



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann)
Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila,
México**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

CONCEPCIÓN MARTÍNEZ PERALTA

Tutora: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez



2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno
Martínez
Peralta
Concepción
56 75 11 70
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
300777527
2. Datos del tutor
Dra
María del Carmen
Mandujano
Sánchez
3. Datos del sinodal 1
Dr
Luis Enrique
Eguiarte
Fruns
4. Datos del sinodal 2
Dra
Guadalupe Judith
Márquez
Guzmán
5. Datos del sinodal 3
M en C
Rosenda Margarita
Ponce
Salazar
6. Datos del sinodal 4
Biol
Lucía María Teresa
Plasencia
López
7. Datos del trabajo escrito
Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae) en
Cuatro Ciénegas, Coahuila, México
67 p
2007

Agradecimientos

Agradezco a los sinodales, Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Dr. Luis E. Eguiarte F., Dra. Judith Márquez G., M. en C. Margarita Ponce y Biól. Lucia Plasencia L., la revisión de la tesis. Sus aportaciones me permitieron mejorar el trabajo al sugerir y ampliar ciertos puntos. Al Dr. Luis Eguiarte, por hacerme darle un giro más ecológico a la tesis.

Dios creó todo el mundo en siete días, solito y de la nada, pero creo que son contados los mortales que en estas condiciones logran un buen trabajo. Yo me cuento entre los mortales promedio y, gracias al Antes Mencionado, tuve el apoyo de muchísimas personas en la realización de este trabajo. Para todos ellos, mencionadas enseguida, muchas, mil, grandes, gracias.

Meli dirigió la tesis con entusiasmo, me ha tenido paciencia, me ha enseñado una y otra vez a plantearme preguntas, a confiar en los datos y a disfrutar la ecología.

Los profesores y compañeros del Taller "Ecología, restauración y regeneración natural de áreas del centro de México", vieron este trabajo cuando era bebé y lo alimentaron sobre todo en etapas tempranas de su desarrollo.

La ayuda y paciencia de Mariana fue esencial en la organización de las salidas al campo y muchos aspectos más dentro del laboratorio.

El Dr. Juan José López y el Biól. Jerónimo Reyes me facilitaron datos de la fecha de floración; Juan Carlos Ibarra y Benjamín Ornelas del Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas nos apoyaron en el transporte y en estar al pendiente de la floración; el Sr. Manuel González, dueño del Rancho Orozco, nos permitió trabajar en su propiedad; Promotur Monclova nos permitió acampar en la Poza La Becerra y ahí, don Beto fue un anfitrión excepcional.

El trabajo en el campo, esa cacería de flores que a todos nos dejó agotados, fue sumamente ameno gracias a la singular belleza de Cuatro Ciénegas y a la compañía, la ayuda y la infinidad de bromas vividas e inventadas de Gisela, Yup, Juanito, Leo, Paola, Karla, Belinda y Oscar. Muchas gracias por prestarme sus manitas y su tiempo para la colecta de datos. Estrellita en la frente para Gisela.

En el laboratorio, nuestra gloriosa y entrañable madriguera, Lucy me ayudó en diversos aspectos desde el principio, Israel resolvió dudas estadísticas, Pao hizo figuras de flores, Karla

contó el polen conmigo y Habacuc hizo mapas. Ah, Erick me ayudó dictándome unos datos, pero nada más.

Mi estancia en el Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida me ha permitido reírme con frecuencia, contar con más apodos, degustar exquisitos banquetes, conocer lugares, gente y otras cosas que no se aprenden en los libros, sino en la convivencia con un buen equipo de trabajo. Son especialmente valiosas las horas y horas de sana diversión con la gente de ayer, de hoy y de siempre: Meli, Marianita, Yup, Jordan, Gis, Isra, Lucy, Erick, Karlita, Pao, Lauris, Sintia, Habacuc, Violeta, Belinda, Oscar y Hugo.

Karlita ha compartido conmigo sueños, miedos, ataques personales, parrandas y me ha dado algunas clases de defensa personal. Erick ha sido como una piedra en el zapato, pero también me ha enseñado a ser más libre. Los quiero mucho.

Mi mamá y mi papá, Georgina Peralta Becerril y Mateo Martínez Solares, me han dado la oportunidad de estudiar y el regalo de ser los peores papás del mundo. Con Beno he vivido el gusto por la ciencia, algunos disgustos y otros chistecitos. Ale me ha enseñado tantas cosas que no veo y que debería aprender a ver, aunque a veces se merezca jalones de oreja. Gracias por ser el mejor equipo que he tenido y por darme las herramientas para ser feliz. Los amo.

Los de la Fac.: Eriquita, Dore, Chorizo, Pelón, Carlitos, los bracitos: Claudia, Moni y Liz, me han honrado con su biológica compañía. A Erika, Vladimir, Iztel y Michelle se les agradece sus *críticos* comentarios, fiestas, chismes, partidos de basquet, enojos y demás que vivimos durante la carrera. Nallely y Anilú, mis amigas tan diferentes, me han aguantado a pesar de mis múltiples personalidades y metidas de pata.

Quiero agradecer a aquellos maestros que a lo largo de mi preparación me han hecho entender el valor de la docencia y su amor por ella. En especial a mi maestra maravillosa, Guadalupe Toledo, porque tuvo la culpa de que yo estudiara biología.

Gracias a la UNAM por ser nuestra máxima casa de estudios.

Gracias a la Fundación Alberto y Dolores Andrade por la beca que me ha dado desde hace ya varios años.

Esta tesis fue financiada por el proyecto "Evaluación poblacional, estudio del hábitat, la comunidad y el grado de perturbación y riesgo de las especies de Cactaceae del Apéndice I del CITES / SEMARNAT-CONACyT 0350" de M. del C. Mandujano y con una Beca de Tesis de Licenciatura del mismo.

*Vi entonces que su verdadero bien es la alegría
y hacer el bien durante su vida.*

*Si uno puede comer y beber, si encuentra la felicidad en su trabajo,
ese es un don de Dios.*

Vi que todo lo que hace Dios perdura para siempre;

No hay nada que añadirle, nada que quitarle.

Y Dios actúa de manera tal que se le respete.

Eclesiastés 3, 12-14

Índice

| | |
|---|-----------|
| Resumen | i |
| Abstract | ii |
| | |
| 1. Introducción | |
| 1.1 La regeneración en plantas | 1 |
| 1.2 La reproducción sexual en angiospermas | 2 |
| 1.3 Biología floral | 4 |
| 1.3.1 Sistemas de cruza | 4 |
| 1.3.1.1 Sistemas de autoincompatibilidad | 6 |
| 1.3.2 Sistemas de apareamiento | 8 |
| 1.3.3 Mecanismos de separación de los sexos | 10 |
| 1.3.3.1 Dicogamia | 12 |
| 1.3.3.2 Hercogamia | 12 |
| 1.4 Síndromes de polinización y visitantes florales | 13 |
| 1.5 Asignación de recursos a la reproducción, limitación por polen y limitación por recursos | 14 |
| 1.6 Depresión endogámica | 15 |
| 1.7 Conservación | 16 |
| | |
| 2. Objetivos | 17 |
| | |
| 3. Materiales y métodos | |
| Descripción de la especie | 18 |
| Descripción del área de estudio | 20 |
| 3.1 Fenología reproductiva y ciclo floral | 20 |
| 3.2 Sistema de apareamiento | 23 |
| 3.3 Sistema de cruza | 24 |
| 3.4 Fertilidad | 25 |
| 3.5 Síndrome de polinización y producción de néctar | 25 |
| 3.6 Florivoría | 26 |

| | |
|-----------------------------|----|
| 3.7 Depresión por endogamia | 26 |
|-----------------------------|----|

4. Resultados

| | |
|---|----|
| 4.1 Fenología y ciclo floral | 27 |
| 4.2 Sistema de apareamiento | 31 |
| 4.3 Sistema de cruza | 35 |
| 4.4 Fertilidad | 36 |
| 4.5 Síndrome de polinización y producción de néctar | 38 |
| 4.6 Florivoría | 41 |
| 4.7 Depresión por endogamia | 41 |

5. Discusión

| | |
|---|----|
| 5.1 Fenología y ciclo floral | 42 |
| 5.2 Sistema de apareamiento | 44 |
| 5.3 Sistema de cruza | 44 |
| 5.4 Fertilidad | 46 |
| 5.5 Síndrome de polinización y producción de néctar | 46 |
| 5.6 Florivoría | 48 |
| 5.7 Depresión por endogamia | 49 |
| 5.8 Consecuencias evolutivas de los sistemas de cruza | 49 |
| 5.9 Consideraciones para la conservación | 50 |

| | |
|-----------------------------|-----------|
| 6. Literatura citada | 55 |
|-----------------------------|-----------|

| | |
|-----------------|-----------|
| 7. Anexo | 63 |
|-----------------|-----------|

Resumen

Los estudios de biología floral permiten conocer aspectos propios de las flores o influidos por ellas, como color, forma, tamaño, longevidad floral, tiempo de floración, fructificación, reproducción, sistema de cruza, sistema de apareamiento, fertilidad y sus relaciones con otros organismos (polinización). En especies en peligro de extinción estos aspectos son de especial interés dado que influyen en la conservación de la especie. El sistema de cruza, por ejemplo, tiene consecuencias en la estructura genética de la población, la cual en interacción con aspectos poblacionales determina la viabilidad de la especie.

El objetivo del trabajo fue conocer características reproductivas de *Ariocarpus fissuratus*, cactácea endémica del desierto Chihuahuense, en peligro de extinción y en el apéndice I de CITES. El estudio se realizó en una población en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Estudiamos la conducta floral para determinar la longevidad floral y la presencia de dicogamia y hercogamia. Las medidas de longitud del perianto, pistilo y estambres, así como la conducta floral y tratamientos de polinizaciones controladas se utilizaron para determinar el índice de entrecruza (OCI). El sistema de apareamiento se evaluó con la proporción polen/óvulos. El síndrome de polinización se evaluó con la observación y colecta de visitantes florales. Finalmente, se evaluó la presencia de depresión endogámica en esta población comparando el éxito de la progenie de los tratamientos autocruza y entrecruza de las polinizaciones controladas.

A. fissuratus florece a mediados de octubre de manera sincrónica, las flores son de color rosa, vive hasta dos días y produce néctar. Esta especie presenta hercogamia y homogamia. El OCI y la relación polen/óvulos indican que es una especie xenógama, con demanda de polinizadores y se entrecruza. Según el experimento de polinizaciones controladas, el sistema de cruza es por entrecruza. La depresión por endogamia calculada es para frutos, similar a lo que se presenta en otros miembros de Cactaceae. Los visitantes florales son abejas (*Apis mellifera*, *Lasioglossum* sp., *Megachilidae* sp. y *Diadasia* sp.), las cuales pueden ser polinizadoras, hormigas y un escarabajo florívoro. La florivoría es alta (>50%) y algunos trabajos sugieren que la sincronía reproductiva puede haber evolucionado para evitar la presión de herbívoros y garantizar la entrecruza. Esta especie depende de la permanencia de grandes tamaños poblacionales para garantizar la reproducción sexual exitosa.

Abstract

Floral biology studies aim to explore flower traits such as morphology (color, form, shape), phenology (floral longevity and time of flowering and fruiting), reproduction (mating system, breeding system, fertility) and their relationships with other organisms (pollination). In endangered species some of these aspects are of special interest because of their influence on the conservation of the species, such as the mating system, that has consequences on the genetic structure of the population and its interaction with population aspects that determine the viability of the species. Additionally, there are external and internal factors of the plant that can influence the seed set, such as pollen limitation or resources. The aim of this study was to describe the reproductive characteristics of *Ariocarpus fissuratus*, an endangered endemic cactus of the Chihuahuan Desert. This cactus is listed in Appendix I of CITES and in the Mexican red list of threatened species. The study was conducted in a population of *A. fissuratus* in Cuatro Ciénegas, Coahuila, Mexico. We studied the floral behavior to determine floral longevity and the presence of dichogamy and herkogamy. Length measurements of the perianth, pistils and stamens, as well as floral behavior and controlled pollination treatments were used to determine Cruden's outcrossing index (OCI) as well as the mating system. The breeding system was evaluated using the pollen/ovule ratio. Pollination syndrome was explored observing and collecting floral visitors and assessing nectar production and the time of floral aperture. Finally, the presence of inbreeding depression was evaluated comparing the fruit and seed set from outcrossing and selfing pollination treatments. *A. fissuratus* blooms in the middle of October and displays a synchronic flowering pattern; the flowers are pink and last two to three days. This species presents herkogamy and homogamy. The OCI and pollen/ovule ratio suggest xenogamy, which means pollinator are required and an outcrossing mating system. According to the pollination experiment the mating system is mixed, with a higher success of the fruit and seeds from outcrossing treatments than those of autogamy. This suggests the presence of self-compatible individuals in the population. The inbreeding depression calculated is high only for fruits, and like other cacti; no inbreeding depression was found in the production of seeds. The floral visitors are bees (*Apis mellifera*, *Lasioglossum* sp., *Megachilidae* sp. and *Diadasia* sp.), that function as pollinators and ants that are nectar thieves. In addition high percentages of florivory were found in the population, a Tenebrionid beetle that consumes complete flowers. We discuss the possible scenario of a synchronic flowering pattern that could ensure outcrossing, avoid pollen limitation and decrease the pressure of floral herbivory.

1. Introducción

1.1 La regeneración en plantas

La reproducción es la característica propia de los seres vivos que consiste en la formación de un nuevo individuo, y puede ser sexual, asexual o clonal. Esta última se denomina propagación vegetativa, en la que resulta un nuevo individuo por medio de estructuras como rizomas, estolones, bulbos, porciones de tallo o de hojas, cormos, etc. Las angiospermas pueden presentar un tipo de reproducción asexual denominada apomixis, que consiste en la producción de semillas viables sin la intervención de gametos. Las dos modalidades en que se ha dividido la apomixis son I) la apomixis gametofítica, porque se forma un saco embrionario a partir de células somáticas o la arquesporial, que luego da origen a un embrión, y II) la embrionía adventicia o agamosperma esporofítica, en la que se produce un embrión adventicio a partir de las células de la nucela o de los tegumentos sin pasar por un saco embrionario (Greyson, 1994; Gurevitch et al., 2002).

Al mismo tiempo, los individuos pueden presentar reproducción sexual, la cual se caracteriza por ser un proceso de diversificación de genomas; es decir, los nuevos individuos son genéticamente diferentes a aquéllos que los produjeron. El proceso de reproducción sexual se caracteriza por la meiosis y por la singamia o fecundación. Si los gametos involucrados en estos procesos provienen del mismo individuo, el proceso se denomina autogamia o autocruza (automixis); si provienen de individuos diferentes se le llama halogamia o entrecruza (anfimixis) (Bell, 1982) (Fig. 1).

Una de las grandes diferencias entre la reproducción sexual, asexual y clonal, es que los individuos resultantes de la reproducción asexual y clonal son genéticamente idénticos al organismo progenitor, en contraste con la reproducción sexual, que resulta en individuos con diferencias genéticas, producto de la recombinación de los genomas en la meiosis (Bell, 1982; Crawley, 1997). De los modos de reproducción sexual, la entrecruza presenta mayor variabilidad genética y cantidad de heterocigos; en contraposición, la autocruza resulta en una limitada diversidad genética y los homocigos aumentan en cada generación (Bell, 1982; Eguiarte et al., 1999).

1. 2 La reproducción sexual en las angiospermas

El ciclo de vida de una angiosperma se compone de dos fases. La esporofítica es la más conspicua y duradera, y va desde el cigoto hasta el tejido esporógeno de cada órgano sexual fértil de la flor, pasando por las diferentes etapas de la planta hasta alcanzar la madurez sexual. Una vez formado el tejido esporógeno, se lleva a cabo la meiosis, dando como resultado el polen en las anteras y el saco embrionario en el óvulo. Esta es la fase gametofítica, con sólo un complemento cromosómico haploide. Para restaurar la condición diploide, una de las células espermáticas del polen debe fecundar a la ovocélula, resultando en un cigoto. A la par, la otra célula espermática del polen se une con los núcleos polares en la célula central del saco embrionario y se inicia el desarrollo del endospermo generalmente triploide (Gurevitch et al., 2002). Estos dos procesos se conocen como doble fecundación, y son un carácter que define a las angiospermas (Greyson, 1994).

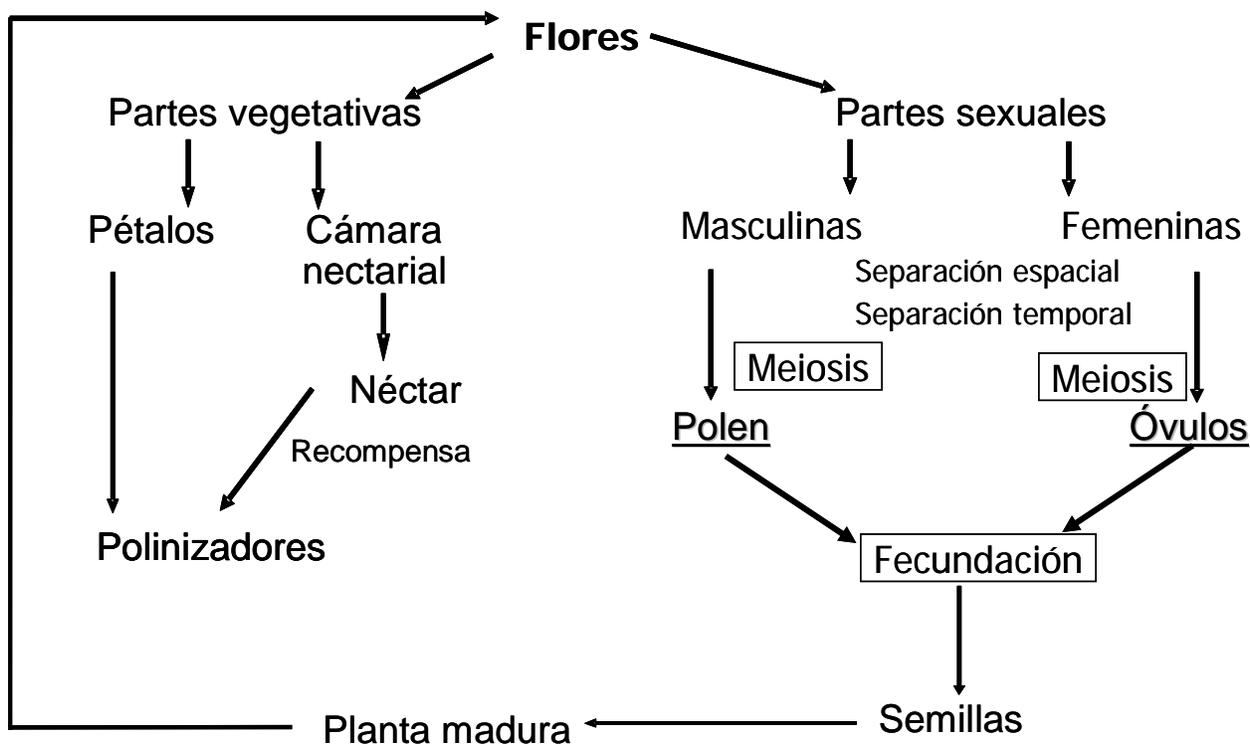


Fig. 1. Ciclo de vida de una angiosperma (Modificado de Dole, 1994). La flor es el órgano reproductor de las angiospermas y consta de partes sexuales y asexuales. Cada una de éstas tiene una función determinada en la reproducción sexual de la planta. Los recuadros indican dos eventos clave en la reproducción sexual de las angiospermas: la meiosis y la fecundación.

La reproducción sexual en plantas, a corto plazo, parece tener más desventajas que ventajas. Entre las primeras se encuentra la cantidad de recursos que una planta debe asignar para producir estructuras reproductivas (las cuales no siempre se convierten en hijos), se forman nuevas combinaciones de genes y se rompen las ya establecidas, y no siempre se asegura la reproducción (Eguiarte et al., 1999). Sin embargo, existen varias ventajas en este tipo de reproducción. La variabilidad, por ejemplo, mejora la adecuación de los individuos al producir progenie genéticamente diferente (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Crawley, 1997); la recombinación tiende a eliminar genes deletéreos y la meiosis gametos aberrantes; de la misma manera, se pueden establecer grupos de ligamiento entre genes ventajosos (Crawley, 1997).

Una planta puede presentar sólo una de las modalidades de reproducción sexual, asexual, clonal o todas. En el caso de que se presente más de un tipo de reproducción, cada uno puede tener diferente peso en la perpetuación de la población. En ambientes áridos, es común que las plantas presenten bajo reclutamiento por reproducción sexual, y la forma principal de propagación es la vegetativa o clonal. En algunos miembros de la familia Cactaceae, como *Opuntia rastrera*, la reproducción es xenógama facultativa y la importancia entre uno y otro tipo varía incluso entre poblaciones (Mandujano et al., 1996; Mandujano et al., 1998); en el cacto columnar *Stenocereus eruca* la reproducción clonal es más importante que aquélla por semillas (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004) (Cuadro 10).

Por el contrario, hay especies de cactus que tienen como único medio de perpetuación y dispersión la producción de progenie de tipo sexual; el reclutamiento de nuevos individuos depende por completo de la producción de semillas, las cuales constituyen el único tipo de propágulos. Tal es el caso de cactus columnares como *Escontria chiotilla* (Oaxaca-Villa et al., 2006), *Ferocactus cylindraceus* y *F. wislizenii* (McIntosh, 2002) y algunos globosos como *Melocactus curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004) (Cuadro 10). *Ariocarpus fissuratus* tiene también esta característica que, aunada a su estatus dentro del Apéndice I de CITES, hace de ella una especie propicia para investigar su biología reproductiva.

Los ciclos de vida que dependen de la reproducción sexual (Fig. 1) pueden presentar alguna falla intrínseca de la planta y por lo tanto no se reclutan nuevos individuos a la población y ésta se ve afectada. Por ejemplo, baja proporción de polen viable, pocos recursos asignados a la reproducción, bajo número de óvulos y/o semillas viables, dispersión deficiente, etc. Entre los

factores extrínsecos pueden contarse el clima, el disturbio antropogénico, la limitación por polen, la competencia y la depredación de flores y frutos (Mandujano et al., 1996; McIntosh, 2002).

1.3 Biología floral

Las características florales como el color, el tamaño, la forma, el olor, la presencia de néctar u otras recompensas se consideran adaptaciones, las que como cualquier otro carácter, están sujetas a selección natural (Armbruster, 1996). Debido a que las características funcionales y morfológicas de una flor influyen en el éxito reproductivo de la planta (Navarro y Guitián, 2002), se espera que este conjunto de características resulten en una combinación óptima, la cual maximice la adecuación individual (Barrett, 2003). Dentro de estas características resaltan aquéllas que permiten la atracción de los polinizadores y, según la visión darwiniana, promueven la entrecruza (Herrera, 1996), pues ésta provee ventajas hereditarias sobre la autocruza; sin embargo, la existencia de numerosas especies con autocruza, indica que la autocruza es ventajosa bajo ciertas condiciones; por ejemplo, si los polinizadores no son suficientes o la densidad de plantas es baja (Holsinger, 1992; Eguiarte et al., 1999).

Los estudios de biología floral se encaminan a conocer los siguientes aspectos: morfología de la flor (color, tamaño, forma), ciclo floral (periodo de floración, apertura de la corola), sistema de apareamiento, sistema de cruza y síndrome de polinización (del Castillo, 1994; Mandujano et al., 1996; Piña, 2000; Bowers, 2002; McIntosh, 2002; Nassar y Ramírez, 2004). Estos aspectos permiten conocer características reproductivas de la planta, como son el tipo de progenie producida, la fertilidad, la viabilidad de las semillas e incluso la función y eficiencia de los polinizadores en la producción de semillas.

1.3.1 Sistemas de cruza

Los sistemas de cruza se refieren a la transferencia de polen de las anteras al estigma de una flor y la posterior formación de una semilla (Fig. 2); en otras palabras, describen las relaciones de parentesco entre el grano de polen y el óvulo que se fusionan dando origen a una semilla. Pueden identificarse tres tipos principales de sistemas de cruza: autocruza, entrecruza y mixto, este último es cuando en la población existen las dos posibilidades. La autocruza se presenta cuando hay transferencia de polen al estigma de la misma flor (autogamia) o a una flor diferente que pertenezca al mismo genet (geitonogamia). Hay entrecruza si la transferencia de polen es de las

anteras de una flor al estigma de otra, perteneciente a un genet diferente (xenogamia) (Richards, 1986; Crawley, 1997).

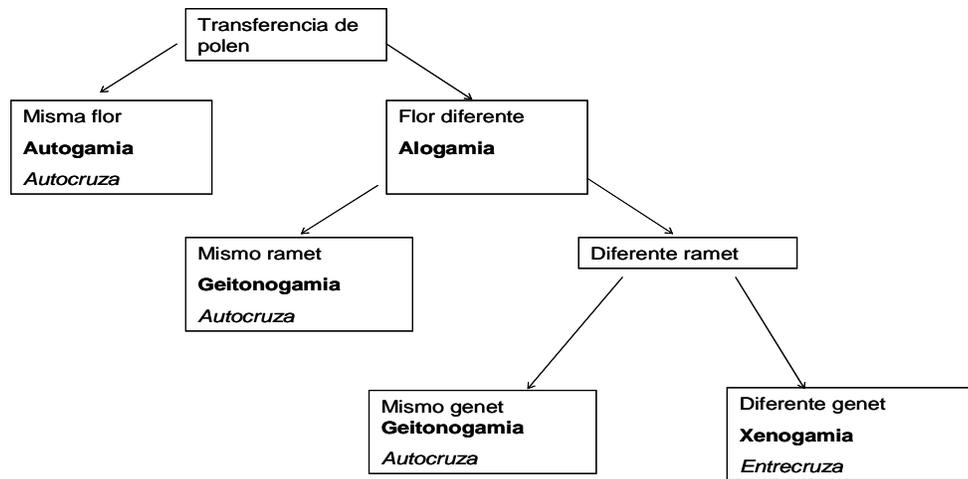


Fig. 2. Modos de transferencia de polen entre flores y plantas, lo cual determina el sistema de cruce de una población (Richards, 1986).

Darwin fue el primero que propuso que la progenie de entrecruza tiene una mayor adecuación que aquella que resulta de autocruza, lo cual puede medirse por la diferencia en la producción de semillas y frutos, supervivencia a la edad adulta, germinación y tamaño, entre otras (Holsinger, 1992). Esto se relaciona directamente con la idea de la depresión endogámica propuesta por Charlesworth y Charlesworth (1987). El sistema de cruce tiene consecuencias fundamentales en la estructura y diversidad genética de la población (Boyle y Anderson, 2002; Barrett, 2003), lo cual es de suma importancia en especies amenazadas, pues interactúa con otros aspectos poblacionales que determinan en gran medida la viabilidad de la especie (Frankham et al., 2002).

Los sistemas de cruce en las angiospermas han sido estudiados aplicando modelos ecológicos y genéticos, de modo que se han propuesto dos principales ideas acerca de su evolución y dinámica dentro de las poblaciones. i) Lande y Schemske (1985) propusieron que los sistemas de cruce en las angiospermas tienen una distribución bimodal, es decir, que la mayoría de las especies es xenógama o autógena y que los estados mixtos son evolutivamente inestables. Estos modelos toman en cuenta los niveles de depresión endogámica en las poblaciones (δ), de modo que si $\delta > 0.5$ el sistema evoluciona a la entrecruza (xenogamia), y si $\delta < 0.5$ el sistema evoluciona a la autocruza (autogamia) (Charlesworth y Charlesworth, 1990). ii) Holsinger (1992) propone

que la evolución de los sistemas de cruce no depende de la depresión endogámica, sino de la frecuencia y densidad de los alelos en una población. Por lo tanto, sus predicciones son que la entrecruza se favorece incluso cuando no se presenta depresión por endogamia, que la autogamia total es evolutivamente estable únicamente si hay limitación por polen y que los sistemas de cruce mixtos son estables evolutivamente. De este modo, incorpora aspectos ecológicos, como tasas de transferencia de polen entre individuos.

Una forma directa de conocer el sistema de cruce es realizar experimentos de polinizaciones controladas, los cuales simulan las diferentes opciones de transferencia de polen entre flores: control, autocruza automática, autocruza manual, geitonogamia, entrecruza manual, entrecruza natural y apomixis (Dafni, 1992; Kearns e Inouye, 1993; Mandujano et al., 1996; Navarro y Guitián, 2002). Los resultados de estos experimentos (como la producción de frutos y semillas), permiten determinar el éxito de la autocruza contra la entrecruza, además de que dan pistas de la eficiencia de los polinizadores (Dafni, 1992; M. del C. Mandujano, com. pers.).

Dentro de la familia Cactaceae pueden distinguirse dos grupos según el tipo de cruce que predomina, ya sea autocruza o entrecruza (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002). Sin embargo la mayoría de las especies de esta familia tiene algún grado de entrecruza (ej. *Opuntia rastrera*, Mandujano et al., 1996; *Ferocactus robustus*, Piña, 2000; *Melocactus curvispinus*, Nassar y Ramírez, 2004; *Grusonia bradtiana*, Plasencia, 2004) y en algunas se presenta la entrecruza obligada (ej. *Mammillaria grahamii*, Bowers, 2002; *Ferocactus cylindraceus* y *F. wislizenii*, McIntosh, 2002; *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *N. macrocephala*, Valiente-Banuet et al., 1997; *Marginatocereus marginatus*, Dare et al., 2006; *Escontria chiotilla*, Oaxaca-Villa et al., 2006) (Cuadro 10).

En particular, los reducidos antecedentes de biología reproductiva para tres especies del género, *Ariocarpus scaphirostris*, *A. agavoides* y *A. trigonus* señalan que son especies totalmente de reproducción sexual y con entrecruza, según experimentos en flores con exclusión de polinizadores y con polinización natural (Sánchez-Mejorada et al., 1986). Sin embargo, no se reportan datos más específicos, como síndrome de polinización, sistema de cruce, sistema de apareamiento o fertilidad.

1.3.1.1 Sistemas de autoincompatibilidad

Los sistemas de autoincompatibilidad en plantas constituyen un mecanismo que les permite evitar la autocruza y es el más efectivo, ya que flores hermafroditas que se autopolinizan no producen

semillas, pues requieren de la llegada de un grano de polen con diferente genotipo (Barrett, 1988). Se caracterizan por la función de un sólo gen con varios alelos, denominados alelos *S* (*S*=self-incompatibility), que determinan la autoincompatibilidad entre un grano de polen y el pistilo de la flor en que éste se adhiere. Según el nivel al que se desarrolle el reconocimiento de genotipos con el mismo alelo *S*, el sistema puede ser esporofítico o gametofítico. La autoincompatibilidad esporofítica se da por el reconocimiento entre los tejidos del estigma (tejido esporofítico) de la flor a la que llega el polen y las sustancias en la cubierta externa del grano de polen (provenientes del tapete, tejido esporofítico de la planta que produjo el polen). El modelo indica que los granos con el mismo alelo *S* que el estigma, no son hidratados y por lo tanto, no pueden ingresar al tejido de transmisión (Barrett, 1988; Franklin-Tong y Franklin, 2003) (Fig. 3).

En el sistema de autoincompatibilidad gametofítico, el reconocimiento de los alelos *S* se da a nivel del tubo polínico y el tejido de transmisión del estilo. Según los modelos propuestos, hay ciertas ARNasas que impiden la traducción de proteínas del tubo polínico, por lo que su crecimiento se detiene cuando está en el tejido de transmisión. Este sistema de autoincompatibilidad está reportado para las familias Solanaceae, Onagraceae, Rosaceae, Scrophulariaceae, Leguminosae, Campanulaceae, Papaveraceae y Poaceae (Franklin-Tong y Franklin, 2003) (Fig. 3).

La presencia de algún sistema de autoincompatibilidad es determinante en la viabilidad de una población cuyos números poblacionales son bajos. Cuando esto sucede, producto de algún evento catastrófico (incendios, destrucción de hábitat, enfermedades, plagas, colecta ilegal) o azaroso, el número de alelos *S* disminuye, y en consecuencia, la posibilidad de cruzarse y reproducirse exitosamente. Para que la población se recupere se requieren procesos como la migración y el flujo génico, eventos que incrementan los alelos *S* compatibles (Frankham et al., 2002).

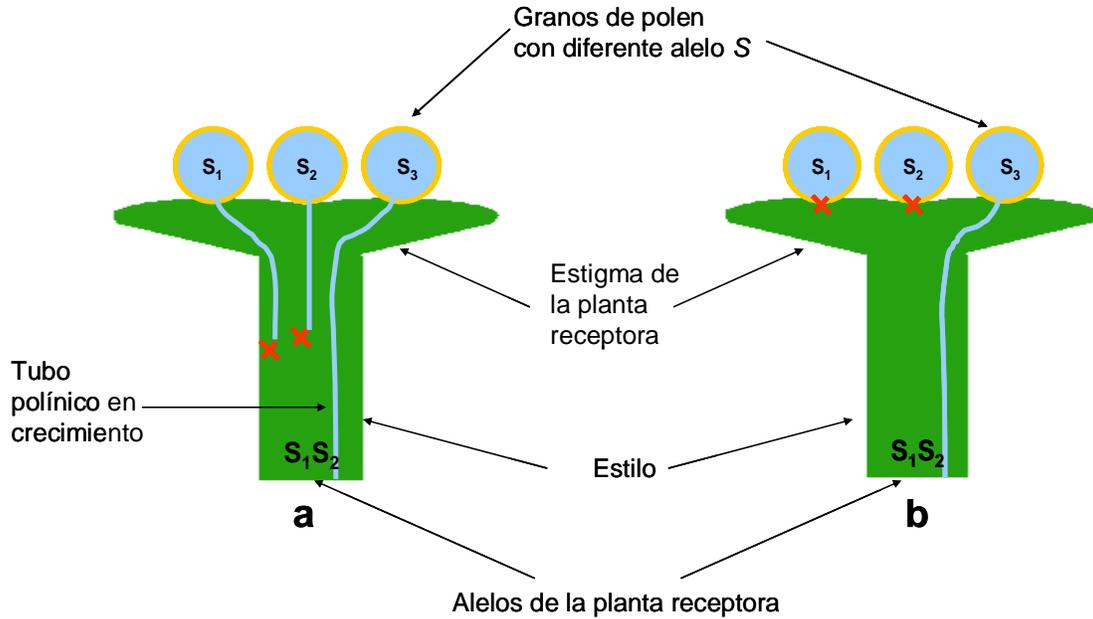


Fig. 3. Sistemas de autoincompatibilidad. En el sistema gametofítico (a), el reconocimiento de alelos S se da entre el tejido del estilo de la planta receptora y el tubo polínico en crecimiento (tejido gametofítico). Por el contrario, en el sistema esporofítico (b) este reconocimiento ocurre entre la cubierta externa del polen (derivada del tejido esporofítico de la planta que lo produjo) y el estigma de la flor receptora (Tomado de: Li y Newbigin, 2002).

Dentro de la familia Cactaceae se presentan sistemas de autoincompatibilidad en al menos 28 géneros de Pereskioideae, Cactoideae y Opuntioideae, por lo que podríamos suponer que existen sistemas de autoincompatibilidad semejantes distribuidos de manera heterogénea en el resto de los géneros de la familia. La mayoría de estos sistemas fueron probados mediante la obtención de frutos y semillas entre tratamientos de polinizaciones controladas de entrecruza y autocruza. No se ha hecho un análisis genético y molecular más detallado en los sistemas de autoincompatibilidad dentro de esta familia porque se requiere tener varias generaciones, lo cual en las cactáceas resultaría en decenas de años (Boyle, 1997). Por otro lado, la información disponible de biología reproductiva en general para la familia Cactaceae no es homogénea; se centra sobre todo en aquellas especies que tienen importancia comercial, como los géneros *Echinocereus*, *Opuntia* y algunas especies de cactus columnares (Nassar y Ramírez, 2004).

1.3.2 Sistemas de apareamiento

Los sistemas de apareamiento son todos los aspectos de expresión sexual en plantas que afectan de alguna manera la contribución genética a los individuos de la siguiente generación en una

especie (Wyatt, 1983). El índice de entrecruza de Cruden (outcrossing index, OCI) permite clasificar a las poblaciones de plantas en diferentes categorías del sistema de apareamiento. Este índice toma en cuenta tres características de la planta: diámetro de la flor, la presencia de hercogamia y de dicogamia. Según se presenten en la flor, se asigna un número y la suma de éstos se relaciona con las siguientes categorías: 0 = cleistogamia, 1 = autogamia obligada (autocompatibles), 2 = autogamia facultativa (autocompatibles y autógamas, con cierto grado de entrecruza), 3 = xenogamia facultativa (auto compatible con cierta demanda de polinizadores) y 4 = xenogamia (con entrecruza y demanda de polinizadores) (Cruden, 1977; Dafni, 1992) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Conducta floral y características evaluadas en el índice de entrecruza de Cruden (1977) (OCI). Se asigna una calificación a cada atributo y la suma de estos valores corresponde al OCI.

| Diámetro de la flor | Calificación | Separación temporal de las funciones sexuales | Calificación | Separación espacial de los órganos sexuales | Diámetro de la flor |
|----------------------------|---------------------|--|---------------------|--|----------------------------|
| >1 mm | 0 | Homogamia y protoginia | 0 | Misma altura | 0 |
| 1 – 2 mm | 1 | Protandria | 1 | Separados espacialmente | 1 |
| 2 – 6 mm | 2 | | | | |
| > 6 mm | 3 | | | | |

Otra forma de evaluar el sistema de apareamiento, es el cociente polen/óvulos (P/O) propuesto por Cruden (1977), ya que está relacionado con otras características sexuales. Las plantas que presentan sistemas de autocruza tienen en general P/O bajo, en relación con aquéllas que requieren entrecruza (Cruden, 1977, 2000). En la autocruza, un grano de polen que alcanza una ovocélula para fecundarla recorre menos distancia que en la entrecruza; las anteras tocan los estigmas en una misma flor de manera automática por la cercanía, cuando la flor se cierra de manera natural o bien, por el movimiento de un agente como el viento o algún visitante. Debido a lo anterior, una fecundación efectiva puede lograrse en la ausencia de polinizadores (cleistogamia y autogamia), por lo que las flores no producen polen que sea recompensa o para compensar

aquél que se pierda en el trayecto. Por el contrario, en la entrecruza, los óvulos requieren ser fecundados por polen de flores diferentes (genets diferentes, ver Fig. 2), deben ser transportados por viento o por algún polinizador, con la consecuente pérdida en el trayecto o por su función como recompensa. En cualquier sistema de apareamiento el número de granos de polen debe ser suficiente para permitir tanto la fecundación efectiva de los óvulos producidos como la selección sexual, así como evitar los efectos en caso de que haya polen defectuoso. Sin embargo, no debe ser tan alto como para reducir las posibilidades de que polen de diferentes genets llegue a los estigmas de flores compatibles (Cruden, 2000).

La gradación en los sistemas de apareamiento se debe a una tendencia evolutiva desde la cleistogamia hasta la xenogamia (Cuadro 2), y se correlaciona con el P/O. En ciertos casos, como en la subfamilia Caryophylloideae, las proporciones no corresponden con aquéllas registradas por Cruden (1977); aunque los cocientes P/O son más bajos, la correlación entre éstos y los sistemas de apareamiento se conservan dentro de este grupo (Jürgens et al., 2002).

Cuadro 2. Sistemas de apareamiento y su relación con el cociente P/O (Cruden, 1977).

| Sistema de apareamiento | Cociente P/O Cruden |
|--------------------------------|----------------------------|
| Cleistogamia | 4.7 ± 0.7 |
| Autogamia obligada | 27.7 ± 3.1 |
| Autogamia facultativa | 168.5 ± 22.1 |
| Xenogamia facultativa | 769.6 ± 87.7 |
| Xenogamia | 5859.2 ± 936.5 |

1.3.2.1 Mecanismos de separación de los sexos

Darwin (1859, 1876) propuso que la progenie resultante de la entrecruza presenta un mayor éxito en su desempeño en el ambiente en comparación con la de autocruza, de modo que las características de las flores (forma, tamaño, color y olor) que se conservan son aquéllas que permiten la polinización cruzada y/o evitan la autopolinización de las plantas. En consecuencia, la diversidad de morfologías florales es resultado de mecanismos de adaptación entre las flores y los polinizadores que realizan una polinización cruzada. Otros autores además de Darwin (Sprengel, 1793; Müller, 1883) habían referido la misma idea, de modo que desde entonces se han identificado mecanismos de separación de los sexos, los cuales se dividen principalmente en

espaciales y temporales. Los mecanismos espaciales pueden describirse a diferentes niveles: flor, individuo o grupo de plantas (Cuadro 3). (Frankel y Galun, citado en Wyatt, 1983; Dafni, 1992). Siguiendo esta clasificación, *Ariocarpus fissuratus* es una especie hermafrodita con flores hermafroditas, pues presenta sólo un tipo de flor, la cual contiene los dos sexos.

Cuadro 3. Mecanismos espaciales de separación de los sexos (modificado de Frankel y Galun en Wyatt, 1983 y Dafni, 1992).

Mecanismos espaciales de separación de los sexos

- Flor
 - Hermafrodita. En la misma flor están los dos sexos.
 - Estaminada. La flor sólo posee estambres.
 - Pistilada. La flor sólo posee pistilo.
- Individuo
 - Hermafrodita. Un individuo con flores hermafroditas.
 - Monoico. Un individuo que posee sólo un tipo de flores, ya sea pistiladas o estaminadas.
 - Androico. Un individuo con flores estaminadas.
 - Ginoico. Un individuo que posee únicamente flores pistiladas.
 - Andromonoico. El individuo tiene flores hermafroditas y estaminadas.
 - Ginomonoico. Las plantas individuales poseen flores hermafroditas y pistiladas.
 - Trimonoico. Una planta posee los tres tipos de flores: hermafroditas, pistiladas y estaminadas.
- Grupos de plantas
 - Hermafroditas. Las plantas son todas hermafroditas.
 - Monoicas. Todos los individuos son monoicos.
 - Dioicas. Existen plantas androicas y ginoicas.
 - Androdioicas. Hay dos tipos de plantas, androicas y hermafroditas.
 - Ginodioicas. Hay dos tipos de plantas, ginoicas y hermafroditas.

1.3.2.2 Separación temporal: dicogamia

La dicogamia se refiere a la separación temporal de las funciones sexuales en las angiospermas, y puede reconocerse a diferentes niveles. A nivel de una flor hermafrodita existen principalmente dos secuencias según la presentación o funcionalidad de los órganos sexuales: femenino-masculino llamada protoginia, en donde el estigma es receptivo antes de la dehiscencia de las anteras, y masculino-femenino o protandria, donde el polen es liberado antes de que el estigma sea receptivo (Lloyd y Webb, 1986; Dafni, 1992). A veces sucede que los periodos de funcionalidad de los sexos coinciden en una pequeña parte, lo cual se denomina dicogamia incompleta y es un fenómeno común, sobre todo cuando los órganos inician su función en tiempos diferentes y posteriormente se presentan simultáneos (Lloyd y Webb, 1986; Endress, 1994).

En continuidad con la idea de Darwin de que las adaptaciones florales promueven la entrecruza, éste mecanismo de separación temporal ha sido considerado como una más de estas características. No obstante, debido a que numerosas plantas autoincompatibles también presentan dicogamia, se abre la posibilidad de que este mecanismo haya evolucionado como un medio para evitar la interferencia entre las funciones masculinas y femeninas (Barrett, 2003). Hay interferencia sexual en una flor hermafrodita cuando, debido a la cercanía de los órganos sexuales, sobre todo en sistemas especializados, los estigmas se saturan con polen propio. En consecuencia, se reduce la fertilidad femenina porque el polen propio (autoincompatible) no permite germinar al externo (compatible) y no todos los óvulos son fecundados y la fertilidad masculina disminuye porque hay menos polen que exportar a otras plantas. Como consecuencia, las funciones de cada órgano relacionadas con la entrecruza se ven disminuidas (Lloyd y Webb, 1986; Barrett, 2002).

1.3.2.3 Separación espacial: hercogamia

La hercogamia dentro de una flor hermafrodita es una separación espacial de los órganos sexuales, ya sea por diferente longitud de los estambres y el pistilo o por su inclinación en lados opuestos en una misma flor. El primer caso puede tener dos variantes, la homomórfica y la heterostilia. La hercogamia homomórfica consiste en que el pistilo sea más largo que los estambres, o bien, más corto (hercogamia inversa), pero todas las flores en una población tienen la misma morfología (Barrett, 2003). Cuando hay heterostilia, en una población se presentan dos o más morfos florales según la longitud de los estilos (distilia, tristilia) (Barrett et al., 1996). La

enantiomorfa es un tipo raro de heterostilia, y es la desviación del estilo hacia la izquierda o derecha del eje floral (Endress, 1994).

Esta separación en el espacio de los órganos que llevan el polen y la superficie que los recibe (estigma) se ha descrito como un mecanismo que promueve la entrecruza al evitar la autopolinización. Sin embargo, tal como la dicogamia, podría ser una adaptación que evita la interferencia entre las funciones masculinas y femeninas en flores hermafroditas (o a niveles de planta e individuo), debido a que muchas plantas con hercogamia y/o dicogamia también presentan sistemas de autoincompatibilidad, siendo éstos últimos barreras fisiológicas que evitan por completo la autocruza (Lloyd y Webb, 1986; Barrett, 2002; Barrett, 2003).

1.4 Síndromes de polinización y visitantes florales

Una característica de las plantas que afecta directamente su modo de reproducción es la inmovilidad, por lo que requieren de vectores, bióticos (animales) o abióticos (agua o viento), que transfieran los gametos masculinos hasta los estigmas (Barrett, 2003). Como consecuencia en las plantas polinizadas por animales las características florales (como el diseño y la forma en que se presentan a los polinizadores) están sujetas a presiones de selección relacionadas con la efectiva dispersión del polen, que asegure una máxima adecuación por medio de la producción de semillas viables (Zimmerman, 1988; Endress, 1994; Harder y Barrett, 1996).

Van der Pijl y Faegri (1979) propusieron los síndromes de polinización, que se refieren a la relación entre las convergencias de características florales en diferentes especies (relacionadas o no) y el tipo de polinizadores que atraen. Estas características se interpretan como adaptaciones evolutivas que permiten una transferencia óptima de polen entre los individuos de una misma especie que asegura la fecundación (Howe y Westley, 1997). Estos síndromes florales (o de polinización) se basan en varios caracteres florales, tales como tamaño de la flor, color, néctar, olor, entre otros (Anexo 1). Las características florales que en conjunto describen cada uno de los síndromes florales, se encuentran bajo selección, y son favorecidas aquéllas que representan para la planta una mayor adecuación, aunque sea mínima en comparación con las otras (Chittka et al., 2001).

Aún cuando los síndromes describen de manera general un conjunto de caracteres asociado a un tipo de polinizadores de una planta determinada, en algunos casos esta relación planta-animal no es exclusiva; dado lo anterior, surge la discusión de cuál es la regla en los sistemas de polinización, la especialización o el generalismo (Waser, 1983; Johnson y Steiner, 2000; Chittka

et al., 2001). Sin embargo, los sistemas de polinización pueden ubicarse en un continuo entre cualquiera de los dos extremos, ya que ambos son frecuentes. Los sistemas de polinización más especializados corren un mayor riesgo de extinción, dado que la planta requiere de un único polinizador para reproducirse, mientras que éste depende de un tipo de alimento y algún evento catastrófico podría romper este mutualismo; desde el punto de vista de la conservación, estos sistemas también son vulnerables, dado el creciente ritmo de perturbación de los ecosistemas (Johnson y Steiner, 2000).

La radiación de las angiospermas se ha debido en gran parte a la coevolución que han tenido con sus polinizadores. Estos animales visitan las flores porque reciben recompensas como néctar o polen, y al transportarse entre ellas, llevan el polen de las anteras de una a los estigmas de otra, promoviendo la entrecruza. Se cree que una de las presiones selectivas que originan la autocruza a partir de especies de entrecruza es la falta de polinizadores (Barrett, 2003). La conducta de los polinizadores modula en gran medida la diversidad de sistemas sexuales, el flujo génico entre poblaciones y la morfología floral (Waddington, 1983).

Todas las polinizaciones en la familia Cactaceae son bióticas, siendo los polinizadores más comunes abejas (Beutelspacher, 1971; Mandujano et al., 1996; Schlindwen y Wittmann, 1997; Nassar y Ramírez, 2004; Oaxaca-Villa et al., 2006). Los murciélagos nectarívoros son importantes en los cactus columnares (Fleming et al., 1998) y en algunos casos, los polinizadores son colibríes (Nassar y Ramírez, 2004; Oaxaca-Villa, 2006) o lepidópteros (Pyralidae) (Fleming y Holland, 1998). Sin embargo, hay otros animales como escarabajos, hormigas e incluso aves que también visitan las flores de cactáceas (del Castillo y González-Espinosa, 1988; Negrón-Ortiz, 1998; Nassar y Ramírez, 2004). La función que desempeñan estos visitantes como polinizadores no está bien establecida, por la poca adherencia de polen a sus cuerpos y porque no hacen contacto efectivo con los estigmas; además, en ocasiones sólo consumen las partes florales. En particular, ciertos escarabajos se consideran ladrones de polen y néctar (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002).

1.5 Asignación de recursos a la reproducción, limitación por polen y limitación por recursos

El costo energético para la reproducción es alto, por las estructuras y recompensas que deben ser producidas en la floración y después de ella, en el desarrollo de frutos y semillas (Fig. 1). Es común que el tamaño de la planta determine la cantidad de recursos asignados a la reproducción, dada la cantidad de recursos que pueden ser captados o contenidos en una mayor biomasa (agua,

luz, reservas de nutrimentos, minerales, entre otros). De este modo, el éxito reproductivo de ambos sexos puede verse influido por el tamaño de la planta (Kearns e Inouye, 1993; Crawley, 1997). De manera general, una planta más grande produce más flores, y por lo tanto, una mayor cantidad de polen; además, recibe más visitas de polinizadores, de modo que su polen puede llegar a un mayor número de flores de otras plantas. Por otro lado, el mayor tamaño de la planta permite una mayor asignación de recursos a la función femenina, esto es, la producción de semillas y frutos. Sin embargo, existen otras posibilidades dentro de este patrón, tal como la disminución del éxito reproductivo femenino si la planta es más grande, dado que la progenie tiene menos espacio para desarrollarse (De Jong y Klinkhamer, 1994).

De los recursos asignados dentro de la planta a la reproducción, éstos deben dividirse entre la función femenina (cantidad de óvulos fecundados y desarrollados en progenie viable) y la masculina (cantidad de polen transportado a los estigmas para fecundar óvulos de otras plantas). Según el principio de Bateman, el éxito reproductivo femenino se ve directamente limitado por la cantidad de recursos que una planta dispone para producir el gametofito femenino, así como para desarrollar semillas y frutos; es decir, si en una planta se desarrolla a semilla sólo una parte del total de óvulos, aún cuándo éstos son fecundados, puede haber una limitación por recursos de la parte materna (Stephenson, 1981; Kearns e Inouye, 1993; Crawley, 1997). Por su parte, el éxito masculino está limitado por el acceso de los granos de polen a los óvulos (Stephenson, 1981; Stephenson y Bertin, 1983). En la limitación por polen la cantidad de polen que llega al estigma no es suficiente y no todos los óvulos son fecundados o bien, dada la poca cantidad de granos de polen, no existe una competencia entre los tubos polínicos para seleccionar los mejores genotipos y asegurar semillas viables (Bierzychudek, 1981; Kearns e Inouye, 1993). Este fenómeno puede tener diversas causas, como la fragmentación del hábitat, disminución de la población y por lo tanto de la densidad floral, competencia por los polinizadores con otras especies, la falta de un polinizador efectivo, entre otros. La limitación por polen puede probarse adicionando una carga de polen a flores de un grupo experimental y comparando su progenie con aquélla de un grupo control (Kearns e Inouye, 1993).

1.6 Depresión endogámica

La depresión endogámica es la disminución de la adecuación de los individuos en una población debido a la endogamia, lo cual disminuye la fecundidad y supervivencia de la progenie. Para explicarla, la teoría de la sobredominancia propone que los heterocigotos, resultado de

entrecruza, tienen ventajas en el ambiente por una mayor variedad genética en comparación con los homocigotos que provienen de autocruza. Por el otro lado, la teoría de la dominancia (parcial o completa) indica que en los homocigotos hay un mayor número de mutaciones y de alelos que, siendo letales o deletéreos en condición homociga, causan la muerte del individuo o bien un menor desempeño (Charlesworth y Charlesworth, 1987). La depresión endogámica puede medirse por diferentes parámetros como producción de semillas y/o frutos, peso de semilla, tasa de germinación, supervivencia a la edad adulta, entre otras. La depresión endogámica se obtiene comparando la adecuación de la progenie que proviene de autocruza con la progenie producida por entrecruza por medio de:

$$\delta = 1 - \left(\frac{w_1}{w_0} \right)$$

Donde δ es la depresión endogámica, w_1 la progenie obtenida por autocruza y w_0 aquella obtenida por entrecruza (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Mandujano et al., 1996; Navarro y Guitián, 2002). En especies amenazadas y con números poblacionales pequeños, la depresión endogámica y la baja diversidad genética son frecuentes, lo cual aumenta el riesgo de extinción de la población. Estos fenómenos interactúan con aspectos poblacionales como tasa de crecimiento y variación en el tamaño poblacional, lo cual determina qué tan viable puede ser una población (Frankham et al., 2002).

1. 7 Conservación

México, teniendo la confluencia de dos regiones biogeográficas, la Neoártica y la Neotropical, es uno de los 14 países megadiversos, y su gran biodiversidad incluye por supuesto a las cactáceas, que tienen como centro de diversificación más importante nuestro país, que se refleja en los numerosos endemismos a nivel de género y de especie (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Aunque las cactáceas se distribuyen en casi todo el continente Americano, alrededor de el 70% de las especies crecen en zonas áridas y semiáridas (Becerra, 2000).

Las cactáceas son plantas que han sido utilizadas desde tiempos prehispánicos, y en la actualidad siguen siendo económica y culturalmente importantes (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Boyle y Anderson, 2002; Casas, 2002; Mandujano et al., 2002). También han sido centro de atención de coleccionistas nacionales y extranjeros debido a su diversidad en formas de vida y belleza. Como consecuencia, las poblaciones naturales han sido mermadas por la colecta ilegal, aunada a problemas de destrucción de hábitat, resultado de la ampliación de

zonas urbanas, construcción de caminos e industrias y desmonte de la vegetación primaria para ganadería y agricultura, entre otras (Boyle y Anderson, 2002). Muchas especies de esta familia poseen características que las hacen aún más vulnerables a la problemática ambiental, como son crecimiento lento, bajo reclutamiento y restricción de hábitat (Mandujano et al., 1995; Mandujano et al., 2001; Martínez, 2007).

Por lo anterior, se deben estudiar las poblaciones silvestres de cactáceas en sus aspectos ecológicos, tales como demografía, distribución, interacciones con otros organismos y aspectos reproductivos (Schemske et al., 1994), y aspectos genéticos como diversidad genética entre poblaciones y dentro de ellas, depresión endogámica, flujo génico y números mínimos viables (Frankham et al., 2002). Estos estudios reúnen información que permite desarrollar planes de protección y conservación de especies *in situ*, como áreas naturales protegidas y *ex situ* como jardines botánicos e invernaderos.

Considerando que *Ariocarpus fissuratus* es una especie listada en el Apéndice I de CITES y en la NOM-059-ECOL-2001 en categoría “en peligro de extinción”, tiene una tasa de crecimiento lento (M. del C. Mandujano, com. pers.) y sus poblaciones se ven cada vez más amenazadas por colecta y ganadería (López y García, 2004), este estudio contribuye a determinar de qué manera los factores reproductivos pueden influir en la viabilidad de las poblaciones.

2. Objetivos

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo es conocer la biología floral de *Ariocarpus fissuratus*, lo cual incluye fenología, ciclo floral, morfología, sistema de cruza, sistema de apareamiento y síndrome de polinización. Estos aspectos intentan explorar características reproductivas de la planta, como fertilidad, limitación por polen, visitantes florales y depresión por endogamia, así como detectar cualquier aspecto de la reproducción que pueda causar baja producción de semillas. Las anteriores son características importantes en la conservación de la especie, en el contexto de su estatus dentro del Apéndice I de CITES y de la NOM-059 en categoría de “en peligro de extinción”, su bajo crecimiento poblacional y la dependencia de producir semillas para la continuidad de las poblaciones.

Objetivos particulares

1. Conocer la fenología de la población y el ciclo floral, lo cual incluye registrar la temporalidad del evento de floración y fructificación; por otro lado, dentro de una población, el ciclo floral pone de manifiesto si hay dicogamia.
2. Conocer el sistema de apareamiento por medio del índice de entrecruza Cruden (OCI) y de la relación polen/óvulos (P/O). Estas dos características ponen de manifiesto las estrategias de la planta para reproducirse.
3. Determinar el sistema de cruza por medio de un experimento de polinizaciones controladas (entrecruza, autocruza, autocruza natural, suplemento de polen y control).
4. Evaluar la fertilidad de la planta con base en la producción de frutos y semillas del tratamiento control.
5. Identificar los visitantes florales, su síndrome de polinización y si hay limitación de polen.
6. Determinar si existe depresión por endogamia y evaluar su influencia en la viabilidad de la población.

3. Materiales y métodos

Descripción de la especie

Ariocarpus fissuratus (Engelmann) Schumann es una especie que pertenece al género *Ariocarpus*, tribu Cacteae, subfamilia Cactoideae, dentro de la familia Cactaceae (Bravo-Hollis, 1991; Anderson, 2001). Es una planta que sobresale poco del suelo, de forma subglobosa y con el ápice aplanado o convexo; su color es verde grisáceo o pardusco, tornándose amarillento debido a la edad; puede alcanzar 15 cm de diámetro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001). Sus tubérculos son imbricados, triangulares y grandes, con una base de 20 a 30 mm de ancho; la punta de los tubérculos es redondeada o aguda y la superficie puede ser aplanada o convexa, con fisuras numerosas e irregulares; el surco longitudinal es lanoso, con una longitud de 10 a 15 mm y ancho de 3 a 4 mm. La areola florífera se ubica en la base del surco areolar. Las flores de esta especie van de 3 a 4 cm de diámetro, de color blanco hasta púrpura y brotan de la región florífera basal del surco de los tubérculos jóvenes. El fruto de *A. fissuratus* es ovoide, color verde pálido y con una longitud de 10 mm. Las semillas son tuberculado-rugosas y de color negro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

A. fissuratus permanece camuflada la mayor parte del tiempo en el suelo, pedregoso y de origen calizo, y se hace conspicua únicamente en el periodo de floración (Fig. 4a,b) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), el cual se ha reportado a principios de otoño para el género (Gómez, 2001). En particular, los reportes para la floración de *A. fissuratus* son entre los meses de agosto y septiembre (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Gómez, 2001).

De la especie *A. fissuratus* se han identificado dos variedades: *A. fissuratus* var. *fissuratus* y *A. fissuratus* var. *lloydii*. La diferencia principal entre ambas es que var. *lloydii* es más robusta que la otra y sobresale más del suelo, alcanzando a medir entre 1 y 10 cm de altura (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Según Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), el área de distribución de cada una de las variedades es distinta. Para *A. fissuratus* var. *fissuratus* se tienen registros de México en el estado de Coahuila (frecuente en Saltillo y Parras (Fig. 5)), así como de Estados Unidos de América en Texas, estado donde se encuentra la localidad tipo: cerca de la unión del Río Pecos con el Río Bravo. En cuanto a *A. fissuratus* var. *lloydii* se tienen registros de Coahuila (localidad tipo), Zacatecas y posiblemente al este de San

Luis Potosí (Fig. 5). Se distribuye en un rango altitudinal de 500 a 1170 msnm (Benson, 1982).



Fig. 4. Individuos de *Ariocarpus fissuratus* en el Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila. a) Individuo con dos flores abiertas. b) Individuo de *A. fissuratus* con nueve flores abiertas; las plantas con este número de flores son poco comunes en la población (Fig. 11a) Fotos: C. Martínez Peralta

También se le conoce con los nombres de: chautle, peyote cimarrón, chaute, peyote falso, sunami, wanamé; en los Estados Unidos de América, lo llaman “living rock”. Los indígenas Tarahumara lo usan en sus ceremonias y rituales, debido a que contiene alcaloides activos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001). Esta

especie está incluida en el Apéndice I de CITES (Anderson, 2001; Lüthy, 2001) y dentro de la NOM-059-ECOL-2001, en la categoría P (en peligro de extinción) (NOM-059, 2001).

Debido a lo anterior y a que no existen antecedentes de la biología floral de *A. fissuratus*, estos datos ayudarían a entender aspectos de su reproducción útiles para la conservación de esta especie.

La literatura indica que la floración de *Ariocarpus fissuratus* es entre los meses de agosto y septiembre (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001). Sin embargo, en el Herbario Nacional de México MEXU se encuentran únicamente tres ejemplares de esta especie colectados con flor, que corresponden al mes de octubre. Los registros del Dr. J. J. López (Universidad Agraria “Antonio Narro”) indican que la floración de las poblaciones de Cuatro Ciénegas empieza en la tercera semana del mismo mes (com. pers.).

En cuanto a ejemplares colectados con semilla, se cuenta con dos en el Herbario Nacional de México (MEXU); uno de ellos fue colectado con fruto completo en mayo y otro con semillas sueltas en el mes de marzo.

Descripción del área de estudio

El Valle de Cuatro Ciénegas está localizado en el centro de Coahuila, a 80 km al oeste de Monclova, dentro del municipio de Cuatro Ciénegas de Carranza, y es parte del desierto Chihuahuense. Este valle está delimitado por montañas pertenecientes a la Sierra Madre Oriental y su extensión es de 40 km de largo por 25 km de ancho, aproximadamente. Se encuentra rodeado por varias sierras: al noroeste La Madera, noreste La Menchaca, al este La Purísima y San Vicente, al sur San Marcos Pinos y al oeste La Fragua (Pinkava, 1984; PMAFFC, 1999).

La vegetación del valle de Cuatro Ciénegas puede dividirse en varios tipos: pastizales, dunas de yeso, zonas de transición entre los pastizales y la zona montañosa, matorral desértico, chaparral, bosques de pino y encino y bosques de coníferas (Pinkava, 1984) (Fig. 6).

3.1 Fenología reproductiva y ciclo floral

Se realizó una revisión de los ejemplares de *Ariocarpus fissuratus* del Herbario Nacional de México MEXU con el objetivo de identificar fechas de colecta con flores y semillas; se consultó la literatura existente de reportes de floraciones (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Gómez, 2001) y consultas personales al Dr. Juan José López (Universidad Agraria “Antonio Narro”) y al Biól. Jerónimo Reyes

(Instituto de Biología, UNAM). Con base en esta información, se realizaron dos salidas al campo, una del 15 al 23 de octubre de 2005 y del 24 al 25 de octubre de 2006. Para revisar y coleccionar los frutos y semillas producidos, se realizaron tres salidas al campo en enero, febrero y marzo de 2006. Debido a que inicialmente no se contaban con registros acerca de la vida de la flor, se realizaron observaciones para conocer su duración, la cual se estimó entre uno y tres días.

Posteriormente se establecieron ocho intervalos de tiempo (el horario seguido fue el del horario de verano) en los cuales se midió con un vernier el diámetro de apertura del perianto de flores de plantas diferentes tomadas al azar ($n=26$ flores de 26 plantas en 2005 y $n=27$ flores de 27 plantas en 2006), las cuales fueron protegidas con bolsas de tul (sólo en 2005), debido a la presencia de un escarabajo que las consumía; el seguimiento del ciclo floral se realizó en flores de hasta dos días de duración, en cada uno las mediciones se realizaron en los mismos intervalos de tiempo. Para conocer el pico de floración de *A. fissuratus*, se eligieron dos sitios de la población en los cuales fueron marcadas 172 plantas en 2005 y 30 plantas en 2006 (no se usó un área determinada). De estas plantas, se realizó un seguimiento desde el inicio hasta el final de la vida de todas las flores presentes.

Adicionalmente se midió el diámetro de cada planta para conocer el esfuerzo reproductivo. Estos datos fueron analizados con una prueba no paramétrica de Spearman Rho, para saber si existe relación entre el tamaño de la planta y el número de flores.

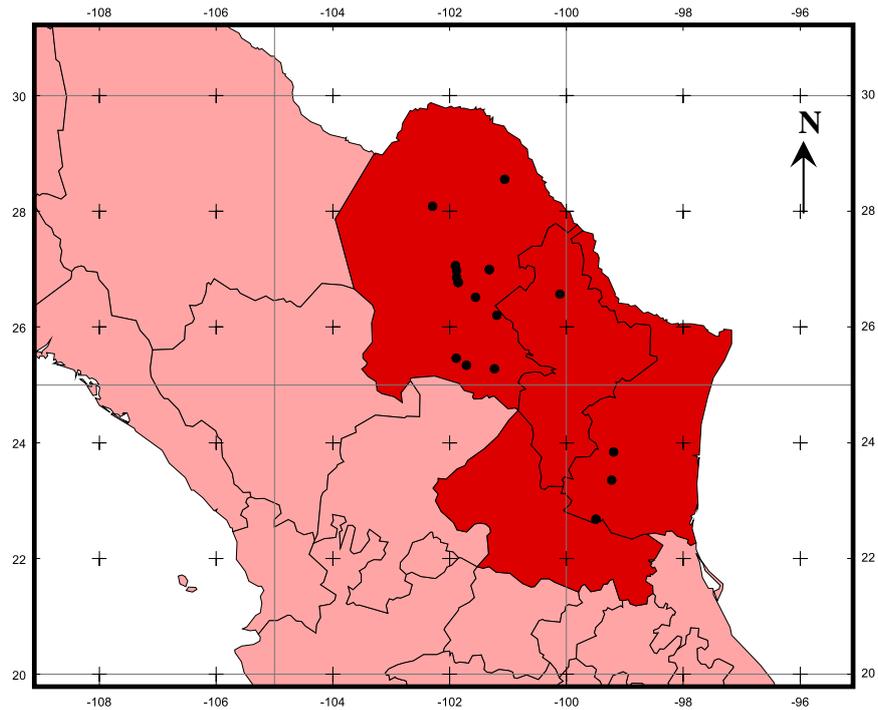


Fig. 5. Distribución de *Ariocarpus fissuratus* en México. Los datos fueron obtenidos de la REMIB y del Herbario Nacional MEXU. El mapa se realizó en el programa Arc View (H. Flores Moreno).

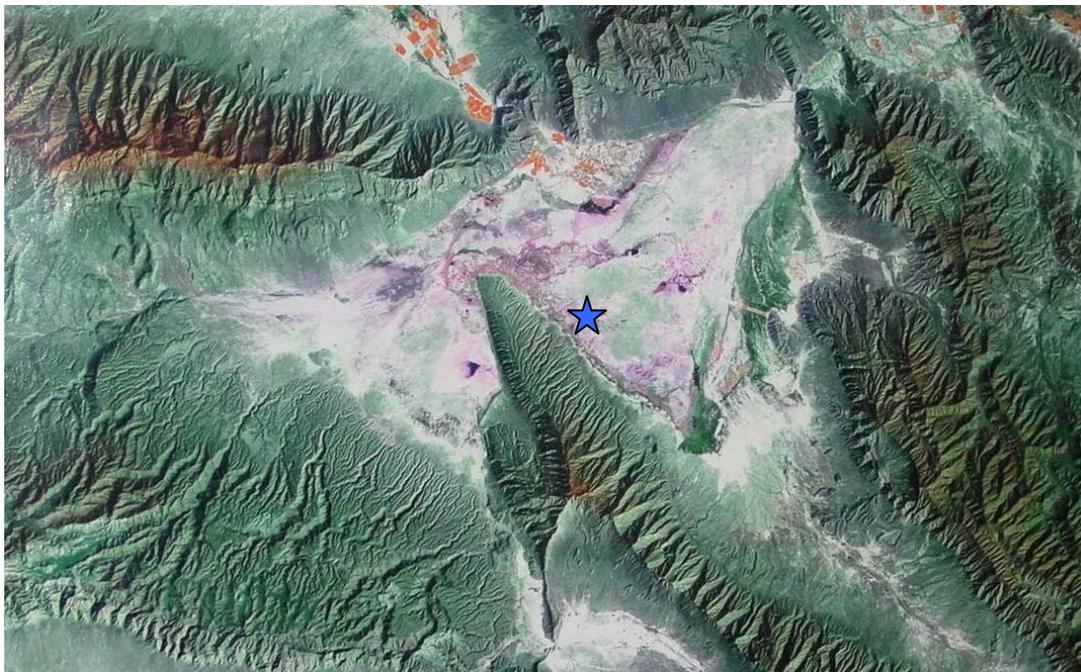


Fig. 6. Vista aérea del valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila. Con una estrella se indica el sitio de estudio (Charleston, 2004).

3.2 Sistema de apareamiento

Para estimar el índice de entrecruza de Cruden (OCI) (Cruden, 1977), el diámetro de la corola que se consideró fue el medido a la hora de máxima apertura en el ciclo floral (Mandujano et al., 1996), entre las 11:50 y 12:50 de flores de primer día. En este intervalo también se midieron con el vernier las longitudes de los estambres y el pistilo para evaluar la presencia de hercogamia (2005). Los datos se analizaron con una prueba de *t*-pareada para saber si existían diferencias significativas entre las longitudes de estambres y pistilos. En cada uno de los intervalos establecidos del ciclo floral, se registró el comportamiento de los órganos sexuales, para evaluar la existencia de dicogamia. Las anteras fueron revisadas con una lupa para evaluar dehiscencias; se consideraron dehiscentes aquellas anteras con aspecto granuloso (debido a la liberación del polen), o bien cuando había presencia de polen en los segmentos del perianto. La receptividad del estigma se evaluó según la apertura de los lóbulos; se consideraron no receptivos los estigmas con lóbulos cerrados o semi-abiertos, y receptivos cuando los lóbulos del estigma estaban totalmente abiertos (del Castillo, 1994; Negrón-Ortiz, 1998; M del. C. Mandujano, com. pers.) (Fig. 7).

Para determinar la relación polen/óvulos se colectaron flores de distintas plantas tomadas al azar y se guardaron en bolsas de papel. En el laboratorio, las flores fueron hidratadas con agua destilada para una mejor manipulación y, visualizando las muestras con un microscopio estereoscópico, se realizó el conteo de óvulos totales por flor ($n=32$ flores). Dado que en *A. fissuratus* la flor se encuentra inserta en un tubérculo central, es difícil extraer el ovario completo; como consecuencia, en algunos casos sólo se tenía una porción cercana a la mitad. En dichas flores se contó el número de óvulos y se multiplicó por dos. Se obtuvo el promedio de óvulos por flor y la desviación estándar.

Posterior al conteo de óvulos, se cortaron las flores en dos de manera longitudinal; se contó el número de anteras en una mitad y se multiplicó por dos; de esta manera se obtuvo el número de anteras por flor y el promedio ($n=41$ flores). Adicionalmente fueron colectadas 32 anteras de flores y plantas diferentes y colocadas en microtubos de 1.5 ml. A cada tubo se agregó 1 ml de agua destilada y se homogeneizó con un vórtex; de este mililitro se tomó sólo una alícuota de 100 μ l la cual fue colocada en un portaobjetos con cuadrícula, en donde se contaron los granos de polen visualizando con un microscopio estereoscópico. Para cada antera, el número de granos de la alícuota se multiplicó por diez (el factor de dilución) y luego se obtuvo el

promedio, el cual se multiplicó por el número promedio de anteras por flor, dando como resultado el número de granos de polen por flor (Kearns e Inouye, 1993).



Fig. 7. a) Flor de *Ariocarpus fissuratus* con los lóbulos del estigma cerrados, lo cual se considera como un estigma no receptivo. b) Flor con los lóbulos del estigma abiertos, estado que se consideró como receptivo. C. Martínez Peralta.

3.3 Sistema de cruza

El sistema de cruza de *A. fissuratus* se determinó experimentalmente mediante polinizaciones controladas en 2005, con cuatro tratamientos y un grupo control (Kearns e Inouye, 1993) (Anexo 2):

- Control. Las flores se dejaron expuestas a los polinizadores durante el tiempo que duraron abiertas (uno o dos días) y fueron marcadas.
- Autocruza manual. Las flores fueron aisladas de los visitantes florales con bolsas de tul antes de que abrieran y, una vez abiertas, el polen de las anteras fue colocado en el estigma de la misma flor con un pincel; las flores se mantuvieron cubiertas hasta su cierre y finalmente fueron etiquetadas.
- Autocruza natural. Las flores fueron embolsadas antes de que abrieran y se mantuvieron así hasta que cerraron. No hubo manipulación de las flores, pues se quería probar si había autofertilización de manera natural o espontánea, sin requerimientos de un polinizador.
- Entrecruza. Se aislaron flores antes de que abrieran con bolsas de tul y, una vez abiertas, se emascularon. Posteriormente, se realizó una mezcla de polen de 10 flores diferentes que no pertenecieran a la muestra en que se trabajó y se colocó en el estigma

de las flores emasculadas previamente; las flores fueron embolsadas y marcadas después del tratamiento.

- Suplemento de polen. Las flores se mantuvieron expuestas a los polinizadores durante toda la antesis. Adicionalmente se colocó en el estigma una mezcla de polen de 10 flores diferentes. Finalmente fueron etiquetadas. Los resultados de este tratamiento comparados con los del tratamiento control servirán para saber si existe limitación por polen (Kearns e Inouye, 1993).

Los frutos de los tratamientos de las polinizaciones controladas fueron colectados y sus semillas contadas. De muchos de los frutos no se cuenta con las semillas, pues el fruto se rompía y las semillas se perdían entre los tubérculos de la planta. Otra complicación en la colecta de frutos fue el que era difícil saber si el fruto ya estaba maduro, dado el poco espacio entre los tubérculos centrales; como consecuencia, algunos frutos fueron abiertos antes de que las semillas hubieran terminado su maduración, por lo que no concluyeron su desarrollo.

El éxito en la producción de frutos se evaluó por medio de un modelo log-lineal para proporciones con error tipo binomial y las diferencias se analizaron con pruebas de *t* contrastes. Los datos del número de semillas por fruto se analizaron ajustando un modelo log-lineal con una distribución de error tipo Poisson y para encontrar diferencias entre tratamientos se realizaron pruebas de *t*- contrastes. El análisis de los datos fue realizado con el programa GLIM 4 (1992, Royal Statistical Society, London).

3.4 Fertilidad

A partir del tratamiento control, se calculó el número y porcentaje de frutos obtenidos y el promedio de semillas por fruto. En este conteo se eliminaron aquellas plantas que murieron o ya no estaban presentes durante la revisión de producción frutos.

3.5 Síndrome de polinización y producción de néctar

Con ayuda de trampas de cianuro, colectamos ejemplares de los visitantes florales de *A. fissuratus*. El mismo día de colecta fueron montados con ayuda de alfileres entomológicos y posteriormente identificados en el laboratorio con ayuda del manual *The Bee Genera of North and Central America* de Michener et al. (1994). En el segundo año de estudio además de la colecta se realizaron observaciones de los polinizadores y otros visitantes florales. Se eligieron dos zonas en las cuales un grupo de flores fue marcado ($n=42$) y observado en lapsos de 15 minutos en intervalos de dos horas durante toda la vida de la flor (el tiempo total de observación fue de 60 minutos en cada día de vida de la flor). Se registró la frecuencia de visitas por morfoespecie a cada flor y se

describió su conducta durante las mismas. Para determinar si hay diferencias en la frecuencia de los visitantes y las horas de visita se analizaron los datos con una tabla de contingencia (χ^2) y residuales ajustados.

Para medir la cantidad de néctar se eligieron dos muestras de flores al azar, en una de las cuales se embolsaron las flores ($n=28$ día 1, $n= 11$ abrieron el día 2) y en la otra se dejaron descubiertas ($n=27$ día 1, $n = 8$ abrieron el día 2). Cada dos horas se midió la cantidad de néctar usando tubos capilares con 1 μ l de capacidad. Para cada uno de estos intervalos se obtuvo la media y el error estándar, para flores de primer día y de segundo, tanto embolsadas como no embolsadas. Se realizó un ANOVA de dos vías para evaluar las diferencias en la producción de néctar entre días y entre tratamientos (JMP, 1985). Dada la diferencia entre flores que abrieron los dos días no se pudo ajustar un ANOVA de medidas repetidas y se realizaron pruebas de t-pareadas para comparar los volúmenes de néctar totales.

3.6 Florivoría

En las observaciones del campo durante 2005 se encontró que hay un escarabajo que consume las flores. Para estimar el nivel de herbivoría se realizó el seguimiento de una muestra de plantas tomadas al azar con sus flores en zonas distintas en octubre de 2006. Las plantas y sus flores fueron marcadas, y se registró cada día la herbivoría en tres niveles: 0 = flores sin herbivoría, 0.5 = flores comidas parcialmente; 1 = flores totalmente comidas. Se obtuvieron proporciones para los distintos niveles de herbivoría en cada día de observación.

3.7 Depresión por endogamia

Los frutos resultado de los experimentos de polinizaciones controladas de autocruza y entrecruza se compararon para determinar si existe depresión por endogamia. La depresión por endogamia se calculó por medio del inverso del cociente del éxito reproductivo de los frutos y semillas obtenidos por autocruza entre los producidos por entrecruza (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

$$\delta = 1 - \left(\frac{\text{autocruza}}{\text{entrecruza}} \right)$$

4. Resultados

4.1 Fenología reproductiva y ciclo floral

En las observaciones de las salidas al campo a la zona de estudio realizadas en la segunda mitad de octubre de 2005 y 2006, se determinó que el pico de floración dura aproximadamente una semana, con el máximo número de flores abiertas para los días 3 y 4 (Fig. 8a,b), aunque hay algunas flores que abren fuera de estos días. En ambos años se observaron flores que abrieron esporádicamente a lo largo de una semana antes del pico de floración (C. Martínez, Y. Verhulst y B. Ornelas, observaciones personales).

Las visitas a la zona de estudio en los primeros días de los meses de enero, febrero y marzo de 2006 indican que algunos frutos empiezan a madurar en enero; sin embargo, la mayoría se encuentran maduros hacia el mes de febrero, y otros terminan de madurar en marzo.

Las flores de *A. fissuratus* son color rosa, con varias tonalidades, desde pálido hasta rosa encendido y su duración varía de uno a tres días. En el primer año (2005) de estudio la longevidad de la mayoría de las flores fue de un día, mientras que en el segundo año (2006) la mayoría duró dos días (Fig. 9). Las flores abren alrededor de las 9:00 ($\bar{x} \pm e. e. = 0.21 \pm 0.15$ cm de apertura en 2005 y 0.49 ± 0.15 cm en 2006) y cierran a las 18:00 el primer día, y la máxima apertura del perianto se alcanza alrededor de las 13:00 (3.78 ± 0.11 cm en 2005 y 3.04 ± 0.26 cm en 2006). En el segundo día de vida, las flores también abren alrededor de las 9:00 (2.06 ± 0.65 cm de apertura en 2005 y 2.29 ± 0.29 cm en 2006) y su cierre es aproximadamente a la misma hora; la máxima apertura del perianto fue alcanzado a las 13:00 en los dos años de estudio (2.53 ± 0.37 cm en 2005 y 3.75 ± 0.27 cm en 2006) (Fig. 10a,b). No hubo flores dentro de la muestra que abrieran un tercer día, por lo tanto no se realizó seguimiento del ciclo de apertura en flores de tres días de edad.

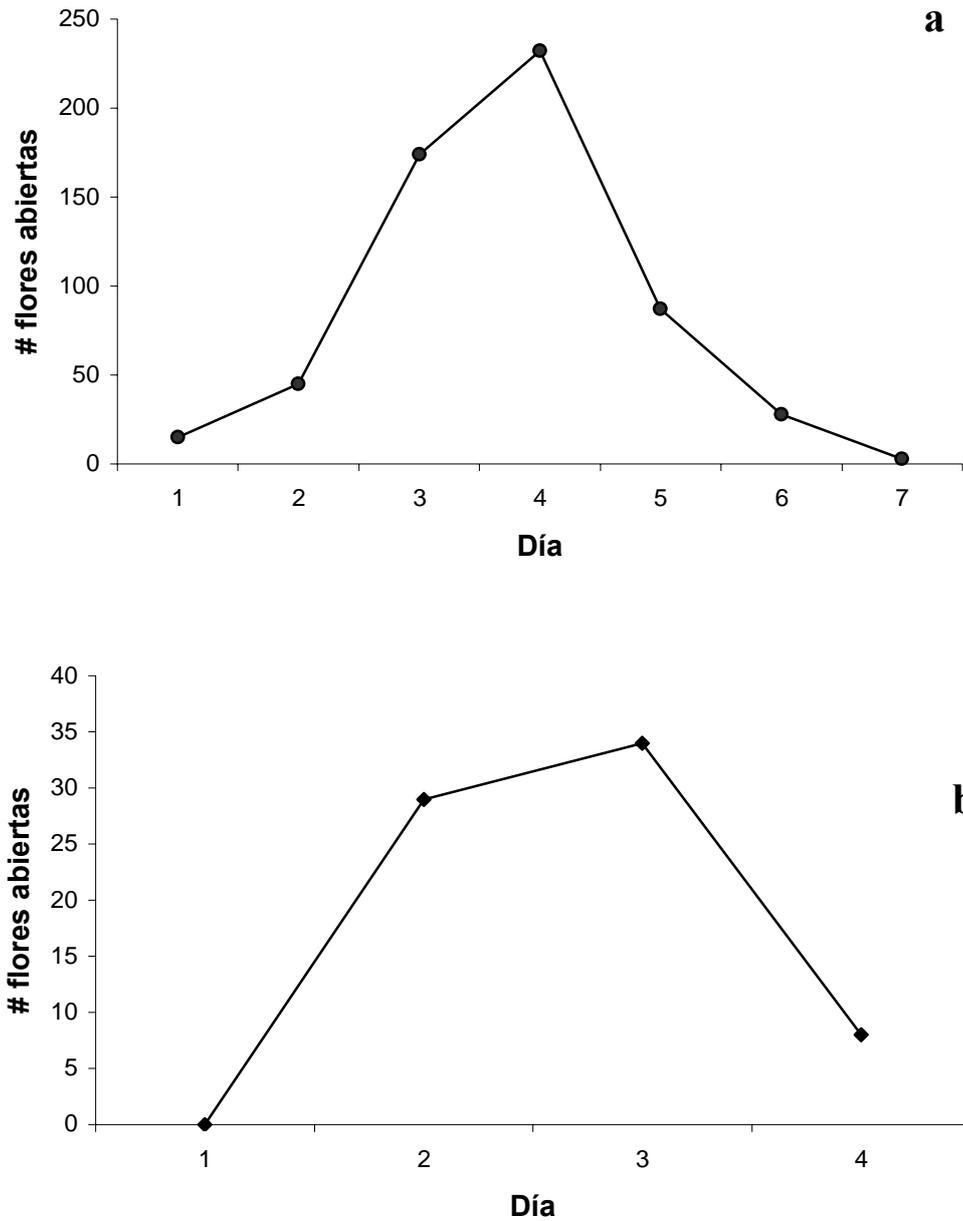


Fig. 8. Pico de floración de *Ariocarpus fissuratus* en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Se realizó el seguimiento de una muestra de plantas y todas sus flores de uno, dos y tres días de edad. a) Observación de 172 plantas con un total de 414 flores, del 15 al 21 de octubre de 2005. b) Observación de 30 plantas con un total de 45 flores, del 24 al 27 de octubre de 2006.

Hubo distintas condiciones del estado del tiempo en los días del pico de floración entre años (no fue medida la temperatura, salvo en 2006 para las observaciones de polinizadores). En 2005 los días del pico de floración fueron totalmente soleados. En 2006 los días anteriores al pico de floración y los dos primeros días del pico fueron nublados, y los siguientes soleados. Quizá esto haya afectado las diferencias en longevidad floral entre años y la apertura de la flor.

Las longitudes de los pistilos y estambres, fueron tomadas a la hora de máxima apertura de la flor en 2005 (Cuadro 4).

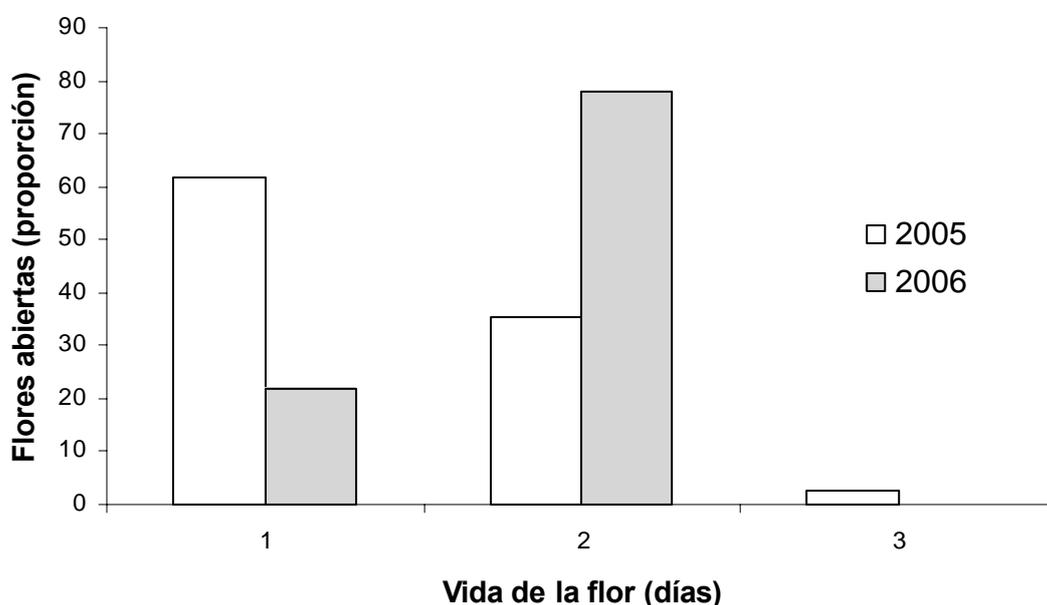


Fig. 9. Longevidad floral de las flores de *Ariocarpus fissuratus*. Porcentaje de flores estudiadas en octubre de 2005 que abren: 1 día, 61.8%; 2 días 35.5% o 3 días, 2.6%. ($n=414$ flores, barras blancas). Porcentaje de flores estudiadas en octubre de 2006 que abren: 1 día, 21.88%; 2 días 78.13% o 3 días, 0% ($n=32$ flores, barras rayadas).

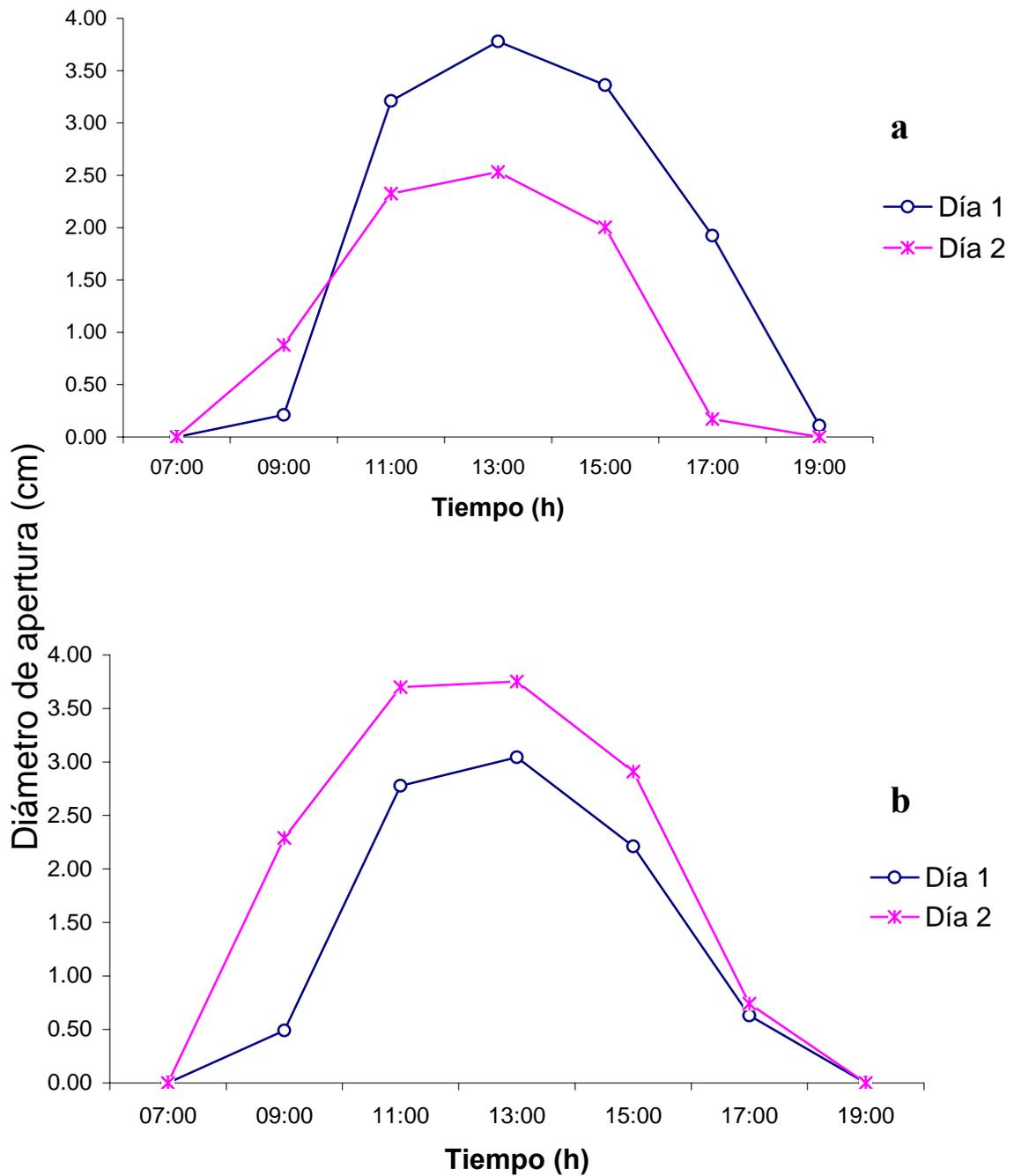


Fig. 10. Ciclo floral de *Ariocarpus fissuratus* en flores de 1 y 2 días. a) La máxima apertura de la corola en 2005 es de 3.78 ± 0.11 cm en el día 1 ($n=26$), y 2.53 ± 0.37 cm en el día 2, ambas a las 13:00 ($n=10$). b) En 2006 la máxima apertura para el día 1 es de 3.04 ± 0.26 cm ($n=27$) y en el día 2 es de 3.75 ± 0.27 cm, ambas a las 13:00 ($n=25$).

Cuadro 4. Medidas florales de *Ariocarpus fissuratus* en Cuatro Ciénegas, 2005. $n = 23$ flores de plantas distintas.

| Característica | $\bar{x} \pm e. e.$ |
|-----------------------|---------------------|
| Diámetro de la corola | 3.78 ± 0.11 |
| Longitud pistilos | 1.94 ± 0.05 |
| Longitud estambres | 1.63 ± 0.05 |
| Lóbulos por flor | 6.00 ± 0.22 |

La mayor parte de las plantas presentan dos flores durante el pico de floración (moda=2, $n=177$ plantas; Fig. 11a); el máximo número de flores registrado en la muestra fue de 6, aunque se observaron también plantas con 9 flores (Fig. 4b). En cuanto al esfuerzo reproductivo de la planta, se encontró una correlación positiva entre el diámetro de la planta y el número de flores según la prueba no paramétrica de Spearman Rho ($r=0.5398$, $P=0.00001$). Esto significa que si aumenta el diámetro de la planta, también aumenta el número de flores (Fig. 11b).

4.2 Sistema de apareamiento

Las longitudes de los pistilos y estambres analizadas con la prueba de t -pareada indican que en la especie *A. fissuratus* se presenta hercogamia homomórfica ($t=-9.48$, $P<0.0001$, g.l.=22); es decir, sus órganos sexuales, estambres y pistilos, están separados espacialmente, donde los pistilos son más altos que los estambres y todas las flores dentro de la población presentan la misma morfología (Fig. 12).

En cuanto al análisis de la separación temporal de las funciones sexuales se concluye que no hay dicogamia; es decir, no hay separación en el tiempo, por lo que *A. fissuratus* es una especie con homogamia (Fig. 13). Con base en estos resultados y en el diámetro de la corola, se obtuvo un índice de entrecruza de Cruden (OCI) de 4 (Cuadro 5).

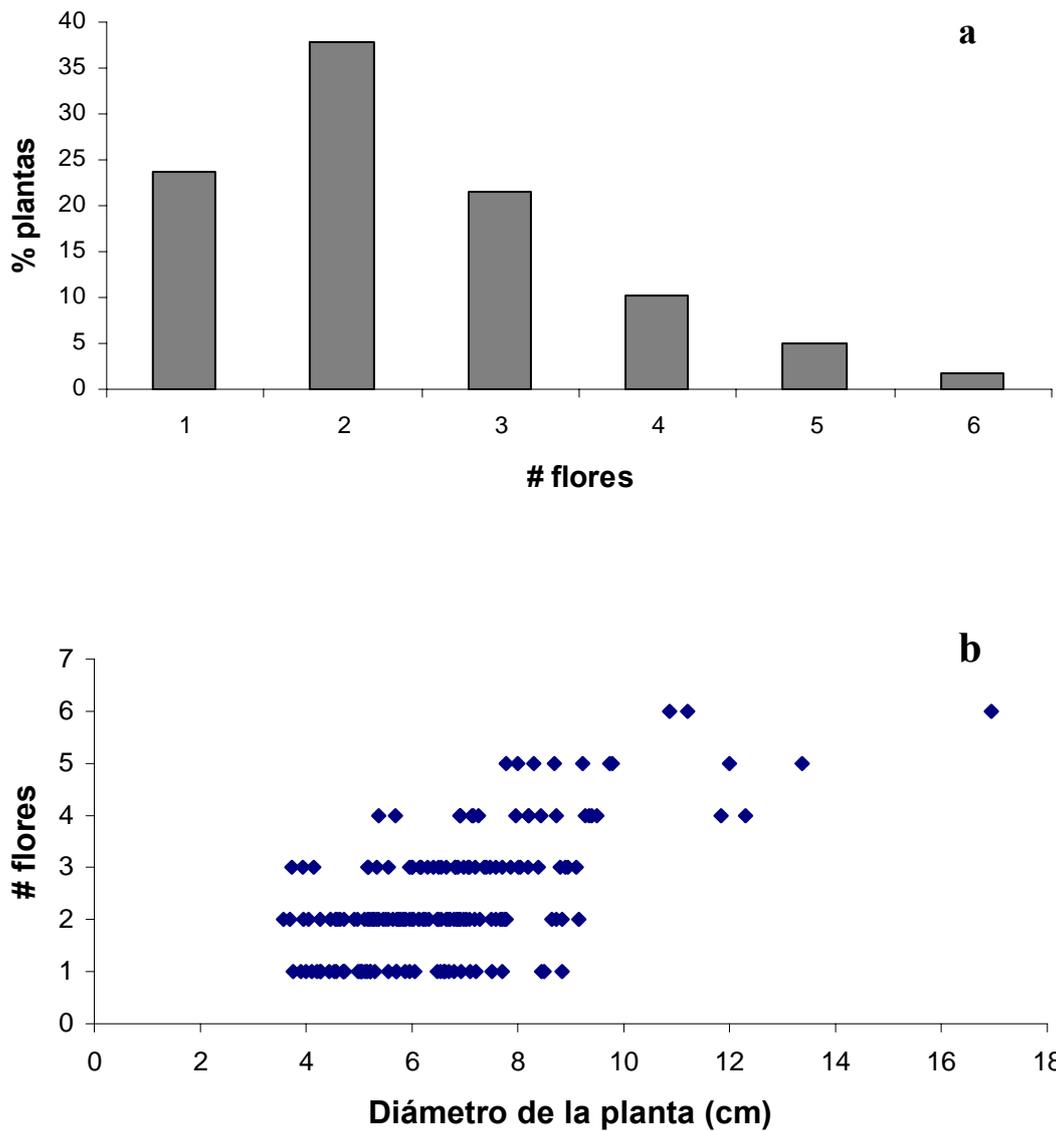


Fig. 11. Esfuerzo reproductivo en *Ariocarpus fissuratus* (datos de 2005) **a)** Porcentaje de plantas respecto al número de flores. 1 flor=23.73%; 2 flores=37.85%; 3 flores=21.47%; 4 flores=10.17%; 5 flores=5.08%, 6 flores=1.69%. **b)** Esfuerzo reproductivo. Según la prueba de Spearman Rho existe relación positiva entre ambas variables ($r=0.5398$, $P=0.00001$, $n=177$ plantas).

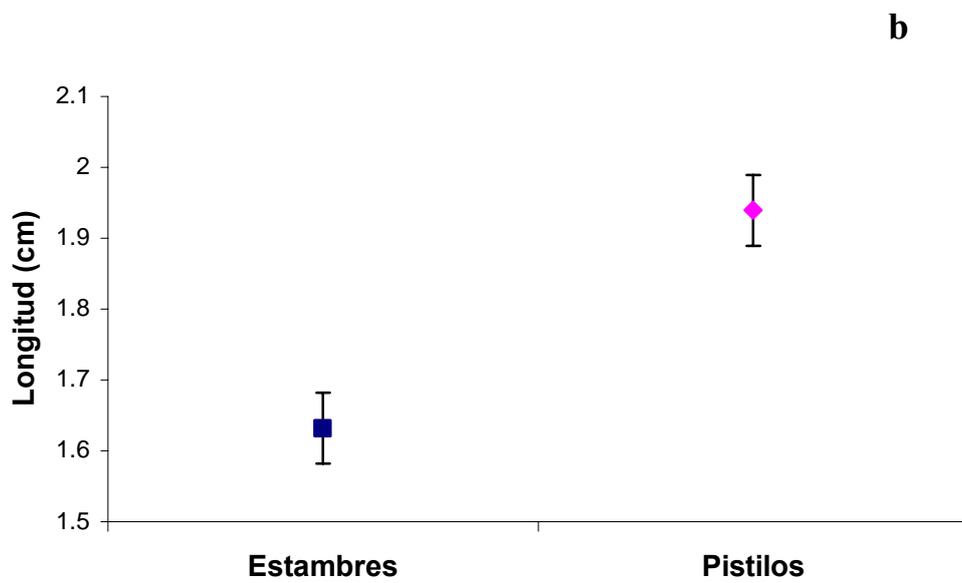
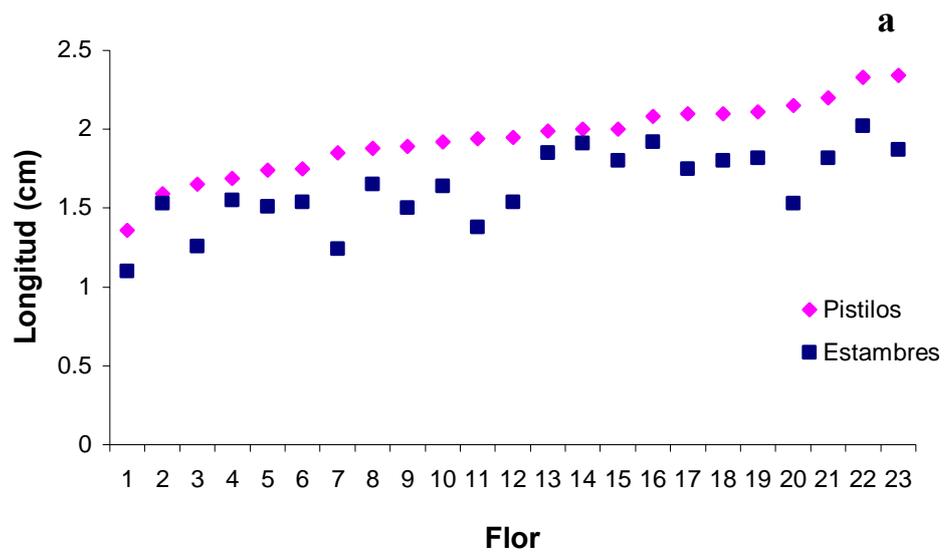


Fig. 12. Hercogamia en *Ariocarpus fissuratus*. **a)** Longitud de los órganos sexuales agrupados por flor. **b)** Longitud de los órganos sexuales agrupados por tipo (pistilos, 1.94 ± 0.05 cm; estambres; 1.63 ± 0.05 cm, $\bar{x} \pm e. e.$; $n = 23$).

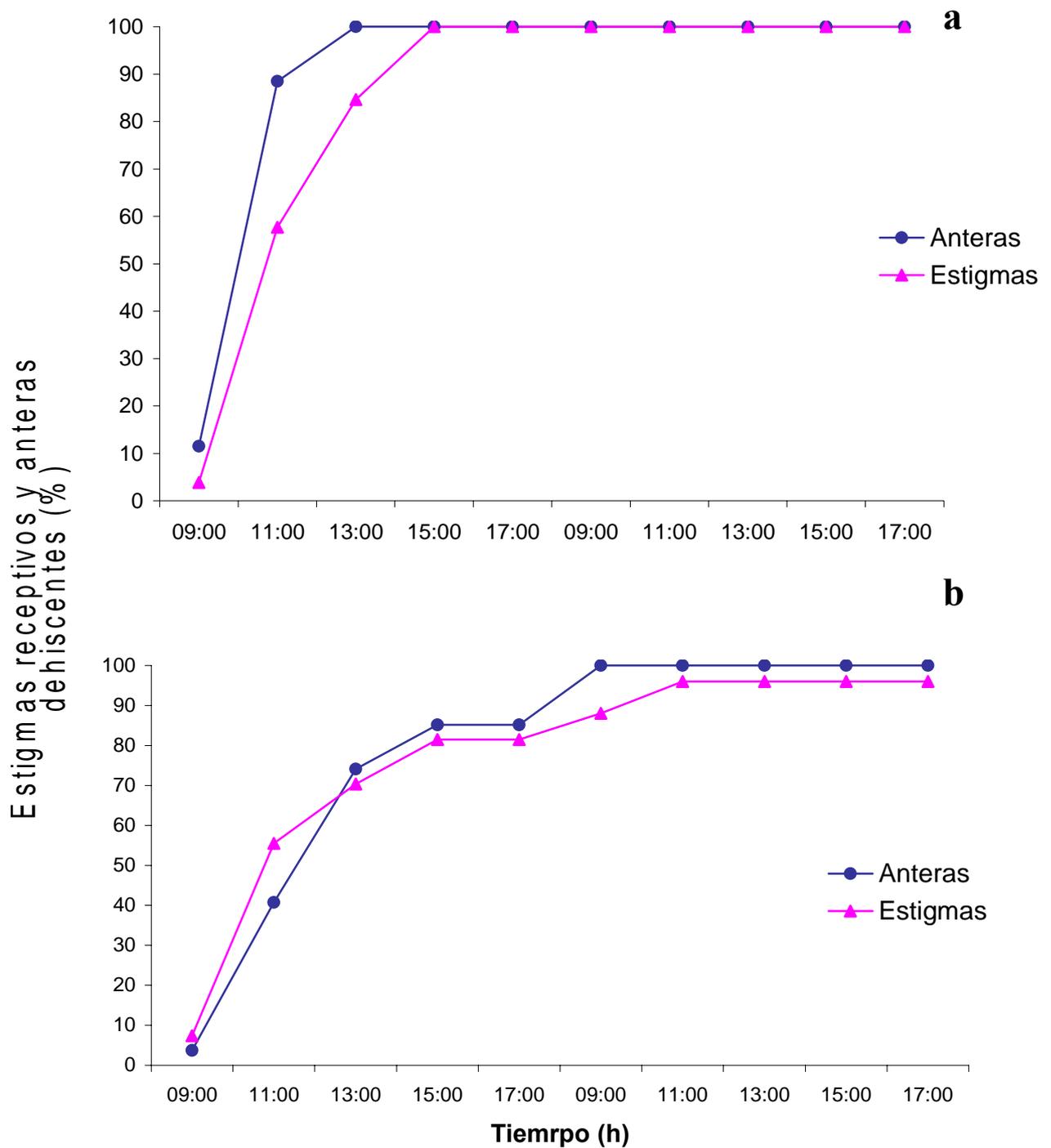


Fig. 13. Homogamia en *Ariocarpus fissuratus*. La superposición de las curvas de dehiscencia de las anteras y receptividad de los estigmas indica que no hay dicogamia. a) Observación de 2005, con $n=26$ flores; b) Observación de 2006, con $n=27$ flores.

Cuadro 5. Cálculo del OCI (Cruden, 1977) de *Ariocarpus fissuratus* (n=27 flores).

| <i>Característica de la flor</i> | <i>Puntaje OCI</i> | |
|---|----------------------|----------|
| Diámetro de la corola | Más de 6 mm | 3 |
| Separación temporal de los sexos | Homogamia | 0 |
| Separación espacial de los órganos sexuales | Hercogamia | 1 |
| | Resultado OCI | 4 |

El resultado del OCI es 4, según lo cual *A. fissuratus* sería una especie xenógama, con entrecruza y demanda de polinizadores. Como resultado del conteo de granos de polen y óvulos por flor, se obtuvo la relación P/ O, que es de 1371.02 ± 87.15 (Cuadro 6). De acuerdo a las categorías establecidas por Cruden, esta especie tiene un sistema de apareamiento por xenogamia facultativa (Cuadro 2).

Cuadro 6. Características florales que determinan el sistema de apareamiento de *Ariocarpus fissuratus* de acuerdo a la relación P/O (n=32 flores).

| Característica floral | $\bar{x} \pm e. e.$ |
|--|------------------------------|
| Óvulos por flor | 117.57 ± 3.75 |
| Anteras por flor | 351.07 ± 16.17 |
| Promedio total de granos de polen por flor | 155020.70 ± 6588.96 |
| Relación P/O | 1371.02 ± 87.15 |
| Sistema de apareamiento según P/O | xenogamia facultativa |

4.3 Sistema de cruza

De acuerdo a los análisis del número de frutos y semillas producidos hubo diferencias entre los tratamientos (frutos: $\chi^2=120.2$, g.l.=4, $P<0.00001$; semillas: $\chi^2=92.99$, g.l.=3, $P<0.0001$) (Cuadro 7); el tratamiento de autocruza natural no tuvo producción de frutos por lo cual fue excluido del análisis. Estos resultados indican que el sistema de cruza es entrecruza, aunque se produjeron tanto frutos de entrecruza como de autocruza (Fig. 14a). Ambos tratamientos difirieron en relación a los de suplemento de polen y control, y entre estos dos últimos tratamientos no hubo diferencias. En cuanto al número de

semillas promedio producidas por tratamiento, el promedio más bajo lo tuvo el tratamiento de entrecruza (Fig. 14b), siendo diferente en relación a los otros tres.

4.4 Fertilidad

En el tratamiento control, el porcentaje de frutos producidos fue de 53.3% ($n = 182$). En cuanto a las semillas, la producción por fruto fue de 69.79 ± 4.88 ($\xi \pm e.e.$). Tomando en cuenta que en cada flor hay 117.57 ± 3.75 óvulos ($\xi \pm e.e.$), de ellos el 59.36% de los óvulos se transforman en semillas.

Cuadro 7. Contrastes de la producción de frutos y semillas entre tratamientos de polinizaciones controladas. Au = autocruza manual, En = entrecruza, Ex = suplemento de polen, C = control; no se produjeron frutos del tratamiento de autocruza natural (Anat). En negritas se resaltan las diferencias significativas.

| Tratamiento | Frutos | | | Semillas | | |
|-----------------|----------|--------------|-----------------|----------|--------------|------------------|
| | <i>t</i> | g. l. | <i>P</i> | <i>t</i> | g. l. | <i>P</i> |
| Au vs En | 2.68 | 109 | <0.01 | -3.65 | 6 | 0.01 |
| Au vs Ex | 4.41 | 133 | <0.01 | 0.46 | 30 | 0.65 |
| Au vs C | 4.33 | 247 | <0.01 | 0.21 | 57 | 0.83 |
| En vs Ex | -3.70 | 110 | <0.01 | -8.80 | 36 | < 0.01 |
| En vs C | -3.70 | 224 | <0.01 | -8.54 | 63 | < 0.01 |
| Ex vs C | 0.57 | 248 | 0.57 | 1.14 | 87 | 0.255 |

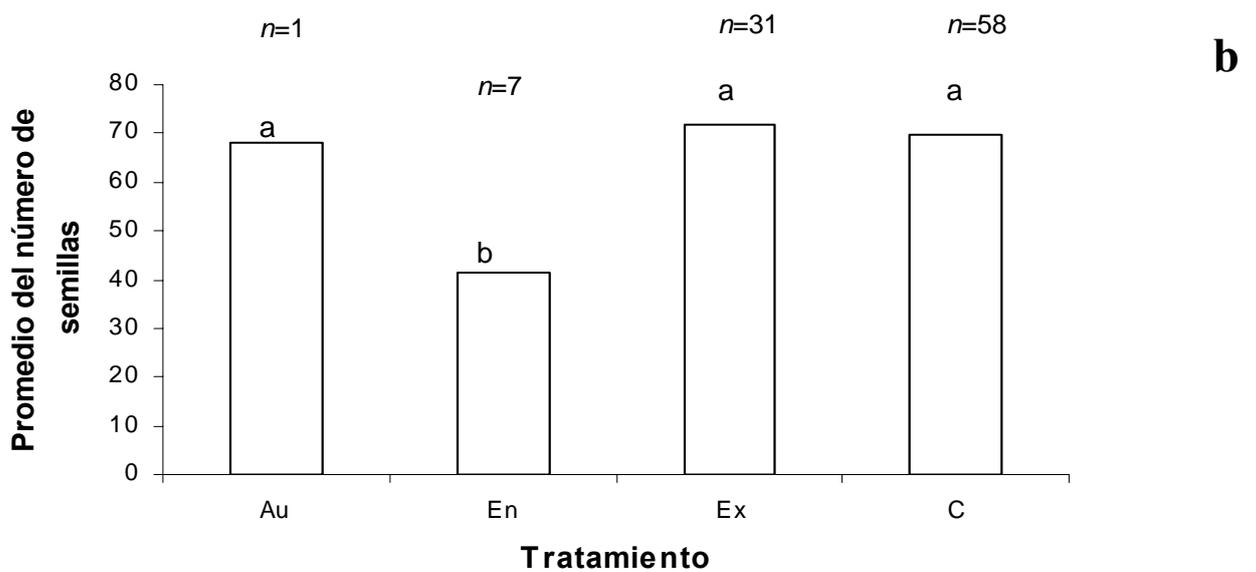
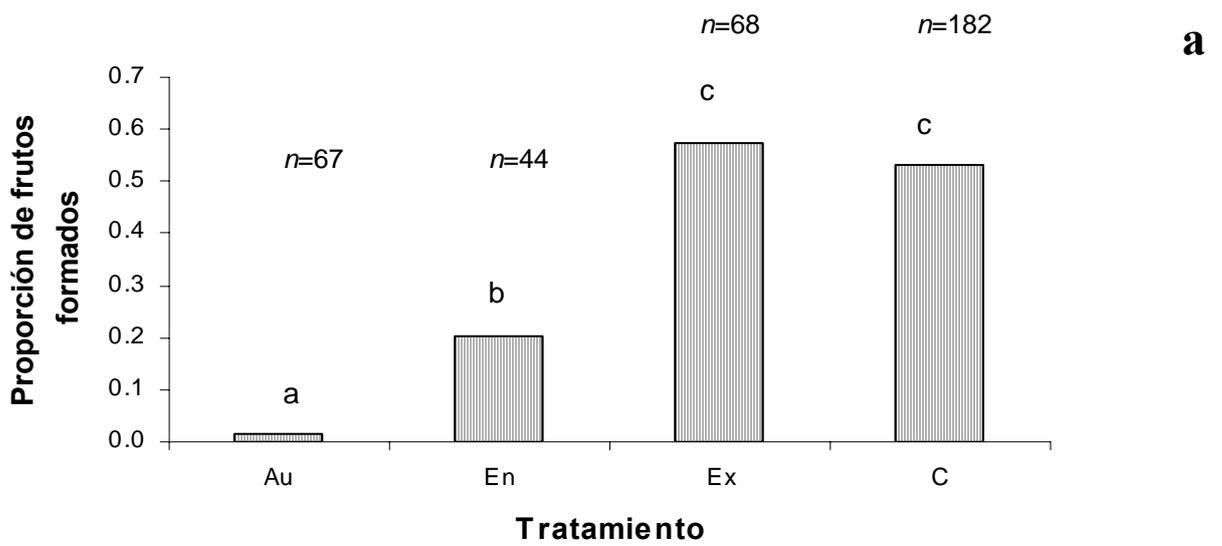


Fig. 14. Producción de frutos (a) y semillas (b) por tratamiento de polinizaciones controladas (2005). No hubo producción de frutos en el tratamiento Autocruza natural. Las columnas con letras diferentes indican que son significativamente distintas. Au = autocruza manual, En = entrecruza, Ex = suplemento de polen, C = control.

4.5 Síndrome de polinización y producción de néctar

Los visitantes florales son cuatro especies de abejas identificadas como *Apis mellifera*, *Diadasia* sp., *Lasioglossum* sp. y *Megachilidae* sp.; además, dos morfoespecies de mariposas, dos de himenópteros (no abeja) y una hormiga. Otro visitante es un escarabajo de la familia Tenebrionidae que consume las flores en botón, antes y después de la antesis (no se registraron visitas dentro de la muestra). Según una tabla de contingencia hay diferencias significativas en las frecuencias de visitas por especie y por hora ($\chi^2=71.18$, g.l.=18, $P<0.00001$) (Fig. 15). Las flores comienzan a ser visitadas alrededor de las 10:00 h y en el intervalo de las 12:00 h se presenta la mayor frecuencia de visitas (69.34% en flores de primer día y 47.23% en flores de segundo día). La especie más abundante es *Apis mellifera*, en ambos días de vida de la flor (83.94% de las visitas totales en flores de primer día y 92.35% en flores de segundo día, $n=42$ flores). Tomando en cuenta los dos días de vida de las flores el promedio de visitas observadas por flor fue de 15.19 ± 1.07 ($\bar{x} \pm e.e.$), con un mínimo de 3 y un máximo de 32 visitas ($n=42$ flores; tiempo de observación, 80 min por día, 160 min totales) (Fig. 15).

Las abejas *Apis mellifera* y *Diadasia* sp. son las más grandes que se observaron. Durante sus visitas a las flores es frecuente que rocen el estigma antes de alcanzar los estambres. Estas dos especies podrían ser los principales polinizadores de *A. fissuratus*. Las abejas denominadas *chicas* durante el trabajo de campo corresponden a las especies *Lasioglossum* sp. y *Megachilidae* sp. La conducta de estas abejas y de los himenópteros es similar a la de las abejas grandes; sin embargo, tocan los estigmas con menos frecuencia, lo que probablemente disminuya su papel como polinizadores. Las mariposas sólo fueron visitantes ocasionales, y se las observó consumiendo el néctar, sin lograr un contacto efectivo con los estigmas. Las hormigas, dado su reducido tamaño, puede que sean sólo robadoras de néctar, pues no realizan contacto con el estigma ni movimientos significativos de los estambres.

La producción total de néctar comienza alrededor de las 10:30 de la mañana, aproximadamente 1.5 h después de que las flores inician la antesis. No hubo diferencias significativas en la producción de néctar entre días (flores de primer y segundo día de edad), entre tratamientos (embolsadas y no embolsadas) o en la interacción entre días y tratamientos ($F=1.87$, $P=0.18$) (Cuadro 8, Fig. 16, Anexo 3). Se hicieron pruebas de *t*-pareadas del volumen total de néctar producido entre las flores de día 1 y día dos, y otra

prueba entre las flores embolsadas y no embolsadas. En ningún caso hubo diferencias significativas (Anexo 3).

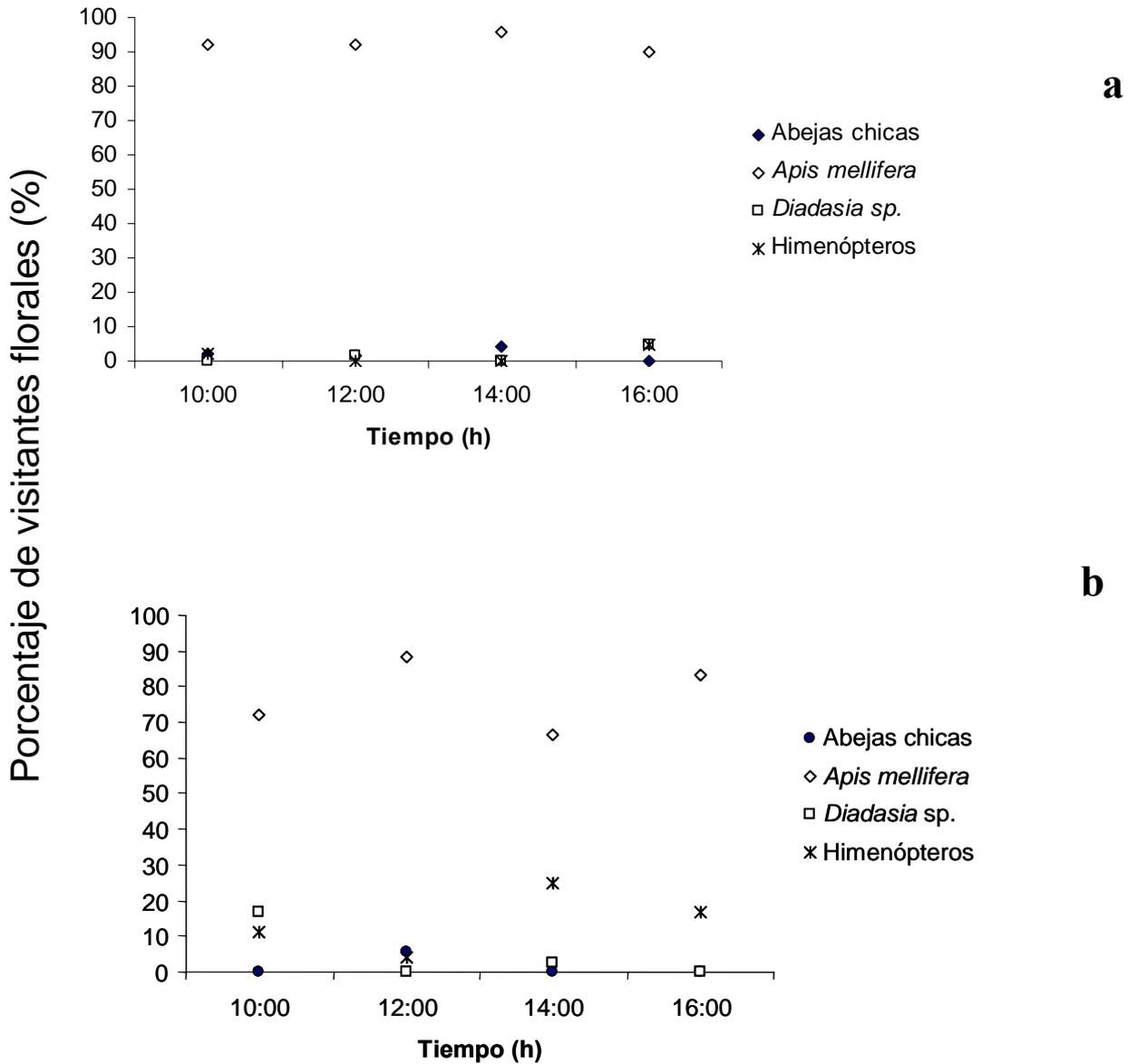


Fig. 15. Porcentaje de la frecuencia visitas a flores de *Ariocarpus fissuratus* de los cuatro principales tipos de visitantes durante la antesis floral. Observaciones en flores de a) uno y b) dos días de edad ($n=42$ flores). Hay diferencias significativas en las frecuencias de visitas por especie y por hora ($\chi^2=71.18$, g.l.=18, $P<0.00001$).

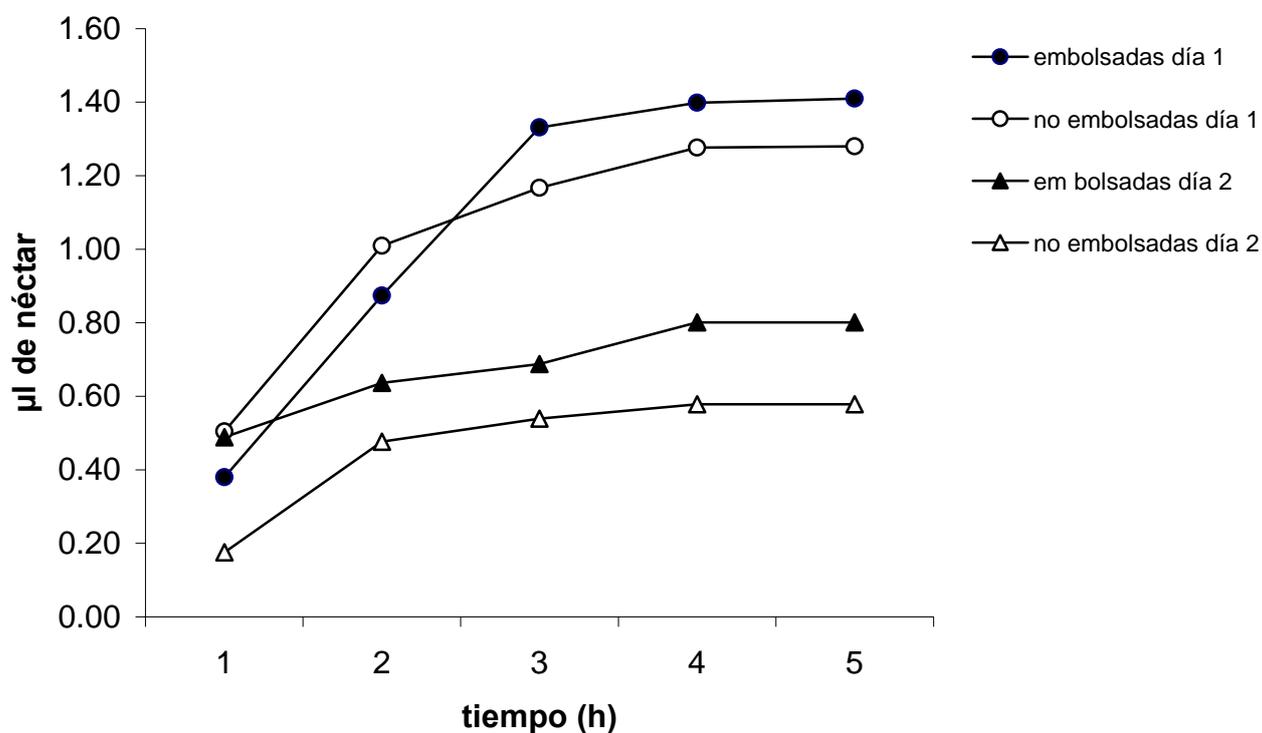


Fig. 16. Producción de néctar acumulado en *Ariocarpus fissuratus*. No se encontraron diferencias significativas entre días, tratamientos o la interacción entre días y tratamientos ($F=1.87$, $P=0.18$).

Cuadro 8. Producción total de néctar (μl , $\bar{x} \pm \text{e. e.}$) en flores embolsadas y no embolsadas en uno y dos días de edad.

| | Día 1 | Día 2 |
|---------------|---------------------------|---------------------------|
| Embolsadas | 1.41 ± 0.34 $n=28$ | 1.28 ± 0.36 $n=11$ |
| No embolsadas | 0.80 ± 0.49 $n=27$ | 0.58 ± 0.42 $n=8$ |

4.6 Florivoría

El escarabajo que consume las partes florales pertenece a la familia Tenebrionidae. La proporción de los niveles de herbivoría en una muestra de plantas (30 plantas con un total de 45 flores) indica que la mayoría de las flores dañadas son consumidas en su totalidad (Fig. 17).

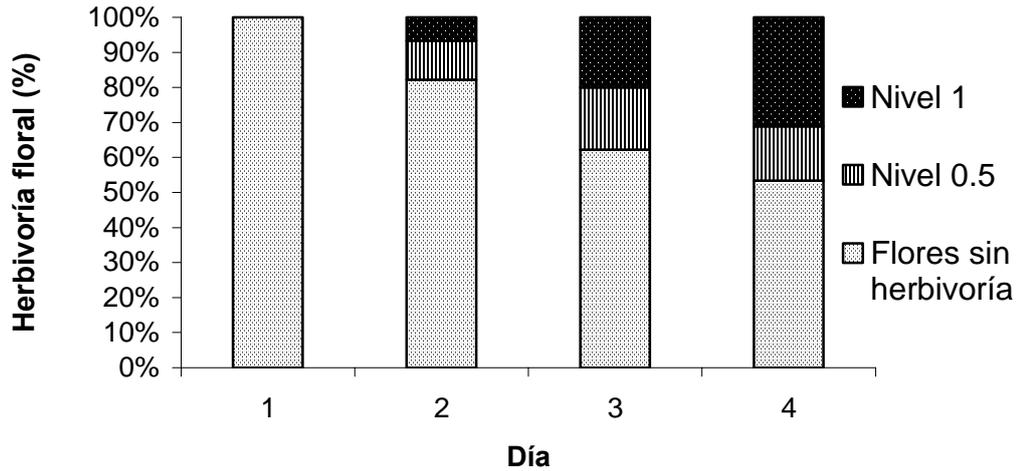


Fig. 17. Florivoría en *Ariocarpus fissuratus* (2006). Los porcentajes acumulados de herbivoría durante los cuatro días de observación se muestran para los tres niveles: nivel 1=flores totalmente comidas (31.11%), nivel 0.5=flores parcialmente comidas (15.56%), 0=flores sanas (53.33%). Se registraron 30 plantas con un total de 45 flores.

4.7 Depresión por endogamia

El valor de la depresión endogámica va de 0 a 1, donde el 0 indica que no hay depresión por endogamia y los valores cercanos a 1 indican que es alta. En *A. fissuratus*, la producción de frutos por entrecruza (20.45%) es mayor que por autocruza (1.49%); según el cociente obtenido, esta diferencia indica que a nivel de la producción de frutos hay alta depresión endogámica ($\delta=0.9271$). En cuanto a las semillas, hay una mayor producción por fruto en el tratamiento de autocruza (68 semillas) que en el de entrecruza ($41.57 \pm 10.39 = \xi \pm e. e.$); sin embargo las semillas de autocruza son resultado de un único fruto. A nivel de producción de semillas no hay depresión endogámica (Cuadro 9).

Cuadro 9. Depresión por endogamia en *Ariocarpus fissuratus*. Se comparó la proporción de los frutos de entrecruza (En) contra los de autocruza (Au), y el total de semillas formadas por entrecruza contra las formadas por autocruza.

| Medida de la adecuación de la progenie | Cociente del éxito reproductivo de los tratamientos En y Au (w_1/w_0) | Depresión por endogamia (δ) |
|---|---|--|
| Frutos producidos | 0.0729 | 0.9271 |
| Semillas producidas | 1.61 | 0 |

5. Discusión

5.1 Fenología reproductiva y ciclo floral

El periodo de floración de *Ariocarpus fissuratus* en una población del valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila, se determinó para el mes de octubre, con un pico de floración en la segunda mitad del mes que dura aproximadamente una semana. Este pico de floración puede variar en inicio y en duración de un año a otro. Es posible encontrar flores antes de este pico de floración, pero no se observaron después (obs. pers.). En otras cactáceas el periodo de floración es más largo, pues dura algunos meses o todo el año, con uno o varios picos de floración (Cuadro 10). En *Echinomastus erectocentrus* y *Echinocereus engelmannii* var. *acicularis* el pico de floración es de dos semanas y el periodo de floración que se extiende por ~30 días (Johnson, 1992). Aunque la duración de los periodos de floración de estas especies se asemeja al de *A. fissuratus*, en la población estudiada el pico de floración es más corto y marcado, lo cual sugiere una floración masiva de la población (*big bang*) (Gentry, 1974).

La duración del evento de floración se ha relacionado con la disponibilidad de polinizadores, los recursos invertidos en la flor, el sistema de apareamiento, la longevidad floral, entre otras (Primack, 1985). De este modo, el éxito reproductivo puede aumentar si aumentan las visitas de los polinizadores dada una alta densidad de flores, porque se exporta más polen entre individuos y la diversidad genética de la progenie es mayor (De Jong y Klinkhamer, 1994). Cuando la floración en la población es simultánea, coincide la mayoría de los individuos reproductivos, lo cual asegura que no haya limitación por polen; además, hay más variabilidad en los granos de polen que llegan a un estigma, de modo que la selección de los tubos polínicos por la planta receptora aumenta la calidad de la progenie (Primack, 1985).

La floración sincrónica en *A. fissuratus* podría ser una adaptación en varios aspectos. Por un lado, podría atraer varios tipos de polinizadores (Janzen, 1971) y reducir la limitación por polen. Además, dada su forma de vida poco conspicua, la alta densidad de flores podría aumentar la frecuencia de visitas a las flores. La presión de herbivoría de un escarabajo sobre las partes florales podría verse amortiguada dada la densidad simultánea de estas estructuras. En *A. fissuratus*, los aspectos anteriores podrían actuar como presiones selectivas hacia un periodo de floración corto y simultáneo de la población.

Es posible encontrar frutos maduros desde el mes de enero, aunque la mayor parte de ellos maduran hacia marzo, cuatro meses después del evento de floración. Los frutos de *A. fissuratus* tienen una pared delgada, que cambia de verde a amarillo claro cuando se encuentran maduros (obs. pers.). De los frutos colectados, ninguno emergía de la planta, sino que se encontraban inmersos en el centro lanoso. Para el mes de mayo, las paredes del fruto se han degradado o roto, y las semillas se mantienen en el centro lanoso de la planta, de tal manera que es posible que cuando llueva sean arrastradas y dispersadas por el agua, o que permanezcan entre los tubérculos de la planta (obs. pers.).

Las flores de *A. fissuratus*, como otras flores de cactáceas, viven uno o dos días, esporádicamente tres (Cuadro 10). La duración de la vida de la flor puede estar relacionada con el estado del tiempo, condiciones microclimáticas o una polinización efectiva. La variación en la longevidad floral entre 2005 y 2006 puede deberse a diferencias en el estado del tiempo durante el pico de floración, de modo que cuando hubo nubosidad las flores fueron más longevas (2005). Las condiciones particulares de cada flor también pueden afectar la longevidad floral, ya que las flores que reciben primero radiación solar abren antes (ej. *Escontria chiotilla*, Oaxaca-Villa et al., 2006). El efecto de la polinización ha sido observado en otras plantas, donde las flores que son polinizadas tienen una menor duración que aquéllas que no han sido polinizadas, tal como sucede en *M. grahamii* (Cactaceae) (Bowers, 2002) y en *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae), donde la antesis puede variar de 3.2 ± 0.42 d a 8 d si no hay polinización (Gutián y Sánchez, 1992).

Las flores de *A. fissuratus* tienen un diámetro máximo de apertura de 3.78 ± 0.11 cm (2005) (en 2006 fue de 3.75 ± 0.27 cm, $\bar{x} \pm e. e.$), con segmentos del perianto rosas, los cuales pueden ser de tonos pálidos o más encendidos de una flor a otra. Estas flores comparten algunas características reportadas para la familia, como la ausencia de dicogamia o adicogamia (Lloyd y Webb, 1986) (entre las pocas especies de cactáceas con dicogamia está *Ferocactus histrix*, en donde hay protandria (del Castillo 1994)), la presencia de néctar y la variación en el número de lóbulos de los estigmas (Arreola-Nava, 1997; *F. histrix*, del Castillo, 1994; *M. curvispinus*, Nassar y Ramírez, 2004). Sin embargo, una diferencia es que presentan hercogamia, en la cual los pistilos tienen una mayor longitud que los estambres, en contraposición a los pocos reportes de hercogamia en flores actinomorfas dentro de la familia (*M. curvispinus*, Nassar y Ramírez, 2004).

Según la hipótesis de la interferencia sexual, la hercogamia, considerada como una adaptación que disminuye la autopolinización, en algunos casos no evita por completo la autocruza (Barrett, 2003) (ej. *M. curvispinus*, Nassar y Ramírez, 2004). En casos como *A. fissuratus* en que existe hercogamia y posiblemente un sistema de incompatibilidad (sección 5.3), dicha hipótesis sugiere que la hercogamia es una adaptación que minimiza la interferencia entre los órganos sexuales de la flor hermafrodita.

Hay una correlación positiva entre el tamaño de la planta y las flores producidas, ya que las plantas con más de 10 cm de diámetro producen hasta cuatro flores. Esto también se presenta en otras especies de cactáceas (*Echinomastus erectocentrus*, Johnson, 1992; *Ferocactus cylindraceus* y *F. wislizenii*, McIntosh, 2002), y se relaciona principalmente con el volumen, que es una medida relacionada con la cantidad de agua y recursos que una planta puede contener al ser de mayor tamaño (Crawley, 1997). En especies que viven en ambientes áridos, sometidas a estrés hídrico, como los agaves y las cactáceas, la producción de estructuras florales puede estar determinada por la cantidad de agua disponible, o aquella que la planta puede contener en su tejido. Una vez formadas, éstas estructuras transpiran un volumen importante de agua, desde el estado de botón hasta el de fruto, suponiendo una pérdida considerable para la planta (6% en *Ferocactus acanthodes*) (Nobel, 1988). Las plantas en *A. fissuratus* comienzan a ser reproductivas cuando alcanzan alrededor de 4 cm de diámetro y la mayoría de ellas presentan de una a tres flores.

5.2 Sistema de apareamiento y 5.3 Sistema de cruza

Según el OCI (Cruden, 1977), el sistema de apareamiento de *A. fissuratus* es xenógamo, similar a lo observado en otras especies del género (Sánchez-Mejorada et al., 1986) y de la familia (Cuadro 10). Las especies xenógamas obligadas requieren de polinizadores que transporten el polen de una flor a otra en individuos genéticamente diferentes y así lograr una polinización efectiva que produzca progenie viable (Cruden, 1977). Esto concuerda con los resultados de las polinizaciones controladas, donde la producción de frutos en los tratamientos de autopolinización fue nula o muy baja y en los tratamientos de polinización cruzada hubo significativamente mayor fructificación. De acuerdo a la relación P/O el sistema de cruza es xenogamia facultativa, categoría que describe especies autocompatibles y que presentan protoginia u homogamia (Cruden, 1977). Dado que en *A. fissuratus* es homógama y puede haber algún sistema de autoincompatibilidad, la relación P/O no coincide con estas características. Sin

embargo, según las polinizaciones controladas, es una planta que requiere de polinizadores para producir frutos y semillas, ya que no hubo frutos del tratamiento autocruza natural.

En el experimento de polinizaciones controladas hubo mayor proporción de frutos en los tratamientos de polinización cruzada (entrecruza, 20.45%; control 53.29%; suplemento de polen, 57.35%) que en los de autopolinización (autocruza manual, 1.49%; autocruza natural, 0%) lo que sugiere que el sistema de cruce de *A. fissuratus* es de entrecruza y posiblemente posea algún sistema de autoincompatibilidad, como se ha reportado para otras cactáceas globosas (Johnson, 1992; Bowers, 2002). La baja producción de frutos y semillas en el tratamiento entrecruza en relación con la del tratamiento control puede deberse a que las flores no fueron polinizadas durante el periodo de mayor receptividad del estigma, no se usó polen suficiente o la flor fue dañada durante la manipulación.

La producción de un fruto de autocruza con tantas semillas como en el tratamiento control, abre la posibilidad de que haya algunos individuos autocompatibles en la población. Un caso similar es el de *Mammillaria grahamii*, donde la producción de semillas de un único fruto de autocruza fue un poco más alta que en los de entrecruza (281 semillas y 208±45 semillas, respectivamente); no obstante, ninguna de las semillas de autocruza germinó, con lo cual se concluye que la especie es de entrecruza obligada (Johnson, 1992). No se ha logrado germinar las semillas de *A. fissuratus*, lo que sugiere algún tipo de latencia, un fenómeno de serotinia dentro de los tubérculos de la planta o bien, que hayan sido colectadas antes de que se terminara su maduración en el fruto (M. en C. M. Rojas, com. pers.).

La entrecruza obligada es común en las cactáceas (Anderson, 2001; Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002) (Cuadro 10) y se ha encontrado en algunas globosas de la tribu Cactaeae (subfamilia Cactoideae), a la que pertenece *A. fissuratus* como *Echinomastus erectocentrus* (Johnson, 1992), *Mammillaria grahamii* (Bowers 2002), *Sclerocactus polyancistrus*, *Coryphantha robbinsorum*, *C. scheeri* var. *robustispina* y (May, 1994; Schmalzel et al., 1995 y Roller, 1996, respectivamente, citados en Bowers, 2002). Esta tendencia está relacionada con su forma de vida, ya que se ha reportado que para las especies perennes y longevas, existe una mayor tendencia a la entrecruza. Las especies perennes tienden a acumular más mutaciones durante su ciclo de vida (carga genética) y la depresión endogámica es muy alta; sin embargo, estas mutaciones pueden eliminarse durante cada evento de reproducción por medio de la entrecruza. En estas

especies, es común encontrar mecanismos que favorecen la entrecruza, tales como los sistemas de autoincompatibilidad (SI), la hercogamia y la dicogamia (Barrett, 1996).

En la familia Cactaceae se han encontrado algunos de estos mecanismos. De éstos, *A. fissuratus* presenta hercogamia homomórfica, ya que los pistilos tienen en general una longitud mayor que los estambres. En cuanto a los mecanismos genéticos, se ha reportado la presencia de SI en Cactoideae, subfamilia a la que pertenece *Ariocarpus* (Boyle, 1997), por lo que no se debe descartar la presencia de estos sistemas en *A. fissuratus* como mecanismos que eviten la autocruza. De presentarse estos SI, tendrían implicaciones en i) ser una barrera que evita la autocruza, aún más efectiva que la hercogamia homomórfica (aunque existe la posibilidad de que haya algunos individuos autocompatibles) y ii) en caso de una disminución en la diversidad genética de la población debido a reducción en los números poblacionales, disminuiría el número de alelos *S*, con lo cual las probabilidades de una entrecruza exitosa bajarían y en consecuencia la producción de frutos y semillas.

5.4 Fertilidad

La producción de frutos en *A. fissuratus* es más baja en comparación con otras cactáceas (70.53 ± 6.12 , $\xi \pm e.e.$; Johnson, 1992; Mandujano et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 1997; Negrón-Ortiz, 1998; Piña, 2000; Bowers, 2002; McIntosh, 2002; Clark-Tapia y Molina Freaner, 2004; Nassar y Ramírez, 2004; Dore et al., 2006; Oaxaca-Villa et al., 2006) (57.6 ± 33 %, $\xi \pm d.e.$, Carrillo, 2006). Dado que no se encontró limitación por polen, la baja producción de frutos y semillas puede relacionarse con limitación en los recursos destinados a la reproducción (Stephenson, 1981; Obeso, 2002). Esto concuerda con los datos del esfuerzo reproductivo, donde plantas más grandes son capaces de formar más flores que plantas pequeñas.

5.5 Síndrome de polinización y producción de néctar

La familia Cactaceae tiene como característica reproductiva que la mayoría de las especies tienden a la entrecruza y, aunque presentan flores hermafroditas, muchas de ellas no pueden autofecundarse; para ello requieren de vectores bióticos que transporten el polen entre individuos. Dentro de la familia se han descrito diferentes síndromes de polinización. En las cactáceas columnares un síndrome comúnmente descrito es la quiropterofilia (Valiente-Banuet et al., 1997; Nassar et al., 1997); en el género *Opuntia* y otras cactáceas globosas los síndromes que predominan son por melitofilia (Mandujano et al., 1996; Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002) y en un menor grado el

de ornitofilia (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002; Nassar y Ramírez, 2004) (Cuadro 10).

El síndrome floral determinado en *A. fissuratus* es melitofilia, el cual es común en la familia (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002; Reyes-Agüero et al., 2006) (Cuadro 10). Los caracteres florales que corresponden al síndrome de polinización por abejas son la antesis diurna, el color rosa, la profundidad media de la flor, la simetría actinomorfa, así como la presencia del néctar y polen como recompensas.

Las visitas de polinizadores a las flores comienzan alrededor de las 10:00 (Fig. 15) y la máxima frecuencia se encuentra a las 12:00 para ambos días de vida de la flor. Las abejas que visitan más a *A. fissuratus* son de la especie *Apis mellifera* (abeja europea), seguida de dos morfoespecies de himenópteros (no identificados) y abejas chicas (*Megachilidae* sp. y *Lasioglossum* sp.); las visitas de *Diadasia* sp. y de mariposa son muy pocas. La conducta de los visitantes es variable y, de acuerdo a las observaciones, aquéllos que podrían ser polinizadores efectivos son las abejas *Apis mellifera* y *Diadasia* sp., dado que realizan contacto entre los estambres y los estigmas de la flor durante la visita. Cada una de las especies puede tener diferente contribución a la producción de frutos; para evaluarlo, sería necesario realizar observaciones de la conducta y el número de visitas por cada especie de abeja. Los otros visitantes, como las abejas chicas y los dípteros no realizan este contacto, aunque podrían promover que los estambres y los estigmas de la misma flor se toquen.

Las especies *Diadasia* sp., *Megachilidae* sp. y *Lasioglossum* sp. pertenecen a géneros y familias que han sido reportadas como polinizadores de otras cactáceas (Beutelspacher, 1971; Mandujano et al., 1996; Plasencia, 2004). El polinizador más abundante de *A. fissuratus*, *A. mellifera* es una especie introducida, que puede afectar la abundancia y el patrón de forrajeo de especies nativas, como los otros polinizadores de *A. fissuratus*. No obstante la alta abundancia de estas abejas en algunos sistemas de polinización, *A. mellifera* puede no ser un polinizador tan efectivo como algunas especies nativas (Butz, 1997).

Comparando los frutos y las semillas promedio por fruto de los tratamientos suplemento de polen y control, no hay diferencias significativas, lo cual sugiere que no hay limitación de polinizadores; es decir, que realizan una transferencia óptima de polen entre las plantas. Dado que no todos los óvulos se desarrollan a semilla, ésta limitación en la reproducción podría atribuirse a restricciones en los recursos de la planta (Kearns e

Intuye, 1993), como agua, nutrientes o espacio, dada la morfología del ovario (Stephenson, 1981; Obeso, 2002).

Sin embargo, la presencia de una cantidad de néctar similar en flores aisladas de polinizadores y en flores disponibles a ellos de manera natural, indica que las flores producen más néctar del que es consumido, lo que sugiere que hay menos visitas de las esperadas; es decir, un déficit de polinizadores.

Ya que *A. fissuratus* no puede autopolinizarse, la pérdida de una o más especies de polinizadores o la disminución en su abundancia, afectaría la producción de semillas, y podría presentarse limitación por polen. Aunque el sistema podría presentar cierto nivel de resiliencia por la participación de varias especies de abejas en la polinización (Johnson y Steiner, 2000), no es posible saber cuáles serían los efectos directos de la pérdida de polinizadores en la reproducción de esta población.

5.6 Florivoría

Las diversas hipótesis propuestas para explicar la floración en masa se relacionan con una mayor atracción de polinizadores y un escape a la depredación de las estructuras reproductivas (Janzen, 1967; 1976; Domínguez, 1990). La floración masiva puede constituir una fuente efímera de néctar, de modo que favorece la atracción de un gremio amplio y variado de polinizadores (Janzen, 1967; Gentry, 1974). La hipótesis del escape a la depredación señala que la reproducción en sincronía da lugar a una alta densidad de frutos y semillas en un corto tiempo, de tal manera que los efectos de la depredación de estas estructuras son amortiguados, permitiendo que una proporción importante escape a ellos (Janzen, 1971); esto se ha observado en diversas especies que presentan altos porcentajes de pérdida de flores y semillas por herbivoría, la cual es mayor en los individuos que se reproducen al inicio o al final de los picos de floración (Pettersson, 1991). En *A. fissuratus* no se ha observado depredación importante en semillas o en frutos, pero sí en las flores. También se ha reportado que la florivoría puede tener un efecto negativo en la atracción de polinizadores cuando ésta es muy alta (ca. 55-64%) y por lo tanto en la producción de semillas (Sánchez-Lafuente, 2007), estos porcentajes de florivoría son similares a los observados en *A. fissuratus*, por lo que sería interesante explorar si el éxito reproductivo de esta cactácea se incrementa al protegerla de herbívoros. Por ejemplo, Leavitt y Robertson (2006) encontraron que en las poblaciones de *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae) el consumo de la corola por parte de escarabajos reduce 36 % la producción de frutos y semillas.

5.7 Depresión por endogamia

Los valores de depresión por endogamia van de 0 a 1, donde los valores más cercanos a cero indican que la depresión por endogamia es baja y los más cercanos a 1 indican que es alta (Cruden, 1977). En otras cactáceas se han encontrado niveles de depresión endogámica variables, tanto en la producción de frutos como de semillas (Cuadro 10). Por ejemplo, en *Grusonia bradtiana* hay baja depresión por endogamia a nivel de frutos, pero es alta en la producción de semillas ($\delta=0.27$ en frutos y $\delta=0.88$ en semillas; Plasencia, 2003), a diferencia de lo que sucede en *A. fissuratus*; en otros casos, la depresión endogámica más alta es en las semillas, como en *O. rastrera* ($\delta=0.87$ en frutos y $\delta=0.4$ en semillas; Mandujano et al., 1996). En *A. fissuratus* la depresión endogámica es resultado de autocruza, pero no se tiene evidencia de que exista vía geitonogamia. En los frutos de *A. fissuratus*, existe alta depresión por endogamia ($\delta=0.9271$); esto significa que hay una disminución en la adecuación de la progenie de entrecruza a nivel de formación de fruto. No se presenta depresión endogámica a nivel de producción de semillas, lo cual sugiere que una vez que se produjo un fruto de autocruza, el número de las semillas puede comportarse como las de entrecruza; sin embargo, no se evaluaron otros aspectos de la adecuación, ya que se ha encontrado depresión endogámica a nivel de germinación de las semillas (por ejemplo, *Mammillaria grahamii* (Bowers, 2002)). De acuerdo a lo anterior, esta especie es predominantemente de entrecruza, por lo cual se requiere un número mínimo de plantas con genotipos diferentes para producir semillas viables y evitar los efectos de la depresión endogámica.

5.8 Consecuencias evolutivas de los sistemas de cruce

Aunque algunos modelos predicen que el estado más estable en los sistemas de cruce son los extremos de autocruza y entrecruza absolutas, es claro que en las angiospermas hay todo un continuo entre estos dos extremos (Barrett, 2003). En particular dentro de Cactaceae, los sistemas de cruce tienden a la xenogamia y, dado que sus sistemas de polinización son bióticos, reflejan una dependencia en los polinizadores, aún cuando no todos los sistemas son especializados. Tanto hipótesis como evidencias empíricas indican que los sistemas de cruce xenógamos producen individuos con mayor adecuación que los autógamos, teniendo un mejor desempeño de su progenie en el ambiente. Adicionalmente, la entrecruza se ha relacionado con mayor variabilidad genética (Bell, 1982; Eguiarte et al., 1999). Esto implica que las poblaciones que

principalmente se entrecruzan, como la que se estudió de *A. fissuratus*, tendrían mejores oportunidades de sobrevivir ante cambios drásticos en el ambiente o cuellos de botella poblacionales.

Siguiendo el modelo de Charlesworth y Charlesworth (1990) donde se toma en cuenta un umbral de 0.5 en la depresión endogámica para determinar la evolución del sistema de cruce a la xenogamia o la autogamia, *A. fissuratus* se encuentra más cerca de la xenogamia o entrecruza total, ya que tiene una $\delta = 0.9271$ en la producción de frutos por entrecruza. Eso significa que, dada la alta depresión endogámica que presenta (sobre todo a nivel de formación de frutos) o la autoincompatibilidad en la mayoría de la población, la población se ve más beneficiada al producir semillas por vía entrecruza. Aunque los modelos consideran que la depresión por endogamia es un parámetro estático, no sucede así en las poblaciones naturales, ya que cambia a la par de la composición genotípica de la población, resultado precisamente del sistema de cruce (Charlesworth y Charlesworth, 1990).

5.9 Consideraciones para la conservación

Ariocarpus fissuratus es una especie cuya reproducción es únicamente por vía sexual por lo cual depende de este proceso para asegurar nuevos individuos a la población. En algunos ciclos de vida, ciertas fallas en la reproducción originan baja producción de semillas; en el caso de *A. fissuratus*, las causas externas que podrían afectar una reproducción exitosa son la depredación de flores por parte de los escarabajos y la presencia de disturbio antropogénico y ganadería. Entre las causas internas están la baja producción de frutos y semillas (en comparación con otras especies de Cactaceae), lo cual no se ha explorado pero puede obedecer a limitación de recursos en la planta. Asimismo, aunque no se encuentran diferencias entre los tratamientos de suplemento de polen y el control se observa una tendencia a que la producción de frutos y semillas sea mayor cuando hay suplemento, por ello habría que estudiar con detalle si hay limitación por polen.

A. fissuratus es una especie con sistema de apareamiento por xenogamia, lo cual significa que tiene un sistema de cruce por entrecruza y requiere de polinizadores para producción de semillas. Si se afecta la disponibilidad de los polinizadores en la zona podría tener como consecuencias la limitación por polen o una baja calidad en las semillas. Sin embargo, es necesario determinar cuál de las cuatro especies tiene una mayor contribución a la producción natural de semillas.

La presencia de un número mínimo de plantas en la población con las cuales realizar una polinización cruzada es indispensable en esta especie, sobre todo considerando que la producción de semillas es el único medio para reclutar nuevos individuos a la población, de las cuales un número bajo logra establecerse en el medio natural y desarrollarse en un individuo reproductivo. Además, esta especie está considerada como amenazada, por lo que un plan de conservación *ex situ* requeriría de un número mínimo de plantas para lograr la continuidad. En este aspecto, para determinar un número viable poblacional se requieren análisis de diversidad genética dentro de la población y entre poblaciones. Debido a la alta proporción de frutos de autocruza abortados y a la posible presencia de un sistema de autoincompatibilidad, una disminución en los números poblacionales y/o en la disponibilidad de polinizadores, ya sea por destrucción de su hábitat o por sobrecolecta, ya que durante este estudio pudimos constatar que 1% de las plantas marcadas para usarse en los experimentos fueron removidas por colectores legales o ilegales, estas actividades sin un monitoreo estricto pueden poner en riesgo la continuidad de la población.

Cuadro 10. Comparación de atributos reproductivos en diferentes especies de Cactaceae.

| Especie | Forma de vida | Periodo de floración* | Sistema de cruza | Depresión endogámica | Sistema de apareamiento (Cruden, 1977)** | Síndrome de polinización | Longevidad floral (días) | Producción de frutos (%) | Producción de semillas |
|---|--|--|------------------|-------------------------------------|--|--|--------------------------|--------------------------|--|
| <i>Ariocarpus fissuratus</i> | Subglobosa | Octubre | En | Si (frutos) | Xenogamia | Melitofilia | 1 - 2 | 53.3 | 69.79 (59.3%) |
| <i>Echinomastus erectocentrus</i> (Johnson, 1992). | Globosa | Marzo-abril | En (SI) | No | Xenogamia | Melitofilia | 1-2 | 95 | ~100% |
| <i>Escontria chiotilla</i> (Oaxaca-Villa et al., 2006). | Columnar | Todo el año (febrero y julio) | En (SI) | No | Xenogamia | Melitofilia, ornitofilia (y otros visitantes florales) | 1 | 50 70 | ? |
| <i>Ferocactus cylindraceus</i> (McIntosh, 2002). | Columnar pequeña sin ramificación, no clonal | Marzo-junio, esporádicamente julio-octubre | En | Si | Xenogamia | ? | 2 | 54 65 | 575±255 ($\bar{x} \pm d.e.$) |
| <i>F. histrix</i> (del Castillo, 1994) | | Febrero-junio (marzo-abril) | En | ? | Xenógamo facultativo | Melitofilia | 4-6 | ? | ? |
| <i>F. robustus</i> (Piña, 2000) | Cespitosa clonal | Todo el año; (agosto y septiembre) | Mixto | Sí (frutos, semillas y germinación) | Xenogamia facultativa | Melitofilia | 2 | 65 | 323±27.9 ($\bar{x} \pm e.e.$) |
| <i>F. wislizenii</i> (McIntosh, 2002). | Columnar pequeña sin ramificación, no clonal | Julio-agosto | En | Si | Xenogamia | ? | 2 | 94 96 | 748±500 665±381 759±305 ($\bar{x} \pm d.e.$) |

| Espece | Forma de vida | Periodo de floración* | Sistema de cruza | Depresión endogámica | Sistema de apareamiento (Cruden, 1977)** | Síndrome de polinización | Longevidad floral (días) | Producción de frutos (%) | Producción de semillas |
|---|------------------------|--|------------------|----------------------|--|------------------------------------|--------------------------|--------------------------|--|
| <i>Grusonia bradtiana</i> (Plasencia, 2004) | | Mayo-junio | Mixto | Sí | Xenógamo facultativo | Melitofilia | 1 | ~80 | ~72% |
| <i>Mammillaria grahamii</i> (Bowers, 2002). | Globosa | Marzo-septiembre (con 2 ó 3 picos de floración) | En (SI) | No | Xenogamia | Melitofilia | 1-2 | ~78 | 149±45 |
| <i>Marginatocereus marginatus</i> (Dore et al., 2006) | Columnar | Febrero-mayo | En | No | Xenogamia | Quiropterofilia y ornitofilia | 1 | 45.4 | 102.12±9.21 ($\bar{x} \pm e.e.$) |
| <i>Melocactus curvispinus</i> (Nassar y Ramírez, 2004). | Globosa, no clonal | Todo el año; (mayo-julio, septiembre-octubre) | Mixto | ? | Xenogamia facultativa | Ornitofilia y melitofilia | 1 | 76 90 | 280.3(11.8) 290.4(11.7) ($\bar{x} \pm e.e.$) >73% |
| <i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (Valiente-Banueta et al., 1997) | Columnar ramificada | Marzo-agosto (abril) | En (SI) | No | Xenogamia | Quiropterofilia y otros visitantes | 1 (nocturna) | 100 | 552±95 ($\bar{x} \pm d.e.$) |
| <i>N. mezcalaensis</i> (Valiente-Banueta et al., 1997) | Columnar no ramificada | Abril-junio; (abril) | En (SI) | No | Xenogamia (dioica) | Quiropterofilia y otros visitantes | 1 (nocturna) | 100 | 496±104 ($\bar{x} \pm d.e.$) |

| Espece | Forma de vida | Periodo de floración* | Sistema de cruza | Depresión endogámica | Sistema de apareamiento (Cruden, 1977)** | Síndrome de polinización | Longevidad floral (días) | Producción de frutos (%) | Producción de semillas |
|--|-------------------|-----------------------|------------------|----------------------|--|---|--------------------------|------------------------------------|-------------------------|
| <i>Opuntia rastrera</i> (Mandujano et al., 1996) | | Marzo-junio (abril) | Mixto | Sí | Xenógamo facultativo | Melitofilia | 1 | 80.6±0.07 92.7±0.04 (ξ±e.e.) | 208±0.13 (ξ±e.e.) |
| <i>O. robusta</i> (del Castillo y González-Espinosa, 1988). | | Marzo-mayo | Mixto | No | Xenógamo facultativo (distilia) | Melitofilia y coleoptero-filia | 1- 2 | ? | ? |
| <i>O. spinosissima</i> (Negrón-Ortiz, 1998). | Clonal | Diciembre-abril | Agamos-permia | No | Autogamia | Hormiga (visitante floral por el polen) | 1-2 | <1 | <1% |
| <i>Stenocereus eruca</i> (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004). | Columnar clonal | Agosto-octubre | En (SI) | No | Xenogamia | Melitofilia y esfingofilia | 1 (nocturna) | 3-13 | ≤300 |
| <i>Turbincarpus horripilus</i> (Matías-Palafox, datos no publicados) | Globosa cespitosa | Todo el año; (marzo) | En | ? | Xenogamia | Melitofilia | 2 | 65% | 37±2 (\bar{x} ±e.e.) |

? No se menciona en el artículo y no es posible deducirlo

(SI) indica la presencia de autoincompatibilidad

* Entre paréntesis se señala el pico o los picos de floración.

** Se definió el sistema de apareamiento según las características establecidas para cada categoría según Cruden (1977) (Cuadro 1).

Sistema de cruza En= entrecruza, SI= Incompatible y Mixto.

6. Literatura citada

- Anderson E. F. 2001. The cactus family. Timber Press Inc.
- Armbruster S. W. 1996. Evolution of floral morphology and function: an integrative approach to adaptation, constraint, and compromise in *Dalechampia* (Euphorbiaceae). 241-272. En: Lloyd D.G. y Barrett S. (eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall. Nueva York. 410 pp.
- Arreola-Nava H. J. 1997. Formas de vida y características morfológicas. 26-35. En: *Suculentas mexicanas: Cactáceas*. CVS Publicaciones. México, D. F. 143 pp.
- Barrett S. C. H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. 98-124. En Lovett J. y Lovett L. (eds.). *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press. Nueva York. 344 pp.
- Barrett S.C.H., Lloyd D. G. y Arroyo J. 1996. Styler polymorphisms and the evolution of heterostyly in *Narcissus* (Amaryllidaceae). 339-376. En: Lloyd D.G. y Barrett S. (eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall. Nueva York. 410 pp.
- Barrett S. C. H. 2002. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* **88**: 154-159.
- Barrett S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Real Society of London* **358**: 991-1004.
- Becerra R. 2000. Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. *Biodiversitas* **32**: 1-5.
- Bell G. 1982. The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality. University of California Press. Berkeley. 635 pp.
- Benson L. 1982. The cacti of the United States and Canada. Stanford University Press. Stanford. 1044 pp.
- Beutelspacher C.R. 1971. Polinización en *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck y *O. robusta*, *Wendland* en el Pedregal de San Angel. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **16**: 84-86.
- Bierzychudek P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *The American Naturalist* **117**: 838-840.
- Bowers J. E. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* **49**: 201-206.

- Boyle T. H. 1997. The genetics of self-incompatibility in the genus *Schlumbergera* (Cactaceae). *Journal of Heredity* **88**: 209-214.
- Boyle T. H. y Anderson E.F. 2002. Biodiversity and conservation. 125-141. En: Nobel P.S. (ed.). *Cacti: Biology and uses*. University of California Press. Berkeley. 280 pp.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada R.H. 1991. Las cactáceas de México. Vols. I y II. Universidad Nacional Autónoma de México. D. F.
- Butz V.M. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *The Quarterly Review of Biology* **72**: 275-297.
- Casas A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **47**: 11-18.
- Carrillo, I.G. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. 71 pp.
- Charleston S. 2004. Geología del Área de Cuatrociénegas. Congreso de Investigadores de Cuatrociénegas.
- Charlesworth D. y Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 237-268.
- Charlesworth D. y Charlesworth B. 1990. Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate. *Evolution* **44**: 870-888.
- Chittka L., Spaethe J., Schmidt A. y Hickelsberger A. 2001. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. 106-126. En: Chittka L. y Thomson J. D. (eds.). *Cognitive ecology of Pollination: animal behavior and floral evolution*. Cambridge University. Cambridge. 344 pp.
- Clark-Tapia R. y Molina-Freaner F. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* **247**: 155-164.
- Crawley M. 1997. Sex. 156-213. En: Crawley M. J. (ed.). *Plant Ecology*. University Press. Cambridge. 717 pp.
- Cruden R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- Cruden R. W. 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* **222**: 143-165.
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology*. Oxford University Press. Oxford. 250 pp.

- Dare S., del Coro Arizmendi M. y Valiente-Banuet A. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany* **97**: 423–427.
- Darwin C. 1859. The origin of species. Oxford University. 439 pp.
- Darwin C. 1876. The effects of cross and self-fertilisation in the vegetable kingdom. Adamant Media. Boston. 487 pp.
- De Jong, T.J y Klinkhamer P.G.L. 1994. Plant size and reproductive success through female and male function. *The Journal of Ecology* **82**: 399-402.
- del Castillo R. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **39**: 36-42.
- del Castillo R. y González-Espinosa M. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia* **71**: 184-196.
- Dole R. 1994. Southern Illinois University. Department of Plant Biology. <http://www.science.siu.edu/plant-Biology/>
- Domínguez C. 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de *Erythroxyllum havanense* Jacq. (Erythroxyllaceae). Tesis de Doctorado. Centro de Ecología. 167 pp.
- Endress P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. Cambridge. 511 pp.
- Eguiarte L. E., Núñez-Farfán J., Domínguez C. y Cordero C. 1999. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. 117-151. En: Núñez-Farfán J. y Eguiarte L. E. (comp.) Evolución biológica. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO. México. 457 pp.
- Fleming T. H. y Holland J. N. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia* **114**: 368-375.
- Fleming T. H., Maurice S. y Hamrick J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology* **12**: 279-289.
- Frankham R., Ballou J. D. y Briscoe D. A. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press. Cambridge. 617 pp.
- Franklin-Tong V. E. y Franklin F. C. H. 2003. The different mechanisms of gametophytic self-incompatibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **358**: 1025-1032.

- Gentry A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in a tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68.
- Gómez A. 2001. Enciclopedia Ilustrada de los Cactus y otras suculentas. Floramedia. España.
- Greyson R. I. 1994. The development of flowers. Oxford University Press. Nueva York. 314 pp.
- Gutián J. y Sánchez J.M. 1992. Flowering phenology and fruit set of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Science* **153**: 409-412.
- Gurevitch J., Scheiner S.M. y Fox G.A. 2002. The ecology of plants. Sinauer Associates. Massachusetts. 523 pp.
- Harder L.D. y Barrett S.C.H. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. 140-190. En Lloyd D.G. y S.C.H. Barrett (eds.). *Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall. Nueva York. 410 pp.
- Herrera C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. 65-87. En: Lloyd D.G. y Barrett S. (eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall. Nueva York. 410 pp.
- Holsinger K.E. 1992. Ecological models of plant mating systems and the evolutionary stability of mixed mating systems. 169-191. En: Wyatt R. (ed.). *Ecology and evolution of plant reproduction*. Chapman y Hall. Nueva York. 397 pp.
- Howe H.F. y Westley L.C. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. 262-283. En: Crawley M.J. (ed.). *Plant ecology*. Blackwell Science. Cambridge. 717 pp.
- Janzen D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**: 620-637.
- Janzen D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 465-492.
- Janzen D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**: 347-391.
- Johnson R. 1992. Pollination and reproductive ecology of acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis*. *International Journal of Plant Science* **153**: 400-408.
- Jhonson S.D. y Steiner K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 140-143.

- Jürgens A., Witt T. y Gottsberger G. 2002. Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. *Sexual Plant Reproduction* **14**: 279-289.
- Kearns C. A. y D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado. Colorado. 583 pp.
- Lande R. y Schemske W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic Models. *Evolution* **39**: 24-40.
- Leavitt H. y Robertson I.C. 2006. Petal herbivory by chrysomelid beetles (*Phyllotreta* sp.) is detrimental to pollination and seed production in *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae). *Ecological Entomology* **31**: 657–660.
- Li J. y Newbigin E. 2002. Self incompatibility in flowering plants: the ribonuclease-based systems. 257-278. En: O'Neills S.D. y Roberts J.A. (eds.). Plant reproduction. Academic Press. Boca Raton. 300 pp.
- Lloyd D.G. y Webb C.J. 1986. The avoidance of interference of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zeland Journal of Botany* **24**:135-162.
- López J.J. y García G. 2004. Distribución y evaluación de las poblaciones naturales del género *Ariocarpus* (Scheidweiler) en Coahuila, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **3**: 68-79.
- Lüthy J.M. 2001. The Cacti of CITES Appendix I. CITES identification manual. CITES, Federal Veterinary Office Switzerland, Botanical Garden of the University of Berne, IOS, & Sukulent-Sammlung Zürich, Bern.
- Mandujano, M. C. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de *Opuntia rastrera* en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, México.
- Mandujano M. C., Montaña C., y Eguiarte, L. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* **83**: 63-70.
- Mandujano, M. C., Montaña C., Méndez I. y Golubov J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *The Journal of Ecology* **86**: 911-921.
- Mandujano M. C., Montaña C., Franco M., Golubov J. y Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**: 344-359.

- Mandujano M.C., Golubov J. y Reyes J. 2002. Lo que usted siempre quiso saber de las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. *Biodiversitas* **40**:4-7.
- Martínez Berdeja, A. 2007. Análisis de crecimiento temprano de tres cactáceas amenazadas (*Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii*) bajo condiciones controladas de humedad y radiación lumínica. Tesis, Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Matías-Palafox L. 2007. Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbincarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
- McIntosh M.E. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* **162**: 273-288.
- Michener C.D., McGinley R.J. y Danforth B.N. 1994. The Bee Genera of North and Central America. Smithsonian Institution Press. Washington. 209 pp.
- Müller, H. 1883. The fertilization of flowers. Macmillan, London, England. Translated by DÁrcy W. Thompson.
- Nassar J. M., Ramírez N. y Linares O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* **4**: 918-927.
- Nassar J.M. y Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* **248**: 31-44.
- Navarro L. y Guitián J. 2002. The role of floral biology and breeding system on the reproductive success of the narrow endemic *Petrocoptis viscosa* rothm. (Caryophyllaceae). *Biological Conservation* **103**: 125-132.
- Negrón-Ortiz V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low? *Sex Plant Reproduction* **11**: 208–212.
- Nobel, P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press. Nueva York. 270 pp.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Oaxaca-Villa B., Casas A. y Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 277-287.

- Obeso J.R. 2002. Transley review No. 139. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* **155**: 321-348.
- Pettersson M. W. 1991. Flower herbivory and seed predation in *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae): effects of pollination and phenology. *Holarctic Ecology* 14: 45-50.
- Pimienta-Barrios E. y del Castillo R.F. 2002. Reproductive biology. 75-90. En Nobel P.S. (ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. Berkeley. 280 pp.
- Pinkava D. 1984. Vegetation and flora of the Bolson of Cuatro Ciénegas region, Coahuila, México: IV. Summary, endemism and corrected catalogue. *Journal of the Arizona Nevada Academy of Science* **19**: 23-47.
- Piña H.H. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-IPN. México, D. F. 91 pp.
- Plasencia L. M. T. 2004. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 49 pp
- PMAPFFC. Programa de Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Cuatrociénegas. 1999. Instituto Nacional de Ecología. México, D. F.
- Primack R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 15-37.
- Reyes-Agüero J.A., Aguirre J.R. y Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* **64**: 549-585.
- Richards A.J. 1986. Plant breeding systems. Unwin Hyman. Cambridge. 529 pp.
- Sánchez-Lafuente A. M. 2007. Corolla herbivory, pollination success and fruit predation in complex flowers: an experimental study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany* Published on line: 1-10.
- Sánchez-Mejorada H., Anderson E.F., Taylor N.P. y Taylor N.P.R. 1986. Succulent Plant Conservation Studies and Training in Mexico. Stage 1, Part I. World Wildlife Fund U.S. 158 pp.
- Schemske D. W., Husband B. C., Ruckelshaus M. H., Goodwillie C., Parker I. M. and Bishop J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* **75**:584-606.
- Schlindwen C. y Wittmann D. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Systematics and Evolution* **204**: 179-193.

- Silvertown J. y Lovett D. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science. Oxford. 210 pp.
- Sprengel K.C. 1793. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. 3-43. En: Lloyd D.G. y Barrett S. (eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman y Hall. Nueva York. 410 pp.
- Stephenson A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 253-279.
- Stephenson A.G. y Bertin R.I. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. 109-149. En: Real L. (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press. Orlando. 338 pp.
- Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., del Coro Arizmendi M. y Dávila P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* **84**: 452-455.
- Van der Pijl L. y Faegri K. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon. Oxford. 244 pp.
- Waddington K.D. 1983. Foraging behavior of pollinators. 213-239. En Real L. (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press. Orlando. 338 pp.
- Waser N.M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. 241-285. En: Real L. (ed.) *Pollination biology*. Academic Press. Orlando. 338 pp.
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. 51-95. En: Real L. (ed.) *Pollination Biology*. Academic Press. Orlando. 338 pp.
- Zimmerman M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. 157-178. En: Lovett J. y Lovett L. (eds.) *Plant Reproductive Ecology*. Oxford University Press. Nueva York. 344 pp.

7. Anexo

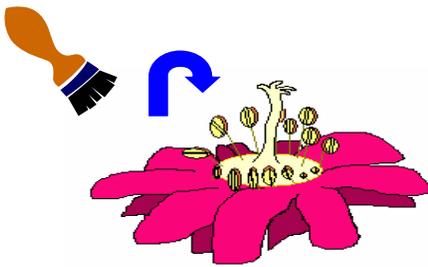
Anexo 1. Síndromes de polinización (o florales). Modificado de Wyatt (1983).

| Síndrome y agente de polinización | Antesis | Color | Olor | Forma de la flor | Recompensas |
|---|------------------------|------------------------------|---------------------------------------|--|--|
| Cantarofilia (escarabajos) | Día y noche | Usualmente pálido | Fuerte, frutal o aminoide | Plana o en forma de tazón, actinomórfica | Polen |
| Sapromiofilia (moscas carroñeras o de estiércol) | Día y noche | Púrpura, marrón o verdoso | Fuerte, de proteína en descomposición | Poco profunda (excepto si hay trampas), actinomórfica | Ninguna |
| Miofilia (moscas) | Día y noche | Variable | Variable | Poco profunda o sin profundidad, actinomórfica | Polen, néctar o ninguna |
| Esfingofilia (esfíngidos) | Nocturna o crepuscular | Blanco o verde pálido | Fuerte, usualmente dulce | Horizontal o colgante; profunda, tubular estrecha o con nectario | Abundante néctar, cubierto |
| Melitofilia (abejas) | Día y noche o diurnas | Variable, no totalmente rojo | Usualmente dulce | Poco profunda o sin profundidad, actinomórfica | Néctar y polen, descubiertos o cubiertos |

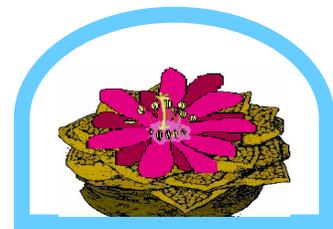
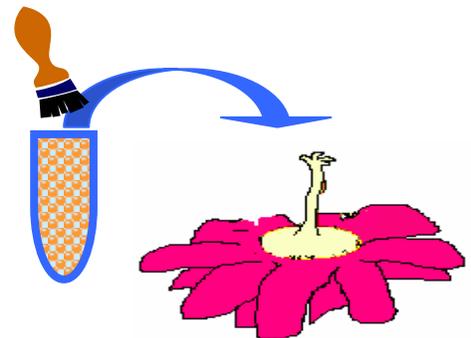
| Síndrome y agente de polinización | Antesis | Color | Olor | Forma de la flor | Recompensas |
|--|------------------------|---------------------------------|--------------------|--|---|
| Falaenofilia (polillas) | Nocturna o crepuscular | Blanco o verde pálido | Fuerte, dulce | Horizontal o colgante; tubular, actinomórfica | Néctar, cubierto |
| Psycofilia (mariposas) | Día y noche o diurna | Rojo brillante, amarillo o azul | Fuerte, dulce | Erecta, usualmente actinomórfica | Néctar, cubierto |
| Ornitofilia (aves) | Diurna | Rojo brillante | Ninguno | Profunda, tubular amplia o con nectario; actinomórfica o zigomórfica | Néctar abundante, cubierto |
| Quiropterofilia (murciélagos) | Nocturna | Pálido, blanco o verde | Fuerte, fermentado | Tazón o cepillo, actinomórfica o zigomórfica | Néctar y polen abundantes, descubiertos |

Tomado de Wyatt, 1983. En: Real, L. (ed.) Pollination Ecology.

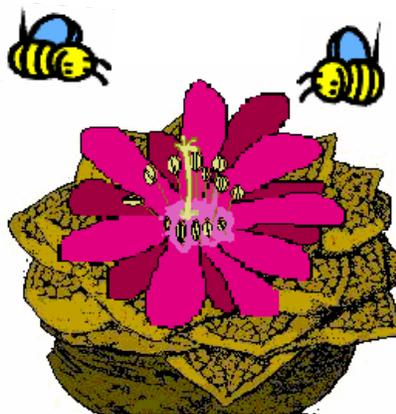
Anexo 2. Tratamientos de polinización.



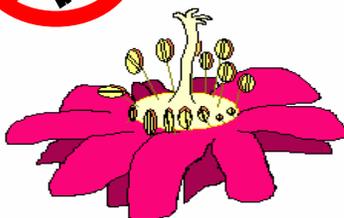
Autocruza manual



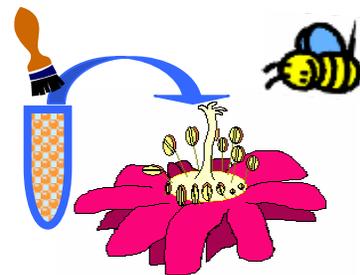
Entrecruza



Control



Autocruza natural



Suplemento de polen

Anexo 3. Comparaciones de la producción de néctar entre tratamientos y días de vida de las flores.

| | <i>t</i> | <i>P</i> | <i>g.l.</i> | <i>n</i> |
|--|----------|----------|-------------|----------|
| Embolsadas vs. no embolsadas (flores de primer y segundo día) (Fig. A1) | -0.28458 | 0.7768 | 72 | 74 |
| Embolsadas vs. no embolsadas (flores de primer día) (Fig. A2) | 0.255 | 0.7994 | 53 | 55 |
| Embolsadas vs. no embolsadas (flores de segundo día) (Fig. A3) | 0.346 | 0.7466 | 17 | 19 |
| Embolsadas vs. no embolsadas (medidas repetidas) (Fig. A4) | 1.985 | 0.0548 | 36 | 38 |

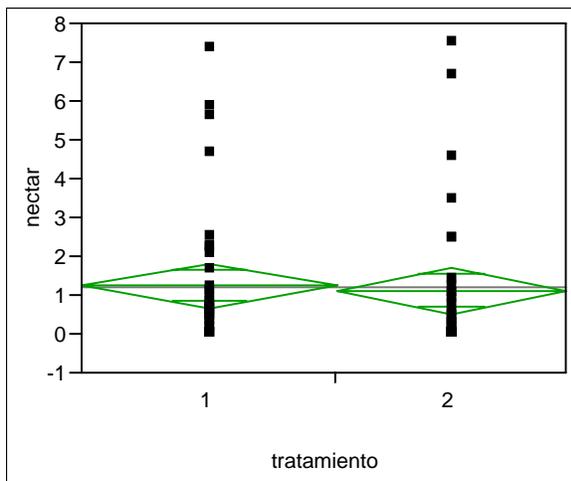


Fig. A1. Producción de néctar entre flores embolsadas (1) y no embolsadas (2). $n=74$ flores.

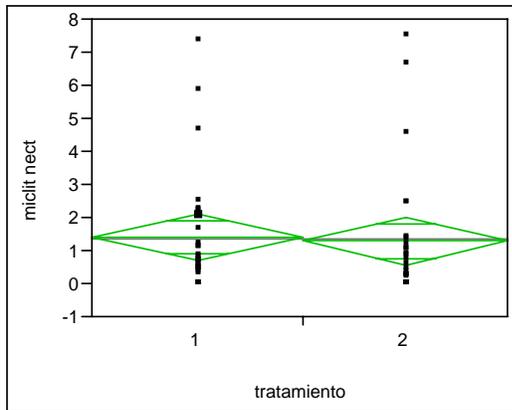


Fig. A2. Producción de néctar en flores de primer día embolsadas (1) y no embolsadas (2). $n=55$ flores.

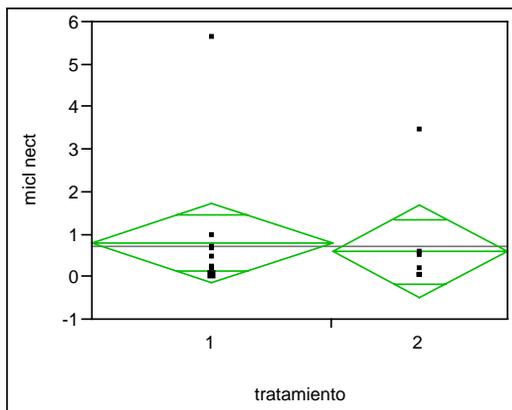


Fig. A3. Producción de néctar en flores de segundo día embolsadas (1) y no embolsadas (2). $n=19$ flores.

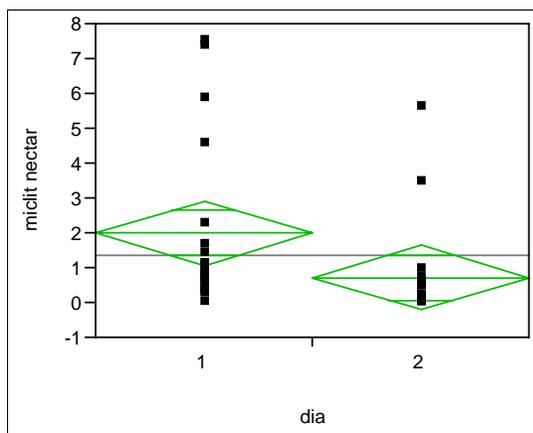


Fig. A4. Producción de néctar de 19 flores en el primer día de vida (1) y en el segundo día (2). En este caso existe una diferencia marginalmente significativa ($P=0.0548$).