



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

PROPAGACIÓN VEGETATIVA A TRAVÉS DE FRUTOS
ABORTADOS DE *Opuntia microdasys* (LEHMANN)
PFEIFFER, EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA:

NICOLAS PALLEIRO DUTRENIT



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Propagación vegetativa a través de frutos abortados de *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer, en el Desierto Chihuahuense.

realizado por Nicolás Palleiro Dutrenit

con número de cuenta 8977022-3 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. Ma. del Carmen Mandujano
Sánchez

Propietario

Dr. Luis E. Eguiarte Fruns

Propietario

Dr. Arturo Flores Martínez

Suplente

Biol. Jordan Golubov Figueroa

Suplente

Biol. Arturo Silva Montellano

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Edna María Suárez Díaz
Consejo Departamental de Biología
DRA. EDNA MARIA SUAREZ DIAZ.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A mis padres
y Juan

Agradecimientos

A Meli, por todo.

A mis abuelos.

A mi familia completa por hacerme como soy.

A mi hermana por todo.

A Bárbara por su apoyo y ayuda en todo momento, y por todos los años de esta vida.

A Anita por haber sido mi otra mamá.

A Bilbo por ser.

A la banda de la facultad, porque sin ellos las clases, entre otras cosas, hubieran sido muy diferentes.

A María, Tamara, Argelia, Ale, Mágara, Xánic, Paco, Neto, Carlos, Chana, Paula, Daniella, Elia, Tuinky, Omar, Lorena, Bernas, Misha, Gabo, las florecitas del campo, los abejorros, la banda de esquizoides y facinerosos físicos, biólogos y actuarios, al haki y los que implica.

A toda la gente de Mapimí que hizo esto posible, Chuca, Kiko, Tina, Ana, y a toda mi familia de ahí.

A la maestra Bravo-Hollis por ser una inspiración para todos.

A Jordan, Dolores, César, Lucía, Roberto Carlos "El Chihuahua" y Ligia por su valiosa ayuda y comentarios.

A mis sinodales Luis Eguiarte, Arturo Flores, Arturo Silva.

A mis maestros Rosa Zugazagoitia y Toño Lazcano, entre otros.

Al Instituto de Ecología A.C. de Durango y al Instituto de Ecología de la UNAM.

A México, a la Facultad de Ciencias y a la UNAM.

Al Desierto Chihuahuense.

ÍNDICE

Resumen.	4
Introducción.. . . .	6
Objetivo general.	18
Objetivos particulares.	18
Hipótesis	19
Materiales y métodos	21
Resultados	33
Discusión.	48
Conclusiones.	62
Bibliografía	63
Anexos	
Resultados de análisis estadísticos.	70

Resumen

En este trabajo se describe la propagación vegetativa a través de frutos abortados de *Opuntia microdasys* en tres ambientes contrastantes: Ladera-Pie de Monte, Bajada e Interdunas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM), Durango, México. Además de diferir en composición florística, los ambientes se caracterizaron con base en su pendiente y sustrato. En *Opuntia microdasys* los botones o frutos abortados pueden producir nuevos individuos a partir del pericarpelo. Esta planta presenta un tipo de crecimiento clonal sin conexión con la planta madre por medio de bulbilos, que en este caso son los frutos abortados. En cada ambiente se hicieron transectos perpendiculares a la pendiente (2x50 m) hasta completar una muestra de aproximadamente 100 plantas reproductivas. De las plantas adultas se midió el tamaño, el número de flores y frutos en pie y en el suelo, y el número de hijos vegetativos (frutos enraizados) de frutos caídos. De cada botón caído se observó si había abierto su flor, su tamaño, distancia a la planta madre, si presentaba raíz y/o cladodios, y su ubicación con respecto al centro de la planta madre en orientación a 8 puntos cardinales. Además, se colectaron frutos del suelo para corroborar la presencia de semillas. Las densidades de plantas adultas son similares entre sitios (693 ind/Ha), pero las plantas de la Ladera-Pie de Monte son más grandes. El número de hijos, y frutos en pie y en el suelo difiere entre sitios, siendo mayor en la Bajada. Se encontró una relación negativa entre el número de hijos vegetativos y la pendiente, pero no se encontró relación con el tipo de sustrato. Los frutos en el suelo no presentaron semillas en ninguno de los 3 ambientes. Todos los hijos vegetativos provienen de botones que sí abrieron su flor (frutos), lo cual sugiere que la aborción que da lugar a la propagación por este medio es un proceso que ocurre post-fertilización. Esto sugiere que existe un problema de incompatibilidad o depresión por endogamia, o bien una selección diferencial por parte de la madre debido a limitación de recursos.

Se realizaron dos experimentos para observar la influencia de algunos factores en la frecuencia de reclutamiento vegetativo. Un experimento se realizó en un vivero en la RBM, en este se probaron los factores: tipo de luz, con tres tratamientos (0% de extinción de radiación fotosintéticamente activa (RFA), expuestas a cielo abierto; 43% de extinción de RFA y 70% de extinción de RFA), y tamaño inicial del fruto (cm). El tipo de luz es muy importante para el establecimiento de los nuevos individuos, ya que hubo una sobrevivencia significativamente menor en las macetas expuestas a radiación directa que en las macetas con algún tipo de extinción de RFA. El otro experimento se realizó en un invernadero del Instituto de Ecología de la UNAM, este experimento se realizó con el fin de determinar los efectos de las plantas madre en la descendencia, y comprobar si el sitio de origen de las plantas madre influye en la sobrevivencia de frutos. Se observó que el sitio de origen no afecta la sobrevivencia, pero la planta madre tiene un efecto significativo, ya que a plantas más grandes (# de cladodios) están asociados propágulos más grandes con una mayor sobrevivencia.

Este trabajo sugiere que la propagación vegetativa a través de frutos abortados es de gran importancia para *O. microdasys* en la RBM; existe un mayor reclutamiento de frutos abortados bajo el cuidado de una planta nodriza, y por otro lado la reproducción por medio de semillas es un evento poco frecuente para esta especie en este sitio.

Introducción

Las cactáceas son una familia de plantas endémicas del continente americano, representativas de los climas semiáridos y áridos, aunque se pueden encontrar en ambientes muy diferentes como selvas o bosques. En México se encuentran cerca del 85% de las especies conocidas de cactus, por lo que es el país con mayor diversidad de cactáceas, así como el mayor centro de diversificación (Bravo-Hollis, 1978). La familia Cactaceae se encuentra dentro de la clase Magnoliopsida; dentro de esta clase pertenece a la subclase Caryophyllidae, y dentro de esta subclase pertenecen al orden de las Caryophyllales, debido a que comparten con ellas la presencia de betalainas (Barthlott y Hunt, 1993).

Algunas especies de cactus pueden reproducirse de manera sexual y/o vegetativa ("plantas clonales" sensu Cook, 1985). En particular, el establecimiento de nuevos individuos vía sexual en las poblaciones de cactáceas es infrecuente, dadas las condiciones extremas de temperatura y de falta de agua en las zonas áridas (Nobel, 1988). Sin embargo, la propagación vegetativa es una forma de reclutamiento frecuente (Frego *et al.* 1985; Mandujano *et al.* 1996; Mandujano *et al.* 1998; Hicks y Mauchamp, 1999).

Para que se establezca un nuevo individuo sexual (proveniente de una semilla), primero se tienen que formar las

semillas, y para esto son necesarios cuatro pasos en las flores: primero la formación de las estructuras sexuales tanto masculinas como femeninas en las flores, después la polinización del estigma por algún vector, posteriormente la fecundación y formación de los frutos y con ello, el desarrollo de las semillas dentro de éstos. Ahora bien, para que las semillas salgan del fruto es necesario que éste se abra, ya sea por su dehiscencia, o por alguna presión de origen biótica o abiótica. Una vez que la semilla está fuera del fruto se puede dar la germinación, para que ésta ocurra son necesarios una serie de cambios bioquímicos dentro de la semilla, sobre todo cambios hormonales. Estos cambios están determinados en gran parte por los factores abióticos como el agua, la luz, el sustrato y el tiempo (Salisbury y Ross, 1994; Rojas-Aréchiga y Vazquez-Yanes, 2000; Montiel y Montaña, 2000).

El tiempo de madurez de las semillas puede ser un factor determinante para la germinación, ya que se ha observado que algunas especies de *Opuntia* no presentan germinación el año en que se producen las semillas (Mandujano *et al.* 1997; Rojas-Aréchiga y Vazquez-Yanes, 2000). Las plántulas que se llegan a establecer, son de tamaño pequeño y presentan pocas espinas (sí es que presentan), por lo que son muy depredadas por pequeños animales herbívoros como ratones o algunos insectos (Nobel, 1988; Mandujano *et al.* 1998; Montiel y Montaña, 2000).

En este sentido se ha reportado que la tasa de reclutamiento aumenta o solamente ocurre bajo el "cuidado" de una planta nodriza, ya que las plantas nodriza disminuyen algunas de las presiones mencionadas (Nobel, 1988). El efecto nodriza para las plantas en los ambientes áridos es un factor muy importante, ya que las plantas nodriza provocan que tanto la temperatura como la radiación fotosintéticamente activa disminuyan considerablemente, y estas características microambientales favorecen el establecimiento de nuevos individuos por vía sexual o asexual (Steenbergh y Lowe, 1969; Cook, 1985; Nobel, 1988; Franco y Nobel, 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Arizaga, 1998; Mandujano *et al.* 1998).

Por otro lado, la ubicación del vástago debajo de la planta nodriza puede ser muy importante para su sobrevivencia, dado el microclima que se genera, ya que la cantidad de radiación, temperatura, humedad y nutrimentos que reciben las plántulas o propágulos dependerá de la sombra generada por dicha planta, por lo que habrá posiciones debajo de la planta donde tengan mejores condiciones de radiación a lo largo del día. Por ejemplo, en el lado Este de las plantas el sol que dará será el de la mañana, que no es tan fuerte, a medio día los propágulos o las plántulas estarán protegidas por la nodriza, mientras que en el lado Oeste de la planta dará el sol de la tarde, que es mucho más intenso que el de la mañana en cuanto a

temperatura, lo que probablemente provoque que se establezcan menos propágulos en esta orientación (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Rodríguez-Ortega, 1998).

La propagación vegetativa es ecológicamente importante, como estrategia de invasión y establecimiento rápido (Anthony, 1954; Cook, 1985; Bell, 1987). Muchas especies de plantas pueden reproducirse o propagarse vegetativamente, ya que las estructuras tales como tallos, bulbos, rizomas, estolones y esquejes tienen mayores probabilidades de establecimiento que las semillas, esto en parte se debe a que no tienen que pasar por un cambio de meta-bolismo como se da en las plántulas de algunas especies de cactus (pasar de metabolismo C-3 a metabolismo ácido de las crasuláceas, MAC; Altesor *et al.* 1992). Además, la depredación de estas estructuras vegetativas es mucho menor que en las plántulas, y también son genotipos “probados”, ya que provienen de una planta ya establecida (Bell, 1987). Estas estructuras de crecimiento vegetativo pueden eventualmente dar origen a individuos independientes (Cook, 1985; Callaghan *et al.* 1992). Un clon se define como “un ensamble genéticamente uniforme de individuos, originalmente derivados de un solo individuo por propagación vegetativa”. Un ramet se refiere vagamente a una planta individual que forma parte o es miembro de un clon (Cook, 1985).

Los clones pueden resultar de dos procesos: la formación asexual de semillas sin fertilización, o por el desarrollo de ramas o vástagos vegetativos de la planta madre con el crecimiento de un grupo coordinado de células que forman un meristemo (Cook, 1985). La primera distinción ocurre entre la formación de semillas sexuales y asexuales, que es principalmente genética.

Dentro de los costos del sexo destaca la agamospermia, la cual presenta algunas ventajas aparentes sobre la reproducción sexual, ya que la sexual representa costos para atraer a una pareja, costos en fecundidad en producir machos y el costo genético de la recombinación (Cuadro 1). Aunque estos costos también pueden presentar dos ventajas hipotéticas: primero, existen beneficios para la descendencia de genotipos raros o nuevos cuando la selección es dependiente de la frecuencia (Price y Waser, 1982); y segundo, la producción de descendencia genéticamente diferente puede beneficiar la adecuación de una hembra, ya que las condiciones ambientales en el futuro son inciertas (Maynard-Smith, 1978).

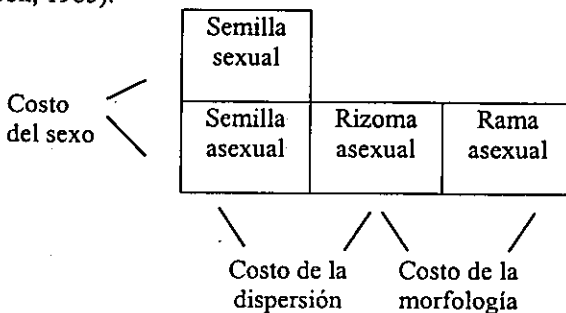
El costo de la dispersión tiene que ver con la producción de semillas y la producción de propágulos asexuales. Este último proceso lleva a la formación de ramets con la misma información genética que la planta madre, por lo que también se le llama "reproducción vegetativa" (Cook, 1985). Asimismo,

presentan un desarrollo diferente que en la reproducción sexual, ya que el nuevo individuo crece de un conjunto de células organizadas llamado meristemo, en vez de una célula germinal (Harper, 1981).

En el costo de la morfología contrasta el desarrollo de tallo horizontal o raíz que forma nuevos ramets con el crecimiento vertical de un solo ramet enraizado en un sitio (Cook, 1985). Refleja las ventajas de la competencia en crecimiento vertical por interceptar la luz contra los beneficios de la dispersión lateral con múltiples raíces y el establecimiento de ramas.

El tamaño de la planta que dio origen al fruto o propágulo (planta madre) y el tamaño del mismo están asociados, es decir, que a plantas más grandes corresponden propágulos más grandes, y al tener una mayor biomasa los propágulos tienen también más oportunidades de sobrevivencia (Hicks y Mauchamp, 1999).

Cuadro 1. Presentación diagramática de los contrastes entre los diferentes tipos de crecimiento y comparaciones reproductivas en plantas clonales. Comparaciones apropiadas involucran al sexo, a la dispersión o la morfología (Cook, 1985).



Tiffney y Niklas (1985) reconocen que existen 4 categorías de crecimiento: (1) Crecimiento establecido, dado por el inicio del desarrollo de un organismo individual a partir de un propágulo; (2) Crecimiento restaurativo, donde el daño local del individuo se repara (ej. sanar una herida a través de la formación de tejido calloso); (3) Crecimiento regenerativo, que involucra la reparación y remplazamiento de órganos dañados, y (4) el Crecimiento reproductivo, dado por la duplicación del individuo fisiológico. Este último tipo de crecimiento puede dividirse en dos: (i) reiteración traumática, definida como la producción de un nuevo individuo inducida por estrés; y (ii) la reiteración programada, como la producción de un nuevo individuo de un meristemo como parte normal del desarrollo.

Dentro del desarrollo clonal existen dos tipos generales de crecimiento: con conexión a la planta madre y sin conexión a ella ("*clonal growth linked and nonlinked*", Tiffney y Niklas, 1985). El crecimiento clonal sin conexión a la planta madre se caracteriza porque las estructuras pueden ser dispersadas más allá de la planta madre por vectores bióticos o abióticos; incluyéndose bulbilos, la planta completa y la agamosperma, así como todas las estructuras que sean comparables con la semilla, en cuanto a sus funciones ecológicas. En este tipo de crecimiento la descendencia no tiene una conexión vascular y no son dispersadas por el crecimiento de una rama o raíz. Ahora

bien, el crecimiento clonal sin conexión con la planta madre se puede dividir en 4: (i) La planta completa- donde un meristemo axilar se desarrolla y da origen a una planta adulta independiente de la madre y es dispersada en esa condición, (ii) Gema/bulbilo- nuevas plantas son producidas a través del crecimiento de un callo, una unidad indiferenciada de tejido dispersable o del crecimiento de una "planta pequeña" especializada diferente de la madre y capaz de ser dispersada. En ambos casos, la unidad de dispersión no es morfológicamente madura hasta que es dispersada y se establece, (iii) Agamospermia- son todas las formas de crecimiento clonal en las que no se presenta el proceso meiótico y se forman embriones diploides de manera asexual. En plantas con semillas, un gametofito no reducido puede surgir directamente de tejido diploide del esporofito del óvulo o de una megaspora no reducida, y (iv) Poliembrionia por división- es la producción de más de un embrión a partir de un solo cigoto fecundado (gemelos); generalmente sólo un embrión sobrevive hasta la madurez, sin embargo, aunque limitado, el potencial de clonación existe (Tiffney y Niklas, 1985). Según estas definiciones, *Opuntia microdasys* presenta un tipo de crecimiento clonal sin conexión a la planta madre por medio de gemas/bulbilos.

La evidencia comparativa apunta que el papel del sexo es concerniente con la eficiente explotación del rango completo de

posibilidades que se presentan en distintos ambientes. A partir de esto Bell (1987) ha planteado dos teorías:

“El banco enredado” (*The Tangled Bank*), sostiene que el ambiente varía mucho de un lugar a otro en una escala local, así que los diferentes genotipos son óptimos en distintos lugares. Ya que cada lugar sólo puede mantener a algunos individuos, los descendientes asexuales uniformes de una hembra competirán intensamente uno contra el otro por los mismos recursos, mientras que la progenie sexual de una hembra, dada su variedad, podrá explotar un rango más amplio de recursos, por lo tanto tendrán un mayor éxito. En este sentido, una especialización en reproducción asexual (por clones) no podrá remplazar a un linaje sexual, a pesar de su gran eficiencia reproductiva (Bell, 1987).

Ya que la gran adecuación local de un genotipo exitoso no será reproducible cuando se transfiera a otro sitio al azar, entonces puede ser ventajoso “romper” con ese genotipo a través de la recombinación sexual. Al mismo tiempo, la contribución total hecha por cada grupo local a la poza común dependerá de la eficacia con la que todos los sitios disponibles sean explotados, y por lo tanto, se incrementará conforme la variación genética de los grupos aumente. Grupos mezclados creados por diversificación sexual producirán clones genéticamente iguales. Por lo tanto, “el banco enredado”

involucra ambas, interacción entre genotipo y ambiente, así como interacción entre genotipos (Bell, 1987).

“La reina roja” (*The Red Queen*) es la otra teoría donde se marcan los atributos del éxito de la sexualidad a la continua necesidad de responder a los retos de cambio de antagonismo, como depredadores y presas. El sexo es necesario para crear resistencia a la progenie, produciendo una nueva combinación de genes (Bell, 1987).

Excepcionalmente, en algunas especies clonales las estructuras sexuales pueden modificarse y dar origen a un nuevo individuo vegetativo. Este fenómeno se ha reportado para muy pocas especies de cactus como *Opuntia kléinia*, *O. rufida*, *O. imbricata*, *O. phaeacantha*, *O. leptocaulis*, *O. spinosibacca*, *O. tunicata* (Anthony, 1954), *O. echios* (Hicks y Mauchamp, 1999), así como también para algunos agaves: *Agave marmorata*, *A. fourchroydes* y *A. macroacantha* (Gentry, 1998; Arizaga, 1998). Aunque para *O. microdasys* esto no se ha reportado formalmente, algunos autores consideran que *O. rufida* es una variedad geográfica de *O. microdasys* (Bravo-Hollis, 1978).

En el caso de *Opuntia microdasys* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM), la propagación vegetativa puede darse de dos formas: por la caída de uno o varios cladodios o por la caída de las tunas (Mandujano, datos no publicados). Sin embargo, la propagación por medio de cladodios es rara en *O.*

microdasys, ya que cuando éstos caen al suelo generalmente terminan por morir. En cambio, la propagación por medio de frutos (tunas) abortados representa una forma de reclutamiento muy efectiva, ya que estas tunas enraízan, y esto permite su establecimiento (Mandujano, datos no publicados).

A diferencia del resto de las angiospermas, las cuales presentan modificaciones de las hojas para la reproducción sexual, las cactáceas presentan modificaciones del tallo para dicha función, encontrándose la estructura floral envuelta por un tallo modificado con areolas (pericarpelo), dentro de las areolas células indiferenciadas capaces de dar origen a raíces, flores o cladodios (Bravo-Hollis, 1978; Barthlott y Hunt, 1993). Al desarrollo normal del fruto sin formación de semillas se conoce como “desarrollo partenocárpico del fruto”, y es especialmente común entre frutos que producen muchos óvulos inmaduros. La partenocarpia puede ser resultado del desarrollo del ovario sin polinización, así como del crecimiento del fruto estimulado por polinización sin fecundación o de la fecundación seguida de aborción de los embriones (Salisbury y Ross, 1994).

De manera general la mayoría de los trabajos de establecimiento en cactáceas estudian germinación y establecimiento vía sexual (Franco y Nobel, 1988; Nobel, 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.* 1998; Rojas-Aréchiga y Vazquez-Yanes, 2000) siendo raros los que abordan

aspectos relativos a la propagación vegetativa (Burger y Louda, 1995; Mandujano *et al.* 1998; Hicks y Mauchamp, 1999).

En este trabajo se describe la propagación vegetativa por medio de frutos abortados en una cactácea, *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer, en la RBM, Desierto Chihuahuense. También se estudiaron experimentalmente algunos de los factores que se han reportado como determinantes para el reclutamiento de individuos nuevos en plantas suculentas, como el tipo de luz y disponibilidad de agua. Además en este trabajo se pretende determinar la importancia de la propagación vegetativa por medio de tunas abortadas en tres poblaciones distintas del nopal cegador, *O. microdasys*, en la RBM. Con este objetivo el estudio se dividió en dos partes, la primera que comprendió la descripción formal del sistema de estudio en los tres ambientes Ladera-Pie de Monte, Bajada e Interdunas en donde *O. microdasys* es una especie importante del mosaico florístico. La segunda parte es experimental y se llevó a cabo en un vivero excluido de herbívoros en la RBM, y en un invernadero en las instalaciones del Instituto de Ecología de la UNAM en la Ciudad de México.

Objetivo general

- ◆ Describir la propagación vegetativa por medio de tunas abortadas en poblaciones de *Opuntia microdasys* en tres ambientes distintos, y determinar experimentalmente algunos de los factores que la afectan.

Objetivos particulares

- ◆ Describir la estrategia de regeneración por propagación vegetativa de *Opuntia microdasys*.
- ◆ Comparar la densidad de plantas adultas y la intensidad de la propagación por medio de frutos abortados entre los ambientes, así como describir cómo afectan la posición del fruto debajo de la planta madre, el tipo de sustrato y la pendiente en la frecuencia de enraizamiento de los frutos.
- ◆ Determinar si se abortan botones florales y/o frutos, y corroborar la presencia de semillas en éstos.
- ◆ Determinar si el tamaño de los frutos abortados se asocia a la propagación vegetativa (efecto en el enraizamiento).
- ◆ Determinar la proporción de aborción de frutos por sitio.
- ◆ Determinar la posibilidad de dispersión de los frutos que caen en los tres sitios estudiados, dependiendo del tipo de sustrato y la pendiente de cada ambiente.

- ◆ Determinar qué intensidad de luz es adecuada para el establecimiento de nuevos individuos a partir de frutos abortados y comprobar si el agua es un factor determinante para el enraizamiento de estos.

Hipótesis

Sobre el sistema

1. En plantas clonales, la propagación vegetativa es el mecanismo más importante de reclutamiento, por lo que se esperaría que la propagación vegetativa por frutos abortados y enraizados fuera el mecanismo dominante de regeneración de *O. microdasys*.
2. Se esperaría que la proporción de aborción de frutos fuera diferente en cada ambiente, por presentar distintas características.
3. Se esperaría que la distancia a la planta madre o nodriza también afectara la probabilidad de enraizamiento, mientras más alejados menor oportunidad de enraizar, debido a la radiación solar. Además, a mayor pendiente del sustrato los frutos se esperaría que se alejaran más de la planta madre.
4. El enraizamiento de los frutos abortados dependería del tipo de sustrato donde caiga el fruto, se esperaría que mientras más rocoso fuera el sustrato menor sería el número de hijos

- ◆ Determinar qué intensidad de luz es adecuada para el establecimiento de nuevos individuos a partir de frutos abortados y comprobar si el agua es un factor determinante para el enraizamiento de estos.

Hipótesis

Sobre el sistema

1. En plantas clonales, la propagación vegetativa es el mecanismo más importante de reclutamiento, por lo que se esperaría que la propagación vegetativa por frutos abortados y enraizados fuera el mecanismo dominante de regeneración de *O. microdasys*.
2. Se esperaría que la proporción de aborción de frutos fuera diferente en cada ambiente, por presentar distintas características.
3. Se esperaría que la distancia a la planta madre o nodriza también afectara la probabilidad de enraizamiento, mientras más alejados menor oportunidad de enraizar, debido a la radiación solar. Además, a mayor pendiente del sustrato los frutos se esperaría que se alejaran más de la planta madre.
4. El enraizamiento de los frutos abortados dependería del tipo de sustrato donde caiga el fruto, se esperaría que mientras más rocoso fuera el sustrato menor sería el número de hijos

debajo de las plantas focales, mientras que en los sustratos arenosos, o de grano más fino, sería mayor.

5. Se esperaría que de plantas más grandes provinieran frutos más grandes, y que tuvieran mayor oportunidad de sobrevivir y enraizar.
6. Se esperaría que los frutos abortados no desarrollaran semillas.

Sobre los experimentos con los factores que afectan el establecimiento

Experimento en el vivero de la RBM.

1. Se esperaría que la intensidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) determinara el establecimiento y la sobrevivencia de los frutos, a mayor radiación se esperaría una menor sobrevivencia.
2. Sobre las tunas que estuvieran en el tratamiento de riego se esperaría que tuvieran ventajas sobre las del tratamiento sin riego.

Experimento en invernadero
del Instituto de Ecología - UNAM

1. Se esperaría que el efecto materno fuera definitivo en la probabilidad de enraizamiento, las tunas que provinieran de plantas madre más grandes tendrían mayor éxito.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La Reserva de la Biosfera de Mapimí, Desierto Chihuahuense, está ubicada de los 26° 29' a 26° 52' N y 103° 32' a 103° 58' W. Presenta 271 mm de lluvia promedio anual, con una temp-



Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM), Durango, México.

eratura promedio anual de 21° C (Cornet, 1988; Fig. 1). Las observaciones se realizaron en poblaciones de *O. microdasys* en tres hábitats (sitios) que difieren en sus características bióticas y abióticas: Ladera-Pie de Monte, Bajada y zona de Interdunas (Fig. 2).

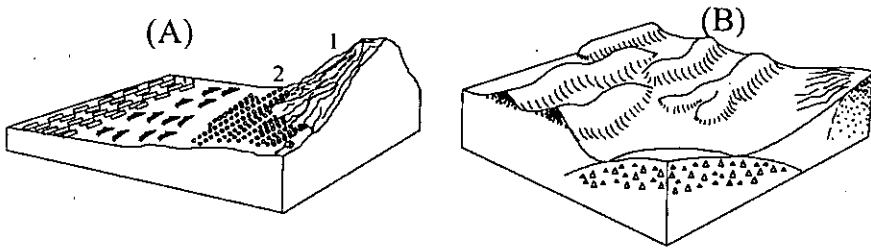


Figura 2. Diagramas esquemáticos de las geoformas de los tres ambientes estudiados. (A)1. Ladera-Pie de Monte, (A)2 Bajada y (B) Zona de Interdunas.

La Ladera-Pie de Monte es un hábitat que está formado por roca de origen ígneo, con una pendiente promedio de 22.8°, un suelo somero, básicamente pedregoso y de escasa vegetación (Montaña, 1988). El estudio se realizó en la ladera Oeste del Cerro San Ignacio en la RBM, en donde las especies dominantes son *Fouquieria splendens*, *Larrea tridentata* y *Yucca rigida*. En algunos casos también se encuentran suculentas como *Opuntia microdasys*, *O. rastrera*, *A. asperrima* y *A. lechuguilla*, así como hemicrofitas como *Selaginella lepidophylla* y helechos (Montaña, 1988) (Fig. 2A).

La Bajada es una unidad fisiográfica formada por abanicos aluviales coalescentes al pie de las montañas, con una pendiente promedio de 10°. Los escurrimientos están confinados a canales cerca de las montañas, lo que da origen a flujos laminares que drenan a las playas. Los suelos son profundos, formados por una mezcla de grava y arena y pueden presentar acumulación secundaria de limo y arcilla. Los arbustos de *Larrea tridentata* y *Fouquieria splendens* son muy comunes, aunque a veces son remplazados por comunidades dominadas por *L. tridentata* y *Opuntia rastrera*, también se presentan *O. microdasys*, *Jatropha dioica* y *Agave asperrima* (Montaña, 1988) (Fig. 2A).

La zona de Interdunas está constituida por campos de dunas muy extensos sobre planicies arenosas. Las dunas longitudinales se localizan a 10 km al Noroeste del cerro San Ignacio, la pendiente promedio es de aproximadamente 0.7°. Las dunas forman una densa red de montículos y valles sobre las planicies arenosas, que se dividen en planicies de interdunas más o menos conectadas. Las planicies de inundación están ausentes, ya que el sustrato arenoso facilita la rápida filtración y el movimiento lateral de agua es únicamente subterráneo. La vegetación típica de las dunas son matorrales, dominados por *Dalea scoparia* y *Yucca elata* en las partes altas y por diferentes combinaciones de *Acacia greggii*, *A. constricta*, *Lycium berlandieri* y *Larrea tridentata* en las partes bajas. Las planicies

de interdunas presentan un suelo moderadamente profundo a profundo, café-rojizo, arenoso, normalmente con una capa de acumulación secundaria de limo (Montaña, 1988). Estas planicies presentan vegetación de comunidades arbustivas dominadas por *Prosopis glandulosa* y *Flourensia cernua*, a veces con un estrato denso de pasto dominado por *Hilaria mutica*. En algunos casos *O. rastrera* y *O. microdasys* se pueden encontrar como las especies dominantes en las dunas bajas, junto con *Zinnia acerosa* (Montaña, 1988; Fig. 2B).

Descripción de la especie

Opuntia microdasys (Lehmann) Pfeiffer [*Cactus m.* Lehm.]. Nopal cegador. Es una planta baja, más o menos erecta a arbustiva, entre 60 y 80 centímetros de altura; cladodios circulares a elíptico-obovados, pubescentes, verde brillante, entre 7 y 10 centímetros de longitud y entre 4 y 8 cm de ancho. No presenta espinas, las arcolas normalmente se encuentran a menos de 1.2 cm entre sí, con muchas gloquidas café-rojizas o amarillas a blancas. Las flores presentan segmentos del perianto internos amarillo brillante de 2.5-3 cm de longitud, mientras que los tépalos externos son a veces rojizos. Los frutos son tunas, rojas (cuando maduran), globosas a obovadas de 2-2.5 cm longitud. Su número cromosómico diploide es 22 ($2n = 22$). Crece en suelos arenosos a terrosos calcáreos de los montes en

los desiertos; se puede encontrar entre los 1700-2100 msnm, en los estados de Coahuila, Zacatecas, Nuevo León, Tampico, San Luís Potosí, Hidalgo. Se han encontrado algunas variantes, ya que aparentemente hibridiza con *O. rufida* cerca de Saltillo, Coahuila y en Concepción del Oro, Zacatecas (Bravo-Hollis, 1978; Pinkava, 1997).

Método

1 Descripción del sistema

Se tomó una muestra al azar de aproximadamente 90 frutos del suelo por sitio, para obtener la frecuencia de frutos caídos con o sin semillas. Para ello se realizaron cortes en los frutos para verificar si contenían o no semillas. La cantidad de frutos en el suelo por sitio fue diferente, ya que en la Bajada así como en la zona de Interdunas se recolectaron rápidamente los 90 frutos, mientras que en la Ladera-Pie de Monte sólo se pudieron coleccionar 50.

En cada ambiente se realizaron varios transectos de 100 m² (2 metros de ancho por 50 metros de largo), hasta obtener un total de 100 plantas adultas. Se calculó la densidad de plantas adultas con los datos de cantidad de plantas entre las áreas muestreadas. En cada planta se tomaron los siguientes datos:

Tamaño: *i*- altura (cm), medida como el punto máximo del individuo, diámetro (cm): uno perpendicular y otro horizontal con respecto a la pendiente del sitio; *ii*- número de cladodios, incluyendo los lignificados; número de tunas que se encontraban en pie (con conexión a la planta madre) y por debajo de cada planta (tunas abortadas), para obtener la frecuencia de aborción por planta se dividió el número de tunas abortadas entre el total de tunas en cada planta (tunas abortadas/tunas abortadas + tunas en pie); y la frecuencia de aborción por ambiente se calculó dividiendo el número de tunas abortadas entre el total de tunas por ambiente (tunas abortadas + tunas en pie); número de hijos vegetativos producto de tuna abortada asociados a la planta focal más cercana.

De las tunas que se encontraban en el suelo (abortadas) se observó si provenían de flores abiertas o cerradas, para saber si eran botones florales o frutos lo que las plantas abortan, si estaban enraizadas o no, lo que permitió calcular la frecuencia de reclutamiento de los frutos. Se midió el tamaño del fruto (cm) a lo largo, de la parte basal que se inserta a la planta hasta el ombligo del pericarpelo (Fig. 3).

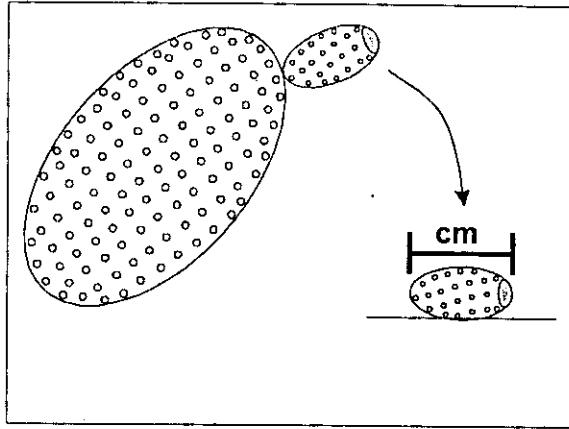


Figura 3. Se muestra una penca o cladodio con un fruto, y la forma en que se midió cada fruto o botón caído en el suelo.

Además se evaluó el número de cladodios por fruto enraizado, la posición debajo de la planta en 8 puntos cardinales posibles: partiendo el área del suelo alrededor de la planta focal en 8 sectores de aproximadamente 45° cada uno (Fig. 4). Esto sirvió para determinar si hay mayor número de frutos enraizados asociados a alguna orientación, lo cual refleja si están beneficiados por la sombra de la madre o nodriza, dependiendo de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que reciben, y la distancia de cada fruto caído al centro de la planta madre.

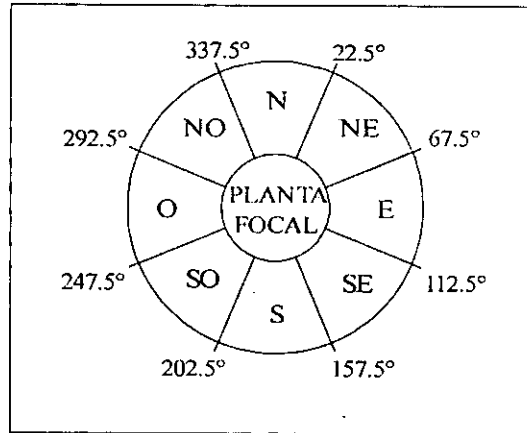


Figura 4. Sectores imaginarios de los puntos cardinales de 45° cada uno a partir de la planta focal en donde se contó el número de frutos abortados enraizados, así como las distancias de cada fruto enraizado a la planta focal.

Del medio se midió la pendiente del terreno utilizando un clinómetro, también se determinó la pedregosidad del terreno utilizando un criterio cualitativo (grava, grava-arena, arena).

Para describir el microambiente se realizaron mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en espacio abierto y bajo la sombra de las plantas madre o focales, esto se realizó en los 8 sectores que comprendieron los puntos cardinales (N, S, E, O, NE, NO, SE, SO) a partir del centro de la planta madre, a 50 cm y a 100 cm de distancia (Fig. 4). La toma de datos se realizó en un día despejado. La RFA en $\mu\text{Mol/seg/m}^2$, se midió con un porómetro (*steady state porometer quantum sensor*) LICOR Modelo LI 1600, en los ocho puntos cardinales antes mencionados, en 4 plantas elegidas

al azar. Las mediciones se realizaron con intervalos de 3 horas, desde las 8:00 hasta las 20:00 horas, y se obtuvo una gráfica de radiación, para caracterizar el microambiente lumínico a lo largo del día.

2 Experimentos de dispersión y de los factores que afectan el establecimiento

2.1 Experimento de dispersión

Este experimento se realizó con el fin de determinar en qué ambiente los frutos recorren más distancia al caer de la planta madre. En cada ambiente se tomaron al azar 10 plantas focales. Este experimento se realizó con un fruto de 2.2 cm de largo por 1.7 cm de ancho, y se dejó caer desde aproximadamente un metro de altura desde el último cladodio en cada punto cardinal de la planta focal (simulando la caída natural por gravedad) y se midió la distancia recorrida por la tuna respecto al centro de la planta focal.

Cada caída se repitió 2 veces en cada uno de los 8 puntos cardinales. El análisis estadístico consiste en análisis de varianza de dos vías (Zar, 1999), con sitio y planta como variables independientes y distancia recorrida (cm) como la variable dependiente o de respuesta.

2.2: Experimento para evaluar las condiciones ambientales óptimas de agua y luz.

Se utilizó un diseño factorial completamente aleatorizado de 2 x 3 con 20 réplicas por tratamiento. Este experimento se realizó para probar los efectos del agua con dos niveles (riego vs. no riego), y de la luz con tres intensidades diferentes. Para lograr estas tres intensidades de extinción de radiación solar se utilizaron cajas de marco de madera que tenían por paredes y techo malla de plástico para sombra. Al poner una capa sencilla de malla se obtiene un 43% de extinción de Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA), mientras que al poner una capa doble de malla se obtiene un 70% de extinción de RFA. Entonces los niveles de RFA que se utilizaron fueron 0% de extinción (exposición total al Sol), 43% de extinción (intentando simular el efecto nodriza) y 70% de extinción (intentando simular también el efecto nodriza, pero más intenso).

La radiación se midió con un sensor LICOR Modelo LI 1600. Se pusieron 4 tunas por cada maceta de plástico de 15 cm de diámetro por 8 cm de profundidad, en cada réplica se pusieron dos macetas en las mismas condiciones de luz, pero no de riego, ya que una de las macetas se regó y la otra quedó a condiciones del medio. El riego se llevó a cabo cada 4 días con distintas cantidades de agua dependiendo del tipo de sombra que

tenían las macetas (1 lt para las plantas sin extinción de RFA, 500 ml para las plantas con 43 % de extinción de RFA y 400 ml para las plantas con 70 % de extinción de RFA). Para determinar la cantidad de agua que se necesitaba para el riego se realizó un estudio piloto utilizando seis macetas (2 macetas por tratamiento de luz) con aproximadamente 1 kg de tierra proveniente de la Bajada. En una balanza granataria se tomó el peso de las macetas secas y después el peso con la tierra a capacidad de campo, posteriormente se colocaron las macetas en el vivero en los tres tratamientos de luz, se registró la hora y cada 24 horas se tomaron nuevamente los pesos y por diferencia de éstos se determinó la cantidad de agua evaporada y que se requería en cada tratamiento. Después de 6 meses se registró la sobrevivencia y enraizamiento de los frutos. Posteriormente se cosecharon y se llevaron al Instituto de Ecología, donde se tomaron los pesos (g) y se pusieron a secar para posteriormente obtener el peso seco, esto con el fin de comparar la biomasa como respuesta de cada uno de los diferentes tratamientos.

Este experimento se realizó en un vivero del Laboratorio del Desierto, en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, para conservar las condiciones del desierto.

El análisis estadístico consistió en ANOVAs anidados para diseños en parcelas divididas y pruebas de contrastes ortogonales (Maxwell y Delaney, 1990; Kirk, 1995). Las

variables de respuesta fueron la proporción de frutos enraizados y el peso seco (g) y todos los análisis estadísticos se hicieron con el programa JMP (SAS, 1995).

2.3 Experimento para evaluar el efecto del sitio y el efecto materno.

El objetivo de este experimento era comprobar los posibles efectos que pudieran tener las madres en cuanto a su descendencia, comprobar si el tamaño de la madre así como el sitio de origen tienen efectos en la calidad de los frutos y por lo tanto en la tasa de reclutamiento vía clonal. Este experimento se realizó en un invernadero en el Instituto de Ecología de la UNAM.

Se usó un diseño factorial completamente aleatorizado de 3 x 10, con 3 repeticiones. En cada uno de los tres ambientes se eligieron 10 plantas focales y de cada planta se tomaron 12 frutos, en total se utilizaron 360 tunas. Se comparó el desarrollo de estas de los tres distintos ambientes, en condiciones de riego para evaluar el efecto materno, basándose en su sobrevivencia. Para esto se montaron 90 macetas de celulosa (Jiffy pots) de 8x8x8 cm, en cada maceta se colocaron 4 tunas con las medidas previamente obtenidas de su peso (g) y dimensiones (largo y ancho, cm). Las macetas se regaron cada 4 días durante 6 meses.

Se observó la sobrevivencia, se secaron y pesaron las plantas para obtener el peso seco (g). Los datos se analizaron utilizando ANOVAs, teniendo como variables de respuesta la proporción de sobrevivientes por tratamiento y el peso seco, como covariable el peso inicial (g) (Zar, 1999).

Resultados

1 Descripción del sistema

La densidad de plantas adultas, en los tres ambientes estudiados no difirió entre ellos ($x = 693.3$ ind/ha; $P < 0.73$, Tabla 1). Incluyendo a los frutos enraizados, la densidad aumentó 3.9 veces en la Bajada, mientras que en la Ladera-Pie de Monte e Interdunas aumentó 1.3 y 1.8 veces respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Cantidad y densidad de plantas adultas de *Opuntia microdasys* en los tres ambientes estudiados.

Sitio	Area muestreada (m ²)	Plantas adultas	Densidad ind/Ha	Plantas*es-tablecidas	Densidad* ind/Ha
Bajada	1500	100	666.7	393	2620
Ladera - Pie de Monte	1400	110	785.7	146	1042.9
Interdunas	1600	102	637.5	188	1175
Total	4500	312	693.3	727	1615.6

*Plantas adultas sumadas a los frutos abortados que enraizaron.

Este cambio en las densidades está determinado por la frecuencia del reclutamiento vegetativo, siendo la Ladera-Pie de

Se observó la sobrevivencia, se secaron y pesaron las plantas para obtener el peso seco (g). Los datos se analizaron utilizando ANOVAs, teniendo como variables de respuesta la proporción de sobrevivientes por tratamiento y el peso seco, como covariable el peso inicial (g) (Zar, 1999).

Resultados

1 Descripción del sistema

La densidad de plantas adultas, en los tres ambientes estudiados no difirió entre ellos ($x = 693.3$ ind/ha; $P < 0.73$, Tabla 1). Incluyendo a los frutos enraizados, la densidad aumentó 3.9 veces en la Bajada, mientras que en la Ladera-Pie de Monte e Interdunas aumentó 1.3 y 1.8 veces respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Cantidad y densidad de plantas adultas de *Opuntia microdasys* en los tres ambientes estudiados.

Sitio	Area muestreada (m ²)	Plantas adultas	Densidad ind/Ha	Plantas*establecidas	Densidad* ind/Ha
Bajada	1500	100	666.7	393	2620
Ladera - Pie de Monte	1400	110	785.7	146	1042.9
Interdunas	1600	102	637.5	188	1175
Total	4500	312	693.3	727	1615.6

*Plantas adultas sumadas a los frutos abortados que enraizaron.

Este cambio en las densidades está determinado por la frecuencia del reclutamiento vegetativo, siendo la Ladera-Pie de

Monte e Interdunas los ambientes menos adecuados para el reclutamiento de frutos enraizados, y la Bajada en el que se presenta el mayor reclutamiento (293 frutos enraizados) y esta diferencia fue altamente significativa ($P < 0.0001$, Tabla 2).

Tabla 2. Densidad de hijos sexuales y vegetativos por hectárea provenientes de cladodios, frutos abortados y de semillas en los tres ambientes estudiados. (porcentaje respecto a total por sitio).

Sitio	Hijos provenientes de			Total
	Cladodios	Frutos abortados	Semillas	
	Observados y esperados			
Bajada	6.7 (0.3%)	1953.3 (99.3%)	6.7 (0.4%)	1966.7 (67.5%)
	60.6 (3.1%)	1854 (94.3%)	52.2 (2.6%)	
Ladera - Pie de Monte	14.3 (4.3%)	257.1 (76.6%)	64.3 (19.1%)	335.7 (11.5%)
	10.3 (3.1%)	316.5 (94.3%)	8.9 (2.6%)	
Interdunas	68.8 (11.2%)	537.5 (87.8%)	6.3 (1.0%)	612.6 (21.0%)
	18.9 (3.1%)	577.5 (94.3%)	16.2 (2.6%)	
Total	89.8 (3.1%)	2747.9 (94.3%)	77.3 (2.6%)	2915

El porcentaje de frutos abortados (cantidad de frutos en el suelo/cantidad de frutos totales) fue significativamente mayor en la Ladera-Pie de Monte (52.91 %) y en la Bajada (49.67 %) que en la zona de Interdunas (29.59 %), donde hay mayor cantidad de frutos en pie (no abortados; $P < 0.001$, Tabla 3).

Tabla 3. Medias de las características de las plantas madre de *O. microdasys* en los tres ambientes y probabilidad de diferencias estadísticas resultado de diferentes ANOVAs aplicados a cada variable comparando entre sitios, (desviación estándar).

Promedios de características por planta	Ambiente			Promedio	P
	Bajada	Ladera - Pie de Monte	Inter.-dunas		
Cladodios	96.26 (105.45)	129.43 (149.67)	78.28 (89.74)	102.08 (120.28)	<0.001
Frutos en pie (no abortados, con semillas)	13.14* (24.77)	6.93 (15.09)	18.55* (47.82)	12.72 (32.26)	<0.03
Frutos abortados (en suelo)	12.97 (19.34)	7.67* (12.96)	7.71* (16.34)	9.45 (16.45)	<0.06
Frutos totales	26.11* (22.06)	14.60 (14.03)	26.26* (32.08)	22.17 (24.36)	<0.01
Aborción (%)	49.67* (19.34)	52.91* (9.91)	29.59 (12.15)	44.06 (12.53)	<<0.00 1
Hijos (frutos abortados enraizados)	2.93 (4.61)	0.33* (0.80)	0.84* (2.81)	1.33 (3.29)	<0.06
Frutos sacrificados ⁺	0 (0)	0.11 (0.60)	0.09 (0.51)	0.07 (0.46)	>0.05
Volumen promedio por planta (m ³) [calculado como una esfera]	6.13 (7.23)	11.50 (15.67)	4.93 (6.05)	7.64 (11.09)	<0.003
Ángulo del sustrato (pendiente)	9.96 (1.88)	30.71 (10.20)	0.69 (0.39)	14.24 (14.14)	<0.02

⁺ Frutos abortados que se quedan atrapados entre los cladodios y no llegan al suelo.

* Indica grupos que no difieren utilizando contrastes ortogonales (JMP, SAS 1995)

Al analizar la cantidad de frutos producidos por ambiente, se encontró que la Bajada así como la zona de Interdunas producen más frutos que la Ladera-Pie de Monte (Tabla 4). Al caracterizar

a las plantas madre y su posible efecto sobre la producción diferencial de tunas y su relación con la frecuencia de la propagación en cada ambiente, se encontró que la producción de frutos totales por sitio fue mayor en los ambientes Bajada e Interdunas que en la Ladera-Pie de Monte, aunque no fue significativa ($P < 0.06$; Tabla 4). Todos los frutos enraizados encontrados provenían de frutos de flor abierta, es decir que completó la antesis y cerró; no hubo un solo caso de frutos enraizados de flor cerrada.

Tabla 4. Productividad de frutos, frutos en pie (con semilla), frutos abortados y frutos provenientes de flor abierta, por hectárea de cada sitio de estudio.

Sitio	Frutos totales/Ha	Frutos con semilla /Ha	Frutos abortados/Ha	*Frutos de flor abierta
Bajada	17407	8760	8647	5553
Ladera Pie de Monte	11557	5528	6029	4836
Interdunas	16794	11881	4913	4488

* Frutos en el suelo que provenían de una flor abierta que posteriormente cerró.

En la zona de Interdunas la distribución de los frutos debajo de las plantas madre o nodriza fue más o menos uniforme, mientras que en la Ladera-Pie de Monte se nota una tendencia a ocupar los sectores SO, O y NO, debido a la inclinación del sustrato. Asimismo, en la Bajada se puede observar un patrón parecido a la Ladera-Pie de Monte, sin embargo la cantidad de frutos

enraizados se encuentra un poco más repartida entre los diferentes sectores, además de presentar la mayor densidad de frutos enraizados ($\chi^2 = 351.88$, g.l. 14; Fig. 5).

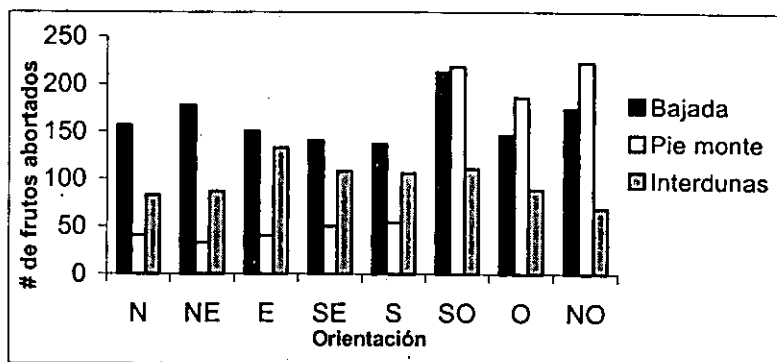


Figura 5. Cantidad de frutos abortados en cada sector debajo de la planta madre o focal por sitio.

El porcentaje de frutos enraizados difiere entre ambientes, siendo la Bajada el sitio que presenta un mayor porcentaje de frutos enraizados respecto a los frutos abortados, muy por encima de los otros dos ambientes, sobre todo de la Ladera-Pie de Monte (Tabla 5). En general, existe una correlación positiva de los tres ambientes, a un mayor número de frutos abortados (en el suelo) un mayor número de frutos enraizados ($R^2 = 0.22$; $P < 0.01$), así como una menor distancia promedio al centro de la planta madre, sobre todo en la Bajada.

Tabla 5. Cantidad de frutos abortados y porcentaje de frutos enraizados respecto a abortados por sitio.

Sitio	Frutos por Ha		% de frutos enraizados respecto a abortados	Distancia promedio a planta madre (cm)
	Abortados	Enraizados		
Bajada	8647	1953	22.6	44.61
Ladera - Pie de Monte	6029	257	4.3	88.85
Inter.-dunas	4913	538	10.9	57.79

El tamaño promedio de las tunas que no enraizan fue significativamente menor al de los frutos enraizados ($P < 0.05$, Tabla 6), sugiriendo que la probabilidad de enraizar está relacionada con el tamaño de los propágulos. Asimismo, la distancia promedio de las tunas abortadas no enraizadas a la planta madre fue mayor que la de los frutos enraizados ($X^2 = 81.381$, g.l. 14; Tabla 6), lo que posiblemente aumente la probabilidad de sobrevivencia y enraizamiento de los frutos al estar menos expuestos al sol.

Tabla 6. Promedios de tamaños y distancias en cm a la planta madre o nodriza de los frutos abortados enraizados y no enraizados (Desviación estándar).

	Frutos enraizados*	Frutos no enraizados
Tamaño (cm)	1.93 (0.76)	1.81 (0.79)
Distancia promedio a planta madre (cm)	44.92 (48.47)	63.55 (54.79)

*Los frutos enraizados tuvieron una cantidad promedio de cladodios de 1.28.

En cuanto a la distribución de los frutos debajo de las plantas madre se puede observar que únicamente en la Ladera-Pie de Monte existen diferencias o sesgos en la cantidad de frutos en cada uno de los 8 sectores (Fig. 6), esto debido probablemente a la inclinación del sustrato.

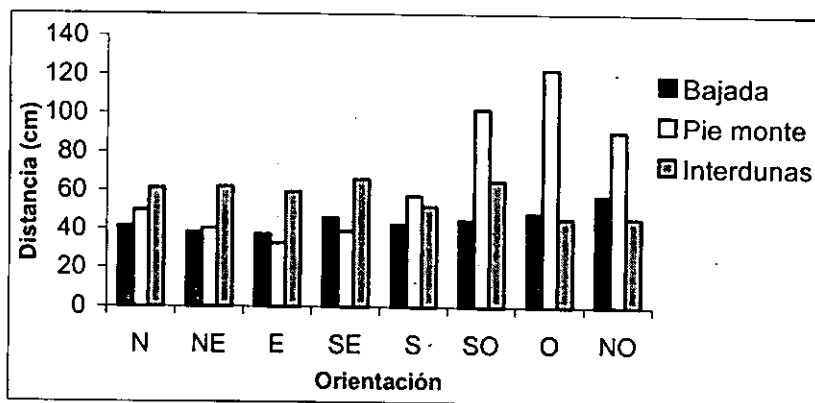


Figura 6. Distancia promedio observadas de los frutos abortados a la planta madre o focal (cm) en cada sector por sitio.

Pendiente y sustrato

La pendiente promedio de la Bajada fue de 9.96° , en la zona de Interdunas fue de 0.69° mientras que en la Ladera-Pie de Monte fue de 30.71° (Tabla 3). El tipo de suelo de cada sitio fue grava-arena para la Bajada, pedregoso para la Ladera-Pie de Monte y arena para la zona de Interdunas.

Microambiente, radiación fotosintéticamente activa (RFA)

Se sacó el promedio de los datos de las 4 plantas, por día y por sector. Las mediciones de RFA se realizaron el 16 de mayo de 1999. La cantidad de RFA disminuye considerablemente al estar más cerca de la planta madre o nodriza, sobre todo a las 14 horas que la radiación es prácticamente el doble a las distintas distancias (Figura 7). Los propágulos que caen más cerca de la planta madre tienen un mejor microclima, gracias a la sombra generada por la nodriza, y con ello mayores oportunidades de establecimiento y sobrevivencia. Esto concuerda con lo observado en campo, donde la distancia promedio de frutos enraizados es menor a 50 cm (Tabla 6).

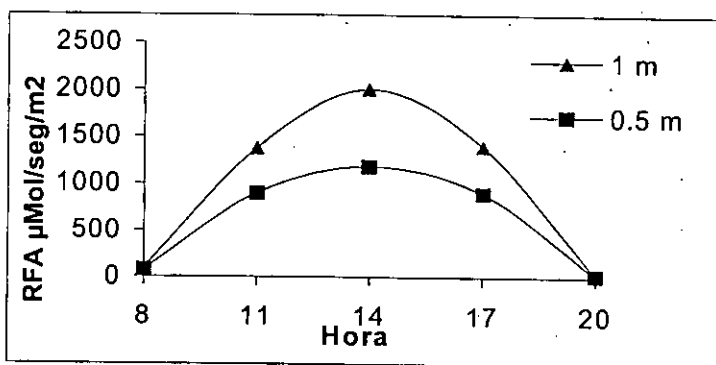


Figura 7. Radiación fotosintéticamente activa a 0.5 m y a 1 m de distancia del centro de la planta madre.

Los sectores reciben distintas radiaciones a lo largo de un día, los que reciben mayor radiación se esperaría que presentaran una menor cantidad de hijos vegetativos que los sectores que reciben menor radiación (Tablas 7 A y 7 B).

Tabla 7 A. Promedio de RFA por hora en cada sector debajo de las plantas focales a un metro de distancia del centro de la planta madre.

Hora \ Sector	N	NE	E	SE	S	SO	O	NO	Promedio
8:00	101	100.75	104.75	103	92.5	87.75	93.5	95	97.28
11:00	1517.5	1547.5	1552.5	1590.8	1487.5	1229	547.25	1575	1380.88
14:00	2050	2067.5	2017.5	1907.5	2047.5	2045	2072.5	1807.5	2001.88
17:00	1442.5	1447.5	1112.8	1435	1472.5	1480	1430	1410	1403.79
20:00	21.25	27.25	23	30.75	33.25	23	22	23.75	25.53
Promedio del día	1026.5	1038.1	962.1	1013.4	1026.7	972.95	833.05	982.25	981.88

Tabla 7 B. Promedio de RFA por hora en cada sector debajo de las plantas focales a medio metro de distancia del centro de la planta madre.

Hora \ Sector	N	NE	E	SE	S	SO	O	NO	Promedio
8:00	91.75	86.25	83.75	79.25	68.75	60.25	71.25	84.75	78.25
11:00	1507.5	1173.8	1420	1505	817.5	146.5	154.75	169.5	861.81
14:00	1122	1331.5	1091.3	2005	1564.3	1122.5	178.25	1099.5	1189.28
17:00	769	159.25	155.5	493	1420	1422.5	1387.5	1402.5	901.16
20:00	22.25	19.75	17	23	26.5	22.25	20.5	17.75	21.13
Promedio del día	702.5	554.1	553.5	821.05	779.4	554.8	362.45	554.8	610.33

Muestreo de frutos abortados para corroborar presencia de semillas

Solamente en uno de los frutos colectados en la Bajada se encontraron semillas (sin conocer su número ni viabilidad), lo que representa el 1.11% de los 90 frutos colectados en ese sitio y el 0.43% de los 230 frutos totales recolectados para este muestreo (Tabla 8), por lo que en general se pueden considerar "frutos vacíos". Cabe mencionar que el fruto colectado del suelo que sí presentó semillas no presentó raíces ni cladodios y es posible que haya caído a causa de algún parásito.

Tabla 8. Presencia o ausencia de semillas en los frutos abortados de *Opuntia microdasys*, colectados en los tres sitios de estudio.

Sitio	Cantidad de frutos muestreados	Frutos con semillas	Porcentaje de frutos en el suelo con semillas	Promedio de cantidad de semillas en 100 frutos no abortados *
Bajada	90	1	1.11 %	
Ladera - Pie de Monte	50	0	0	
Interdunas	90	0	0	
Total	230	1	0.43 %	103 ± 5

* Muestreo de 100 frutos en pie tomados al azar de *O. microdasys*, (Mandujano, datos no publicados). En los 100 frutos muestreados se encontraron semillas.

2 Experimentos de dispersión y de factores que afectan el enraizamiento

2.1 Experimento de dispersión.

De los tres ambientes estudiados, se pudo observar que en promedio los frutos abortados se alejan menos de la planta madre o nodriza en la Bajada (47.13 cm), mientras que en donde más se alejan de la planta nodriza es en la zona de Interdunas y en la Ladera-pie de monte (Anexo: Tabla 1; Tabla 9, $P < 0.0001$). Los frutos lanzados caen con mayor frecuencia en la misma dirección en la que ocurre el lanzamiento, y las distancias que recorren difieren entre orientaciones (Anexo: Tabla 1.1, $P < 0.0001$).

Tabla 9. Distancias promedio recorridas (cm) en el experimento de dispersión de los frutos de *O. microdasys* por los frutos en los distintos sectores en los sitios estudiados. Desviación estándar entre paréntesis.

Orientación* Sitio+	a N		a NE		a E		a SE		a S		a SO		b O		b NO		Promedio		
	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	
Bajada a	44.3	33.35	37.4	49.75	41.25	52.45	61.15	57.4	47.13										
	(13.84)	(14.85)	(22.51)	(21.35)	(23.33)	(24.04)	(24.0)	(21.32)											
	10	76	2	86	2	91	5	98	7	90	25	130	28	104	8	92			
Ladera - Pie de Monte b	42.2	49.75	42.95	54.7	63.45	78.35	83.15	66.2	60.09										
	(17.42)	(22.17)	(24.69)	(22.6)	(17.36)	(26.8)	(27.41)	(26.51)											
	16	82	1	82	15	115	30	102	32	130	36	137	6	122	21	106			
Inter- dunas b	59.05	75.15	62.05	64.95	52.8	50.45	57.55	74.45	62.06										
	(26.22)	(31.32)	(29.89)	(29.34)	(19.51)	(39.54)	(29.7)	(42.53)											
	5	109	27	140	9	137	23	116	4	115	15	115	24	150	16	125			

*Las letras negritas indican los grupos que difieren entre sí. Prueba de contrastes ortogonales. $F = 26.1$, g.l. = 1, $P < 0.0001$

+ Las letras negritas indican los grupos que difieren entre sí. Prueba de contrastes ortogonales. $F = 32.37$, g.l. = 1, $P < 0.0001$

2.2 Experimento para comprobar los efectos de los factores agua, luz y tamaño inicial del fruto, en la propagación vegetativa por medio de frutos abortados en la RBM.

En el caso del agua, fue imposible que el riego se llevara a cabo de acuerdo al diseño planteado debido a la presencia de lluvias. Se analizó este factor para buscar diferencias entre las plantas sin riego y aquellas con riego por el tratamiento inicial (un mes de riego), pero no hubo diferencias significativas (Tabla 10). El porcentaje de sobrevivencia de los frutos con tratamiento de riego fue $36.25 \% \pm 1.32$ a 0% de extinción de RFA; $71.25 \% \pm 0.93$ a 43% de extinción de RFA y $75 \% \pm 0.92$ a 70% de extinción de RFA, mientras que el porcentaje de sobrevivencia para los frutos sin riego fue de $42.5 \% \pm 1.22$ a 0% de extinción de RFA; $77.5 \% \pm 0.91$ a 43% de extinción de RFA y $80 \% \pm 0.83$ a 70% de extinción de RFA

Tabla 10 Significancia estadística de Porcentaje de Sobrevivencia en experimento en RBM.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Modelo	6	3.7013	0.6168	9.11	0.0001
Luz	2	3.5981	1.7991	52.39	0.004
Maceta[luz]	3	0.102	0.034	0.5	0.7
Tamaño promedio del fruto	1	0.0138	0.0138	0.2	0.7
Riego	1	0.0051	0.0051	0.061	0.081

El peso seco de los frutos que sobrevivieron y enraizaron no se vio afectado por ninguno de los factores probados (en este caso sólo la extinción de RFA), ya que no se presentan diferencias significativas entre tratamientos ($0.48 \text{ g} \pm 0.02$ a 0 % extinción RFA; $0.47 \text{ g} \pm 0.02$ a 43 % extinción RFA; $0.49 \text{ g} \pm 0.02$ a 70 % extinción RFA). Esto sugiere que el fruto enraizado, en promedio tiene las mismas dimensiones (Anexo: Tabla 2; $P = 0.9087$).

El porcentaje de sobrevivencia depende del tipo de luz, ya que en los frutos enraizados que estaban en tratamientos de sombra hubo una sobrevivencia mucho mayor que en los expuestos, $39.37 \% \pm 4.97$ a 0 % extinción RFA; $74.37 \% \pm 3.63$ a 43 % extinción RFA y $77.5 \% \pm 3.44$ a 70 % extinción RFA (Fig. 8; Tabla 10, $P = 0.004$).

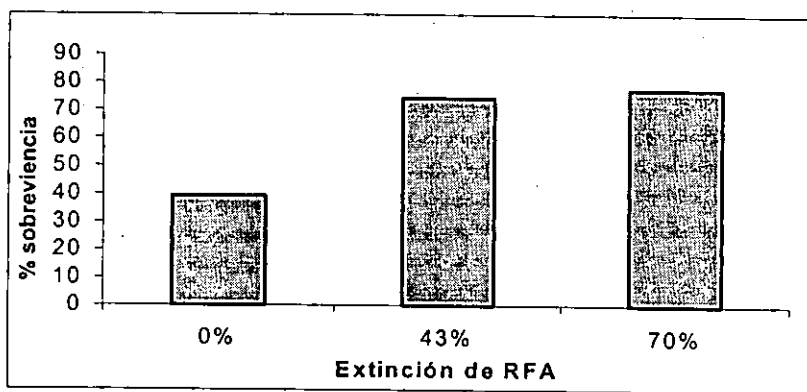


Figura 8. Porcentaje de sobrevivencia de frutos de *Opuntia microdasys* en tres diferentes tratamientos de extinción de radiación fotosintéticamente activa.

El número promedio de cladodios por tratamiento en los frutos enraizados depende del tipo de luz, ya que se observó que en los tratamientos con sombra los frutos enraizados produjeron más cladodios (0.55 ± 0.08 cladodios/fruto a 0 % extinción de RFA; 1.61 ± 0.09 cladodios/fruto 43 % extinción de RFA; 1.81 ± 0.09 cladodios/fruto 70 % extinción de RFA; Anexo: Tabla 3; $P = 0.0094$) que en aquellos creciendo sin protección de RFA.

El peso seco de los cladodios depende del tipo de luz y del tamaño del fruto, ya que los cladodios formados en las tunas con sombra fueron de mayor tamaño que las expuestas a cielo abierto ($0.04 \text{ g} \pm 0.006$ a 0 % extinción RFA; $0.16 \text{ g} \pm 0.01$ a 43 % extinción RFA; $0.18 \text{ g} \pm 0.01$ a 70 % extinción RFA; Anexo: Tabla 4; $P = 0.0084$).

2.3 Experimento para probar los efectos de tipo de madre y sitio de origen, en el Instituto de Ecología, UNAM.

En los resultados obtenidos se puede observar que la planta madre tiene una incidencia directa en cuanto a su descendencia, ya que la sobrevivencia de los frutos, el peso seco de los frutos, cantidad de raíces producidas por fruto, cantidad de areolas por fruto de donde se producen estas raíces y la cantidad de cladodios producidos por fruto dependen del tipo de planta madre que los produjo (Tabla 11), las madres siempre dieron un

valor de P menor a 0.05, por lo tanto, a mayor tamaño de madre mayor sobrevivencia; mientras que el sitio de origen de la planta madre no presenta diferencias significativas para cada variable dependiente examinada.

Tabla 11. Resultados del experimento de la RBM, porcentaje de sobrevivencia por sitio, así como medias de los valores obtenidos de los tres sitios estudiados.

	Bajada	Ladera-Pie de Monte	Interdunas
Sobrevivencia (%)	50	54.17	66.67
Promedio de peso seco (g)	0.41 ± 0.17	0.4 ± 0.16	0.44 ± 0.14
Promedio de raíces producidas	2.18 ± 2.54	2.21 ± 2.26	2.85 ± 2.08
Promedio de areolas donde se producen las raíces	2.04 ± 2.4	2.09 ± 2.12	2.85 ± 2.03
Promedio de cladodios por fruto enraizado	0.88 ± 1.25	1.08 ± 1.35	1.48 ± 1.51

Discusión

Uno de los problemas de la reproducción sexual en plantas de ambientes áridos es el establecimiento de plántulas, ya que son muy depredadas, por lo que la frecuencia de reclutamiento por este medio generalmente es bastante baja (Nobel, 1988; Mandujano *et al.* 1998). En cambio las estructuras vegetativas que pueden servir para la propagación son muy resistentes, ya que tienen más recursos porque son de mayor tamaño, además

valor de P menor a 0.05, por lo tanto, a mayor tamaño de madre mayor sobrevivencia; mientras que el sitio de origen de la planta madre no presenta diferencias significativas para cada variable dependiente examinada.

Tabla 11. Resultados del experimento de la RBM, porcentaje de sobrevivencia por sitio, así como medias de los valores obtenidos de los tres sitios estudiados.

	Bajada	Ladera-Pie de Monte	Interdunas
Sobrevivencia (%)	50	54.17	66.67
Promedio de peso seco (g)	0.41 ± 0.17	0.4 ± 0.16	0.44 ± 0.14
Promedio de raíces producidas	2.18 ± 2.54	2.21 ± 2.26	2.85 ± 2.08
Promedio de areolas donde se producen las raíces	2.04 ± 2.4	2.09 ± 2.12	2.85 ± 2.03
Promedio de cladodios por fruto enraizado	0.88 ± 1.25	1.08 ± 1.35	1.48 ± 1.51

Discusión

Uno de los problemas de la reproducción sexual en plantas de ambientes áridos es el establecimiento de plántulas, ya que son muy depredadas, por lo que la frecuencia de reclutamiento por este medio generalmente es bastante baja (Nobel, 1988; Mandujano *et al.* 1998). En cambio las estructuras vegetativas que pueden servir para la propagación son muy resistentes, ya que tienen más recursos porque son de mayor tamaño, además

que no se tardan tanto en crecer o establecerse como una plántula a partir de una semilla (Arizaga, 1998; Mandujano *et al.* 1998).

La propagación vegetativa es muy importante, ya que permite la expansión de las poblaciones de genotipos “probados” en un ambiente (Anthony, 1954; Cook, 1985). En las zonas áridas muchas plantas se propagan vegetativamente. Al igual que *Opuntia microdasys*, otras plantas suculentas del mismo género y algunos agaves presentan propagación clonal a través de estructuras sexuales modificadas y también por partes vegetativas (ej. cladodios, esquejes) (Johnson, 1918; Anthony, 1954; Arizaga, 1998; Gentry, 1998; Mandujano *et al.* 1998). En el caso de *O. microdasys* se encontró que en los tres ambientes la tasa de reclutamiento vegetativo de frutos abortados es alta, debido a que la aborción de frutos también lo es, lo que incrementa el número de tunas en el suelo y esto incrementa la probabilidad que haya frutos que puedan enraizar, además que las plantas madre o nodriza generan condiciones microambientales propicias para el enraizamiento de los frutos caídos (frutos abortados).

La aborción de los frutos en las plantas puede estar relacionada con el tipo de sustrato en donde crece la planta. En este trabajo se pudo observar que en suelos rocosos hay una menor frecuencia de reclutamiento vegetativo de frutos

abortados que en suelos de grava y/o arena. Para explicar la aborción de frutos se ha visto que las plantas en su periodo de floración normalmente empiezan a formar muchas más flores que la cantidad de frutos que pueden “alimentar” o mantener, por lo que aborta gran parte de éstos, con el fin de que los frutos que mantenga formen semillas viables (Stephenson, 1981). Existen otras teorías, en las cuales se plantea que durante la formación y crecimiento de los frutos se da una aborción “selectiva” de éstos, para esto la planta aborta a todos los frutos, excepto a los que les proporcionó la cantidad necesaria de recursos (Stephenson, 1981; Haig y Westoby, 1988; Lee, 1988; Guitian, 1993). La inversión en los descendientes individuales se puede terminar, ya sea antes de comprometer mayor cantidad de recursos (aborción temprana) o después de que los frutos reciben parte de los recursos necesarios. Así, los frutos que no son abortados aumentarán su adecuación individual pero reducirán la cantidad de recursos disponibles para otros frutos. Todas estas estrategias son costosas para la planta, por lo que Stephenson (1981) a identificado 3 tipos de ventajas que han sido propuestas para compensar estos costos:

- 1 Existen flores sobrantes o extras, las cuales pueden servir de reserva en caso de pérdidas por estrés ambiental impredecible, depredación, o enfermedad, y permiten que

- la producción de frutos se ajuste a fluctuaciones en los niveles de recursos.
- 2 Las flores extras se pueden favorecer por selección por una contribución mayor de machos a la adecuación, al haber más polen disponible.
 - 3 La aborción selectiva puede aumentar la calidad de los frutos o de las semillas.

La producción de semillas está limitada por la cantidad de polen o de recursos. Si la nutrición de los frutos está determinada dependiendo de donde crezca el fruto en la planta, entonces algunas flores podrían estar limitadas por polen y otras de la misma planta podrían estar limitadas por recursos (Haig y Westoby, 1988).

En experimentos realizados con plantas bajo distintos tratamientos de fertilizantes, se encontró que hubo interacción entre el genotipo y el ambiente, lo que incluía el número de frutos, por lo que la adecuación promedio de los diferentes genotipos probablemente varíe marcadamente con los cambios en el ambiente natural (Bell, 1987).

Posiblemente las plantas reproductivas de *O. microdasys* se encuentran en sitios en donde no cuentan con muchos recursos para mantener a sus frutos por la escasez de agua u otros factores, por lo que adoptan esta estrategia de aborción de

frutos para su reproducción asexual. A estos nopales les resulta "conveniente" abortar los frutos al poco tiempo de comenzar su desarrollo, para no desperdiciar recursos (como para la formación de semillas, de sustancias de reserva o de azúcares) en los frutos que vaya a abortar, por lo que éstos generalmente no contienen semillas, así que sexualmente para la planta no son de ninguna ayuda. Sin embargo, estos "frutos vacíos" presentan una alta frecuencia de reclutamiento vegetativo, ya que pueden enraizar para originar un nuevo individuo de la población. Un problema es que si los frutos son abortados en una etapa muy temprana de su desarrollo, entonces es probable que sean de un tamaño pequeño, y por ello pueden tener menor probabilidad de establecerse.

Existe una producción diferencial de frutos en los tres ambientes estudiados, siendo la Ladera-Pie de Monte la de menor producción, así como el sitio que presenta menos vástagos vegetativos por planta madre y el mayor porcentaje de aborción.

En el sitio donde se encontró un mayor reclutamiento vegetativo (frutos enraizados) a partir de frutos abortados por planta fue en la Bajada, muy por encima de los otros dos sitios. Este sitio aparentemente es el que presenta las mejores características para el enraizamiento de los frutos abortados; probablemente las características físicas del sustrato sean un

factor importante, ya que en la Ladera-Pie de Monte el sustrato es muy rocoso, lo que provoca que haya pocos lugares propicios para enraizar; mientras que en la zona de Interdunas hay también una baja frecuencia de reclutamiento, pero se puede deber a que es el sitio que presenta el menor porcentaje de aborción, por lo que hay menor disponibilidad de frutos en el suelo. Por otro lado, la selección dependiente de la frecuencia puede favorecer el establecimiento y la sobrevivencia de nuevos propágulos, ya que las probabilidades de éxito de un propágulo están relacionadas negativamente al número de otros propágulos de la cohorte creciendo al mismo tiempo en el mismo lugar (Haig y Westoby, 1988).

Asimismo se observó que los únicos frutos que enraizan son los frutos que completaron la antesis; no se encontró ni un solo fruto enraizado que proviniera de flor cerrada (botón floral). Aun cuando la estructura que enraiza es el tallo que cubre al fruto (pericarpelo; Barthlott y Hunt, 1993), y éste no está involucrado en la reproducción sexual inmediata, tal vez el hecho de que haya un evento floral le confiere características que le permiten enraizar.

La cantidad de frutos abortados que se pueden encontrar por sector debajo de las plantas focales depende por un lado de la inclinación del sustrato como factor físico, y por el otro de las

condiciones microambientales que las plantas nodriza generan debajo de ellas.

La distancia a la planta madre o nodriza es otro factor determinante para el establecimiento de los frutos, ya que se observó que los frutos enraizados están a una distancia promedio menor que los frutos no enraizados, lo que sugiere que a menor distancia a la planta madre se genera un ambiente más propicio para el establecimiento; esto se puede deber a que al encontrarse más cerca de la planta nodriza tenga una menor incidencia de radiación fotosintéticamente activa, por lo tanto una menor temperatura y mejores características microambientales.

Del muestreo que se realizó para corroborar la presencia de semillas en los frutos abortados se encontró que sólo en uno de los 230 frutos recolectados había semillas (este se encontró en la Bajada), por lo que se estimó que sólo en el 0.43% de los frutos abortados se pueden encontrar semillas, aunque no se sabe si esas semillas son o no viables, mientras que en un muestreo de 100 frutos en pie (en la planta madre) se encontró que el 100 % de los frutos presentaban semillas (103 ± 5) con una alta viabilidad (47.5 ± 13 %; Mandujano, datos no publicados). Aunque el reclutamiento de nuevos individuos por vía sexual es muy bajo (Mandujano *et al.* 1998), y este estudio (Tabla 2).

En el experimento de dispersión se pudo observar que en donde más se alejaron los frutos del centro de la planta madre o nodriza, en promedio, fue en la zona de Interdunas (Tabla 9), esto tal vez sea porque no hay “obstáculos” en el camino (ej. rocas, plantas), por lo que los frutos pueden rodar libremente por la arena, aunque también se observa en los datos que la zona de Interdunas es el sitio con mayor desviación estándar. Las plantas adultas en esta zona tienen un “mogote” (acumulación de tierra) alrededor del tallo, lo que les puede servir a las tunas cuando caen como rampa de bajada para tomar velocidad y alejarse más de la planta nodriza, o visto de otra manera les impide físicamente quedarse bajo la planta madre al momento de caer, o acercarse a ella.

Sin embargo, en las distancias por sector así como en la cantidad de frutos por sector observadas en la descripción del sistema se puede ver que donde los frutos se encuentran más alejados del centro de la planta madre es en la Ladera-Pie de Monte (SO, O y NO; Fig. 6), donde es prácticamente el doble de la distancia que en los otros dos sitios. Esto seguramente se debe a que es el sitio donde se presenta la mayor pendiente de los tres estudiados. En la Ladera-Pie de Monte, al caer los frutos rebotan con las rocas, en cambio en la zona de Interdunas los frutos caen y ruedan por el suelo alejándose de la planta madre; se podría decir que son dos modos distintos de dispersión, ya que en uno

de los ambientes el fruto se aleja a "saltos" o rebotando y en el otro se aleja rodando. El problema para el establecimiento de los propágulos es que mientras más se alejen de la planta madre, mayor será la incidencia de RFA sobre ellos, lo que disminuirá su probabilidad de sobrevivir. Ya que estar más cerca de la planta madre aumenta la probabilidad de sobrevivir, entonces se está favoreciendo la formación de colonias de clones, por lo que la poza genética de la población total tenderá a disminuir, lo que puede traer consecuencias para la población en general, ya que las características ambientales son estocásticas o también pueden perjudicarlas alguna otra presión como enfermedades y parásitos (Cook, 1985).

Por lo tanto, la propagación vegetativa presenta como ventajas ecológicas el rápido establecimiento de un genotipo en un sitio dado, la rápida propagación y colonización del sitio (Bell, 1987), así como su baja depredación, pero por el otro lado, presenta baja variabilidad genética, lo que no es conveniente para las plantas madre, ya que se pueden suscitar cambios en cualquier momento (presiones de selección) y no existe la plasticidad genética para sobrevivir a estos cambios. La reproducción sexual presenta una alta variabilidad genética gracias a la recombinación, lo que le confiere una mayor resistencia y capacidad de adecuación a cambios ambientales o cualquier tipo de presión (Cook, 1985), aunque algunos de los

problemas que presenta son la baja tasa de reclutamiento que existe por ésta vía en algunas plantas (Mandujano *et al.* 1998), las características necesarias para la germinación y establecimiento de las semillas, así como la alta depredación de plántulas (Nobel, 1988; Mandujano *et al.* 1998; Montiel y Montaña, 2000).

Los frutos abortados, al igual que las semillas, son dispersados por algún medio, y al quedar en algún lugar en donde encuentra buenas condiciones se pueden establecer como un nuevo individuo, con la misma información genética que la planta madre. Pero para establecerse presenta menos presiones que las semillas y plántulas, ya que no son tan depredados, ni tienen que sufrir el cambio de metabolismo (Altesor *et al.* 1992).

En el experimento de la RBM se obtuvo que la sobrevivencia de los frutos depende de la cantidad de RFA que recibe el propágulo, ya que en los tratamientos de frutos expuestos (0% de extinción de RFA) la sobrevivencia fue mucho menor que en los otros dos tratamientos (43% y 70% de extinción de RFA; Figura 7). Esto habla de que el efecto nodriza es muy importante para el establecimiento de nuevos individuos, ya que si los frutos caen lejos de la planta madre o nodriza entonces la radiación será muy intensa, lo que dificultará su establecimiento, disminuyendo así la frecuencia de reclutamiento. Estos resultados concuerdan con los obtenidos

para propagación vegetativa de otras especies de opuntias y cactus (Steenbergh y Lowe, 1969; Nolasco y Diaz-Rondero, 1997; Mandujano *et al.* 1998). También es similar con resultados obtenidos de reclutamiento vía sexual (plántulas) en otra especie de *Opuntia* por Mandujano *et al.* (1998), aunque es importante señalar que la sobrevivencia de frutos abortados es mayor que la de plántulas.

Por lo tanto, la propagación vegetativa se ve favorecida por las características microambientales generadas por la madre. Al igual que para las plántulas, la presencia de plantas nodriza aumenta y en algunos casos determina el establecimiento de individuos (Mandujano *et al.* 1998). En otros trabajos se ha reportado que en sombras intermedias (aproximadamente 40% de extinción de RFA), la sobrevivencia de cladodios aumenta considerablemente (Mandujano *et al.* 1998). En este caso, la drástica reducción de insolación y temperatura generada por la planta madre incrementó la probabilidad de establecimiento de frutos enraizados. La disminución de temperatura y luz crea un ambiente menos extremo (Nobel, 1988; Mandujano *et al.* 1998).

Muchas de las tunas, al enraizar comienzan a desarrollar cladodios, pero la cantidad de éstos dependerá del tipo de luz, ya que se vio que las tunas totalmente expuestas (0% extinción de RFA) produjeron muchos menos cladodios que las tunas que

estaban con algún tipo de extinción de RFA, además que los cladodios producidos eran de una menor biomasa. En los frutos enraizados en tratamiento expuesto (0 % de extinción RFA) los cladodios únicamente salían de las areolas de la parte inferior del fruto, esto se puede deber a que los meristemos de las areolas expuestas se dañan por exceso de radiación y no son capaces de generar una nueva estructura, o simplemente que el exceso de radiación no permita el desarrollo de los cladodios nuevos.

En el experimento del Instituto de Ecología se observó que el tamaño de la planta madre o efecto materno es determinante para el establecimiento de frutos abortados, ya que las tunas provenientes de plantas más grandes presentaron mayor sobrevivencia. La teoría predice que el éxito de la reproducción vegetativa está relacionado con el tamaño del propágulo, lo que puede reflejar la cantidad de recursos almacenados. Por lo tanto, frutos más grandes tienen una mayor probabilidad de enraizar que frutos pequeños. El tamaño del fruto o propágulo depende del tamaño de la planta madre, y por su parte, el tamaño de la planta madre y la orientación de sus cladodios dependen de la cantidad de radiación que ésta recibe (Nobel, 1980, 1981, 1982); por otra parte, la orientación de los cladodios determinará la productividad de la planta (Rodríguez *et al.* 1976). Esta característica es especialmente importante en

zonas áridas donde los organismos dependen de los recursos almacenados para poder sobrevivir en un ambiente con recursos escasos y en temporadas muy esporádicas de precipitación (Nobel, 1988). Esto contrasta con los resultados obtenidos para la zona de Interdunas, en donde se puede observar la mayor sobrevivencia de tunas, pero las plantas en promedio son de menor tamaño; le sigue en sobrevivencia la Ladera-Pie de Monte, que fue el sitio con las plantas más grandes en promedio. También se puede observar que el promedio de peso seco de los frutos de los tres ambientes no varió, aunque la cantidad de raíces producidas por fruto si fue diferente en cada ambiente, ya que las tunas de la zona de Interdunas presentaron la mayor cantidad de raíces, lo que puede haber determinado este porcentaje mayor de sobrevivencia.

Por otro lado, hay que tener en cuenta que este experimento se realizó en un invernadero con condiciones controladas y "óptimas", por lo que tal vez estas diferencias ecológicas sólo se expresan en condiciones de estrés.

Se observó que el sitio de origen de las plantas madre no es un factor determinante en el establecimiento o reclutamiento de frutos abortados como nuevos individuos de la población, ya que no hubo diferencias significativas entre sitios.

Por lo tanto, la reproducción sexual de *Opuntia microdasys* en la RBM es un evento poco frecuente, por lo que

esta planta normalmente se propaga vegetativamente a través de sus frutos abortados en los tres ambientes estudiados. Se observó que la mayor cantidad de descendientes provienen de frutos abortados, aunque es la estrategia dominante cabe mencionar que en la Ladera – Pie de Monte se encontró la mayor cantidad de descendencia por semillas, y en la zona de Interdunas la mayor cantidad de cladodios enraizados por hectárea. Además la propagación vegetativa por medio de frutos abortados se ve favorecida por el efecto nodriza de las plantas, al disminuir las presiones tales como la radiación, la depredación y la temperatura, entre otras. La cantidad de frutos que puede producir una planta puede estar inducida por el tipo de sustrato en donde crece dicha planta. La disponibilidad de frutos en el suelo depende de la tasa de aborción de las plantas en cada ambiente, y mientras más frutos aborten las plantas mayor podrá ser la cantidad de frutos enraizados, aunque el éxito en el enraizamiento depende probablemente (al igual que la producción de frutos) de las características del sustrato en donde caigan los frutos, siendo los sustratos rocosos en donde hay menor enraizamiento así como una menor producción de frutos y una mayor aborción; otro factor que influye en el enraizamiento de los frutos es la distancia a la planta madre, mientras más cerca de ella mayores probabilidades de enraizar, ya que si los frutos quedan en lugares expuestos (sin ningún tipo

de extinción de RFA) la sobrevivencia de los frutos disminuye considerablemente, aunque la sobrevivencia de los frutos también se ve influida por el efecto materno, ya que a plantas más grandes corresponden frutos más grandes que deberían de presentar una mayor sobrevivencia. Se corroboró que la gran mayoría de los frutos abortados no presenta desarrollo de semillas, mientras que los frutos en pie presentan semillas con una alta viabilidad (Mandujano, datos no publicados).

Conclusiones

- La propagación vegetativa a través de frutos abortados de *Opuntia microdasys* es el mecanismo dominante de regeneración de esta planta en la RBM.
- El tipo de sustrato puede influir en la producción de frutos así como en la tasa de aborción de frutos por planta.
- La probabilidad de enraizamiento y sobrevivencia de los frutos abortados depende en gran parte de la posición y distancia de los frutos con respecto a la planta madre o nódrica, así como del efecto materno.
- Se puede considerar que los frutos abortados generalmente no presentan semillas.

de extinción de RFA) la sobrevivencia de los frutos disminuye considerablemente, aunque la sobrevivencia de los frutos también se ve influida por el efecto materno, ya que a plantas más grandes corresponden frutos más grandes que deberían de presentar una mayor sobrevivencia. Se corroboró que la gran mayoría de los frutos abortados no presenta desarrollo de semillas, mientras que los frutos en pie presentan semillas con una alta viabilidad (Mandujano, datos no publicados).

Conclusiones

- La propagación vegetativa a través de frutos abortados de *Opuntia microdasys* es el mecanismo dominante de regeneración de esta planta en la RBM.
- El tipo de sustrato puede influir en la producción de frutos así como en la tasa de aborción de frutos por planta.
- La probabilidad de enraizamiento y sobrevivencia de los frutos abortados depende en gran parte de la posición y distancia de los frutos con respecto a la planta madre o nódrica, así como del efecto materno.
- Se puede considerar que los frutos abortados generalmente no presentan semillas.

Bibliografía

- Altesor, A; Ezcurra, E. y C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica*. Vol. 13(6): 777-785.
- Anthony, M. 1954. Ecology of the Opuntiae in the big bend region of Texas. *Ecology*. Vol. 35(3): 334-347.
- Arizaga, S. 1998. Biología reproductiva de *Agave macroacantha* Zucc. en Tehuacán Puebla. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 154 pp.
- Bell, G. 1987. Two theories of sex and variation. En *The Evolution of Sex and it's Consecuences*. Editado por S. C. Stearns. 117-134.
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. *The families and genera of vascular plants*. Vol. II: 161-197.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. 743 p.
- Burger, J. C. y Louda, S. M. 1995. Interaction of diffuse competition and insect herbivory in limiting brittle prickly pear cactus, *Opuntia fragilis* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, Vol. 82(12): 1558-1566.

- Callaghan, T. V., Carlsson, B. A., Jónsdóttir, I. S., Svensson, B. M. y S. Jonasson. 1992. Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos* 63: 341-347.
- Cook, R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Editado por Jackson, J. B. C., Buss, L. W. y Robert E. Cook. Yale University Press. pp. 259-296.
- Cornet, A. 1988. Principales Características Climáticas. In: C. Montaña (ed.). Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I Ambiente natural y humano. México. Instituto de Ecología. pp. 45-76.
- Franco A. C. y P. S. Nobel. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69: 1731-1740
- Frego, K. A. y R. J. Staniforth. 1985. Factors determining the distribution of *Opuntia fragilis* in the boreal forest of southeastern Manitoba. *Canadian Journal of Botany*. Vol. 63. 2377-2382.
- Gentry, H. S. 1998. Agaves of continental north america. The University of Arizona Press.

- Guitian, J. 1993. Why *Prunus maleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *American Journal of Botany*. Vol. 80(11): 1305-1309.
- Haig, D. y M. Westoby. 1988. Inclusive fitness, seed resources, and maternal care. En *Plant reproductive ecology*. Editado por J. Lovett Doust y L. Lovett Doust. 60-79. Oxford University Press, New York, N.Y.
- Harper, J. L. 1981. The concept of population in modular organisms. En *Theoretical Ecology: Principles and Applications, 2ª Edición*. Editado R. M. May, 57-77. Oxford: Blackwell.
- Harper, J. L. 1985. Modules, Branches, and the Capture of Resources. En *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Editado por Jackson, J. B. C., Buss, L. W. y Robert E. Cook. Yale University Press. pp. 1-34.
- Hicks, D. y A. Mauchamp. 2000. Population Structure and Growth Patterns of *Opuntia echios var. gigantea* along an Elevational Gradient in the Galápagos Islands. *Biotropica*. Vol. 32(2): 235-243.
- Johnson, D. S. 1918. The fruit of *Opuntia fulgida*. A study of perennation and proliferation in the fruits of certain cactaceae. Carnegie Institution of Washington, Washington. 62 pp.

- Kirk, R. E. 1995. Experimental design: procedures for the behavioral sciences. International Thompson Publishing Co. N.Y. EUA.
- Lee, T. D. 1988. Patterns of fruit and seed production. En *Plant reproductive ecology*. Editado por J. Lovett Doust y L. Lovett Doust. 179-202. Oxford University Press, New York, N.Y.
- Mandujano, M.C., C. Montaña y L. E. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitment so rare?. *American Journal of Botany*. Vol. 83(1): 63-70.
- Mandujano, M.C., Golubov, J. y Carlos Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*. Vol. 36: 259-266.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Méndez, I. y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology*. Vol. 86: 911-921.
- Maynard-Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. New York, Cambridge University Press.

- Maxwell, S. E. y Delaney, H. D. 1990. *Designing experiments and analyzing data. A model comparison perspective.* Wadsworth, Press, Belmont.
- Montaña, C. 1988. *Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.* Instituto de Ecología, México, D. F.
- Montiel, S., y C. Montaña. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology.* 146: 221-229
- Nobel, P. S. 1980. Interception of Photosynthetically Active Radiation by cacti of different morphology. *Oecologia.* Vol. 45: 160-166.
- Nobel, P. S. 1981. Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation, stem tilting, and height of cacti. *Ecology.* Vol. 62(4): 982-990.
- Nobel, P. S. 1982. Orientations of terminal cladodes of platyopuntias *Botanical Gazette.* Vol. 143(2): 219-224.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental Biology of Agave and Cacti.* Cambridge University Press. 270 pp.
- Nolasco, H. Vega-Villasante F. y A. Diaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments.* 36: 123-132

- Pinkava, D. 1997. Cactaceae: *Opuntia* Mill. Cholla, Prickly-pear, Nopal. En *A Flora of the Chihuahuan desert region*. Editado por Henrickson, J. y M. C. Johnston. Draft version 1.2, privately published by Hendrickson, Los Angeles. Vol. 1.
- Price, M. V. y N. M. Waser. 1982. Population structure, frequency-dependent selection and the maintenance of sexual reproduction. *Evolution*. 36:35-43.
- Rodríguez-Ortega C. E. 1998. ¿Explica la morfología de la cubierta de espinas la distribución espacial en el hábitat de algunas especies de cactáceas?: los casos de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura. ENEP-Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. 113 pp.
- Rodríguez, S. B., F. B. Pérez y D. D. Montenegro. 1976. Eficiencia fotosintética del nopal (*Opuntia* spp.) en relación con la orientación de sus cladodios. *Agrociencia*. 24: 67-77
- Rojas-Aréchiga., M. y C. Vazquez-Yañes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*. 44: 85-104.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 1994. Fisiología vegetal. Editorial Iberoamericana. México. 759 pp.

- SAS Institute. 1995. JMP Statistics and Graphics Guide. SAS Institute Inc. Cary.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at the saguaro national monument, Arizona. *Ecology*. Vol. 50(5): 825-834.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 12: 253-279
- Tiffney, B. H. y Karl J. Niklas. 1985. Clonal Growth in Land Plants: *A Paleobotanical Perspective*. En *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Editado por Jackson, J. B. C., Buss, L. W. y Robert E. Cook. Yale University Press. pp. 35-66.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan valley, Mexico. *Journal of Ecology*. 79: 961-971.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc. Englewood Cliffs.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Anexos

Tablas de valores estadísticos del experimento en la RBM

Tablas de Resultados de análisis estadísticos

Tabla 1. Análisis de varianza de dos vías de la dispersión de los frutos en experimento en RBM. Se prueba el sitio de origen de los frutos y la orientación en la que fueron lanzados como factores y la distancia recorrida por el fruto (cm) como variable de respuesta. Sección 2.1, página 43.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	<i>F</i>	<i>P</i> <
Modelo	23	79269.3	3446.9	5.3797	0.000001
Sitio	2	21047.117		16.4265	0.000001
Orientación	7	23852.598		5.3189	0.000001
Sitio*Orientación	14	34369.583		3.832	0.000001
Error	456	292134.15	640.65		

Tabla 1.1. Distancias promedio recorridas (cm) en el experimento de dispersión de los frutos de *O. microdasys* por los frutos lanzados en los distintas orientaciones (columna) y en que orientación cayerón (renglón) en los sitios estudiados. Desviación estándar entre paréntesis.

Bajada $F=2.45$, g.l. 23, 136, $P < 0.0001$

Orientación	a N		a S		a E		a O		a NE		a NO		b SE		b S-O	
N a	b 43.7 (14.63) n=17		-		-		-		c 52.5 (24.75) n=2		b 45 n=1		-		-	
	Mn 10	Mx 76	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 35	Mx 70	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
S b	-		b 45.65 (22.54) n=17		-		-		-		-		b 40 n=1		-	
	Mn -	Mx -	Mn 5	Mx 98	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
E b	-		a 17 n=1		b 36.29 (19.88) n=17		-		7 n=1		-		b 29 (29.7) n=2		-	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 2	Mx 73	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 8	Mx 50	Mn -	Mx -
O a	-		-		-		c 63.53 (23.95) n=17		b 42 n=1		c 60 n=1		-		d 84 n=1	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 25	Mx 130	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
NE b	b 40 n=1		-		a 7 n=1		42 n=1		b 30.59 (12.85) n=17		-		-		-	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 42	Mx 42	Mn 3	Mx 49	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
NO b	c 51.5 (9.19) n=2		-		-		c 57.5 (23.33) n=2		-		c 58.71 (22.77) n=17		-		-	
	Mn 45	Mx 58	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 41	Mx 74	Mn -	Mx -	Mn 28	Mx 104	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
SE a	-		-		b 38 n=1		-		-		-		c 52.77 (20.41) n=17		-	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 2	Mx 91	Mn -	Mx -
SO b	-		a 40 n=1		d 86 n=1		b 28 n=1		-		-		-		c 50.79 (23.49) n=19	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 7	Mx 90

Ladera-pie de monte $F=4.15$, g.l. 19, 140, $P < 0.0001$

Orientación	a N		a S		a E		a O		a NE		a NO		b SE		b S-O	
N a	b 40.93 (17.96) n=15		- n=0		- n=0		- n=0		c 58 (7.07) n=2		- n=0		- n=0		- n=0	
	Mn 16	Mx 82	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 53	Mx 63	Mn 43	Mx 70	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
S b	- n=0		c 65.21 (15.9) n=19		- n=0		- n=0		- n=0		- n=0		a 15 n=1		- n=0	
	Mn -	Mx -	Mn 46	Mx 102	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
E b	b 43 n=1		- n=0		b 45.71 (26.23) n=14		- n=0		- n=0		- n=0		- n=0		- n=0	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 1	Mx 82	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 6	Mx 30	Mn -	Mx -
O a	b 37 (19.8) n=2		- n=0		- n=0		d 83.15 (27.4) n=20		- n=0		c 64.5 (26.16) n=2		- n=0		d 96 n=1	
	Mn 23	Mx 51	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 36	Mx 137	Mn -	Mx -	Mn 46	Mx 83	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
NE b	- n=0		- n=0		c 48 (29.7) n=2		- n=0		c 48.8 (23.18) n=18		- n=0		- n=0		- n=0	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 27	Mx 69	Mn -	Mx -	Mn 14	Mx 92	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
NO b	c 56.5 (19.09) n=2		- n=0		- n=0		- n=0		- n=0		c 66.4 (27.29) n=18		- n=0		- n=0	
	Mn 43	Mx 70	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 6	Mx 122	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
SE a	- n=0		b 30 n=1		a 18 (16.97) n=2		- n=0		- n=0		- n=0		c 53.56 (16.22) n=18		- n=0	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 6	Mx 30	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 27	Mx 84	Mn -	Mx -
SO b	- n=0		- n=0		b 43.5 (7.78) n=2		- n=0		- n=0		- n=0		d 115 n=1		d 77.42 (27.19) n=19	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 38	Mx 49	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 32	Mx 130

Interdunas $F=1.5566$, g.l. 23, 136, $P < 0.063$

Orientación	a N		a S		a E		a O		a NE		a NO		b SE		b SO	
Na	b 59.2 (23.65) n=15		-		-		c 69.5 (13.43) n=2		-		c 92 (20.77) n=5		-		-	
	Mn 5	Mx 96	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 60	Mx 79	Mn -	Mx -	Mn 73	Mx 120	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
Sb	-		b 48.69 (17.14) n=13		-		-		-		c 97 n=1		a 27 (11.31) n=2		-	
	Mn -	Mx -	Mn 25	Mx 88	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 19	Mx 35	Mn -	Mx -
Eb	c 83 n=1		-		b 59.56 (27.05) n=18		-		-		c 70 n=1		c 116 (29.7) n=2		-	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 27	Mx 125	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 95	Mx 137	Mn -	Mx -
Oa	-		-		-		b 56.53 (28.4) n=15		-		-		-		-	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 15	Mx 115	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
NEb	b 52.5 (43.44) n=4		c 85 n=1		c 93.5 (65.76) n=2		-		c 75.15 (33.03) n=20		c 125 n=1		-		-	
	Mn 15	Mx 109	Mn -	Mx -	Mn 47	Mx 140	Mn -	Mx -	Mn 32	Mx 140	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
NOb	-		-		-		b 55 n=1		-		b 61.42 (35.12) n=12		-		-	
	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 24	Mx 150	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -
SEa	-		b 65 (38.5) n=4		-		-		-		-		b 63.31 (30.73) n=16		b 49.5 (36.06) n=2	
	Mn -	Mx -	Mn 23	Mx 116	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 9	Mx 131	Mn 24	Mx 75
SOB	-		a 39 (8.49) n=2		-		b 54.5 (27.58) n=2		-		-		-		b 50.56 (32.9) n=18	
	Mn -	Mx -	Mn 33	Mx 45	Mn -	Mx -	Mn 35	Mx 74	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn -	Mx -	Mn 4	Mx 115

*Las letras negritas indican los grupos que difieren entre si. Prueba de contrastes ortogonales. $P < 0.0001$

Tabla 2. Análisis de varianza del peso seco de los frutos en experimento en RBM. Sección 2.2, página 46.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Modelo	6	0.046	0.008	0.3498	0.9087
Luz	2	0.0123	0.006	0.6511	0.58
Maceta[luz]	3	0.0281	0.0093	0.4245	0.736
Tamaño promedio del fruto	1	0.0027	0.0027	0.122	0.7272

Tabla 3. Análisis de varianza de la cantidad promedio de cladodios por fruto en cada tratamiento de luz en experimento en RBM. Sección 2.2, página 47.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Modelo	6	38.68	6.45	20.29	0.0000
Luz	2	35.77	17.887	31.41	0.0094
Maceta[luz]	3	1.716	0.572	1.801	0.1511
Tamaño promedio del fruto	1	0.567	0.567	1.786	0.1841

Tabla 4. Análisis de varianza del peso seco promedio de cladodios por fruto en cada tratamiento de luz en experimento en RBM. Sección 2.2, página 47.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Modelo	6	0.528	0.088	21.814	0.0000
Luz	2	0.5014	0.25	33.917	0.0084
Maceta[luz]	3	0.0223	0.0074	1.8405	0.1438
Tamaño promedio del fruto	1	0.0121	0.0121	3.0084	0.0856