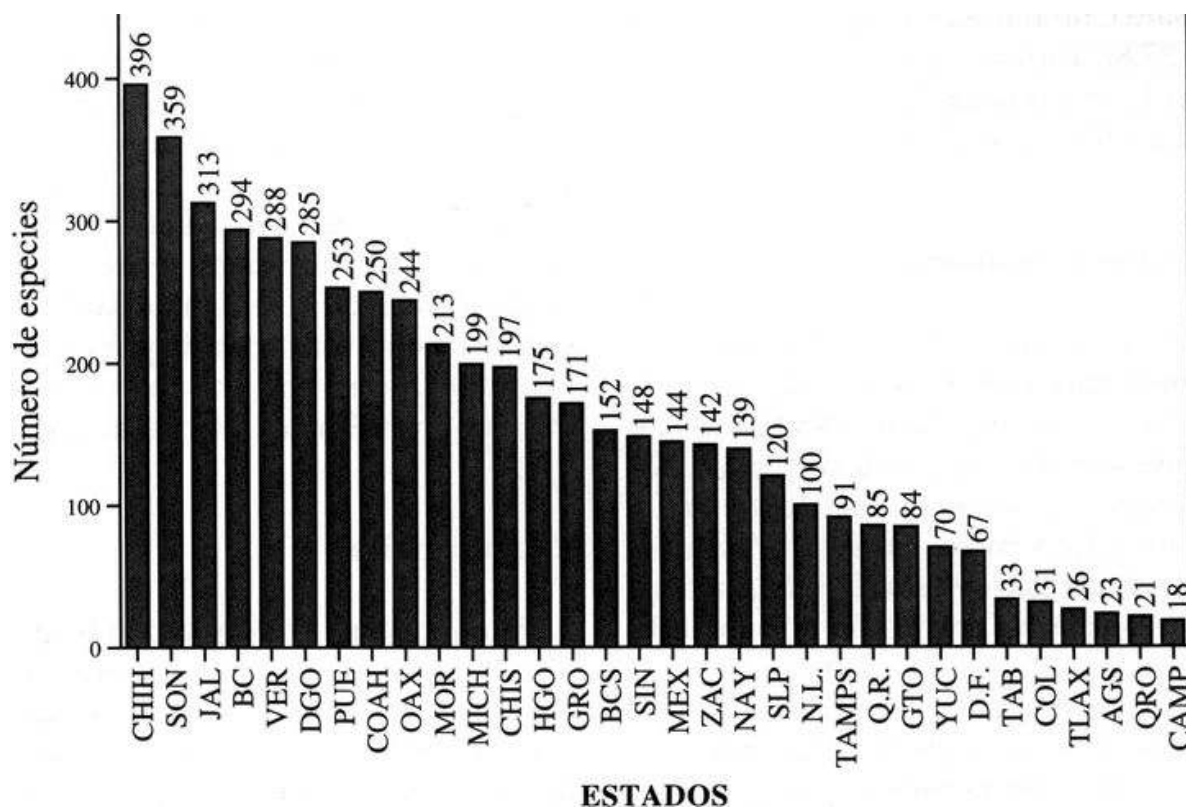


Figura 1. Riqueza de especies de abejas. En el Estado de Sonora se han registrado 359 especies, mientras que el valor máximo lo tiene Chihuahua con 396; Campeche cuenta con el valor mínimo 18. Tomado de Ayala *et al.*, 1993.

Hay artrópodos que utilizan la flor como punto estratégico para cazar visitantes florales. Algunas arañas (Araneae: Thomisidae, por ejemplo), larvas de neurópteros, entre otros animales, son criptobiontes y se ocultan tras los pétalos para el acecho de presas (Tomlinson *et*

al., 1979). Otras especies se consideran ocasionales o neutrales puesto que se pueden encontrar en las flores pero no interactúan con los órganos reproductivos.

Tabla 1. Categorización de los visitantes florales.

Tipo de visitante	Grupos taxonómicos	Tipo de interacción
Polinizador	Abejas, mariposas, polillas, ciertos dípteros y coleópteros	Mutualismo
Ladrón de néctar y/o polen	Chinches, hormigas, dípteros y coleópteros	Herbivoría
Depredador de visitantes florales	Arañas, neurópteros	Depredación
Ocasional	colémbolos, dípteros, libélulas, entre otros	Neutral

A pesar de que no se conoce la entomofauna de los humedales de la costa de Sonora, cabe la posibilidad de que los visitantes florales del mangle negro más importantes sean las abejas, dípteros, avispas, hormigas y arañas, tal como lo han sugerido Rico-Gray (1989), Aluri (1990), Clarke y Myerscough (1991), Rathcke *et al.* (2001) Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda (2012), Hermansen *et al.* (2014) en sus investigaciones (Tabla 2). Se han reportado algunas familias de dípteros (Calliphoridae, Syrphidae, Bombyliidae, Sarcophagidae, Cecidomyidae, Muscidae, entre otras) que son consideradas como los principales polinizadores (Aluri, 1990). Rathcke *et al.* (2001) reporta una riqueza de 10 familias de himenópteros (abejas, avispas y hormigas).

El clima de las zonas áridas del noroeste de México desafía a las poblaciones de muchas especies, sobretodo de las que no presentan adaptación fisiológica al medio caliente y árido que predomina en la región (García, 1989). Estas condiciones se ven reflejadas en la biota; existe una clara diferencia en la diversidad de especies de artrópodos de acuerdo a la temperatura y la precipitación entre estaciones del año en regiones del Desierto Sonorense y

también entre biomas en gradientes altitudinales (Janzen, 1967; Meyer *et al.*, 2015). Muchas plantas dependen de artrópodos para completar su ciclo reproductivo. El mangle no es una excepción (Tomlinson, 1986), ya que estas plantas requieren de polinizadores para la producción de frutos en las zonas tropicales y subtropicales, y ya se sabe que el sistema de polinización de la especie tiene cierto grado de fragilidad.

I.2 Polinización por animales

Dentro de las comunidades ecológicas existen interacciones mutualistas entre animales y plantas, una de las más importantes es la polinización por animales y consiste en la transferencia de polen de una antera a un estigma por medio de un vehículo biológico. La identidad de dicho vehículo puede tratarse de algún insecto, ave o murciélago, según el síndrome de polinización de las flores (Waser, 1979). Los animales ayudan con el entrecruzamiento genético de las plantas mediante la polinización cruzada, que es un proceso donde el polen de una planta *a* es depositado en un estigma de una planta *b* (Domínguez y Pérez-Ishiwara, 2013). Sin embargo, también puede suscitarse la polinización que se efectúa con el polen de la misma flor (autogamia) y la polinización con el polen de otra flor pero de la misma planta (geitonogamia).

La polinización por animales es uno de los procesos más ligados a la estructura de los ecosistemas que se componen principalmente por plantas con flores. Esta supone una relación mutualista en la que una flor individual transmite sus gametos masculinos al estigma de otra por medio de un animal dispersor; o bien, en la que un animal visita más de una flor en busca de alimento y el transporte de polen se realiza de acuerdo a los patrones de actividad de dicho animal (Proctor *et al.*, 1996).

La flor es la estructura reproductiva de las angiospermas. Entre las especies, este órgano posee una inmensa variación en cuanto a su morfología, fenología, y ecología (Waser *et al.*, 1996); es decir, existen flores de distintas tallas y colores, que florecen en verano o invierno, y que usan vectores bióticos o abióticos para realizar la polinización. A partir de los atributos florales es posible inferir el tipo de polinización que una planta requiere: algunas especies carecen de pétalos, como las poaceas (Gola *et al.*, 1965) y la ausencia de pétalos está

relacionada a la anemofilia (o polinización por viento). Las flores de *Fouquieria splendens* (ocotillo) son tubulares, con pétalos de color rojo, lo cual ayuda a inferir que los colibríes tienen una importante función como polinizadores de dicha especie ya que se ha demostrado que estos tienen afinidad por el color rojo y que la forma del pico tiene relación con las flores tubulares (Waser, 1979).

El conjunto de características florales que indica cómo se realiza el traslado de los gametos de un estambre a un estigma es denominado síndrome de polinización. Los atributos de forma, color, fragancia, y horario de apertura floral determinan en cierta medida el tipo de polinizador. Por ejemplo, se conoce como síndrome de miofilia cuando una flor atrae dípteros mediante la producción de fragancias que asemejan descomposición orgánica, flores de color verde o morado, y anthesis diurna (Albores-Ortiz y Sosa, 2006). Determinar el síndrome de polinización de las flores de una especie es importante para tener una primera noción de cómo se realiza la polinización de una planta en un ecosistema.

Los animales relacionados con flores presentan atributos especiales para aprovechar los recursos alimenticios que se encuentran en las flores (Proctor *et al.*, 1996). Por ejemplo, una estructura importante para algunas abejas es la corbícula, situada en la tibia de las patas posteriores de estas y funciona para almacenar polen. Así, los animales también presentan atributos especializados para usar a las flores como parte de su ciclo biológico. Los dípteros de la familia Syrphidae requieren alimentar a sus larvas con polen para que se desarrollen, también algunos insectos están adaptados fisiológicamente para nutrirse únicamente de néctar (Sommaggio, 1999).

Tabla 2. Investigaciones sobre visitantes florales de algunas especies de *Avicennia* publicadas por diferentes autores.

Autor(es)	Especie	Región	Taxa	# spp	Comentarios
Rico-Gray, 1989	<i>Avicennia germinans</i>	Golfo de México	Hormigas, mariposas, abejas y avispas	?	Las hormigas obtienen polen de las flores pero no se efectúa la polinización, sin embargo, se producen frutos cuando visitan otros tipos de animales.
Aluri, 1990	<i>Avicennia officinalis</i>	India	Moscas, avispas, hormigas y abejas	?	<i>A. officinalis</i> se puede autofertilizar, sin embargo, los principales polinizadores son los dípteros, mientras que para otras especies de mangle son las abejas, aves o avispas.
Clarke y Myerscough, 1991	<i>Avicennia marina</i>	Sureste australiano	Abejas europeas, hormigas, avispas, chinches (Lygaeidae y Miridae), dípteros (Cecidomyiidae y Bombyliidae), coleópteros (Cantharidae) y polillas	?	<i>A. marina</i> tiene flores protándricas, lo cual, dificulta que la autopolinización pueda ocurrir, sin embargo, se pueden polinizar por geitonogamia. A pesar de que existe una amplia variedad de insectos que visitan las flores, la abeja europea es la más frecuente y eficiente en la polinización.
Rathcke <i>et al.</i> , 2001	<i>Avicennia germinans</i>	Bahamas	Mariposas, Dípteros, hormigas, abejas y moscas	32	No se reportó la presencia de <i>Apis mellifera</i> , el sistema de polinización es generalista y cuenta con al menos 32 especies. Probablemente el hecho de que los manglares estén en una isla afecta en la variedad de visitantes florales
Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2012	<i>Avicennia germinans</i>	Mar caribe	Moscas, abejas y mariposas	?	La mayoría de las especies encontradas probablemente sean ladronas de néctar, pocas establecen mutualismo con <i>Avicennia</i> : la abeja europea y algunas moscas
Hermansen <i>et al.</i> , 2014	<i>Avicennia marina</i>	Sureste australiano	Abejas, avispas, hormigas, dípteros, chinches, mariposas y polillas	38	La abeja europea es el único polinizador efectivo, el sistema generalista de <i>A. marina</i> se ha reducido por el efecto de esta abeja exótica.

Existen evidencias de coevolución entre un animal y una planta en el Desierto Sonorense. Por ejemplo, Holland y Fleming (1999) reportan que el lepidóptero *Upiga virescens* es usuario del cactus *Lophocereus schottii* en todo su ciclo de vida: los insectos copulan entre las espinas, ovopositan en el interior de las flores, las larvas consumen frutos inmaduros, y las pupas se desarrollan en los tallos. En este caso particular se exhibe un comportamiento relativamente raro en la naturaleza que es llamado sistema de polinización activa, donde el polinizador muestra un comportamiento peculiar al interactuar con una flor que consiste en frotar deliberadamente su abdomen con el estigma de la flor y así asegurar la entrada del polen al tubo polínico. Lo contrario es el sistema de polinización pasivo, donde la transferencia de polen del cuerpo del animal al estigma es meramente incidental mientras el animal está forrajeando néctar o polen (Jousselin y Kjellberg, 2001).

Las relaciones que guardan los animales con las flores no siempre son beneficiosas para ambos. Además de las interacciones de polinización, en la escena animal-flor pueden darse interacciones de tipo florivoría, robo de polen y/o néctar, lugar de ovoposición (Herrera *et al.*, 1984). Las plantas utilizan atractivos y/o recompensas para los polinizadores u otros tipos de animales visitantes; uno de los recursos más importantes para esto es el néctar. El néctar es una sustancia proveniente del xilema y del floema que es secretada vía simplosto principalmente (Adler, 2000).

El néctar usualmente es una mezcla de azúcares constituido por 90% de azúcares (sacarosa, glucosa y fructosa) y el resto por aminoácidos, lípidos, antioxidantes, iones minerales, y compuestos secundarios (Baker, 1977). Muchas plantas secretan néctar acompañado con sustancias que son tóxicas para los animales; dichas toxinas pueden ser compuestos secundarios propios del metabolismo de la misma planta o etanol proveniente de la actividad microbiana del néctar (Adler, 2000). Existe una discusión en torno al rol que juega la presencia del néctar tóxico en los sistemas de polinización de algunas plantas (Adler, 2000).

Existe una relación evolutiva en cuanto a los nectarios y el néctar con relación a los polinizadores: según la ubicación y accesibilidad del nectario se puede inferir el tipo de polinizador que una planta requiere y al mismo tiempo formar una barrera ante animales que

no cumplan con la polinización; así mismo, la concentración y los componentes del néctar varían entre las especies de plantas (Proctoret *al.*, 1996).

I.3 Mangle negro (*Avicennia germinans*)

Los mangles son plantas perennes con tallos leñosos, aunque el crecimiento secundario del tronco es anómalo y no es posible determinar con facilidad la edad de los árboles (Das y Ghose, 1998). La morfología y estructura del tallo es altamente variable entre especies y dentro de la misma especie también; dicha variación es determinada por las condiciones climáticas. Los mangles de la costa central de Sonora miden en promedio 2.7 m de altura (Arréola-Lizárraga *et al.*, 2004), mientras que en Ecuador existen mangles con alturas mayores a 60 metros (Emilio, 1997).

El mangle negro pertenece a la familia Avicenniaceae Endl; esta familia contiene un solo género: *Avicennia*, que a su vez contiene ocho especies que se distribuyen en zonas costeras de baja energía en latitudes tropicales y subtropicales de todo el planeta (Duke, 1991). Todas las especies de *Avicennia* tienen la habilidad de concentrar grandes cantidades de sal en los tejidos, establecerse en sustratos con poca aeración y están adaptados a cambios frecuentes en el nivel del agua causados por el ciclo de mareas (Schwarzbach y McDade, 2002).

Avicennia germinans adquiere distintos nombres comunes en las costas tropicales y subtropicales de Latinoamérica, tales como puyequé (Sinaloa y Baja California), madre de sal (Chiapas), apompo (Yucatán), culumate (Costa Rica) e Ishtalén (El Salvador) (Pennington y Sarukhan, 2005); sin embargo, en la literatura se encuentra bajo el nombre de mangle negro. El término mangle es propio para árboles y arbustos con ciertas estructuras morfológicas y adaptaciones fisiológicas para vivir en ambientes marítimos. Las raíces adventicias de los mangles posibilitan la adquisición del oxígeno disuelto en el agua y la resistencia a las condiciones anóxicas del sedimento durante las inundaciones, además que los haces conductores están especializados para usar el agua de mar para hidratar los tejidos del individuo entero (Corominas, 1990).

A. germinans es una planta leñosa dominante en los manglares ubicados en la costa central de Sonora (Pennington y Sarukhan, 2005). Estos manglares son los más septentrionales en el Pacífico oriental (Pacheco-Ruiz *et al.*, 2006). La vegetación nativa del Desierto Sonorense se encuentra yuxtapuesta con estos manglares y se han determinado los visitantes florales de algunas especies conspicuas de la región (Holland y Fleming, 1999; Peñalba *et al.*, 2006; Waser, 1979). Según la hipótesis de Ayala *et al.* (1993), el Desierto Sonorense es la región con mayor diversidad de abejas en México. Pese a la cercanía entre los ecosistemas desérticos y el manglar, no se han hecho estudios a nivel regional acerca de los animales que utilizan las flores de las especies de mangle que se encuentran en la costa de Sonora.

I.3.1 Morfología y fisiología

Se ha estudiado la arquitectura del sistema conductor de *A. germinans* (Madrid *et al.*, 2014) y se ha determinado que tiene una adaptación morfológica para tolerar la salinidad además de soportar eventos ocasionales de congelamiento. En ambientes fríos los mangles desarrollan vasos más estrechos y con eso reducen el riesgo de embolismos originados por las bajas temperaturas; en ambientes con altas salinidades los vasos también están reducidos, formando así estructuras hidráulicamente seguras en ambientes estresantes. Gracias a este tipo de adaptaciones, se dice que la distribución de *A. germinans* tiene una tendencia a invadir zonas más extremas dentro del límite de distribución de los mangles (Madrid *et al.*, 2014).

Las raíces de *Avicennia* que se encuentran expuestas, salen de la superficie del suelo en forma de neumatóforos (Tomlinson, 1986). Las raíces de esta especie son ejemplos de un alto grado de especialización al ambiente que constantemente es inundado; esta disposición de raíces permite a las plantas tomar el oxígeno disuelto en el agua (Kathiresan y Bingham, 2001). Hay otras especies de mangle, como *Laguncularia racemosa* que también está provista de neumatóforos, pero estos son considerablemente más pequeños que en el mangle negro, ya que *L. racemosa* no suele estar tan expuesta a niveles de inundación altos y no presenta adaptaciones tan especializadas (Lovelock y Feller, 2003).

El funcionamiento de los neumatóforos consiste en una constante difusión pasiva de oxígeno a través de las lenticelas que pueden abrirse o cerrarse según las condiciones

ambientales. Para muchas especies, como el mangle blanco, los neumatóforos no superan los 30 cm de altura, pero para otras pueden llegar a ser más altos. Los neumatóforos de *Avicennia* pueden llegar a medir más de un metro en ambientes contaminados o donde las inundaciones son más severas. La contaminación por derrames de petróleo es un factor que provoca altas tasas de mortalidad en los manglares ya que el petróleo taponea las lenticelas y la planta se ahoga (López-Portillo, 2015). *Rhizophora mangle* no absorbe sales gracias a un sistema de ultrafiltración en las raíces y a un gradiente osmótico que le permite desalar el agua; otras especies almacenan sales en sus vacuolas y se deshacen de ellas por medio de hojas senescentes (Sobrado *et al.*, 2006).

Las hojas de los mangles tienen cutículas engrosadas, característica que es esencial para la producción de taninos y cristales de sal (Kathiresan y Bingham, 2001). Son de tamaño mediano y suelen tener disposición opuesta, así evitan el autosombreado. Los estomas suelen estar cubiertos por unas estructuras en forma de cuerno para reducir la transpiración, lo cual es de gran utilidad cuando las plantas están bajo estrés hídrico.

A. germinans tiene hojas lanceoladas, opuestas variables en tamaño, la base de sus hojas es gruesa llegando a medir 13 mm de longitud. La textura y apariencia del haz es verde brillante. El envés es pálido y presenta abundantes tricomas (observación personal). El contorno de las hojas suele ser ondulado. Las hojas por la mañana secretan agua salada y cuando el agua se evapora quedan cristales de sal (Figura 2) tanto en el envés como en el haz. También presentan una serie de adaptaciones muy importantes para aumentar su eficiencia de uso de agua y mantener un ritmo fotosintético estable (Sobrado, 2006).



Figura 2. Superficie de una hoja de *Avicennia germinans* mostrando cristales de sal.

I.3.2 Flores e inflorescencias

Las flores de *A. germinans* tienen cuatro pétalos que miden 4-5mm cada uno, son de color amarillo cremoso y la flor completamente abierta mide 9-12mm (observación personal) y están provistos de tricomas simples en la superficie abaxial (Figura 3). El pétalo ventral es el más ancho y presenta una protuberancia. El cáliz está formado por cinco sépalos anchos de forma ovada. Cada flor produce cuatro estambres con anteras exertas, pero pueden encontrarse flores con dos o cinco estambres; la flor es dicógama y primero desarrolla las estructuras masculinas (Tomlinson, 1986). El estigma se hace visible después de 56-72 horas de la apertura floral y está bifurcado en el ápice. Son monosimétricas e hipóginas, es decir, con ovario súpero (Borg y Schonberger, 2011).

Las flores se encuentran en inflorescencias de tipo cima umbeliforme, aunque a veces se utiliza el nombre de “flowercluster” (grupo de flores) debido a que la flor terminal no abre primero. Las inflorescencias presentan de uno a seis grupos de flores y cada uno produce de una a nueve flores por grupo (Clarke y Myerscough, 1991).

La inducción a la floración del mangle negro está relacionada con la salinidad en el medio (Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2011), aunque también podría relacionarse con factores intrínsecos como procesos hormonales dentro de la planta, como es el caso de otras especies que florecen bajo estrés hídrico (Sharp *et al.*, 2009). Esta especie posee una alta eficiencia en el uso de agua para realizar la fotosíntesis por sus características estomáticas que resisten la fluctuación de presión de vapor de aire (Lovelock y Feller, 2003). Quizá estas características de la biología del mangle alcancen a explicar su éxito en regiones secas como en la Costa de Sonora.



Figura 3. Flores de *Avicenniagerminans* del Estero la Cruz, Sonora (foto de Argentina Santa Cruz).

I.4 Fenología

La fenología es el estudio de la serie de cambios que sufre un organismo periódicamente a través de las estaciones. Se dice que la fenología es el calendario de la naturaleza porque algunos eventos biológicos tales como la floración, el incremento de las poblaciones de insectos y anfibios, migración de aves, entre otros, están coordinados con factores climáticos específicos: principalmente el fotoperiodo, la precipitación y la temperatura del aire (Kearns y Inouye, 1993). Este tipo de estudios consisten en dar seguimiento a un determinado número de

organismos de una o varias especies a través de las estaciones y determinar los tiempo en que ocurren los procesos biológicos, tales como producción de frutos, caída de frutos, germinación, crecimiento y floración.

Las especies difieren entre sí en cuanto a la fecha, duración y término de la floración y también difieren en cuanto a los factores abióticos que provocan la floración y la producción de frutos. Por ejemplo, Duke *et al.*, (1984) determinaron que cinco especies de mangle difieren entre sí en cuanto a la fecha del pico de floración en la época seca, pero que la mayoría de las especies maduran sus frutos en la temporada húmeda. La fenología ha sido un tema de estudio científico desde el siglo XVIII y toma mucha importancia dentro del campo de la agricultura puesto que es necesario conocer cuándo se vuelve crítica la floración y la producción de frutos en un cultivo. Por el creciente interés en entender las repercusiones del cambio climático y otro tipo de factores antropogénicos en los ecosistemas, los estudios de fenología se han vuelto fundamentales por el tipo de información que brindan (Walther, 2002). Actualmente existen programas internacionales y bases de datos dedicados a monitorear la fenología de plantas y animales en todo el mundo para tener un mejor entendimiento de los efectos del cambio climático (Project Budburst, 2016). Con datos fenológicos a largo plazo, obtenidos en Europa y Norteamérica, se ha documentado que el cambio climático tiene un efecto sobre la fenología de las plantas, las aves y las mariposas (Walther, 2002). Desde la década de 1960 algunos fenómenos biológicos, como el inicio de la actividad de los anfibios, el canto de los pájaros y la producción de flores, han iniciado semanas antes de lo usual durante la primavera. La razón principal que se discute para este problema tiene que ver con el aumento de la temperatura en primavera (Walther, 2002).

I.4.1 Fases de fenología reproductiva en plantas

En el caso de las plantas, uno de los eventos biológicos más importantes es la producción de flores y frutos porque son los procesos encargados de la reproducción y mantenimiento de las poblaciones. Las especies vegetales presentan dichos procesos en épocas específicas, de manera muy sencilla se dice que las plantas florecen en primavera y germinan en el verano, sin embargo, esto es una generalización. Los cambios estacionales en temperatura,

precipitación y fotoperiodo provocan que los organismos entren en distintas fases de su ciclo biológico, estas son llamadas fases fenológicas (fenofases) y se pueden definir como estadios bien definidos dentro del ciclo anual de un organismo (Marquinez *et al.*, 2009). Las fenofases reproductivas en plantas, en general, son 1) yemas florales, 2) flores abiertas, 3) liberación de polen, 4) fruto inmaduro, 5) fruto maduro y 6) caída de frutos (Denny *et al.*, 2013). Las definiciones de cada una según Denny *et al.* (2013) son las siguientes:

1. Yemas florales: Una o más yemas florales están visibles en la planta.
2. Flores abiertas: Una o más flores abiertas en la planta. Las flores se consideran abiertas cuando las partes reproductivas (estambres o pistilos) están visibles. No incluyen flores con pétalos secos.
3. Liberación de polen: Una o más flores de la planta liberan polen al ser sacudidas o golpeadas con una superficie oscura.
4. Fruto inmaduro: Uno o más frutos inmaduros son visibles en la planta
5. Fruto maduro: Uno o más frutos maduros son visibles en la planta
6. Caída de frutos: Uno o más frutos maduros han sido retirados de la planta desde la última vez que se visitó.

Existen modificaciones a las fases fenológicas mencionadas. Por ejemplo, Marquinez *et al.* (2009) considera que la fenofase de flores abiertas se divide en tres fenofases diferentes según la sexualidad de la flor, ya sea masculina, hermafrodita o femenina. En plantas dicógamas, como las del género *Avicennia* (Tomlinson, 1986) también se debe hacer esta distinción y tener en cuenta si la flor abierta presenta solamente estambres, pistilos o ambas (Núñez-Avellaneda y Rojas-Robles, 2008). También debe de tenerse en consideración una fenofase de transición, sea de masculino a femenino en plantas con protandria o viceversa en plantas con protoginia.

I.4.2 Obtención de información fenológica en plantas

Los estudios de fenología consisten en hacer observaciones sistemáticas de las fases fenológicas en un área natural o en un sistema de cultivo durante un ciclo anual o parte de él (Kearns y Inouye, 1993). Las observaciones pueden ser puntuales, es decir, determinar las

fases fenológicas presentes en una planta en un solo evento de observación. Por ejemplo: el 26 de abril de 2016 se observaron yemas florales y flores masculinas del mangle negro en el Estero La Cruz. Si el observador no marcó la planta donde hizo la observación y no regresa después de un tiempo a repetir la observación, este es un dato fenológico puntual (Project Budburst, 2016). Otro tipo de generación de información fenológica que permite observar y documentar todas las fenofases de la planta es la observación regular (Project Budburst, 2016). Este tipo de trabajo consiste en marcar una o varias plantas y visitarlas periódicamente a lo largo de un ciclo anual. Los datos que pueden obtenerse con este tipo de observación son más certeros que las observaciones puntuales y dependiendo de la intensidad de observación, la frecuencia de observación y el número de plantas marcadas se puede generar información más valiosa. Existen métodos directos e indirectos para la observación fenológica y el empleo de cada uno depende del tipo de planta que se trate, el objetivo de la investigación o el tiempo que puede ser empleado para realizar el trabajo.

I.4.2.1 Métodos directos

Los métodos directos consisten en observar directamente las plantas y tomar información de campo. Hay casos en los que es posible determinar el número total de yemas, flores o frutos de la planta completa, como es el caso de los cactus columnares (Peñalba *et al.*, 2006). Una forma de realizar el estudio fenológico de forma sistemática es marcar cierto número de individuos y regresar al sitio periódicamente y realizar la observación de la misma manera, ya sea a ojo humano o con binoculares.

Hay plantas que tienen demasiadas yemas, flores o frutos como para hacer que el conteo sea preciso; en ocasiones se pueden hacer estimaciones del porcentaje de cada fenofase o categorizar en intervalos (de 1 a 10; de 11 a 100; de 101-1000; de 1001 a 10'000) (Denny *et al.*, 2013). En estos casos se pueden marcar algunas ramas de algunos individuos y observar la fenología de las inflorescencias o flores que aparezcan en esa rama a través del año (Clarke y Myerscough, 1991). También se puede determinar el número de estructuras reproductivas por unidad de área en los árboles y arbustos, este tipo de observación permite estimar la floración y producción de frutos en toda la población (Peñalba *et al.*, 2006).

I.4.2.2 Métodos indirectos

Se pueden colocar trampas de caída de hojarasca y flores debajo de los doseles y recuperar el material vegetal en intervalos sistemáticos y calcular el porcentaje de floración, caída de frutos y de hojas en un ciclo anual (Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2012). El uso de técnicas de percepción remota también es utilizado para estudiar fenología.

II. HIPOTESIS

Los visitantes florales del mangle negro *Avicennia germinans* L. son varias especies de artrópodos terrestres, entre los cuales, algunos son polinizadores y otros ladrones de recursos florales. Con respecto a las fenofases, la actividad de los visitantes florales aumenta gradualmente según la cantidad de flores presentes en el manglar.

III. OBJETIVOS

III.1 Objetivo General

Determinar la composición de artrópodos visitantes de las flores del mangle negro, *Avicennia germinans*.

III.2 Objetivos Específicos

- Describir las fases de la fenología floral del mangle negro, *Avicennia germinans*.
- Determinar frecuencias de visitas de las especies de artrópodos en las flores.
- Determinar los polinizadores potenciales.
- Categorizar a las especies de visitantes florales según sus hábitos.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1 Descripción del área de estudio

El estero La Cruz está ubicado en la región central de la costa de Sonora (111°52'52.65"W 28°47'14.76" N), al sur del poblado pesquero y turístico de Bahía de Kino; la ciudad más cercana al sitio es Hermosillo, Sonora, que es la capital del estado. El estero también recibe los nombres de laguna La Cruz, estero Santa Cruz, laguna costera La Cruz, o más recientemente Humedales de la Laguna La Cruz por su designación como sitio RAMSAR (Figura 4). El estero La Cruz es un humedal de importancia internacional debido a su ubicación, características físicas y diversidad biológica.

El área total del estero es de 23km² y cuenta con una boca de 1.1 km de abertura, la cual, se ubica hacia el oeste-suroeste de Bahía de Kino. Esta boca es el medio de comunicación entre las aguas del Golfo de California y el estero; diariamente fluye el agua siguiendo la naturaleza de las mareas semidiurnas. La amplitud de las mareas es de 1.0 m (Valdez-Holguín, 1994), la profundidad promedio del estero es de 1m con excepción de los canales permanentes, donde aumenta a 5.0 m. Este sistema solía ser la desembocadura del Río Sonora; sin embargo, actualmente la única entrada de agua dulce proviene de las lluvias del monzón de verano. La entrada de agua dulce que se mezcla con agua de mar es muy poca (<230mm anual) y la salinidad en el estero es alta (35-43 ppm); además, según su situación geográfica, esta se incrementa a causa de la aridez de la región (Figura 5) (Moreno *et al.*, 2005).

Existen cuatro tipos de vegetación en el área: manglar, halófitas, marismas y matorral desértico (Meling *et al.*, 1993). El manglar se ubica a lo largo de los canales y en algunos lugares a lo largo de la periferia del estero; las poblaciones de *Avicennia germinans* son las más abundantes en este tipo de vegetación, por lo cual, se puede considerar que en el sitio el manglar es monoespecífico. Sin embargo, existen algunas zonas con plantas de mangle rojo (*Rhizophora mangle*), aunque con menor abundancia (Meling *et al.*, 1998). Las áreas de

manglar constituyen un ecosistema vital para muchas especies de peces, invertebrados, aves, entre otras (Grijalva, 1985).

La vegetación de halófitas, que en muchos casos se encuentra junto a los mangles, está compuesta principalmente por especies de las familias Bataceae, Amaranthaceae, Frankeniaceae y Aizoaceae (Meling *et al.*, 1993). Ambos tipos de vegetación costera coexisten en la zona y se considera que hay un ecotono entre dos provincias biogeográficas: los manglares se encuentran casi en su límite septentrional de distribución, así como muchas halófitas están en su distribución meridional (Glenn *et al.*, 2004; Hannah, 2008). La vegetación desértica se encuentra rodeando el estero, más allá del límite de la marea, y está constituida principalmente por cardón (*Pachycereus pringlei*), torote prieto (*Bursera laxiflora*), choyas (*Cylindropuntia spp*), *Lycium spp.*, entre otras.



Figura 4. Mapa del sitio de estudio (tomado de la ficha Ramsar de Humedales de la Laguna La Cruz).

IV.2 Selección de sitios de muestreo

Se seleccionaron tres sitios de muestreo a lo largo del perímetro del estero (Figura 6): el primero de ellos está cerca de la Unidad Experimental Kino de la Universidad de Sonora, el segundo se ubicó en una zona pesquera y turística del estero (cercano al restaurante San Juan y el Pinito) y el tercero, se encuentra en una zona intermedia entre ambos. Se eligieron estos sitios por su facilidad de acceso y porque presentan poblaciones únicamente de mangle negro (a pesar de que en los tres sitios se pueden encontrar individuos de mangle rojo, estos son escasos y no son de gran tamaño).

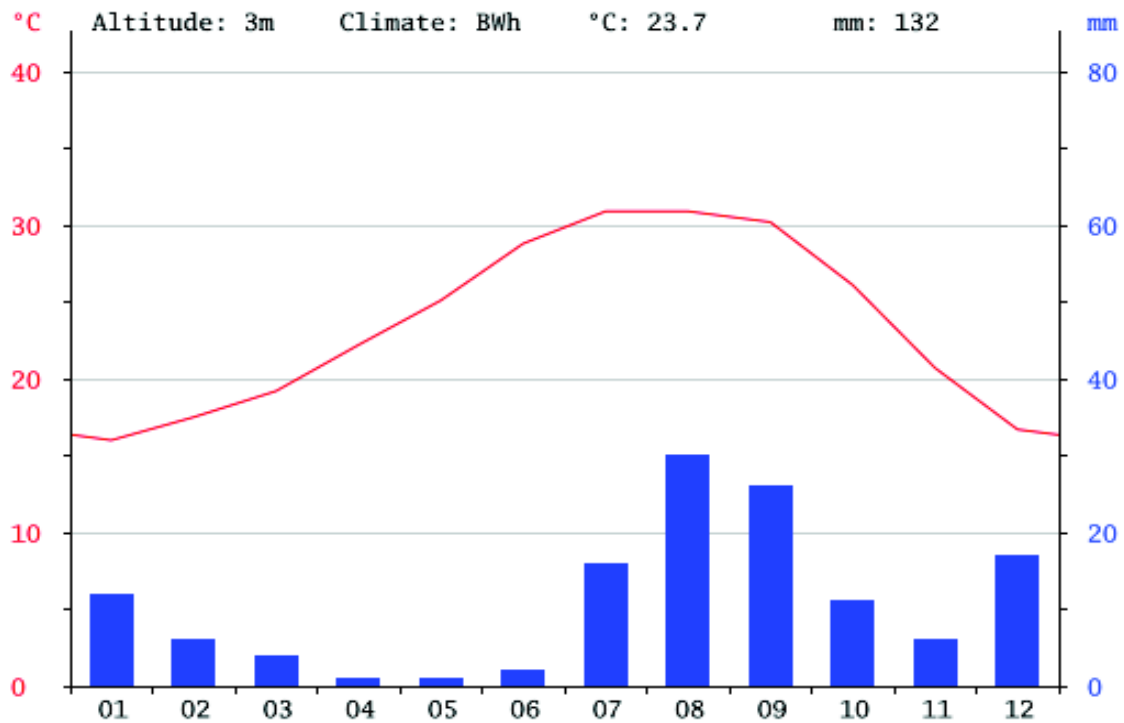


Figura 5. Climograma de Bahía de Kino (tomado de <http://es.climate-data.org/location/986995>).

IV.3 Diseño de muestreo

El muestreo se dividió en cinco etapas de acuerdo a los objetivos planteados (Tabla 3).

Etapa I: Se marcaron de manera aleatoria 10 plantas de mangle por cada sitio de muestreo, se marcaron con etiquetas de aluminio numeradas y se colgaron a una rama con hilo de pescar, para su posterior localización.

Etapa II: se realizaron sesiones de colecta de especímenes, para identificar a los artrópodos y sesiones de observación de visitantes florales, para determinar la abundancia, frecuencia y el comportamiento de cada especie; esto se realizó entre los meses de abril a julio de 2015.

Etapa III: Esta etapa consistió en el estudio de la floración y fenología floral y estuvo compuesta de tres partes:

1. Se colocó un cuadrante de PVC de 0.25m² sobre el dosel en cada una de las 30 plantas marcadas y se contabilizaron las flores y los frutos que se encontraron dentro del cuadrante área.
2. Se registraron las fases fenológicas del mangle basándose en las estructuras reproductivas dentro del área del cuadrante. Para cada una de las fenofases florales (yemas florales visibles, fase masculina, gineceo visible, etc.) se distinguió entre presencia dispersa o en toda la planta según la abundancia de las fases.
3. Se marcaron 18 inflorescencias en fase de yemas florales con listones de color (dos plantas por sitio, tres inflorescencias por planta) y se les dio seguimiento para obtener la duración de cada fase fenológica.

Etapa IV: Se aislaron 12 inflorescencias con bolsas de tul (dos plantas por sitio, dos inflorescencias aisladas por planta), para estimar la autopolinización; además, se marcaron 12 inflorescencias con listones de color, como control de autopolinización del mangle.

Etapa V: Se cortaron cuatro inflorescencias de cada una de las plantas marcadas (120 en total), con el fin de determinar atributos morfológicos de las inflorescencias.



Figura 6. Localización de los sitios de muestreo (Google Earth, 2016).

Tabla 3. Cronograma de muestreo.

Etapa de muestreo	E	F	M	A	M	J	J	A
I) Marcaje de plantas								
II) Visitantes florales								
Sesiones de colecta de especímenes								
Sesiones de observación de visitantes florales								
III) Fenología y floración								
Conteo de flores y frutos con cuadrante								
Seguimiento fenológico cualitativo								
Selección de inflorescencias inmaduras								
Seguimiento fenológico cuantitativo								
IV) Aislamiento de inflorescencias								
Embolsar 12 inflorescencias con bolsas de tul								
Marcar 12 inflorescencias como tratamiento control								
V) Colecta de 120 inflorescencias								

IV.3.1 Etapa I: Marcaje de plantas

En cada sitio seleccionado se marcaron 10 árboles separados a 10 metros uno de otro aproximadamente. Se utilizaron etiquetas de aluminio numeradas como identificador de cada individuo. Para la descripción estructural de cada árbol de mangle, se midieron los diámetros del tronco a la altura de pecho y las alturas de cada uno que fueron marcados marcada (Tabla 4).

Tabla. 4 Descripciones dasométricas de las plantas marcadas (Altura en m. DAP en cm).

Sitio 1			Sitio 2			Sitio 3		
#planta	Altura	DAP	#planta	Altura	DAP	#planta	Altura	DAP
1	2.38	2.86	11	3.00	6.20	21	1.02	1.90
2	1.82	2.54	12	1.54	5.72	22	1.20	1.90
3	2.90	7.95	13	1.90	4.45	23	1.40	1.90
4	3.28	7.32	14	2.90	6.36	24	1.60	3.50
5	3.44	6.68	15	1.90	4.77	25	1.30	2.54
6	4.20	7.95	16	2.00	3.18	26	2.00	2.86
7	3.20	7.63	17	3.50	12.09	27	2.70	3.81
8	2.90	5.09	18	3.40	7.95	28	2.00	2.86
9	2.93	5.41	19	2.80	3.97	29	2.50	4.77
10	2.14	1.90	20	2.70	3.50	30	2.10	4.13

IV.3.2 Etapa II: Visitantes florales

IV.3.2.1 Colecta de especímenes

Se realizó una colecta de visitantes florales por mes en cada sitio, de abril a julio de 2015, durante la época de floración. En cada visita se colectaban todos los animales que aparecían en tres inflorescencias por planta marcada en la Etapa I. La actividad se realizó de las 6:00 a las 9:00 hrs, además otras tres por árbol de las 11:00 a las 14:00 hrs, otras tres por árbol de 16:00-19:00 hrs y otras tres por árbol de 22:00-00:00hrs. Las inflorescencias eran seleccionadas al azar. Durante las colectas se utilizaron redes entomológicas de 30.5 cm de diámetro, aspiradores entomológicos, y en aquellos que lo permitía se colectaban manualmente.

IV.3.2.2 Observación de visitantes florales

Se realizaron observaciones de visitantes florales durante la época de floración del mangle. Las sesiones de observación consistieron en registrar la hora llegada, la actividad realizada en la flor y el tiempo de permanencia de todos los animales observados en un lapso de 10 minutos en tres inflorescencias de 10 individuos marcados por cada sitio (las inflorescencias fueron seleccionadas al azar). Se hicieron sesiones de observación tres veces al mes (abril-junio) en tres horarios diferentes (6:00-9:00hrs; 11:00-14:00hrs; 16:00-19:00hrs) y una sesión de colecta nocturna (22:00-00:00hrs) por cada sitio.

IV.3.2.3 Análisis de datos

IV.3.2.3.1 Riqueza de especies

Se contabilizó el número de morfoespecies encontradas en las flores según los especímenes colectados, las notas que se tomaron en campo y las fotografías obtenidas durante los muestreos. El total de morfoespecies vistas durante la temporada de muestreo determinó la riqueza de especies (S), que es el número de especies en un área o una muestra (Gaston, 1996). Los especímenes fueron identificados hasta el mínimo taxón posible, que en la mayoría de los casos se determinaron hasta nivel de familia.

Las determinaciones taxonómicas fueron realizadas mediante una revisión de claves dicotómicas de insectos (Fisher y Cover, 2007; Arnett, 2000; Borror y White, 1970; Llorente-Bousquets, 2012), libros ilustrados y sitios de internet especializados (Bugguide.com, antwiki.org, bumblebeeconservation.org). Los criterios taxonómicos estuvieron basados en diferencias morfológicas de los especímenes colectados y observados, tales como estructura de las alas, aparato bucal, antenas, patas, cabeza y tórax.

IV.3.2.3.2 Frecuencia de visita

La frecuencia de visita de cada especie se calculó como el cociente del número de veces que una especie fue registrada entre el total de individuos observados; es decir, la frecuencia relativa de cada especie dentro del registro completo de visitantes florales. Se realizó una comparación entre la riqueza de especies y las abundancias de cada una según el horario y el mes en que se hicieron las observaciones (Vázquez *et al.*, 2012).

IV.3.2.3.3 Categorización de visitantes florales según su patrón de actividad

El comportamiento de cada especie de insecto en la flor es variable y brinda información de cuál es su papel en la interacción con las flores. Los visitantes florales se categorizaron según su actividad en las flores como:

- Polinizador potencial: Los polinizadores potenciales son aquellos que al visitar las flores hacen contacto directo con el estigma (parte femenina de la flor) con alguna de sus estructuras ya sea el aparato bucal, el tórax, el abdomen o algún segmento de las patas (Hermansen *et al.*, 2014) y pueden depositar polen. Los insectos considerados como polinizadores potenciales son los que cargan polen en alguna parte de su cuerpo (Clarke y Myerscough, 1991; Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2012). Los insectos que tuvieron este comportamiento se categorizaron como polinizadores potenciales.
- Ladrón de néctar: Los insectos que acuden a las flores sin hacer contacto con el estigma pero sí con el nectario, ubicado en la base del gineceo, son considerados como ladrones de néctar. Esta interacción es muy común en la ecología flor-animal y tiene repercusiones en el proceso reproductivo de las plantas (Herrera *et al.*, 1984; Rico-Gray, 1989).
- Ladrón de polen: Los ladrones de polen son insectos que utilizan el polen para su nutrición; el forrajeo de polen puede variar entre especies según su tamaño, frecuencia, y metabolismo. Los insectos que tengan contacto directo de su aparato bucal con las anteras se consideran como ladrones de polen. Este tipo de interacción es de gran importancia ya que si un insecto es muy voraz, o la intensidad de forrajeo de polen es

muy intensa, la antera puede ser destruida o ser cortada de la flor, lo que trae como consecuencia un aborto floral (Clarke y Myerscough, 1991).

- Ocasional: Suelen ser insectos de tamaño pequeño que se posan en los pétalos de las flores sin tener contacto con las anteras o el estigma o el nectario.
- Depredador: Los depredadores que se encuentran en las flores no presentan interacción con la parte sexual de la flor sino que son oportunistas y están ocultos tras los pétalos. El papel que juegan estos es de depredación de otros visitantes florales.

IV.3.3 Etapa III: Fenología y floración

IV.3.3.1 Conteo de flores y frutos con cuadrante

Se realizaron los siguientes pasos para estimar la producción de flores y frutos de todas las plantas marcadas.

- 1) se colocó al azar un cuadrado de 0.5m^2 sobre el dosel de un árbol de *A. germinans* previamente marcado (Figura 7).
- 2) se contaron todas las flores y frutos dentro del cuadrante.
- 3) los muestreos se realizaron por triplicado en cada árbol, y se muestrearon todos los árboles marcados mensualmente desde febrero hasta octubre de 2015.
- 4) con los datos obtenidos de esta etapa, se grafican los valores de flores y frutos por mes y se calculó el área bajo la curva (Clarke y Myerscough, 1991; Peñalba *et al.*, 2006).
- 5) se determina el la formación y maduración de frutos mediante el cociente del área bajo la curva de floración y la de frutos (Peñalba *et al.*, 2006).

IV.3.3.2 Seguimiento fenológico cualitativo.

Esta fase del muestreo se realizó simultáneamente con el conteo de flores y frutos con cuadrante de la Etapa III y consistió en registrar la presencia de las fases fenológicas del mangle negro (Tabla 5) dentro del cuadrante. Para cada fase se distinguió entre 1) presencia dispersa en la población y 2) presencia en la población entera. La primera categoría significa que esa fase fenológica es poco abundante dentro de un grupo de individuos y la segunda significa que misma fase fenológica se encuentra en la mayoría o el total de individuos observados (Bowers y Dimmit, 1994). Es decir, cuando el cuadrado fue colocado en un dosel, además de contabilizar el número de flores abiertas, se registró la presencia o ausencia de cada fase fenológica.

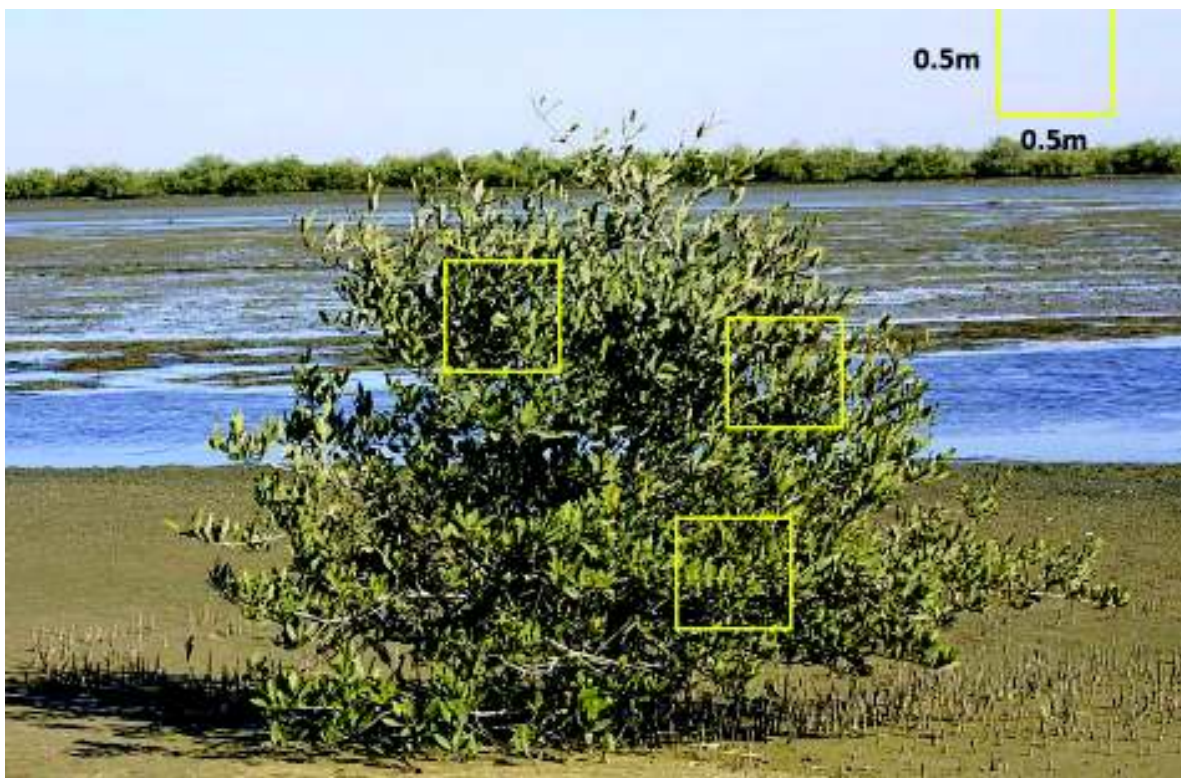


Figura 7. Método empleado para estimar fenología floral, especialmente el pico de floración.

IV. 3.3.3 Selección de inflorescencias inmaduras

Se seleccionaron al azar dos plantas en cada sitio de muestreo en el mes de abril, que es cuando se pueden encontrar botones florales; luego en cada una de ellas se seleccionaron tres ramas florales con inflorescencias en preantesis las cuales se marcaron con listones de color azul. Las 18 inflorescencias que fueron marcadas fueron seguidas a lo largo de su desarrollo.

Tabla 5. Fases fenológicas de las flores de mangle negro (Modificado de Clarke y Myerscough, 1991 y Denny *et al.*, 2013).

Fases fenológicas de las flores de mangle negro	
Fase	Descripción
Preantesis	Una o más inflorescencias en desarrollo, sin yemas ni flores visibles
Yema floral visible	Una o más yemas florales visibles
Flor masculina inmadura	Una o más flores con pétalos extendidos, anteras indehiscentes y gineceo no visible
Liberación de polen	Una o más flores con pétalos extendidos con anteras dehiscentes y gineceo no visible
Fase de transición	Una o más flores con anteras con polen y gineceo visible
Gineceo visible	Una o más flores con gineceo maduro, estigma bifurcado y anteras sin polen
Marchitamiento	Una o más flores con pétalos color rojizo o cenizo
Flor polinizada	Una o más flores con estigma visible, sin pétalos ni anteras
Fruto inmaduro	Uno o más frutos inmaduros
Fruto maduro	Uno o más frutos maduros

IV.3.3.4 Seguimiento fenológico cuantitativo

Las inflorescencias que fueron marcadas se revisaron diariamente hasta la apertura de la primera flor, la cual fue examinada todos los días hasta el término de la antesis con el fin de calcular la longevidad floral. Se registró el número de clústers (o grupos florales) de 18 inflorescencias y fueron examinadas dos veces por mes a partir de la apertura de la primera flor y de cada una. Cada vez que se visitaron las inflorescencias se contabilizaba el número de yemas florales, el número de flores abiertas, número de flores marchitas, número de flores polinizadas, número de frutos inmaduros y número de frutos maduros. Las fenofases florales

fueron determinadas mediante su observación con lupa; los frutos inmaduros miden entre 1 cm y 3 cm de largo mientras que los frutos maduros entre 3 cm y 6 cm. Con los datos obtenidos se construyó una gráfica que muestra la fluctuación de cada fase de la fenología floral.

IV.3.4 Etapa IV: Aislamiento de inflorescencias

Se seleccionaron al azar dos individuos de mangle en cada sitio de muestro. Luego se seleccionaron cuatro inflorescencias en fase de preantesis de cada árbol, dos inflorescencias fueron aisladas de los artrópodos mediante bolsas de tul transparente de 10x15 cm y se marcaban con listón amarillo. Las dos restantes no se aislaron y se consideraron como control: éstas se marcaron con listón naranja. El marcaje de las inflorescencias se realizó el 26 de abril de 2016. Al final del experimento, aproximadamente cuatro meses después, se comparó el porcentaje de flores que produjeron fruto. Los resultados fueron analizados con una prueba de Mann-Whitney porque los datos no cumplieron con el supuesto de homocedasticidad de que requieren las pruebas paramétricas (Clarke y Myerscough, 1991).

IV.3.5 Etapa V: Colecta de inflorescencias

Durante el mes de junio se colectaron cuatro inflorescencias de cada planta marcada de 2016 y se examinó el número de flores producidas por cada una, así como el número de grupos florales que presentó cada inflorescencia (Clarke y Myerscough, 1991). Se elaboraron histogramas de frecuencia para representar el número de clústeres por inflorescencia, el número de flores que produce cada clúster y el número de flores que produce cada inflorescencia. Todo lo anterior se hizo con el fin de conocer la estructura de las inflorescencias.

IV.4 Análisis estadístico

Se determinaron la normalidad y homocedasticidad de las muestras obtenidas mediante el software Sigmaplot 11.0. La homocedasticidad no se cumplió en ninguno de los casos, por lo tanto se utilizaron pruebas no paramétricas para analizar los resultados. Las diferencias que

hay entre grupos de insectos según el horario y la estacionalidad se realizó utilizando una prueba de Kruskal-Wallis (Clarke y Myerscough, 1991). Los resultados del experimento de exclusión de visitantes florales se analizaron mediante la prueba de Mann-Whitney (Mendenhall *et al.*, 2010).

V. RESULTADOS

V.1 Visitantes florales

V.1.1 Riqueza de especies y frecuencia de visita floral

Se observaron 1,086 artrópodos (Tabla 6) representados en 27 especies (morfoespecies) en las flores del mangle negro durante el período abril-agosto, la época de floración de 2015. Del total de observaciones, nueve especies son del Orden Hymenoptera (590 ocasiones), ocho especies representan al Orden Diptera (448 ocasiones) y nueve especies de otros insectos (36 ocasiones). También aparecieron arañas de la Familia Thomisidae en 12 ocasiones. En la Figura 8 se muestra un gráfico de rango-abundancia que contrasta la frecuencia relativa entre morfoespecies.

V.1.1.1 Hymenoptera

Tres especies registradas del Orden Hymenoptera pertenecen a la Familia Formicidae: *Crematogaster* sp, (239 observaciones) (Figura 9), *Pogonomyrmex* sp, (6 observaciones) y *Dorymyrmex* sp, (3 observaciones). Dos especies de avispas *Polistes dominula* (99 observaciones) y *Pepsis formosa* (29 observaciones) pertenecen a las familias Vespidae y Pompilidae respectivamente; ambas familias se agrupan dentro de Vespoidea (superfamilia). Dentro de Apoidea, la abeja europea *Apis mellifera* (Figura 10) se observó en 196 ocasiones y las abejas nativas del Desierto Sonorense *Xylocopa californica* (6 observaciones), *Agapostemon* sp (8 observaciones) y *Hylaeus* sp (4 observaciones).

Tabla 6. Patrones de actividad y frecuencias de visitantes florales de *Avicennia germinans*

Orden	Familia	Especie	Contacto con androceo	Contacto con gineceo	Dentro de la corola	Fuera de la corola	Frecuencia de visita
HYMENOPTERA							
Abejas	Apidae	<i>Apis mellifera</i>	sí	sí	sí	sí	0.181
		<i>Xylocopa californica</i>	sí	sí	sí	sí	0.006
	Colletidae	<i>Hylaeus sp.</i>	sí	sí	sí	sí	0.004
	Halictidae	<i>Agapostemon sp.</i>	sí	sí	sí	sí	0.007
Avispas	Vespidae	<i>Polistes dominula</i>	sí	sí	sí	sí	0.091
	Pompilidae	<i>Pepsis Formosa</i>	sí	sí	no	sí	0.027
Hormigas	Formicidae	<i>Crematogaster sp.</i>	sí	no	sí	sí	0.220
		<i>Pogonomyrmex sp.</i>	sí	no	sí	sí	0.006
		<i>Dorymyrmex sp.</i>	sí	no	sí	sí	0.003
DIPTERA							
Moscas	Calliphoridae	<i>Cochliomyia macellaria</i>	sí	sí	sí	sí	0.087
	Sarcophagidae	<i>Sarcophaga sp.</i>	sí	sí	sí	sí	0.102
	Muscidae	<i>Musca sp.</i>	sí	sí	sí	sí	0.035
	Asilidae	no ident.	sí	no	sí	sí	0.001
	Stratyomyidae	<i>Odontomyia sp.</i>	no	no	sí	sí	0.142
	Culicidae	<i>Aedes aegypti</i>	no	no	sí	sí	0.002
	Syrphidae	no ident.	sí	sí	sí	sí	0.003
	Dolichopodidae	<i>Medetera sp.</i>	sí	no	sí	sí	0.041
HEMIPTERA							
Chinches	Reduvidae	<i>Zelus renardii</i>	no	no	sí	sí	0.008
	Heteroptera	no ident.	no	no	sí	sí	0.006
COLEOPTERA							
Escarabajos	Mordellidae	no ident.	sí	no	sí	sí	0.006
MANTODEA							
Campamochas	Mantidae	no ident.	no	no	no	sí	0.003
NEUROPTERA	no ident.	no ident.	no	no	no	sí	0.001
LEPIDOPTERA							
Mariposas		<i>Brephidium exilis</i>	no	no	sí	sí	0.003
		sp.2	no	no	si	si	0.002
Polillas		no ident.	no	no	no	sí	0.002
		no ident.	no	no	no	sí	0.004
ARANEAE							
Arañas cangrejo	Thomisidae	no ident.	no	no	no	sí	0.011

V.1.1.2 Diptera

Se observaron ocho especies del Orden Diptera. Las moscas más frecuentes fueron *Odontomyia* sp (154 observaciones) (Figura 11a), *Sarcophaga* sp (Figura 11b) (111 observaciones), *Cochliomyia macellaria* (Figura 11c) (94 observaciones) y *Medetera* sp. (45 observaciones) (Figura 11d). Sin embargo, varias especies de las familias Muscidae, Syrphidae, Culicidae y Asilidae se observaron con menor frecuencia.

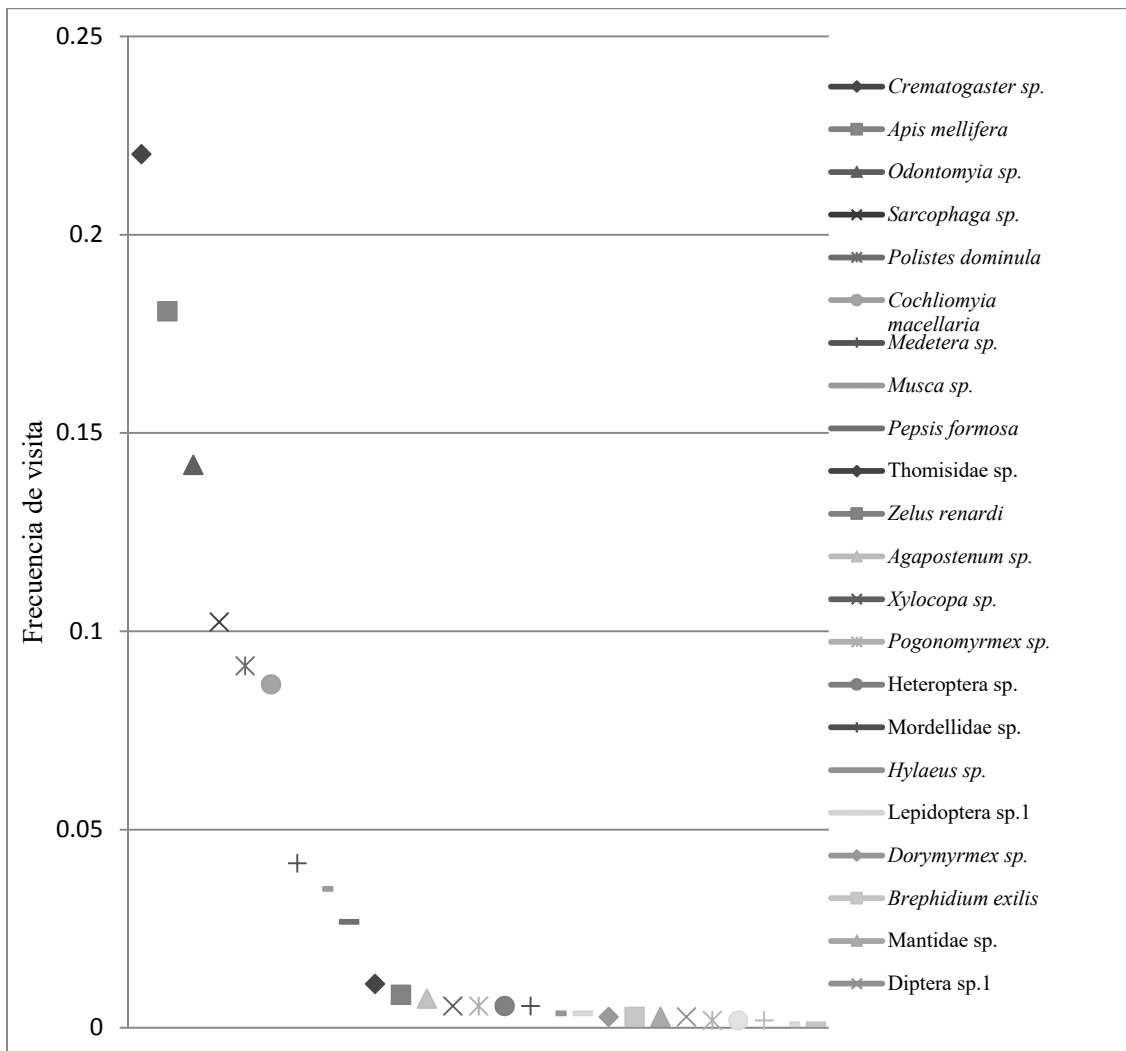


Figura 8. Gráfico de rango-abundancia que muestra la visita floral de cada especie.



Figura 9. Hormiga de la familia Formicidae y del género *Crematogaster* sp.



Figura 10. Abeja europea, *Apis mellifera*, con corbícula llena de polen.



Figura 11. Diptera: a) *Odontomyia* sp, b) *Sarcophaga* sp, *Cochliomyia macellaria* y *Medetera* sp.

V.1.1.3 Visitantes florales menos frecuentes

Se observaron dos especies del orden Hemiptera, *Zelus renardii* (9 observaciones) y una especie no identificada (6 observaciones) (Figura 12). También se encontró una especie de Mantidae (3 observaciones), una especie de Coleoptera perteneciente a la familia Mordellidae (6 observaciones), una especie no identificada de Neuroptera (1 observaciones). Se registraron cuatro especies de Lepidoptera: *Brephidium exilis* (3 observaciones) (Figura 13), *Pieridae* sp (2 observaciones); además, dos especies de polillas nocturnas no identificadas (2 y 4 observaciones respectivamente). Se registró la presencia de 12 individuos de una especie de araña cangrejo (Araneae: Thomisidae).



Figura 12. Chinche no identificada, de hábito nocturno (Orden Hemiptera).



Figura 13. Mariposa *Brephidium exilis* (Orden Lepidoptera).

V.1.2 Patrones de actividad

De todas las especies observadas, solo 16 especies fueron observadas interactuando directamente con estambres dehiscentes; 10 especies interactuaron directamente con el gineceo, 21 especies se observaron dentro de la corola y 27 especies se observaron fuera de la corola (ver Tabla 6).

V.1.2.1 Polinizadores potenciales

Se determinó que hay al menos 10 especies de insectos que son polinizadores potenciales según el criterio de que un polinizador debe de tener contacto directo con el estigma en sus visitas florales. Sin embargo, la frecuencia de visita es lo que determina la importancia de un polinizador en una población de plantas. Los polinizadores potenciales en orden de importancia son *Apis mellifera* con una frecuencia de visita de 0.18, *Sarcophaga* sp (0.102), *Polistes dominula* (0.091), *Cochlomyia macellaria* (0.087), *Musca* sp (0.035), *Pepsis formosa* (0.027), *Agapostemon* sp (0.007), *Xylocopa californica* (0.006), *Hylaeus* sp (0.004) y Syrphidae sp (0.003).

V.1.2.2 Ladrones de néctar y/o polen

Se determinó que 13 especies son ladronas de néctar y/o polen. Estos insectos fueron encontrados dentro de las corolas succionando néctar directamente del nectario, ubicado en la base de la flor o forrajeando los estambres. La hormiga *Crematogaster* sp es el visitante floral más frecuente de todos (frecuencia de visita de 0.22); sin embargo, no se observó en los estigmas. Las hormigas *Pogonomyrmex* sp y *Dorymyrmex* sp, tuvieron un comportamiento similar al de *Crematogaster* pero fueron mucho menos frecuentes (0.006 y 0.003, respectivamente).

Los hemípteros *Zelus renardii* y una especie no identificada (nocturno) fueron observados succionando néctar utilizando su aparato bucal sin tocar los estambres ni el estigma; sin embargo, sus frecuencias fueron bajas (0.008 y 0.006).

Las cuatro especies de lepidópteros fueron observadas succionando néctar; sin embargo, fueron vistas pocas veces. Una especie de coleóptero (familia Mordellidae) fue observada forrajeando estambres de una flor con una frecuencia de 0.006. *Odontomyia* sp (0.142), *Medetera* sp (0.041) y *Asilidae* sp (0.001) son tres especies de dípteros que fueron catalogadas como ladrones de néctar y polen.

V.1.2.3 Depredadores

Se determinó que los visitantes florales depredadores de otros artrópodos son las arañas cangrejo (Thomisidae) con una frecuencia de visita de (0.011), una especie no identificada de Neuroptera con una frecuencia de 0.001 y una especie de Mantidae (0.003).

V.1.3 Horarios y estacionalidad

Los visitantes florales estuvieron activos durante las horas del día (Figura 14). Se observaron en total 311 individuos entre las 6:00 y las 9:00 horas mientras que entre las 11:00 y 14:00 horas se contabilizaron 509 visitantes florales y entre las 16:00 y las 19:00 se registraron 234 individuos. Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas según la prueba de Kruskal-Wallis y se concluye que los visitantes florales están activos sin importar la hora del día ($P=0.696$).

Los visitantes florales estuvieron activos desde abril a julio (Figura 15). En abril se observaron 122 individuos y en los meses subsecuentes 339, 368 y 183 respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre meses y por lo tanto no se detectó evidencia de que los visitantes florales sean más abundantes en alguna temporada. Las avispas comenzaron a ser abundantes en el mes de junio, mientras que las abejas y los dípteros incrementaron su abundancia en mayo. Gráficamente se diferencia que el grupo de las moscas es el más dominante cuando las abejas y las avispas no son tan abundantes.

V.2 Fenología y floración

V.2.1 Conteo de flores y frutos con cuadrante

En el estero La Cruz, la floración de *A. germinans* comienza a mediados de febrero y termina a finales de septiembre, con un pico de floración en junio (Figura 26). Se contabilizaron 4,376 flores de *Avicennia* durante todo el muestreo: en febrero se contaron 16 (0.36%), en marzo 29 (0.66%), en abril 51 (1.16%), en mayo 1,550 (35.42%), en junio 1,767 (40.40), en julio 893 (20.4%), en agosto 60 (1.37%), en septiembre 10 (0.22%) y en octubre no se contabilizaron flores. De igual manera se contabilizaron 2,279 frutos a partir de mayo y se obtuvieron datos hasta octubre. El pico de producción de frutos fue en agosto con 1,154 frutos (Figura 16).

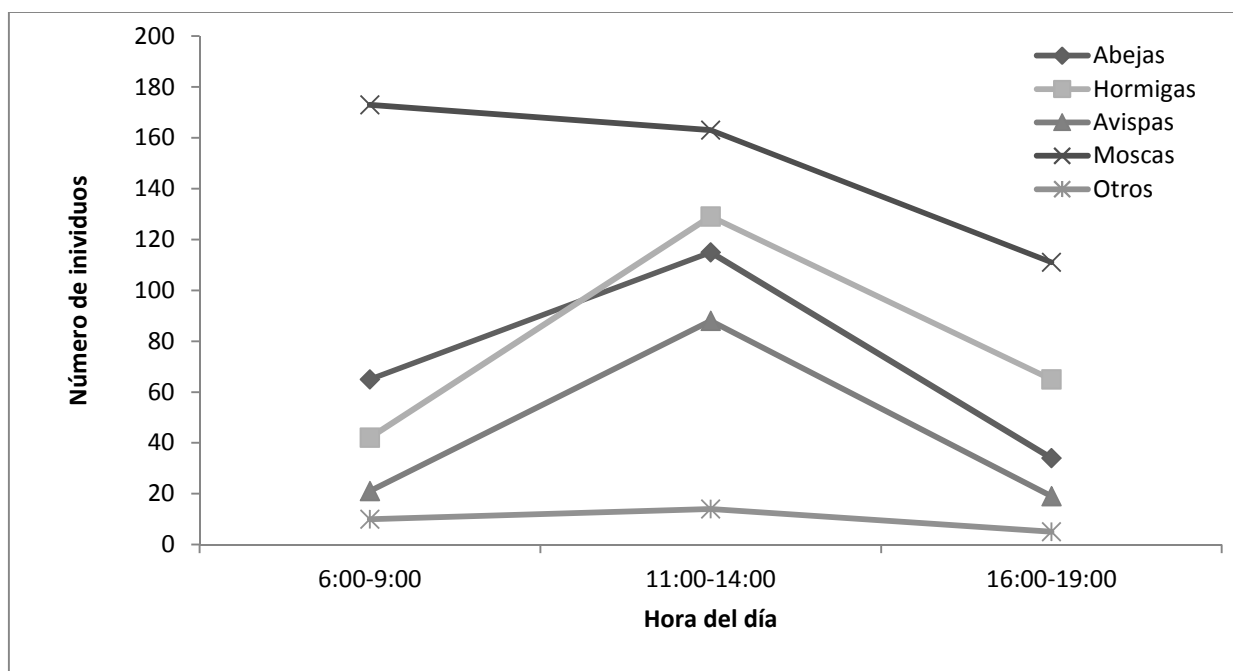


Figura 14. Horarios de actividad de los grupos de visitantes florales.

Se hizo el cálculo del área bajo la curva de floración y el resultado fue 131,195 flores producidas por 30 plantas en toda la época de floración. Por lo tanto se estima que una planta de mangle en promedio produce 4,373 en un año. El área bajo la curva de frutos resultó en 69,

566 frutos producidos por 30 plantas y se estimó que una planta de mangle en promedio produce 2,318.8 frutos. El 53% de la floración da origen a fruto según el cociente del área bajo ambas curvas.

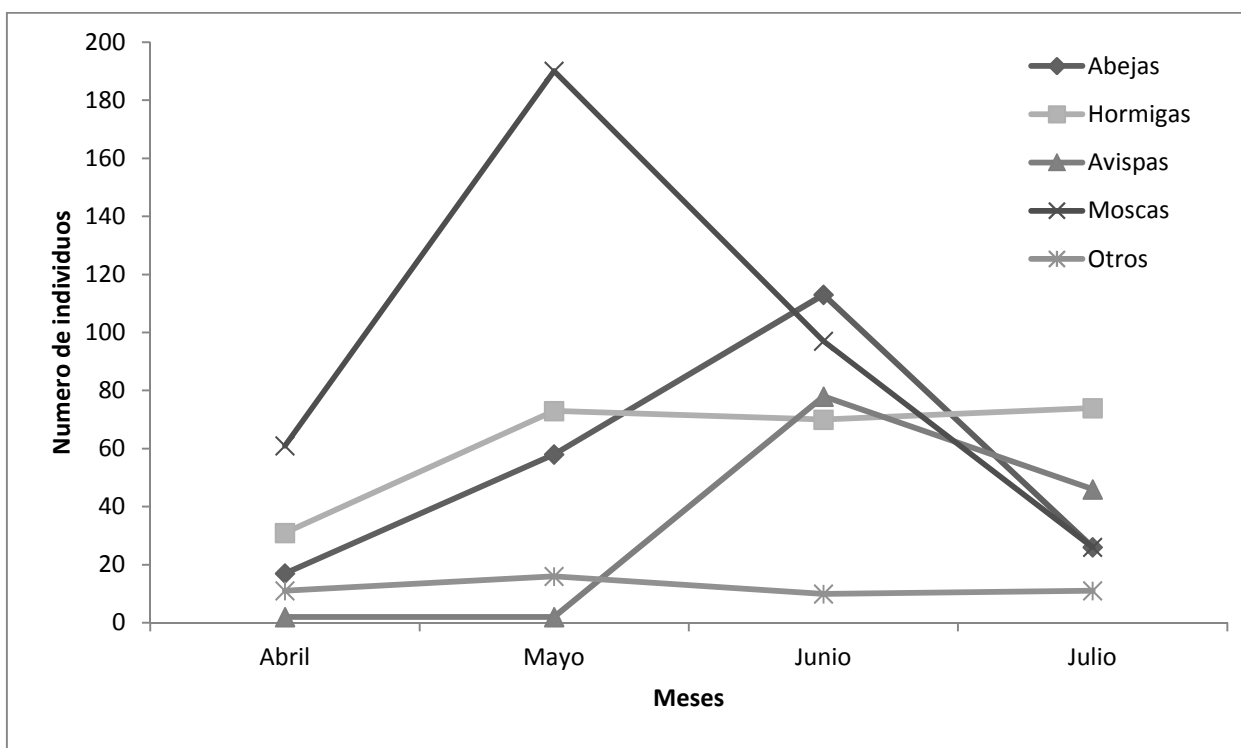


Figura 15. Abundancias de grupos de visitantes florales por mes.

V.2.2 Seguimiento fenológico cualitativo

La primera aparición de las inflorescencias en preantesis ocurrió el mes de febrero. Sin embargo, se consideró que las inflorescencias en preantesis estuvieron en la población entera hasta el mes de abril (Tabla 7). Durante este mes fue más frecuente observar las estructuras dentro de los cuadrados. Se siguieron observando inflorescencias en fase de preantesis durante mayo y junio de 2015. En julio se observó en menor frecuencia dicha fase fenológica.

Se consideró como fase de yemas florales visibles cuando se alcanza a observar un pétalo inmaduro, al menos en un clúster (grupo) de la inflorescencia. Se observó presencia

dispersa de yemas florales visibles durante febrero, marzo y abril de 2015 y después en agosto. En el crecimiento de la flor en fase de yemas florales visibles se aprecia un aumento en el volumen de la flor y una intensificación de color amarillo. En la Figura 17 d-f se muestran yemas florales en diferentes tiempos de su desarrollo. Una yema floral precede a la fase de apertura de pétalos, cuando estos se separan y se hacen visibles los estambres inmaduros.

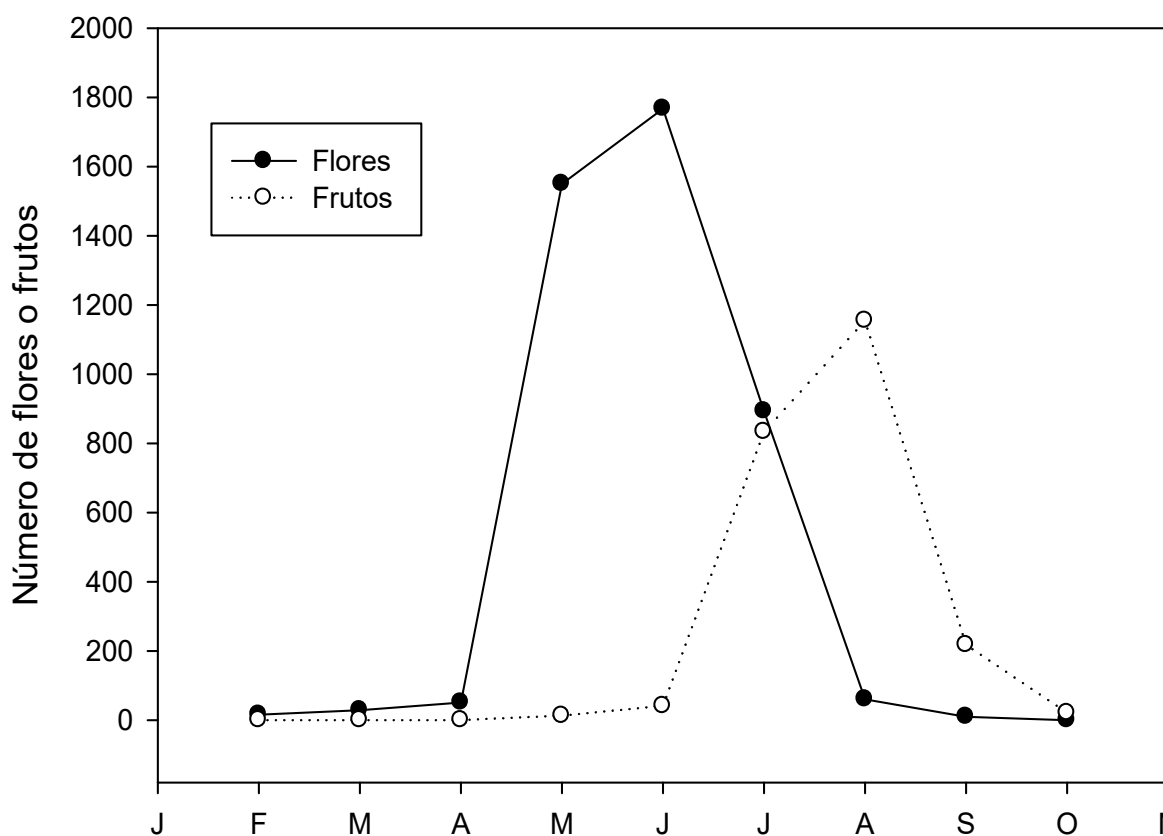


Figura 16. Disponibilidad de flores y frutos de *Avicennia germinans*, en el estero La Cruz durante 2015.

El comienzo de la antesis va junto con la apertura de pétalos y continúa hasta la fase de flor polinizada. La flor de mangle negro es dicógama porque los sexos maduran a diferente tiempo y es protándrica porque la fase masculina es la primera en expresarse. La fase masculina inmadura entra justo después de la apertura de pétalos y se identifica por la ausencia del gineceo. El color de las anteras es cremoso claro y los estambres están

acomodados de modo que dos estambres centrales están muy juntos en comparación de los otros dos estambres.

La fase masculina madura se diferencia por el oscurecimiento de las anteras, la separación de los estambres centrales y la presencia de un estilo inmaduro entre la base de los estambres centrales. Otra característica de esta fase es que el pétalo inferior tiene una protuberancia alargada en sentido longitudinal, probablemente se trate de una estructura que indica la dirección donde se encuentra el nectario.

Hay una fase de transición en la cual las anteras tienen el mismo color que en la fase masculina madura, con la diferencia de que el estilo sobresale de donde están los estambres. La fase femenina inicia cuando las anteras adquieren un color más rojizo, dejan de tener polen y empiezan a secarse. No se logró observar algún fluido en el estigma que indicara que la flor estuviera receptiva.

Tabla 7. Fases fenológicas durante los meses de muestreo. 1) Preantesis; 2) Yema floral visible; 3) Apertura de pétalos; 4) Fase masculina inmadura; 5) Liberación de polen; 6) Fase de transición; 7) Gineceo visible; 8) Marchitamiento; 9) Flor polinizada, y 10) Fruto inmaduro. E: fase frecuente en la población entera, D: fase poco frecuente en la población y X: Fases ausentes.

Fases fenológicas										
2015	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Feb	D	D	D	D	X	X	X	D	X	X
Mar	D	D	D	D	X	X	X	D	X	X
Abr	E	E	E	D	D	D	D	D	D	X
May	E	E	E	E	E	E	E	E	E	D
Jun	D	E	E	E	E	E	E	E	E	D
Jul	X	E	E	E	E	E	E	E	E	E
Agt	X	D	D	X	D	D	D	E	E	E
Sep	X	X	X	X	X	X	X	E	X	E
Oct	X	X	X	X	X	X	X	E	X	D

Se determina que una flor había sido polinizada cuando el gineceo sobresale de la flor aún después de haber perdido los pétalos y los estambres. El marchitamiento floral se observó cuando los pétalos adquirían un color marrón-rojizo y perdían turgencia; además, el color de las anteras y los estilos fue negruzco durante esta fase.

La aparición de frutos, o la fase de frutos inmaduros, se determinó como la presencia de un propágulo de tamaño pequeño que no se despegaba del árbol con facilidad. Mientras que en

la fase de frutos maduros, los propágulos son de mayor tamaño, presentaban una línea en la cutícula y su adhesión con el vástago era más débil. Los frutos se observaron en la población entera en los meses de julio hasta septiembre.

V.2.3 Seguimiento fenológico cuantitativo

Las flores de mangle duran abiertas y funcionales durante 4 días y medio. Se consideró como día cero cuando la yema floral estaba cerrada. En el instante que se empezaron a separar los pétalos comenzó el día 1. Las anteras inmaduras se hacen visibles un par de horas después de que la flor abrió. La liberación de polen se hace aproximadamente después de 36 horas de que las anteras inmaduras se hacen visibles. Durante el siguiente día las anteras comienzan a separarse una de la otra y la flor entra a una fase de transición en la cual eventualmente las anteras dejan de contener polen y se desarrolla la parte femenina. En el cuarto día el gineceo se hace visible y durante ese día se hace receptivo. A partir del quinto día los pétalos adquieren un color rojizo-negrusco y las anteras se secan, después de eso pueden pasar dos cosas: 1) la flor se cae por completo de la inflorescencia y deja una herida o, 2) solo se cae la corola y el estigma sigue visible, esta condición fue considerada como flor polinizada. Después de que la flor se polinizó, el fruto se hace visible entre 60 y 90 días después.

De las 18 inflorescencias que fueron marcadas y seguidas, 12 produjeron fruto dentro de un rango de entre 1-42 frutos por inflorescencia. En la Figura 19 se muestra el periodo de producción de yemas florales, flores, flores polinizadas y frutos desde el 26 de abril al 18 de agosto de 2016. Se contabilizaron 295 yemas florales en 18 inflorescencias marcadas; éstas se observaron con mayor abundancia entre abril y mayo y se estuvieron observando hasta la última semana de julio. Se contabilizaron en total 182 flores vivas y 1,025 flores marchitas; la floración alcanzó su punto máximo entre la última semana de mayo y las primeras dos semanas de junio. Se comenzaron a observar flores ya polinizadas desde la segunda semana de mayo aunque el máximo de polinización ocurrió durante la última semana de junio y la primera de julio. Se comenzaron a observar frutos durante la última semana de julio.



Figura 17. Imágenes de fases fenológicas de la inflorescencia de mangle negro: a) inicio de la fase de preantesis; b) yema inmadura apical y yemas inmaduras axilares; c) inflorescencia de un único clúster en preantesis; d) izq. Inflorescencia en desarrollo, der. Yemas florales visibles; e) inflorescencia de tres clústers con yemas florales visibles; f) yemas florales visibles y flor polinizada (estigma visible sin pétalos); g) inflorescencia con flores desarrolladas y otras fases fenológicas; h) flor en fase femenina, el gineceo está visible; i) flor con anteras dehiscentes; j) inflorescencia madura con la mayoría de las flores senescentes; k) flor masculina con anteras no dehiscentes y flor masculina en apertura de pétalos.

V.2.4 Estructura de inflorescencias y clústers florales

El mangle negro, *A. germinans*, es una especie hermafrodita y tiene flores amarillas de 4-5mm organizadas como cimas umbeliformes en grupos florales (o clústers). Las flores tienen una longevidad de 4.3 días en promedio. Cada clúster produce entre 2 y 16 flores (Figura 20) y cada inflorescencia produce entre 1 y 5 clústers (Figura 21). En los manglares del estero La Cruz la mayoría de las inflorescencias están compuestas por un solo clúster y cada uno produce 8 flores en promedio.

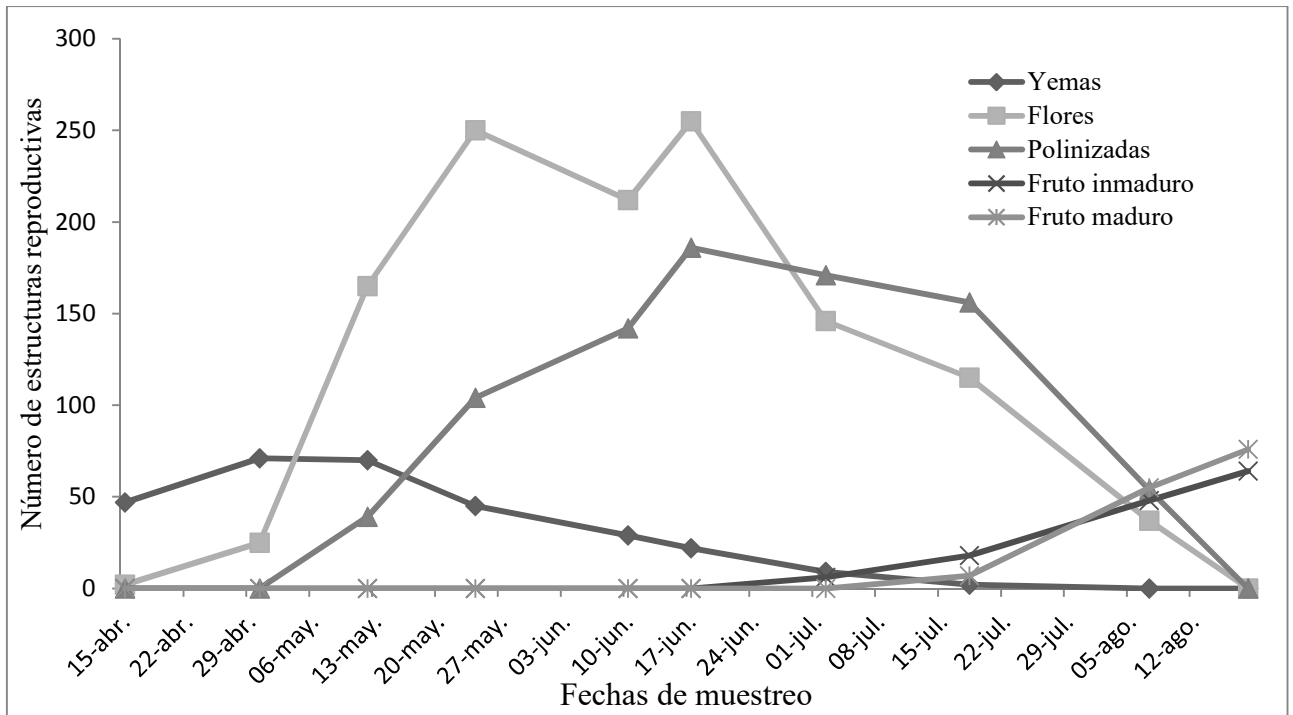


Figura 18. Fenología de flores y frutos durante 2015.

V.2.5 Tratamiento de exclusión de visitantes florales

Los resultados para el experimento de exclusión de las inflorescencias marcadas el 22 de abril de 2016 se obtuvieron de las plantas madre el 18 de agosto de 2016. Se contabilizaron todos los frutos y las flores producidas por las inflorescencias de estudio y se calculó la proporción de flores que fructificaron para ambos tratamientos (exclusión y abierto) mediante el cociente de los promedios de frutos producidos/flores de la inflorescencia (Tabla 8). Los resultados indican que existen diferencias significativas entre los tratamientos según la prueba de Mann-Whitney (Figura25) ($U=63$, $P = <0.001$). En el tratamiento abierto, disponible para los visitantes florales, en promedio 46% de las flores fructificaron mientras que en el tratamiento de exclusión de visitantes florales, 11% de ellas lo hicieron.

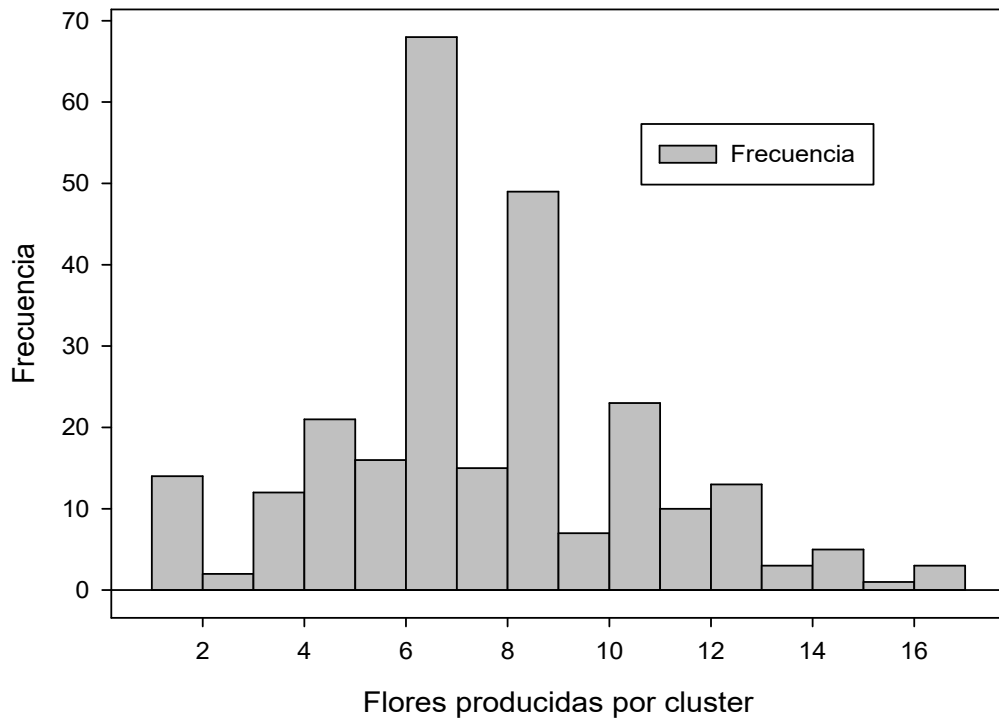


Figura 19. Histograma de frecuencias que indica cuántas flores son producidas por cada clúster.

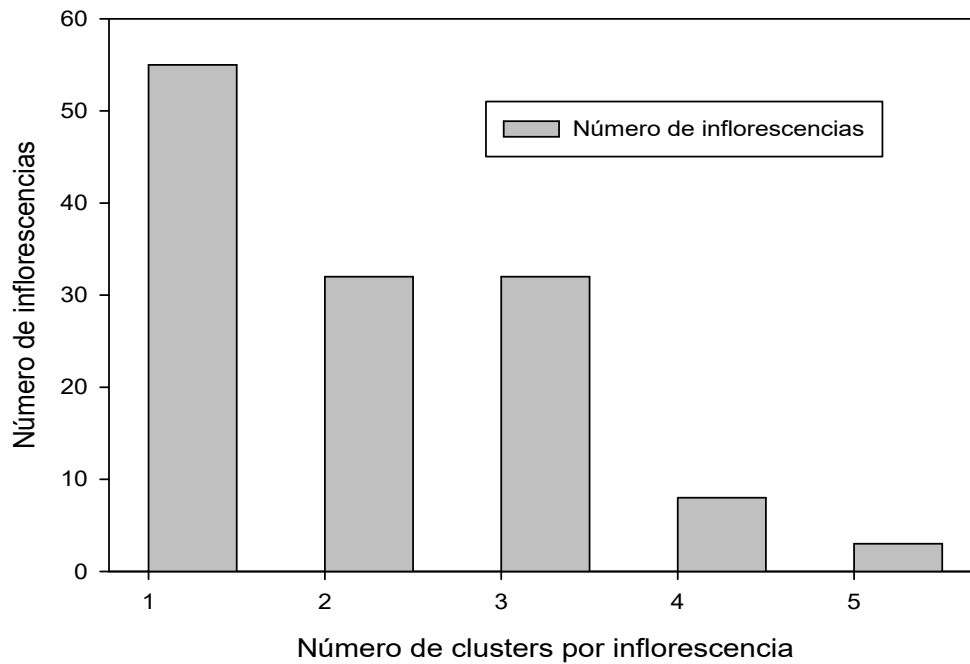


Figura 20. Histograma que indica cuántos clústeres tienen las inflorescencias de *A germinans*.

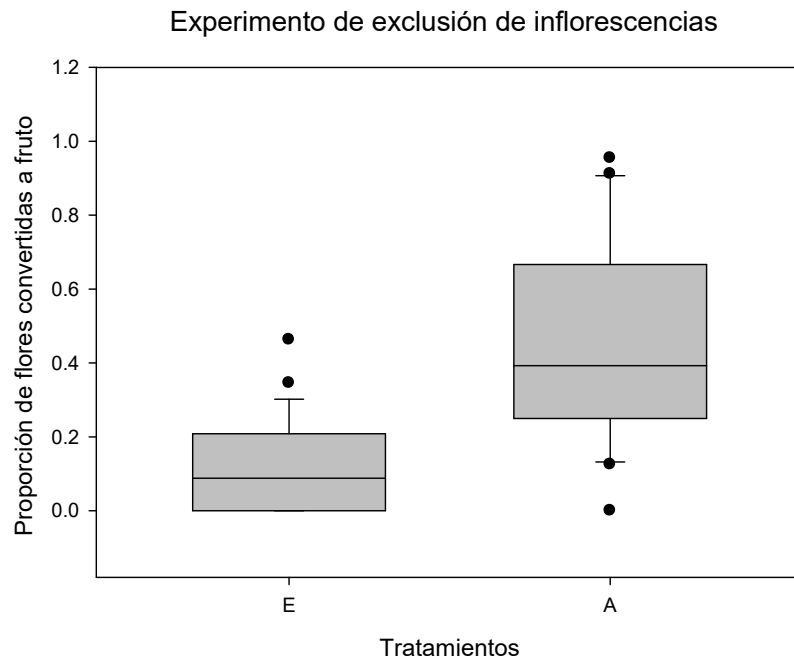


Figura 21. Diagrama comparativo de los resultados del experimento de exclusión de visitantes florales.

Tabla 8. Resultados del experimento de exclusión de visitantes florales

	Exclusión de visitantes florales			Abierto a visitantes florales		
	Flores	Frutos	Proporción de flores que pasan a frutos	Flores	Frutos	Proporción de flores que pasan a frutos
Sitio 1						
planta 1						
1	47	6	0.13	54	33	0.61
2	86	20	0.23	60	23	0.38
3	104	18	0.17	62	36	0.58
4	43	10	0.23	28	11	0.39
planta 2						
1	43	1	0.02	18	5	0.28
2	34	3	0.09	18	7	0.39
3	18	0	0.00	24	12	0.50
4			Bolsa destruida			
Sitio 2						
planta 1						
1	54	25	0.46	32	14	0.44
2	55	19	0.35	34	31	0.91
3	48	10	0.21	44	42	0.95
4	21	1	0.05	42	31	0.74
planta 2						
1	20	3	0.15	14	10	0.71
2	18	0	0.00	26	10	0.38
3	38	9	0.24	20	5	0.25
4	26	4	0.15	8	0	0.00
Sitio 3						
planta 1						
1	13	0	0.00	12	4	0.33
2	10	0	0.00	10	9	0.90
3	14	0	0.00	6	4	0.67
4	10	1	0.10	32	21	0.66
planta 2						
1	40	0	0.00	14	2	0.14
2	44	0	0.00	26	4	0.15
3	16	0	0.00	18	3	0.17
4	109	0	0.00	32	4	0.13
Suma	911	130		634	321	
Promedio	39.61	5.65	0.11	27.57	13.96	0.46
Desviación estándar	28.03	7.78	0.129	15.99	12.58	0.271

VI. DISCUSIÓN

El sistema de polinización y los patrones de dispersión del polen de una especie influyen de forma directa en la capacidad reproductiva de los individuos y en el tamaño de la población (Barret, 2003). Se encontró que el mangle negro, *A. germinans* presenta un sistema de polinización, en el cual, el entrecruzamiento genético por medio de insectos polinizadores es crucial para la reproducción y consecuentemente para el mantenimiento de las poblaciones (Nettel-Hernanz *et al.*, 2013). También, se encontró que una fracción de fructificación es debida a la autopolinización (Clarke y Myerscough, 1991). Esta característica reproductiva es importante para la colonización de áreas en donde no se encuentran poblaciones de mangle, o que lo están pero en bajas densidades (Primack *et al.*, 1981).

Autocompatibilidad

Las flores de *A. germinans* son protándricas, lo cual sugiere que la autogamia sea poco probable (Tomlinson, 1986). Los resultados de este trabajo sugieren que la autopolinización es ocasionada por geitonogamia en dos formas diferentes: la primera es que un polinizador llene un estigma con el polen de otra flor pero del mismo individuo. Esta forma es probable porque los visitantes florales de mayor tamaño y frecuencia de visita se posan en más de tres flores cada vez que visitan una inflorescencia. La segunda forma es que, dado que las flores se abren en orden ascendente, el polen, por fuerza gravitacional, se despega de las anteras más apicales y cae en los estigmas más basales que están en fase femenina. Los resultados obtenidos del experimento de exclusión de visitantes florales permiten demostrar que existe una proporción de frutos que es producida sin necesidad de que los insectos polinizadores tengan contacto con las flores. Es probable que la segunda forma de fructificación se deba a la geitonogamia, que se observó en los tratamientos de exclusión de visitantes florales.

Visitantes florales

El tamaño y la forma de las flores hacen posible que los insectos de tamaño pequeño o medio sean capaces de aterrizar sobre los pétalos e interactuar con los órganos reproductivos (Real, 1983); por ello, era de esperarse que se encontraran visitantes florales de distintos taxones. La distribución de frecuencias de las especies encontradas se caracteriza por una clara dominancia de solo unas cuantas especies, de las cuales, algunas se consideraron polinizadoras y otras, ladronas de recursos florales. Lo anterior podría tratarse de una interacción antagonista entre los polinizadores y los ladrones de néctar y polen ya que ambas requieren los recursos florales para su mantenimiento (Vázquez *et al.*, 2012).

Hormigas

La especie de visitante floral más frecuente fue la hormiga *Crematogaster* sp, Se encontraron individuos de manera estable durante todo el periodo reproductivo del mangle (Figura19); ellas visitan principalmente flores masculinas y forrajean néctar y polen. No se observaron hormigas interactuando directamente con estigmas. La actividad forrajera de las hormigas es diurna y durante la noche las hormigas se refugian dentro de troncos muertos de las plantas de mangle (*obs. pers.*).

Se ha reportado que las hormigas son únicamente ladronas de recursos florales y que afectan de forma negativa la reproducción de los mangles (Rico-Gray, 1989; Proctor *et al.*, 1996); sin embargo, se piensa que son capaces de estimular la dehiscencia de las anteras debido a que se observaban hormigas en contacto directo con anteras indehiscentes (*obs. pers.*). A pesar de que se ha demostrado que las hormigas no son importantes para la polinización, este estudio no es concluyente al respecto porque no se realizó un tratamiento que excluyera a las hormigas, las cuales por su tamaño pequeño pudieron acceder a las flores del tratamiento de exclusión. Es de gran importancia determinar de manera más precisa el papel que tiene *Crematogaster* sp, dentro de la biología reproductiva de *A. germinans*, así como también comprender más aspectos sobre su ecología.

Abeja europea y abejas nativas del Desierto Sonorense

La segunda especie más frecuente fue la abeja europea *Apis mellifera*. Se encontraron más individuos durante la época más intensa de la floración durante el mes de junio; son totalmente diurnas y están activas durante todas las horas de luz. *A. mellifera* fue encontrada en flores en fases masculina y femenina e interactuaba con los órganos reproductivos, por lo cual se consideró como el polinizador más importante. La abeja europea vive en una sociedad compleja en la cual, algunos individuos son exploradores y se dedican a buscar áreas donde haya recursos florales. La forma en que las abejas se comunican permite a las obreras conocer la dirección y una estimación de la cantidad de flores que hay en el área indicada por la exploradora (Von Frisch, 1950).

Por lo anterior, se puede pensar que *A. mellifera* es capaz de sincronizar su actividad junto con la floración del mangle e intensificar la tasa de visita floral durante el pico de floración. *A. mellifera* cuenta con una capacidad para tomar decisiones acerca del número de abejas obreras que serán enviadas a los manglares para obtener alimento (Von Frisch, 1950), lo cual, sugiere que los individuos logran regular sus tasas metabólicas y de intercambio gaseoso de una manera más eficaz que otros visitantes que no son eusociales.

Los resultados de este estudio son consistentes con los de Hermansen *et al.* (2014) y de Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda (2012) en cuanto a la dominancia de la abeja europea *A. mellifera*. Esta especie mostró un comportamiento típico de polinizador, visitaba casi todas las flores de las inflorescencias y se observó una interacción directa con los estigmas y las anteras. Es probable que *A. mellifera* sea el único polinizador efectivo del mangle negro en el área de estudio a pesar de que es una especie introducida y que posiblemente ha desplazado a otras especies autóctonas y simplificado el sistema de polinización. Es necesario hacer pruebas más rigurosas como conteo de granos de polen de mangle en el cuerpo de las abejas.

La abeja europea es una especie de muy amplia distribución, hallándose en todos los continentes excepto Antártida (Spivak *et al.*, 2010). Evidentemente es una especie con una plasticidad ecológica más desarrollada que aquellas especies endémicas de una región. Las condiciones ecológicas en el manglar difieren de las condiciones de los matorrales desérticos aledaños. El manglar es una zona mucho más productiva, en donde el efecto de las

inundaciones diarias provoca una humedad relativa muy alta y donde la densidad vegetal es mayor que en un matorral desértico. Las colmenas están ubicadas en los matorrales desérticos y las abejas viajan a los manglares. Se observaron enjambres numerosos durante las primeras horas matutinas sobre la copa de los mangles. La plasticidad ecológica representa una ventaja para la abeja europea sobre especies de abejas autóctonas que están adaptadas al clima seco.

Rathcke (2001) no reportó que la abeja europea visitara flores en un manglar en Bahamas, Mar Caribe; más bien se definió como un sistema de polinización donde las mariposas diurnas eran los principales polinizadores (psicofilia). En el resto de los estudios previos destaca la abeja europea como polinizador dominante. Por lo tanto, es posible que en manglares prístinos, libres de especies exóticas (si es que aún los hay) la polinización sea principalmente por psicofilia. Dicha hipótesis es más viable para zonas con características similares a Bahamas: islas con clima tropical, porque no se ha estudiado si el clima y/o el efecto biogeográfico de islas son factores determinantes de las especies que componen el sistema de polinización de *A. germinans*.

La mariposa *Brephidium exilis* (Lepidoptera: Lycaenidae) fue reportada en poblaciones de mangle negro en las Bahamas por Rathcke (2001) bajo el nombre de *Brephidium isophthalma pseudofea*, y fue considerada de importancia en la polinización. En el estero La Cruz se observó la misma especie pero con una frecuencia muy baja; por lo tanto se consideró como visitante ocasional. Otras especies de mariposas de la familia Lycaenidae se ha reportado en Australia por Hermansen et al. (2014) y por Landry (2012) en Florida, EUA, sin ser consideradas importantes en la polinización.

Una manera de comprobar que la psicofilia es dominante en ausencia de la abeja europea, consistiría en diseñar un experimento comparativo entre manglares prístinos y con presencia de *A. mellifera* en ambos tipo de ambiente, continental e insular. Sería importante además de comparar la fauna entre sitios, comparar las tasas reproductivas de las plantas. No se ha estudiado el fenómeno de la polinización del mangle en zonas áridas y extremas del área de distribución del manglar (Pacheco-Ruiz, *et al.*, 2006), por lo que se requieren muchos más esfuerzos al respecto.

El Desierto Sonorense cuenta con una gran diversidad y biomasa de abejas nativas (Ayala *et al.*, 1993). Algunas de ellas son generalistas y otras son especialistas en sus hábitos alimenticios; gran parte de estas abejas han co-evolucionado con plantas con flores nativas de la región (MacMahon, 1979). Se ha estudiado detalladamente la biología reproductiva del arbusto gobernadora *Larrea tridentata* en los desiertos cálidos de Norteamérica y se ha establecido que su sistema de polinización cuenta con más de 120 especies de abejas nativas del desierto (Hurd y Linsley, 1975) en donde las más importantes son aquellas que tienen una especificidad por el polen (Minckley *et al.*, 2000).

Se encontraron tres especies de abejas nativas en las flores de mangle negro en el estero La Cruz durante los meses de primavera. En el mes de julio no se observaron individuos de ninguna de las especies. No se encontró relación entre el número de individuos y la floración, como pasa con *A. mellifera*. Se piensa que las especies de abejas nativas del Desierto que habitan la zona de Bahía de Kino no muestran afinidad por visitar las flores de mangle debido a que presentan un grado de especialización hacia los ciclos fenológicos y el polen de especies de plantas nativas (Minckley *et al.*, 2000).

Dípteros

Los dípteros de la familia Calliphoridae se han reportado visitando las flores de *A. germinans* por Rathcke (2001), Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda (2012) y Landry (2012) así como de otras especies de mangles del mismo género por Aluri (1990) y Hermansen et al. (2014). *Cochliomyia macellaria* fue una especie importante en términos de abundancia en el estero La Cruz y también es encontrada en manglares del Mar Caribe (Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2012) y Bahamas (Rathcke, 2001). Ambos estudios comparan los visitantes florales entre el mangle negro y el mangle blanco *Laguncularia racemosa*. Sin embargo, en Bahamas *C. macellaria* solo fue observada en flores de *Avicennia* mientras que en el Mar Caribe este díptero es mucho más importante para el mangle blanco en términos de frecuencia y acarreo de polen (Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2012).

En general es muy común observar dípteros en las flores de mangle, principalmente de las familias Asilidae, Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, Stratiomyidae y Syrphidae

(Hermansen *et al.*, 2014). En este estudio se registraron cinco de las familias mencionadas. Sin embargo, se ha determinado que los granos de polen no se adhieren con eficacia al cuerpo de los dípteros (Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2012; Hermansen *et al.*, 2014).

Se ha propuesto que la ineficacia de acarrear polen de algunos taxones de dípteros, es compensado por la abundancia de individuos (Larson *et al.*, 2001). Se requiere de investigación más profunda acerca del rol que juegan los numerosos dípteros en la reproducción de los mangles, ya que son de gran importancia en frecuencia de visita y están activos durante todo el día.

Morfológicamente las moscas *C. macellaria*, *Sarcophaga* sp, y *Muscidae* sp, miden de 1 a 1.5 cm de largo lo cual les permite posarse adecuadamente en la corola. Además sus aparatos bucales de tipo succionador se acoplan de manera correcta con los órganos sexuales de las flores y de esa manera pueden llegar a polinizar. No es el caso de otras moscas como *Medetera* sp, *Odontomyia* sp, *Asilidae* sp o, el mosquito *Aedes aegypti*, que son más pequeños y con aparatos bucales no se acoplan a la estructura de las flores.

Avispas

La avispa exótica *Polistes dominula* fue un visitante floral considerado polinizador que estuvo activo solamente durante el máximo de floración (Tabla 6) y es de actividad diurna. La característica de esta especie es que son muy veloces en sus visitas florales. Las avispas también son consideradas ineficientes en la polinización ya que el polen no se adhiere a su cuerpo (Real, 1983). La avispa nativa *Pepsis formosa* se encontró en las flores en bajas frecuencias; sin embargo, es muy común observarla volando sobre el manglar. Es poco probable que *P. formosa* sea un polinizador efectivo debido a que son animales demasiado robustos en relación a las dimensiones de las flores.

Otros visitantes florales

A pesar de que más del 70% de las especies que se enlistaron en este trabajo no cumplen con las características morfológicas y etológicas de para ser considerados como polinizadores, la

mayoría de éstos se observaron con poca frecuencia en las flores del mangle negro. La tasa de visita floral en promedio es de 3% para las especies ladronas de recursos florales, depredadores y ocasionales; la mayoría en un rango entre 0.001 y 0.03 y dos especies más frecuentes *Crematogaster* sp (0.22) y *Odontomyia* sp (0.14). Dentro de algunas flores se observaron residuos fecales de insectos, telarañas y piezas florales masticadas, lo cual sugiere que sí existen especies antagonistas de visitantes florales pero que no tienen una gran influencia en la producción de frutos, ya que sus números de individuos y de visitas son muy bajos.

Síndrome de polinización

Según los resultados de este trabajo se puede suponer que para el mangle negro en el estero La Cruz, los síndromes de polinización por animales son melitofilia (polinización por himenópteros) y miofilia (polinización por dípteros) principalmente. Aunque se ha reportado que la psicofilia (polinización por mariposas diurnas) es muy importante para algunos manglares (Rathcke, 2001), es de poca trascendencia en el área de estudio. Los himenópteros, dípteros y demás visitantes florales utilizan el néctar como combustible para locomoción (Larson *et al.*, 2001) y el polen es utilizado para el mantenimiento de larvas (Sommaggio, 1990).

Existe una gran diversidad taxonómica de dípteros que visitan flores (Larson *et al.*, 2001). Sin embargo, la miofilia se caracteriza por que las flores emiten olores a putrefacción, atrayendo así a moscas saprófagas (Real, 1983). Algunos procesos que ocurren en el manglar, como la descomposición orgánica, liberan olores a putrefacción, lo que probablemente sea un atrayente de dípteros importante aunque también se ha determinado que las flores de color amarillo son atrayentes para cierto tipo de moscas (Wall y Fisher, 2001).

Fenología floral

Se ha visto que la floración de *A. germinans* alcanza su punto máximo durante mayo y junio, en la temporada del año con mayor evaporación y déficit de agua (Figura 5). En poblaciones tropicales de mangle negro se ha propuesto que el déficit hídrico está relacionado con la

floración, así como el fotoperiodo (Duke, 1990; Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2011; Lima Nadia *et al.*, 2012).

En agosto (finales de junio o principio de julio) inicia la temporada de lluvia más abundante del año que coincide con las mareas más altas de año. Este resultado es consistente con estudios previos en especies de *Avicennia* en Australia, el Mar Caribe y Brasil (Duke, 1990; Sánchez-Núñez y Mancera-Pineda, 2011; Lima Nadia *et al.*, 2012). A pesar de que existe una variación en cuanto a los patrones de floración entre especies de *Avicennia* y según la latitud (Duke, 1990) todos los estudios han determinado que la época de fructificación ocurre en la temporada húmeda.

VII. CONCLUSIONES

En el manglar del estero La Cruz, de Bahía Kino, Sonora, se observaron 27 especies de visitantes florales en los árboles y arbustos de mangle negro (*Avicennia germinans*) estudiados. El visitante más frecuente fue la hormiga *Crematogaster* sp, la cual, se considera que es una ladrona de recursos florales. Se determinó que al menos seis especies de himenópteros y cuatro especies de dípteros son polinizadores potenciales. Sin embargo, el polinizador más frecuente fue *Apis mellifera*. El 70% de las especies encontradas presentan frecuencias bajas, por lo tanto no se consideran de mucha importancia. Los polinizadores y ladrones florales se encuentran en todo el ciclo reproductivo del mangle y la abeja europea intensifica su actividad durante el pico de floración.

La floración estuvo relacionada a la época más seca y al aumento del fotoperiodo, mientras que la producción de frutos se relaciona con el aumento en la marea y la precipitación. Las flores individuales tienen una longevidad de 96 horas aproximadamente y las inflorescencias tardan en promedio 4 meses en pasar de fase de preantesis a fruto maduro. El sistema de polinización del mangle depende en gran parte de los polinizadores para el entrecruzamiento genético. Sin embargo, una proporción de las flores origina frutos probablemente por geitonogamia.

VIII. LITERATURA CITADA

- Albores-Ortiz, O. y V. Sosa. 2006. Polinización de dos especies simpátricas de *Stelis* (Pleurothallidinae, Orchidaceae). *Acta Botanica Mexicana* 74:155-168.
- Adler, L. S. 2000. The ecological significance of toxic nectar. *Oikos* 91:409-420.
- Aluri, R. J. S. 1990. Observations on the floral biology of certain Mangroves. *Proc. Indian. Natn. Sci. Acad.* 56:367-374.
- Ayala, R., T. L. Griswold y D. Yanega. 1993. Apoidea (Hymenoptera) en Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. 2013. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Museo de Zoología. Ciudad Universitaria.
- Baker, H. G., Hurd, P. D. 1968: Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* 13:385-414.
- Barrett, S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series* 358:991-1004.
- Borg, A. J. y Schönenberger, J. 2011. Comparative floral development and structure of the black mangrove genus *Avicennia* and related taxa in the Acanthaceae. *International Journal of Plant Sciences* 172:330-344.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. An introduction to the study of insects. Thomson Brooks/Cole: (Eng). 7th Ed. Australia. 864 pp.
- Bowers, J. E., y M. A. Dimmitt. 1994. Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121:215-229.
- Bowers, J. E. 2007. Has climatic change altered spring flowering date of Sonoran Desert shrubs? *The Southwestern Naturalist* 52:347-355.
- Clarke, P. J., y P. J. Myerscough. 1991. Floral biology and reproductive phenology of *Avicennia marina* in southeastern Australia. *Australian Journal of Botany* 39:283-293.
- Das, S. y M. Ghose. 1996. Anatomy of leaves of some mangroves and their associates of Sunderbans, West Bengal. *Phytomorphology* 46:139-150.
- Denny, E. G, Gerst, K. L., Miller-Rushing, A. J, Tierney, G. L., Crimmins, T. M., Enquist, C. A. F., Guertin, P., Rosemartin, A. H., Schwartz, M. D., Thomas, K. A. y Weltzin, J. F. 2013. Standardized phenology monitoring methods to track plants and animal activity for science and resource management applications. *Int J Biometeorol.* (En prensa).
- Domínguez, C. y Pérez-Ishiwara, J. R. 2013. La Biología de la Polinización. En: Márquez Guzmán, J.; Collazo Ortega, M.; Martínez Gordillo, M.; Orozco Segovia, A., y Vazquéz Santana, S., Eds. *Biología de angiospermas*. México: UNAM, Facultad de Ciencias: Coordinación de la Investigación Científica 101-109.
- Emilio, O. 1997. Majagual: The tallest mangroves in the world. *International News Letter of Coastal Management-Intercoast Network, Special edition* 1:1-17.
- Galen, C. 1999. Flowers and enemies: predation by nectar-thieving ants in relation to variation in floral form of an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 85:426-431.

- Glenn, E. P., P. L. Nagler, R. C. Brusca y O. Hinojosa-Huerta. 2006. Coastal wetlands of the northern Gulf of California: inventory and conservation status. *Aquatic Conservation Mar. Freshwater Ecosystem* 16:5-283.
- Gola, G., Negri, G. y Cappeletti, C. 1965. *Tratado de Botánica*. 2da. Edición. Editorial Labor S.A., Barcelona. 1110 pp.
- Holland, N. y T. H. Fleming. 1999. Mutualistic Interactions between *Upigavirescens* (Pyralidae), a Pollinating Seed-Consumer, and *Lophocereusschottii* (Cactaceae). *Ecology* 80:207-213.
- Hermansen, T. D., D. R. Britton, D. J. Ayre y T. E. Minchinton. 2014. Identifying the real pollinators? exotic honeybees are the dominant flower visitors and only effective pollinators of *Avicennia marina* in australian temperate mangroves. *Estuaries and Coasts* 37:621-635.
- Herrera, C.M., J. Herrera, y X. Espalder. 1984. Nectar thievery by ants from southern Spanish insect-pollinated flowers. *C. InsectesSociaux* 31:142-154.
- Hurd Jr, P. D. y Linsley, E. G. 1975 The principal *Larrea* bees of the southwestern United States (Hymenoptera: Apoidea). *Smithson. Contrib. Zool.* 193:1-74.
- Janzen, D.H. 1967. Why mountains passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101: 919-925.
- Jousselin, E., y Finn Kjellberg. 2001. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecology Letters* 4:151-158.
- Kathiresan, K. y B.L. Bingham. 2001. Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems. *Advances in Marine Biology* 40:81-251.
- Kearns, C. A. y D. W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado. USA. 583pp.
- Lima Nadia, T., L. P. CerdeiraMorellatoy C. Machado.2012. Reproductive phenology of a northeast Brazilian mangrove community: Environmental and biotics constraints. *Flora* 207:682-692.
- López Portillo, J. 2015. *Introducción a los manglares*. Diplomado de restauración ecológica y manejo silvícola de manglares.
- López-Portillo, J., y Ezcurra, E. 2002. *Los manglares de México: una revisión*. Instituto de Ecología AC.
- Lovelock, C. E. y I. C. Feller. 2003. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. *Oecologia* 134:455-462.
- Lugo, A.E. y S.C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:39-64.
- MacMahon, J. A. 1979 North American deserts: their floral and faunal components. In *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management* (ed. D.W. Goodall & R. A. Perry), pp. 21-82. Cambridge University Press.
- Madrid, E.N., A.R. Armitahe y J.L. Portillo. 2014. *Avicennia germinans* (black mangrove) vessel architecture is linked to chilling and salinity tolerance in the Gulf of Mexico. *Frontiers in PlantScience* 5:503-512.
- Martínez-Yrizar, A. 2010. Los ecosistemas terrestres de Sonora. En: F.E. Molina-Freaner y T.R. Van-Devender, Eds. *Diversidad biológica de Sonora*. UNAM-CONABIO, México.

- Meling, A., M. Siu., I. Verdugo 1991. Aportación y degradación de materia orgánica del manglar de la laguna La Cruz de Bahía Kino, Sonora. Res. III Congr. de la Asoc. de Investigadores del Mar de Cortés. ITESM Campus Guaymas. 27.
- Meling-López, A. E., Villalba-Atondo, I. A. y Ortega Romero, P. 1998. Las halófitas de la Laguna Costera La Cruz. Rev. Conservación de Suelo y Agua 1:1-7.
- Meling, A.E., C.I. Martínez-Camacho, y G.A. Duarte-Fuentes. 2008. Estructura poblacional y biología de la araña espinosa (*Micrathenafunebri* Marx, 1898) del manglar del estero La Cruz, Bahía Kino, Sonora. Biotecnia X(3):38-47.
- Mendenhall, W., R.J. Beaver y B.M. Beaver. 2010. Introducción a la probabilidad y estadística. 13ª edición, CENGAGE Learning, México, D.F. pp. (629-677).
- Meyer W.M. III, J. Eble, K. Franklin, R. B. McManus, S.L. Brantley, J. Henkle, P.E. Marek, W. E. Hall, C. A. Olson, R. McInroy, E.M. Bernal Loaiza, R. C. Brusca, y W. Moore. 2015. Ground-Dwelling Arthropod Communities in the Santa Catalina Mountains, a Sky Island Range in Southeastern Arizona USA. Plos One 10(9).
- Minckley, R.L., J.H. Cane y L. Kervin. 2000. Origin and consequences of pollen specialization among desert bees. Proc. R. Soc. London, 267:265-271.
- Moisset, B. y S. Buchmann. 2010. Bees basics, an introduction to our native bees. Washington, D.C. USDA, Forest Service, 2010.
- Nagelkerken, I., S.J.M., Blaber, S. Boullion, P. Green, M. Haywood, L.G. Kirton, J.O. Meynecke, J. Pawlik, H.M. Penrose, A. Sasekumar y P.J. Somerfield. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. Aquatic Botany 89: 155–185.
- Nettel-Hernanz, A., R.S. Dodd, M. Ochoa-Zavala, C. Tovilla-Hernández y J.R. Días-Gallegos. 2013. Mating system analyses of tropical populations of the black mangrove, *Avicennia germinans* (L.) L. (Avicenniaceae) Botanical Sciences 91:115-117.
- Pacheco-Ruiz, I., Zertuche-González, J. A., Meling-López, A., Riosmena-Rodríguez, R, y Orduña-Rojas, J. 2006. El límite norte de *Rhizophora mangle* L. en el Golfo de California, México. Ciencia y Mar X (28):19-22
- Pennington, T. D., y Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. UNAM.
- Peñalba, M.C., F. Molina-Freaner y L. Larios-Rodríguez. 2006. Resource availability, population dynamics and diet of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* in Guaymas, Sonora, México. Biodiversity and Conservation 15:3017-3034.
- Primack, R. B., N.C. Duke y P.B. Tomlinson. 1981. Floral morphology in relation to pollination ecology in five Queensland coastal plants. Austrobaileya 1: 346-55.
- Primack, D., C. Imbres, R.B. Primack, A.J. Miller-Rushing y P. del Tredici. 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. American Journal of Botany 92:1260-1264.
- Proctor M, Yeo P. y Lack, A. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, Portland.
- Pye, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? Nature 350:58-59.
- Ratcke, B.J., L.B. Kass y N.B. Elliot. 2001. Flower visitors to black mangrove and white mangrove on San Salvador Island, Bahamas. Proceedings of the 8th symposium on the Natural History of Bahamas.

- Real, L. 1983. Pollination biology. Academic press, Inc. Orlando Florida, USA.
- Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biological Journal of the Linnean Society* 38:173-181.
- Sánchez-Nuñez, M.A. y J.E. Mancera-Pineda. 2011. Flowering patterns in three neotropical mangrove species: Evidence from a Caribbean island. *Aquatic Botany* 94:177-182.
- Sánchez-Nuñez, M.A. y J.E. Mancera-Pineda. 2012. Pollination and fruit set in the main neotropical mangrove species from the Southwestern Caribbean. *Aquatic Botany* 103:60- 65.
- Sharp, R.G., Else, M.A., Cameron, R.W., y Davies, W.J. 2009. Water deficits promote flowering in *Rhododendron* via regulation of pre and post initiation development. *Sci. Hortic.* 120:511-517.
- Schwarzbach, A. E., y McDade, L. A. 2002. Phylogenetic relationships of the mangrove family Avicenniaceae based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. *Systematic Botany* 27:84-98.
- Sobrado, M.A. 2006. Differential leaf gas exchange responses to salinity and drought in the mangrove tree *Avicennia germinans* (Avicenniaceae). *Rev. Biol. Trop.* 54:371-375.
- Sommaggio, D. 1999. Syrphidae: can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74:1-3.
- Spivak, M., Mader E, Vaughan, M y Euliss N. H. 2010. The Plight of the Bees. *Environmental Science and Technology* 45:34-38.
- Tomlinson, P.B., Primack, R.B., Bunt, J.S., 1979. Preliminary observations on floral biology in mangrove Rhizophoraceae. *Biotropica* 11:256-277.
- Tomlinson, P.B. 1986. The botany of mangroves. Cambridge: Cambridge University Press.
- Twilley, R.R., S.C. Snedaker, A. Yañez-Arancibia y E. Medina. 1996. Biodiversity and ecosystem processes in tropical estuaries: perspectives on mangrove ecosystems. En: *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. Eds. H.A. Mooney, J.H. Cushman, E. Medina, O.E. Sala y E.D. Schulze. SCOPE. John Wiley and Sons Ltd 4-2084
- Valdez-Holguin, J.E. 1994. Variaciones diarias de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila a, en una laguna hipersalina del Golfo de California. *Ciencias Marinas* 20(2):123-137.
- Vázquez-Yanes, C., y Segovia, A. O. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. In *Physiological ecology of plants of the wet tropics* (pp. 37-50). Springer Netherlands.
- Von Frisch, K. 1950. Bees: their vision, chemical senses and language. Cornell University Press. New York.
- Wall, R. y P. Fisher. 2001. Visual and olfactory cue interaction in resource-location by the blowfly, *Lucilia sericata*. *Physiological Entomology* 26:212-218.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., and Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879): 389-395.
- Waser N.M. 1979. Pollinator Availability as a Determinant of Flowering Time in Ocotillo (*Fouquieriasplendens*). *Oecologia* 39:107-121.
- Waser N. M, Chittka L, Price MV, Williams N. M, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters? *Ecology* 77:1043-1060.