



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de la distancia de cruza en la producción de
descendientes clonales y sexuales en *Opuntia microdasys*
(Cactaceae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Alejandra Martínez Blancas



**DIRECTOR DE TESIS:
M. en C. Israel Gustavo Carrillo Angeles**

2011



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
Blancas
Alejandra
56643360
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
304586916

2. Datos del tutor

M en C
Israel Gustavo
Carrillo
Angeles

3. Datos del sinodal 1

Dra
Guadalupe Judith
Márquez
Guzmán

4. Datos del sinodal 2

Dr
Héctor Manuel
Hernández
Macias

5. Datos del sinodal 3

Dr
Carlos
Martorell
Delgado

6. Datos del sinodal 4

M en C
Iván Israel
Castellanos
Vargas

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de la distancia de cruza en la producción de descendientes clonales y sexuales en *Opuntia microdasys* (Cactaceae)

41 p
2011

Indice

	Página
Resumen	5
1. Introducción	6
1.1 Descripción de los sistemas de cruza	6
1.2 Factores que regulan los sistemas de cruza	7
1.2.1 Dicogamia	9
1.2.2 Hercogamia	9
1.2.3 Sistemas de Incompatibilidad	10
1.3 Vectores de polinización	11
1.4 Implicaciones genéticas y reproductivas de los sistemas de cruza.....	12
1.5 El papel de la clonalidad en los sistemas de cruza.....	14
2. Objetivo general	17
2.1 Objetivos particulares.....	17
3. Hipótesis	18
4. Materiales y Métodos	18
4.1 Sitio de estudio.....	18
4.2 Especie de estudio.....	19
4.3 Cruzas a distancia.....	19
5. Resultados	23
5.1 Aborto y enraizamiento de frutos.....	23
5.2 Tamaño y peso de los frutos.....	24
5.3 Número de semillas.....	28
6. Discusión	28

7. Conclusiones 33

8. Literatura Citada 34

Agradecimientos 40

Agradecimientos Personales..... 41

Resumen

1. En plantas autoincompatibles que producen descendencia por reproducción sexual (semillas) y a través de propágulos vegetativos por pseudoviviparidad (plantlets), la distancia de cruza puede afectar la frecuencia con que se producen ambos tipos de descendientes. Dado que los propágulos vegetativos tienen una dispersión restringida, las cruzas geitonogámicas entre rametos individuales se incrementan y generan aborto de estructuras reproductivas, que pueden producir plantlets. *Opuntia microdasys*, una cactácea clonal del desierto Chihuahuense, se utilizó como sistema de estudio para evaluar la distancia de cruza en la producción de vástagos. El diseño incluye cinco tratamientos experimentales cada uno en 23 plantas: polinizaciones a tres diferentes distancias (hasta 15 m, >15-30 m y >30-50 m), cruzas geitonogámicas intrarameto y control (polinización natural). Cada tratamiento se hizo en dos flores por planta, usando una mezcla del polen de tres donadores. El tamaño y peso de los frutos producidos en cada tratamiento fueron comparados con ANDEVA y se usaron GLMs para la proporción de frutos abortados, plantlets y número de semillas. A distancias cortas hubo una tendencia a que el aborto fuera mayor. El 94% de los frutos del tratamiento de geitonogamia se abortó y difirió significativamente del control. El 45% de los frutos del control se abortaron, 62% a menos de 15 m de distancia, 34% entre 15 y 30 m y 50% entre 30 y 50 metros. Hubo efecto de los tratamientos sobre el enraizamiento de los plantlets producidos. Hubo un efecto de la planta madre sobre el tamaño de los frutos y la producción de semillas (4-120 semillas por fruto por planta en promedio), sugiriendo que la producción de descendientes clonales y sexuales dependen de efectos maternos como son el tamaño de sus frutos y el número de óvulos. La floración no sincrónica de rametos del mismo geneto, su distribución espacial y los recursos son factores que pudieron haber enmascarado el efecto de la distancia de cruza.

1. Introducción

1.1 Descripción de los sistemas de cruce

En las plantas, los sistemas de cruce (*mating systems* sensu Neal y Anderson, 2005) hacen referencia a las tasas de autocruce y entrecruce que experimenta un individuo o que existen en una población. A diferencia de los sistemas de cruce, los sistemas de apareamiento hacen referencia a los aspectos morfológicos, anatómicos y fisiológicos (dicogamia, hercogamia y sistemas de incompatibilidad) de individuos y poblaciones (*breeding systems* sensu Neal y Anderson, 2005).

Los sistemas de cruce son importantes, ya que pueden afectar los niveles de diversidad genética de las poblaciones y la producción de los descendientes mediante reproducción sexual, particularmente en especies que presentan depresión endogámica y sistemas de incompatibilidad (Abarca y López, 2007). Se clasifican principalmente en: entrecruce, autocruce y mixtos (Armbruster y Rogers, 2004; Rhode y Duffy, 2004). La polinización entre dos individuos originados de cigotos distintos genéticamente, es decir la polinización cruzada o entrecruce, resulta en la formación de nuevos genotipos recombinantes. Por el contrario, en la autocruce las semillas que se producen presentan un genotipo muy parecido a la planta madre (Solbrig, 1976) y puede llevarse a cabo cuando: i) el estigma recibe polen de las anteras en la misma flor, ii) una flor es polinizada con polen de otra flor perteneciente al mismo individuo y iii) hay movimiento de polen de las flores de un rameto a las flores de otro rameto del mismo geneto en especies clonales (Lloyd y Schoen, 1992). Las autocruces entre flores distintas del mismo individuo y entre rametos del mismo geneto se denominan cruces geitonogámicas (Richards, 1997).

Algunas consecuencias de la entrecruce que son importantes para el mantenimiento y la adaptación de las especies a nuevos ambientes son la formación de nuevas combinaciones genéticas,

la restricción de la expresión de genes deletéreos (aunque no los elimina) y el incremento de la variabilidad genética (Dellaporta y Calderón-Urrea, 1993). No obstante, la entrecruza tiene desventajas ya que puede deshacer combinaciones genotípicas potencialmente exitosas al generarse nuevos genotipos, además de que se necesitan al menos dos individuos para llevarse a cabo (Rhode y Duffy, 2004).

Por otro lado, la autocruza tiene la ventaja de que a lo largo del tiempo purga los alelos deletéreos ya que se expresan más frecuentemente (produciendo en ocasiones depresión endogámica) y mueren los organismos que los expresan. Estos son eliminados gradualmente de la población y en ausencia de depresión endogámica pueden mantenerse caracteres ventajosos maternos y paternos, heredados por una planta a sus propias semillas (Charlesworth y Charlesworth, 1979; Eckert, 2000; Armbruster y Rogers, 2004).

La geitonogamia es probablemente la forma más común de autopolinización y tiene las mismas necesidades ecológicas que la fertilización cruzada, pues requiere la transferencia de polen de una flor a otra, dentro de la misma planta o entre distintos rametos del mismo geneto. Sin embargo tiene las propiedades genéticas de la autocruza, al producir descendencia genéticamente similar a la planta madre (Lloyd y Schoen, 1992).

1.2 Factores que regulan los sistemas de cruce

En las plantas existen distintos mecanismos que regulan los niveles de autocruza y entrecruza. En primer lugar, los sistemas de cruce son controlados por la manera en que los sexos se presentan en las flores, en los individuos y en las poblaciones (Cuadro 1). Algunas de las formas de expresión de los sexos como las flores hermafroditas favorecen la autocruza.

Cuadro 1. Expresión de los sexos en las plantas.

I. Expresión de los sexos en las flores					
	Sólo con gineceo (pistilo o pistilos)	Sólo con androceo (estambres)	Con gineceo y androceo		Referencia
Femeninas o pistiladas (diclinas)	X				
Masculinas o estaminadas (diclinas)		X			Dellaporta y Calderon-Urrea, 1993
Hermafroditas, bisexuales, perfectas o monoclinas			X		
II. Expresión de los sexos en los individuos					
	Con flores masculinas (Estaminadas)	Con flores femeninas (Pistiladas)	Con flores masculinas o femeninas	Con flores Bisexuales o Perfectas	Referencia
Monoicas	X	X			
Dioicas			X		Bawa, 1980;
Hermafroditas				X	Weiblen <i>et al.</i> ,
Ginomonocicas		X		X	2000
Andromonocicas	X			X	
Poligamomonocicas	X	X		X	
III. Expresión de los sexos en las poblaciones					
	Plantas con flores femeninas	Plantas con flores masculinas	Plantas con flores perfectas		Referencia
Ginodioicas	X		X		Bawa, 1980;
Androdioicas		X	X		Weiblen <i>et al.</i> ,
Poligamodioicas	X	X	X		2000

Cuando ambos sexos se expresan en la misma flor o en el mismo individuo pueden presentarse mecanismos adicionales que restringen la autopolinización y la posterior autofertilización. Los mecanismos que restringen la autopolinización son la dicogamia, la hercogamia y los sistemas de incompatibilidad (SI).

1.2.1 Dicogamia

La dicogamia es la separación temporal en la maduración de las estructuras sexuales masculinas y femeninas de una misma flor o de la misma planta (Stout, 1928; Lloyd y Webb, 1986). Esto sucede con flores hermafroditas y plantas monoicas. El fenómeno se denomina protandria cuando los órganos masculinos maduran antes que los femeninos, y protoginia cuando los órganos femeninos maduran antes que los masculinos (Stout, 1928). Cuando sucede en plantas monoicas se le denomina hermafroditismo secuencial (Willson, 1983). Estos mecanismos restringen la autopolinización de una misma flor y en un mismo individuo (Willson, 1983; Newbig y Uyenoyama, 2005).

1.2.2 Hercogamia

Otro mecanismo que presentan las plantas para regular las tasas de autocruza y entrecruza es la hercogamia o separación espacial de las estructuras de las anteras y el estigma dentro de una flor (Willson, 1983; Webb y Lloyd, 1986; Newbig y Uyenoyama, 2005). En muchos casos este mecanismo evita que ocurra autopolinización, sin embargo, existen casos en que la hercogamia puede facilitar que esta ocurra como cuando la corola de la flor es tubular y muy estrecha y las anteras están en la entrada de la flor, mientras que los estigmas se encuentran más adentro, de tal manera que el polinizador entra en contacto con éstas antes de entrar en contacto con el estigma. Este mecanismo se conoce como hercogamia inversa (Webb y Lloyd, 1986).

1.2.3 Sistemas de Incompatibilidad

Además de los mecanismos para evitar la autopolinización que se acaban de mencionar existen otros mecanismos tales como los sistemas de incompatibilidad (SI) que restringen la autofertilización. Las plantas hermafroditas que expresan incompatibilidad reciben polen tanto de el que ellas mismas generan como polen de las entrecruzas, pero no permiten la fertilización por parte de polen propio. Así, la autoincompatibilidad es la forma más efectiva de prevenir la autofertilización (Barret, 1988; Newbig y Uyenoyama, 2005). Los sistemas de incompatibilidad están ampliamente distribuidos dentro de las angiospermas y están reportados en al menos 19 órdenes y 71 familias (Barret, 1988). Se reconocen dos tipos principales de sistemas de incompatibilidad, los esporofíticos y los gametofíticos. En los sistemas de incompatibilidad esporofíticos la especificidad del polen está dada por el genotipo del progenitor del polen expresado en el tapete de exina del grano de polen, mientras que en los sistemas de incompatibilidad gametofíticos la especificidad está determinada por el genotipo individual de los granos de polen o el del tubo polínico (Richards, 1997; Newbig y Uyenoyama, 2005).

Muchas especies con dicogamia o hercogamia presentan al mismo tiempo sistemas de incompatibilidad. Lloyd y Webb (1986) proponen que existen estos mecanismos para que no haya autointerferencia además de autofertilización. La autointerferencia ocurre cuando los estambres retienen el polen proveniente de otras flores u otras plantas o cuando el polen de la misma flor satura el estigma. Evitar la autointerferencia aumenta las probabilidades de que los óvulos sean fertilizados por el polen de otras plantas, por lo que en muchos casos encontramos tanto hercogamia como dicogamia al mismo tiempo que sistemas de incompatibilidad.

1.3 Vectores de Polinización

Otros factores importantes en los sistemas de cruce son los vectores de polinización, la abundancia y la densidad de flores (Lloyd y Schoen, 1992). Los vectores de polinización pueden ser bióticos (polinización mediada por animales) o abióticos (mediada por factores como el viento y las corrientes de agua). Cuando los vectores de polinización son animales, la conducta que estos presentan en cuanto a los patrones de movimiento entre las flores (*e.g.*, si recorren largas distancias, si visitan la misma flor múltiples veces o se mueven entre flores cercanas o plantas vecinas, etc.), determinan los niveles de autocruza y entrecruza. Dicho de otra manera, la dispersión de polen por los vectores de polinización tanto bióticos como abióticos, determinan el movimiento de genes dentro de una población o vecindario floral (Levin y Kerster, 1969). Los patrones de movimiento de los polinizadores son influenciados por factores como la densidad, la abundancia y distribución de las flores, los recursos que presentan las flores para los polinizadores y por los costos y beneficios para el polinizador (en términos energéticos), los cuales resultan del esfuerzo para obtener recursos de las flores (Richards, 1997; Cavieres *et al.*, 1998). Respecto al costo energético del vuelo y la recompensa o beneficio para el polinizador durante la actividad de forrajeo en las flores, la teoría del forrajeo óptimo dice que los polinizadores visitarán parches de flores donde la recompensa alimenticia sea mayor y el costo de vuelo sea menor, lo cual se obtiene generalmente en parches o vecindarios con alta densidad de flores (Cavieres *et al.*, 1998). Por el contrario, a menor densidad de flores el polinizador tendrá que desplazarse una mayor distancia, por lo que tendrá un mayor gasto energético (Schaal, 1977; Cavieres *et al.*, 1998). Esto afecta el patrón de dispersión de genes en una población, ya que la probabilidad de que dos plantas se entrecrucen es proporcional a la distancia

entre ellas y al no ser aleatorio el apareamiento entre plantas de una población, la población puede dividirse genéticamente en vecindarios por la acción de los polinizadores (Schaal, 1977).

1.4 Implicaciones genéticas y reproductivas de los sistemas de cruce

La dispersión de genes en las plantas depende del movimiento del polen junto con la dispersión de semillas y la propagación clonal, ya que pueden afectar la estructuración genética de las poblaciones (Fischer y Mathies, 1997; Moran-Palma y Snow, 1997). La estructuración genética de una población produce una relación directa con la distancia, en la cual el parecido genético entre dos plantas disminuye al aumentar la distancia entre las mismas (Moran-Palma y Snow, 1997; Souto *et al.*, 2002). En estas condiciones, la cruce entre individuos contiguos puede incrementar la endogamia y reducir la fertilidad y la adecuación de los mismos (Moran-Palma y Snow, 1997; Souto *et al.* 2002).

En las poblaciones de plantas donde la dispersión de polen es restringida, los individuos pueden experimentar altos niveles de endogamia como resultado de la cruce frecuente entre individuos genéticamente emparentados. En algunos casos esto puede resultar en la depresión endogámica (Futuyma, 2005), que es la disminución en la adecuación de la progenie originada de la autocruza o de la cruce entre individuos emparentados respecto a la progenie producida por entrecruza, debido a la expresión de alelos deletéreos, y que tiene como consecuencia la disminución del éxito reproductivo en los individuos que experimentan mayores tasas de autocruza (Fischer y Matthies, 1997). Además, si las tasas de autocruza son altas en la mayoría de los individuos de una población puede reducirse la variabilidad genética de la misma. A largo plazo, la reducción en la variabilidad genética disminuye el potencial de adaptación a los cambios en las condiciones ambientales (Fischer y Matthies, 1997). La depresión endogámica es la principal fuerza selectiva que explica el mantenimiento de estos sistemas de incompatibilidad ya que afecta

negativamente a la progenie que proviene de autocruzas, brindando una ventaja a los organismos que si presentan SI (Barret, 1988). La adecuación de éstas se ve reducida por la expresión de alelos recesivos deletéreos que tienen mayor probabilidad de expresarse en un individuo proveniente de una autocruza.

En contraste con la depresión endogámica asociada a la cruce entre individuos genéticamente emparentados, la depresión exogámica puede hacer que se pierdan combinaciones genéticas dentro de la población, que a lo largo del tiempo habían resultado favorables en cierto ambiente, sobre todo en ambientes poco cambiantes (Fischer y Mathies, 1997).

La reducción en los distintos parámetros para evaluar el éxito reproductivo de las plantas individuales, como resultado de las cruces con plantas espacialmente cercanas, ha sido detectada tanto en especies autocompatibles como en especies autoincompatibles. Por ejemplo, en la especie autocompatible polinizada por abejas y dípteros, *Alstromeria aurea*, se encontró que en las cruces realizadas con plantas donadoras de polen localizadas a 1, 10 y 100 m de distancia, el número de tubos polínicos que alcanzan el ovario se incrementa con la distancia, debido a que los donadores más cercanos son rametos del mismo geneto e individuos genéticamente más parecidos (Souto *et al.*, 2002). Como otro ejemplo, en la especie autocompatible *Gentianella germánica*, polinizada por dípteros y abejas solitarias, al hacer cruces a distancias de 1m, 10m, 25 km (otra población) y cruces geitonogámicas se encontró que en cruces con plantas a 10 m de distancia se produjeron más semillas que en el resto del las cruces pero no hubo un efecto significativo. Sin embargo, las semillas resultantes de las cruces a 10 m germinaron 40% más que aquellas de cruces lejanas (con otras poblaciones), de cruces a menos de 1 m y autocruzas, indicando depresión endogámica y exogámica (Fischer y Mathies, 1977). Por otro lado, en la especie autoincompatible *Stenocereus eruca*, polinizada por abejas y lepidópteros, se hicieron cruces de 1, 10, 100, 1000 y 2500 m y se encontró que la fecundidad se ve reducida conforme disminuye la distancia de cruce (en especial a 1

y 10m) lo cual se explicó como una consecuencia de la geitonogamia entre los rametos del mismo geneto y al efecto de la depresión endogámica (Clark-Tapia *et al.*, 2006). En otra especie autoincompatible, *Cochlearia bavarica*, la cual es polinizada por insectos generalistas (moscas, abejas, palomillas, etc), se encontró que en los experimentos de cruza a 1, 10, 100 1000 m y en la polinización natural, se producen más frutos y semillas más pesadas cuando las cruza se llevan a cabo a distancias entre 10 y 100m que en las cruza a 1 m y a 1000 m, por lo que se sugiere un efecto tanto de la depresión endogámica como de la exogámica (Paschke *et al.*, 2002).

En contraste con estos resultados, en otros estudios no se ha detectado un efecto de la distancia de cruce. Por ejemplo, en especies autocompatibles y autoincompatibles del género *Astragalus* (*A. linifolius*, *A. osterhouti*, *A. lonchocarpus* y *A. pectinatus*), las cuales son polinizadas por abejas, se hicieron autocruzas y cruza a 10 m y no se encontraron diferencias al evaluar el porcentaje de producción de semillas y el porcentaje de aborto de frutos, sugiriendo que la depresión endogámica no tiene un efecto, o que puede no expresarse en etapas tan tempranas como la producción de frutos y semillas (Karron, 1989).

1.5 El papel de la clonalidad en los sistemas de cruce

La clonalidad se ha considerado tanto una forma de crecimiento vegetativo así como una forma de producir progenie dependiendo del autor que se consulte (Mandujano, 2007). La clonalidad o propagación vegetativa puede ser inducida por estrés o puede ser programada, ésta última puede subdividirse también en crecimiento con conexión o sin conexión a la planta que les dio origen (Tiffney y Niklas, 1985). Al producir individuos fisiológicos independientes (sin conexión), o potencialmente independientes el crecimiento vegetativo genera rametos con el mismo genotipo

derivados de un mismo geneto, el cual es un organismo desarrollado a partir de un cigoto (Begon *et al.*, 1996).

En la producción de rametos sin conexión se puede incluir a los propágulos producidos por pseudoviviparidad (plantlets) o bulbilos. No obstante, todas estas formas suelen tener dispersión más reducida que las semillas, ya que son más grandes y por lo general tienen mecanismos de dispersión más limitados (Mandujano, 2007), lo que puede llevar a un patrón de distribución agregado de individuos con el mismo genotipo. Esto también tiene consecuencias en los sistemas de cruce lo cual a su vez puede afectar la frecuencia con la que se producen descendientes de distinto origen en especies clonales. La tasa de geitonogamia puede incrementar conforme aumenta el tamaño del geneto de una planta; es decir entre más grande el geneto habrá probablemente un mayor número de flores por individuo genético (Barret y Harder, 1996).

Algunas especies clonales pueden generar descendientes a partir de estructuras sexuales como frutos o inflorescencias que se abortan (Elmqvist y Cox, 1996; Ballesteros *et al.*, 2003; Pierce *et al.*, 2003; Coelho *et al.*, 2005), a estos propágulos vegetativos generados por pseudoviviparidad se les llama plantlets. Se plantea que la pseudoviviparidad suele presentarse en ambientes áridos donde el suelo es de grano grueso, lo que hace difícil el establecimiento de semillas, en suelos pobres en nutrientes y/o en ambientes estacionales a altas latitudes y altitudes (Elmqvist y Cox, 1996), así como en manglares y suelos marinos (Ballesteros, *et al.*, 2005). Estos ambientes se caracterizan por ser desfavorables para la reproducción sexual (Coelho *et al.*, 2006; Piña *et al.*, 2007). Además, la pseudoviviparidad puede estar genéticamente determinada o ser detonada por factores ambientales (Coelho *et al.*, 2005). La pseudoviviparidad está presente en familias como Alliaceae, Liliaceae, Agavaceae, Poaceae, Saxifragaceae, Polygonaceae y Eriocaulaceae (Elmqvist y Cox, 1996, Pierce *et al.*, 2003, Coelho *et al.*, 2005). En estas familias la pseudoviviparidad generalmente está dada por la reversión de estructuras sexuales a estructuras vegetativas, es decir, el gen que controla la floración

en un meristemo revierte la señal de floración en una señal de generar hojas (Tooke *et al.*, 2005). Esta señal generalmente está controlada por señales ambientales como días cortos y días largos (Tooke *et al.*, 2005). No obstante, En la familia Cactaceae, donde está presente en especies como *Cylindropuntia cholla*, *Cilindropuntia fulgida* (Rebman y Pinkava, 2001), *Opuntia echios* (Hicks y Mauchamp 1999) y *O. microdasys* (Piña *et al.*, 2007), no se conoce que factores determinan que el tejido del pericarpelo del fruto desarrollen nuevos órganos como raíces y tallos en frutos que son abortados.

En especies pseudovivíparas autoincompatibles y en las que presentan depresión endogámica, las cruzas intra-rameto, entre rametos del mismo geneto o entre individuos emparentados pueden incrementar la producción de descendientes clonales por pseudoviviparidad, debido a que los estigmas pueden recibir grandes cantidades de polen propio o de otro rameto perteneciente al mismo geneto, reduciéndose las probabilidades de que los óvulos sean fecundados y favoreciendo el aborto de estructuras sexuales como flores o frutos jóvenes. No obstante, esto implica que existan condiciones que favorezcan el incremento de la frecuencia de la geitonogamia, como son el establecimiento de rametos reproductivos en un área circundante a la planta que les dio origen, una distribución agregada de individuos emparentados o una dispersión limitada de polen por parte del vector de polinización (Handel, 1985; Charpentier, 2002). A su vez, dadas estas condiciones la probabilidad que tiene una planta de producir descendientes clonales por pseudoviviparidad o semillas por entrecruza puede depender de la distancia de cruza, y puede esperarse que las cruzas intrarameto o con los individuos más próximos tiendan a producir mayor número de descendientes clonales, mientras que las cruzas con individuos más distantes se espera que tiendan a producir mayor cantidad de semillas.

En este trabajo se pretende probar este planteamiento usando como sistema de estudio a la cactácea clonal *Opuntia microdasys* en la Reserva de la Biósfera Mapimí. Esta especie tiene dos

tipos de estructuras que dan lugar a descendientes clonales, los plantlets o frutos que son abortados en estado inmaduro y los fragmentos del tallo articulado o cladodios (Palleiro *et al.*, 2006). En esta especie, la producción de plantlets puede estar asociada al aborto de frutos en los que los óvulos o una proporción importante de los mismos no son fecundados como resultado de una frecuencia alta de cruza geitonogámicas, debido a que no se producen semillas por autofecundación y a que el polinizador principal (abejas del género *Diadasia*) tiende a visitar varias flores dentro del mismo individuo o dentro del mismo parche floral (Piña *et al.*, 2007). Aunado a esto se ha visto que en el habitat de la bajada en el cerro San Ignacio dentro de la Reserva de Mapimí hay una alta frecuencia de clonalidad a través de plantlets o frutos abortados (Palleiro *et. al.*, 2006) y una distribución agregada de rametos del mismo geneto (Carrillo-Angeles *et. al.*, 2011). Previamente Piña (2007) realizó un estudio en este sistema donde utilizó distancias que van desde los 0 m hasta los 15 km. No obstante, en este caso se hace un estudio a menor escala, abarcando la distancia que se ha observado recorren sus principales polinizadores (Cabrera-Manrique, com. pers.).

2. Objetivo general

Analizar el efecto que tiene la distancia de cruza en la producción de descendientes clonales (plantlets) y sexuales (semillas) de *Opuntia microdasys*.

2.1 Objetivos particulares

Evaluar el efecto que tiene la distancia de cruza en la producción de frutos maduros y en el aborto de frutos inmaduros.

Determinar el tamaño que tienen los frutos maduros y su número de semillas en relación a las diferentes distancias de cruza.

Evaluar la capacidad de enraizamiento que tienen los frutos que se abortaron en relación a las diferentes distancias de cruza.

3. Hipótesis

Se espera que la autoincompatibilidad, la distribución espacial agregada de los rametos del mismo geneto, el comportamiento de los polinizadores y la capacidad de producir propágulos vegetativos por pseudoviviparidad (plantlets) en *Opuntia microdasys* ocasione que la producción de frutos con semillas y de plantlets sea dependiente de la distancia de cruza, originando un patrón en el que el aborto de frutos y la producción de plantlets sea mayor cuando las cruzas se llevan a cabo entre plantas cercanas, y la producción de frutos y semillas sea mayor cuando las cruzas se llevan a cabo entre plantas distantes.

4. Materiales y métodos

4.1 Sitio de estudio

El sitio de estudio se localiza dentro la Reserva de la Biósfera de Mapimí que se encuentra en el desierto Chihuahuense entre los 26° 29' y 26° 52' N, y los 103° 32' a 103° 58' W (Palleiro, 2001). Tiene un promedio anual de 271 mm de lluvia con temperatura promedio de 21°C. Los experimentos se realizaron en el hábitat de bajada, el cual está ubicado en el área oeste del cerro San Ignacio en el

estado de Durango. Este hábitat es una unidad fisiográfica integrada por abanicos aluviales coalescentes, donde la pendiente promedio es de 10° y sus suelos están formados por una mezcla de grava y arena con acumulaciones secundarias de limo y arcilla, y entre las especies de plantas comúnmente encontradas están *Larrea tridentata*, *Fouquieria splendens*, *Opuntia rastrera*, *O. microdasys*, *Jatropha dioica* y *Agave asperrima* (Montaña, 1988). El estudio se llevó a cabo en la población de *O. microdasys* que se desarrolla en este hábitat, ya que se ha visto que es aquí donde el reclutamiento a través de plantlets es muy frecuente (Palleiro *et al.*, 2006).

4.2 Especie de estudio

Opuntia microdasys (Lehmann) Pfeiff., llamada comúnmente nopal cegador, es una cactácea arbustiva que crece generalmente de 60 a 80 cm de altura con cladodios elípticos-obovados verdes de aproximadamente 10 cm de longitud y 4 a 8 cm de ancho. Presenta glóquidas de color cobrizo a rojo. Sus flores son perfectas y presentan pétalos de color amarillo intenso de 2.5 a 3 cm de longitud, sus sépalos son rojos y los estambres son verdes. Florece en el mes de abril y sus frutos están maduros para el verano (entre junio y agosto). Los frutos son verdes y al madurarse se tornan de color rojo. Tiene un número cromosómico diploide de 22. Suele crecer en suelos arenosos o terrosos calcáreos de los montes. Se distribuye en los estados de Coahuila, Durango, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas (Bravo-Hollis, 1978, Hernández *et al.*, 2004). Tiene reclutamiento sexual por semilla pero parece predominar el reclutamiento por estructuras vegetativas como cladodios y frutos abortados (Palleiro *et al.*, 2006).

4.3 Cruzas a distancia

Para hacer los experimentos de cruza se establecieron cinco tratamientos de distancia de cruce: (1) polinización natural, en el que la flor se dejó descubierta para ser polinizada naturalmente, (2) cruza geitonogámicas con polen de otras flores de la misma planta, (3) cruza con plantas a distancias menores a 15 m, (4) cruza con plantas a distancias entre 15 y 30 m y (5) cruza con plantas a distancias entre 30 y 50 m (Figura 1.).

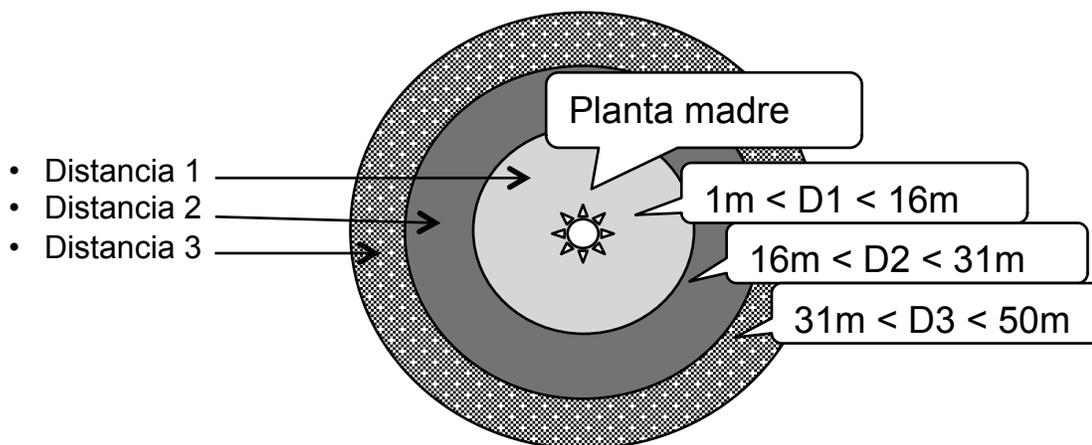


Figura 1. Esquema de los intervalos usados para los tratamientos de distancia respecto a la planta madre. Los círculos concéntricos delimitan los intervalos de distancia en los que se colectó el polen para los experimentos de cruce con otros individuos.

Los diferentes tratamientos se hicieron en cada una de 24 plantas de *O. microdasys*, ubicadas en el hábitat de bajada. A cada una de las 24 plantas sobre las que se realizaron los tratamientos se les llamó planta madre ya que éstas recibieron polen de cada uno de los tratamientos y dieron lugar a los frutos a partir de los cuales se obtuvieron los resultados (Figura 2.).

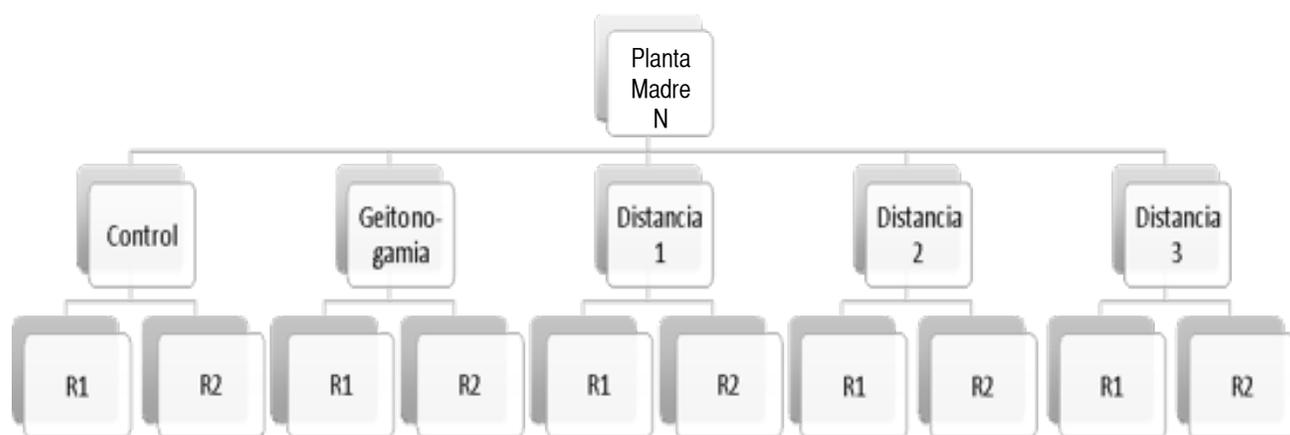


Figura 2. Diseño experimental. A cada una de las 23 plantas madre se les aplicaron los 5 tratamientos: control (polinización natural), geitonogamia (flores polinizadas con polen de otras flores de la planta focal), distancia 1 (cruzas con plantas a distancias menores a 15 m), distancia 2 (cruzas con plantas a distancias entre 15 y 30 m) y distancia 3 (cruzas con plantas a distancias entre 30 y 50 m). Cada tratamiento se aplicó en dos flores distintas (dos repeticiones: R1 y R2).

Para seleccionar las plantas madre se consideró que tuvieran suficientes botones florales para poder hacer dos repeticiones de cada uno de los tratamientos (al menos 20 flores), y que además tuvieran suficientes vecinos reproductivos alrededor para obtener polen de las diferentes categorías de distancia de cruce para los tratamientos. Se procuró además, que las plantas madre no fueran contiguas. La distancia entre las plantas madre varió de 40 m a más de 500 m.

Los botones próximos a abrir dentro de las plantas madre que se emplearon para los tratamientos fueron cubiertos con bolsas de malla durante la tarde del día anterior o en la mañana del día que se aplicaron los tratamientos de polinización. De esta manera se evitó que las abejas pudieran llegar al estigma llenándolo de polen. También los botones en las plantas a las diferentes categorías de distancia fueron embolsadas para poder recolectar polen que no estuviera contaminado por la visita natural de las abejas que traen polen de otras plantas. A cada botón utilizado dentro de las plantas se le aplicó insecticida para evitar que fueran atacados por larvas de *Olycella* aff. *junctolinella* (Lepidoptera).

Las flores (receptoras de polen) empleadas para las cruzas geitonogámicas, con plantas a distancias menores a 15 m, con plantas a distancias entre 15 y 30 m y con plantas a distancias entre 30 y 50 m fueron emasculadas; es decir se les cortaron los estambres y se mojaron los restos con alcohol, protegiendo siempre al estigma del polen de los estambres con un popote. Después, con un pincel limpio se cubrió al estigma con polen proveniente de las flores de las plantas vecinas dentro de las categorías de distancia establecidas (el número varió entre una y tres plantas dependiendo del tamaño del vecindario floral). Después de realizar cada cruce las flores polinizadas fueron cubiertas por bolsas de malla que fueron cocidas al cloruro de sodio sobre la cual se localizaban para no perder los frutos abortados. Esto se hizo durante la época de floración, abril del 2009.

A finales de mayo del 2009 se colectaron los frutos de cada tratamiento y fueron transportados al laboratorio. En cada uno de los tratamientos se cuantificó el número de frutos abortados (aquellos frutos que ya no estaban sujetos de la penca y se encontraban en las bolsas de malla) y el número de frutos que permanecieron en las pencas hasta el momento de ser colectados. Se midió la longitud, el diámetro y se registró el peso de cada uno de los frutos; además se calculó el volumen (elipsoide) de los frutos utilizando la longitud y el diámetro obtenidos. En los frutos abortados se evaluó la capacidad de enraizamiento en tierra colectada del sitio de estudio y en condiciones de invernadero bajo la sombra de una malla (40% de extinción de radiación fotosintéticamente activa) para simular las condiciones de sombra que proveen las plantas madre, bajo las cuales se establecen los plantlets en condiciones naturales (Palleiro *et al.*, 2006). Los frutos se regaron con aproximadamente 50 ml de agua una vez a la semana. El experimento de enraizamiento se inició el 2 de octubre del 2009 y terminó en abril del 2010. Se cuantificó también la cantidad de semillas en los frutos que permanecieron en las pencas al momento de su recolecta en mayo 2009. De igual manera los frutos abortados no enraizados fueron disectados para cuantificar la cantidad de semillas.

Para comparar la frecuencia de frutos abortados y no abortados y de frutos enraizados y no

enraizados entre los tratamientos se usaron GLMs con distribución binomial y contrastes ortogonales cuando hubo diferencias entre tratamientos.

Las diferentes mediciones (longitud, diámetro, volumen y peso) fueron analizadas mediante un modelo de ANDEVA donde se incluyó el efecto de bloques; es decir de las plantas madre, y se usó una prueba de Tukey cuando hubo diferencias entre los tratamientos. Los valores del peso de los frutos se transformaron como $\log(\text{peso} + 1)$ para poder ser analizados. Estos análisis se hicieron también para los frutos tomando en cuenta los frutos no abortados, los frutos abortados enraizados (plantlets) y los frutos abortados no enraizados como diferentes grupos.

Adicionalmente para comparar el número de semillas en cada fruto dentro de los diferentes tratamientos se usaron GLMs con distribución de Poisson.

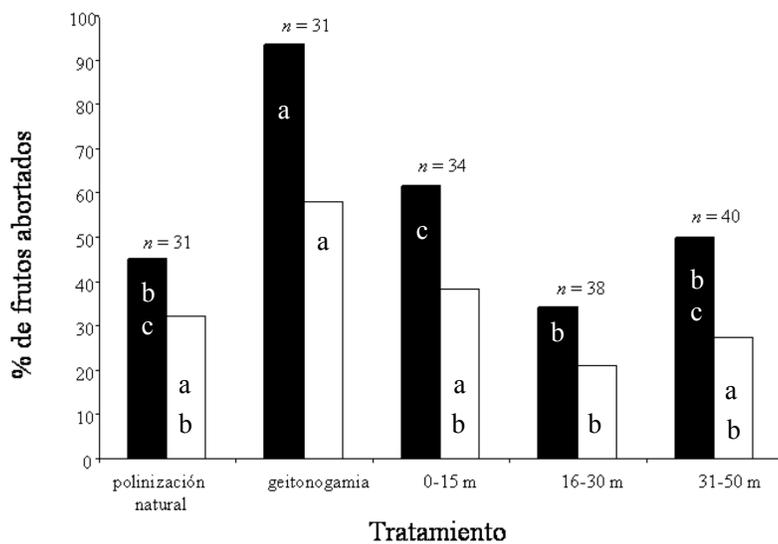
5. Resultados

5.1 Aborto y enraizamiento de frutos

Hubo un número mayor de frutos abortados ($n = 97$) que de frutos con semillas, los cuales permanecieron en las plantas madre hasta el momento de su recolección ($n = 77$). El aborto de frutos fue mayor en el tratamiento de geitonogamia que en los otros tratamientos y menor en el tratamiento de cruza en el intervalo de distancia de 16-30, pero este último, además de haber mostrado diferencias significativas con el tratamiento de geitonogamia como los otros tratamientos, también difirió del tratamiento de cruza en el intervalo de distancia de 0-15 m, y no se detectó un efecto de la planta madre (figura 3.). Debido a que la proporción de frutos con semilla fue complementaria a la proporción de frutos abortados, la interpretación de las diferencias encontradas entre los tratamientos son válidas para la producción de los frutos maduros, pero en el sentido inverso, es

decir, que la mayor producción de frutos maduros corresponde al tratamiento de cruza a distancias entre 16 y 30 m y la menor al tratamiento de geitonogamia.

De los frutos abortados hubo un mayor número de frutos enraizados o plantlets ($n = 60$) que de frutos no enraizados ($n = 37$). La proporción de frutos abortados que enraizaron también fue mayor en el tratamiento de geitonogamia, pero este tratamiento sólo difirió del tratamiento de cruza en el intervalo de distancia de 16-30 m y no hubo efecto de las plantas madre (figura 3.).



Aborto	χ^2	g.l.	P
Tratamiento	22.35	4	0.002
Planta madre	21.05	23	0.58

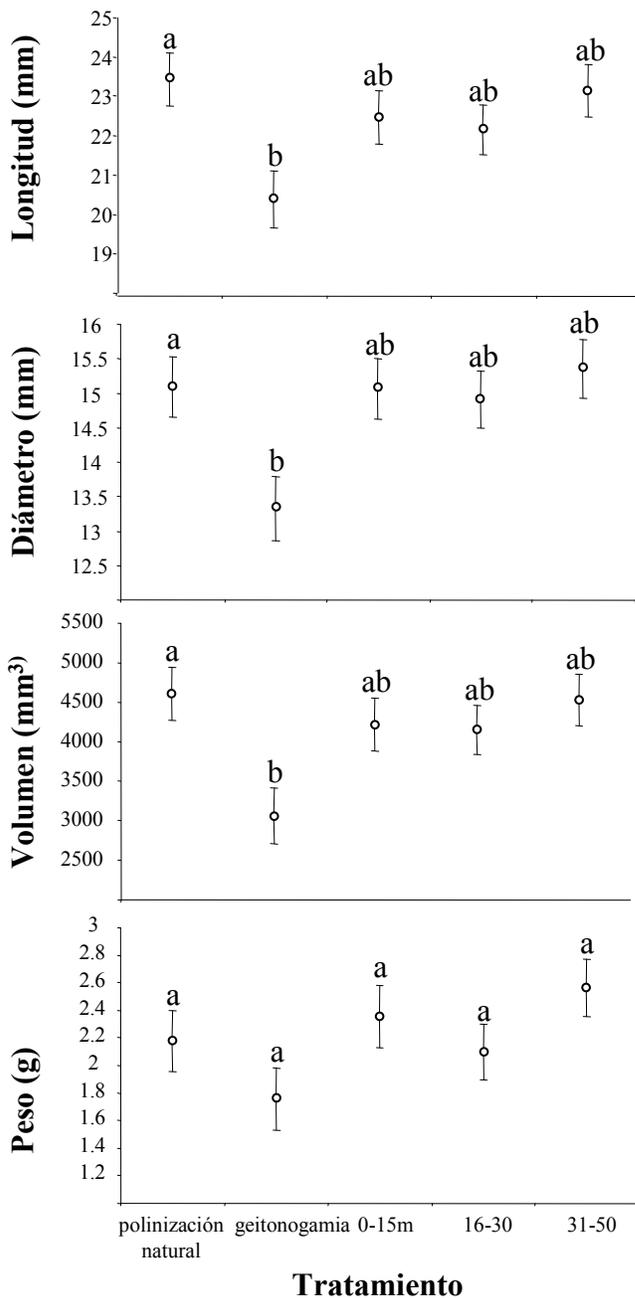
Enraizamiento	χ^2	g.l.	P
Tratamiento	10.28	4	0.035
Planta madre	26.61	23	0.27

Figura 3. Porcentaje de frutos abortados respecto al total de frutos (barras oscuras), y de frutos abortados que enraizaron respecto al total de frutos (plantlets, barras claras). El número total de frutos en cada tratamiento se muestra en la parte superior de las columnas. Los tratamientos no relacionados con la misma letra son significativamente distintos ($P < 0.05$). En los cuadros se muestran los resultados de las pruebas estadísticas realizadas.

5. 2 Tamaño y peso de todos los frutos obtenidos

En los frutos producidos por polinización natural los valores de la longitud, el diámetro y el volumen fueron mayores que en los frutos de los otros tratamientos, pero estas diferencias sólo fueron significativas con el tratamiento de geitonogamia (figura 4) y hubo un efecto de la planta

madre sobre estas medidas de los frutos. En contraste con las medidas del tamaño de los frutos, el peso de estos no fue distinto entre los tratamientos (figura 4), pero hubo un efecto significativo de la planta madre.

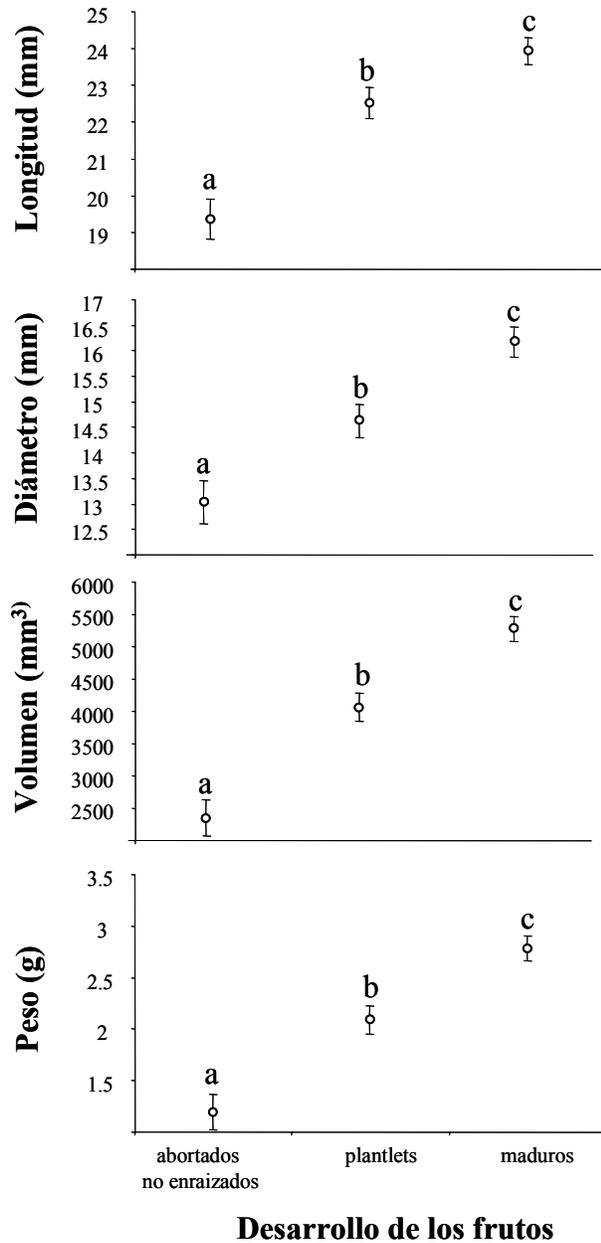


Medida	P	g.l.	F
Longitud	0.042	4	2.60
Diámetro	0.026	4	2.93
Volumen	0.024	4	2.96
Peso	0.51	4	0.82

Figura 4. Tamaño (longitud, diámetro y volumen y peso) de los frutos por tratamiento (promedio \pm E. E.). Los tratamientos no relacionados con la misma letra son significativamente distintos ($P < 0.05$). En el cuadro se muestran los resultados de las pruebas estadísticas realizadas.

Comparando el tamaño y el peso de los frutos de acuerdo al desarrollo que tuvieron (i. e. si se desarrollaron hasta frutos maduros, si se abortaron y formaron plantlets, o si se abortaron y no enraizaron), los frutos maduros ($n = 77$) y los plantlets ($n = 60$) tuvieron mayor longitud, diámetro,

volumen y peso que los frutos abortados que no enraizan (figura 5).



Medida	P	g.l.	F
Longitud	0.0001	2	24.81
Diámetro	0.0001	2	19.56
Volumen	0.0001	2	37.59
Peso	0.0001	2	33.31

Figura 5. Tamaño (longitud, diámetro y volumen) y peso de los frutos de acuerdo al desarrollo que tuvieron (promedio \pm E. E.). Los tratamientos no relacionados con la misma letra son significativamente distintos ($P < 0.05$). En el cuadro se muestran los resultados de las pruebas estadísticas realizadas.

5.3 Número de semillas

La producción de semillas no fue significativamente distinta entre los tratamientos, pero se encontró un efecto significativo de la planta madre (figura 4.). Para hacer este análisis se excluyó el tratamiento de geitonogamia, debido a que casi todos los frutos se abortaron excepto dos en los que se encontraron semillas (figura 6).

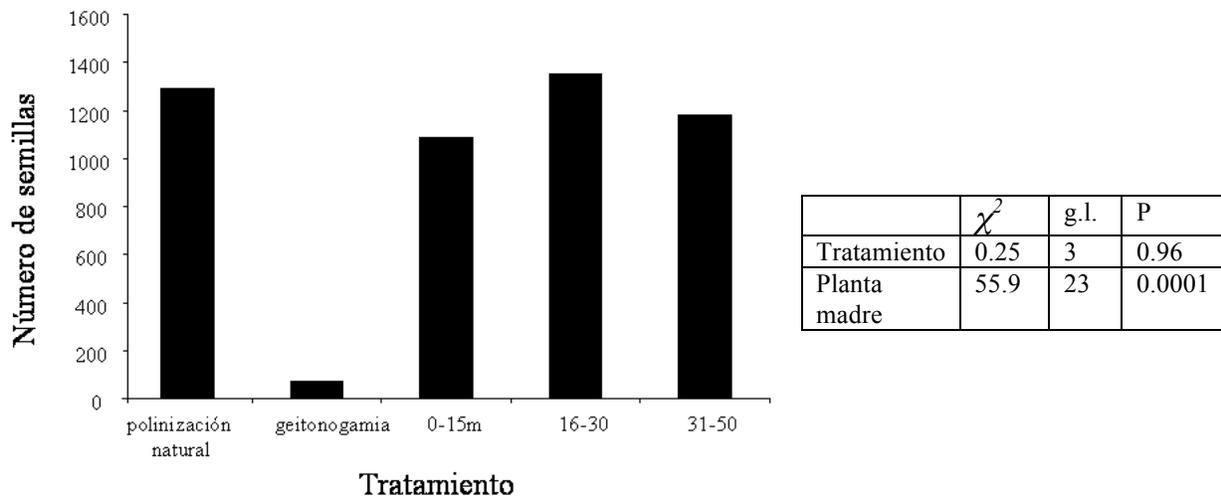


Figura 6. Número total de semillas producidas en cada tratamiento incluyendo geitonogamia. En el cuadro se muestran los resultados de la prueba estadística realizadas.

6. Discusión

En este trabajo se planteó que la producción de descendientes clonales y sexuales en una especie clonal pseudovivípara, autoincompatible y polinizada por abejas, sería dependiente de la distancia de cruce. Con excepción del aborto de frutos y la producción de plantlets, *O. microdasys*

no mostró un patrón claro en la producción de frutos con semillas y en la cantidad de semillas en función de la distancia de cruza, sugiriendo que otros factores están implicados.

El aborto de frutos en las plantas depende de varios factores como el tamaño de las plantas, el número de frutos iniciados (Aker, 1982), la madurez de los frutos iniciados (Nakamura, 1981), los daños en los frutos ocasionados por frugívoros (Stephenson 1981, Nakamura, 1986) y las condiciones climáticas (Stephenson, 1981), y se ha observado que se conservan aquellos frutos que necesitan de la menor cantidad de recursos de la planta parental para desarrollarse (Nakamura, 1986). En muchas especies suele haber una sobre producción de frutos y un aborto selectivo de los mismos que permite el desarrollo de los frutos restantes, de forma similar a como se ha observado en el caso de las flores polinizadas que posteriormente dan lugar a frutos iniciados, cuyo número decrece al incrementarse el número de flores polinizadas (Stephenson, 1981). Un caso en el que los frutos son abortados por daños ocasionados por herbívoros es el de *O. microdasys*, ya que sus flores, particularmente el estilo y el ovario son destruidos por larvas de *Olycella* aff. *junctiolineella* (Lepidoptera) (Piña *et al.*, 2010). En esta especie los frutos también se abortan, aunque en menor grado, por la disponibilidad de nutrientes (Piña *et al.* 2007). También se ha planteado que las cruzas geitonogámicas intrarameo, favorecidas por el comportamiento de forrajeo de los polinizadores principales (abejas solitarias del género *Diadasia*), pueden tener un papel importante en el aborto de frutos (Piña *et al.*, 2007). Contrario a este planteamiento, el porcentaje de aborto y la producción de semillas registrados en el grupo control en el presente estudio, similar a los tratamientos de cruza a distancias entre 16 y 50 m, sugiere que el comportamiento de forrajeo de los polinizadores no promueve las cruzas geitonogámicas dentro de la misma planta de forma considerable.

La tendencia al aborto de una cantidad mayor de frutos en las cruzas a distancias entre 0 y 15 m comparado con las cruzas a distancias entre 16 y 50 m, sugiere que las cruzas incompatibles entre rametos del mismo geneto o entre individuos emparentados pueden tener una contribución

importante en el aborto de los frutos de *O. microdasys*, particularmente en el hábitat donde se llevó a cabo el experimento (bajada). El aborto como resultado de cruzas incompatibles entre plantas de *O. microdasys* en este hábitat es posible debido a que muchos de los rametos del mismo geneto, así como los genetos que son genéticamente más parecidos se distribuyen de manera agregada (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011), debido a la dispersión restringida de los frutos abortados al caer muy cerca de la planta madre (44.61 cm de la planta madre en promedio; Palleiro *et al.*, 2006), muchos de los cuales enraizan y originan descendientes clonales bajo la sombra de las plantas adultas (Pallerio, 2001; Palleiro *et al.*, 2006). La tendencia similar que muestra la proporción de frutos abortados y la producción de plantlets (frutos abortados capaces de enraizar) respecto a la distancia de cruce, sugieren que los factores que favorecen el aborto también incrementan la producción de plantlets. No obstante, parece ser necesaria la acumulación de cierta cantidad de recursos en los frutos iniciados que se abortan para la formación de plantlets, como lo sugiere su mayor tamaño en comparación con los frutos que mueren después de ser abortados.

El tamaño de los frutos dentro de una especie está determinado por diversos factores como el número de flores y frutos que produce una planta (Stephens, 1981) y el número de semillas que contiene cada fruto (Kang y Primack, 1991; Barbera *et al.*, 1994). También, los factores ambientales y la cantidad de recursos disponibles afectan el tamaño de los frutos, así como las características genéticas del organismo. Conforme avanza la temporada reproductiva el ambiente es menos favorable y por tanto puede disminuir el tamaño de los frutos así como el número de semillas (Kang y Primack, 1991). En *O. microdasys* el tamaño de los frutos y la producción de semillas muestran una correlación con la planta madre sugiriendo un efecto materno. Este resultado concuerda con lo reportado en un estudio previo en *O. microdasys* en el que se encuentra un efecto materno sobre el tamaño de los frutos abortados y sobre su capacidad de enraizamiento (Palleiro *et al.*, 2006). Algunas características maternas que influyen en el tamaño de los frutos que se

mencionan en el estudio de Palleiro *et al.* (2006) son el tamaño de la planta, el microhábitat en el que esta se encuentra y probablemente el genotipo de las plantas madre. La influencia del efecto materno sobre la reproducción ha sido observada en otros estudios donde se evalúa el efecto de la distancia de cruza. Por ejemplo, en la planta *Amianthum muscaetoxina* (Liliaceae) se vio un efecto de la distancia de cruza sobre la producción de frutos y el número de semillas por fruto, no obstante se observó que la heterogeneidad entre las plantas explica mejor la producción de semillas y el peso de las mismas (Redmond *et al.*, 1989).

Adicionalmente, las diferencias de tamaño entre los plantlets y los frutos abortados que no enraizan sugieren que el tamaño de los frutos abortados que enraizan puede estar influenciado por la cantidad de polen compatible que reciben las flores durante las cruza. En las flores que resultan en la formación de plantlets una pequeña cantidad de polen compatible pudo iniciar el desarrollo de algunas semillas permitiendo la acumulación de recursos en los frutos iniciados, los cuales al ser abortados tienen la capacidad de enraizar. Sin embargo, la mayor proporción de frutos enraizados en el tratamiento de geitonogamia respecto a los otros tratamientos, contradice este argumento. Respecto a esta contradicción, un factor que pudo enmascarar el efecto de la geitonogamia, es que las condiciones en las que se evaluó el enraizamiento de los frutos abortados no son tan adversas como las que podemos encontrar en los hábitats naturales. Debido a que la supervivencia de los plantlets de *O. microdasys* se ve favorecida cuando los frutos se encuentran en el microclima que se genera debajo de las plantas adultas (Palleiro *et al.*, 2006), en este estudio, los frutos abortados fueron colocados en condiciones de invernadero debajo de una malla, simulando las condiciones de luminosidad que existen cuando los frutos se encuentran debajo de la planta madre en su habitat natural. No obstante, las condiciones de humedad y temperatura pueden ser mucho más favorables en el invernadero para el enraizamiento, debido al riego suministrado y a la ausencia de corrientes de aire caliente y seco.

El aborto de frutos en el tratamiento de cruzas a distancias entre 0 y 15 m no difiere significativamente del aborto en el tratamiento de cruzas a distancias entre 31 y 50 m, en contraste con las cruzas entre 16 y 30 m. Algunas explicaciones para este resultado son que al realizar las cruzas a distancias cortas (0 a 15 m) no todos los rametos del mismo geneto que se encuentran agregados hayan estando floreciendo al mismo tiempo, pero también es posible que algunos de los rametos que se utilizaron para realizar las diferentes cruzas fueran de los pocos que se establecen lejos de la planta madre o que no pertenecen a un geneto con distribución agregada.

Cabe mencionar que en un estudio anterior (Piña, 2007) se evaluó el efecto de la distancia de cruza en la producción de frutos maduros y semillas en *O. microdasys*. No obstante, en dicho estudio no se evaluó el efecto de la distancia de cruza sobre la producción de propágulos clonales (plantlets) y se trabajó utilizando una escala mayor de distancia (0 a 10 m, de 80 a 120 m, de 200 a 240 m, de 1000 a 1200 m y de ~15 km). Los resultados de Piña (2007) no muestran un efecto de la distancia de cruza en la producción de frutos, pero sí en la producción de semillas en las cruzas con plantas en los intervalos de distancia de 0 a 10 m, y de 1000 a 1200 m en el año 2002, y en los intervalos de distancia de 0 a 10 m y de 80 a 120 m en el año 2004, y sugiere que el hecho de que no se encontraran diferencias en la producción de frutos, se debe a que varias de las plantas a distancias de 0-10 m pudieron ser genetos distintos. En cuanto a las semillas, explica que la cruza con plantas vecinas afecta la transición de óvulo a semilla, debido a la recepción de una mayor cantidad de polen incompatible. El presente estudio complementa el de Piña (2007) ya que las cruzas que se realizaron están en un intervalo de distancia no explorado (entre 10 y 50 m), y en el cual se lleva a cabo la dispersión de la mayor cantidad de polen de las plantas individuales (Cabrera-Manrique, com. pers.).

La mayoría de las cruzas geitonogámicas resultaron en el aborto de los frutos y al disectarlos no se encontró ninguna semilla lo cual apoya el planteamiento de que *O. microdasys* es una planta

autoincompatible (Palleiro *et. al.*, 2006; Piña *et. al.*, 2007). Sin embargo, hubo dos frutos de este tratamiento en plantas distintas que presentaron semillas. Una posibilidad para este hecho es que en algunas plantas se haya perdido la autoincompatibilidad. No obstante, para aseverar la existencia de genotipos que hayan perdido la autoincompatibilidad se tendrían que hacer un mayor número de experimentos de autocruza para descartar la posibilidad de que las semillas provenientes de tratamientos de autocruza se hayan generado por una contaminación de polen. La pérdida de autoincompatibilidad en los individuos de poblaciones naturales al parecer no es un fenómeno raro y ha sido reportada en varias especies como *Arabidopsis lyrata*, donde la proporción estimada de individuos autocompatibles en las poblaciones varía entre 0.11 y 0.53 (Mable *et al.*, 2005) y en *Podophyllum peltatum*, donde se encontró que 74% de 49 colonias tenían autoincompatibilidad mientras que el porcentaje restante no (Wisler y Snow, 1992). El que se establezcan dentro de una población plantas que cuentan con diferentes variantes de autoincompatibilidad depende de su capacidad de competir con los demás individuos de la población que cuentan con el sistema de compatibilidad anterior que domina o dominaba en la población (Barret, 1988). Las nuevas variantes de incompatibilidad pueden también empezar a establecerse dentro de una población a través de entrecruzas con otros individuos de la población y por autocruzas si es que el sistema de incompatibilidad lo permite (Barret, 1988).

7. Conclusiones

Opuntia microdasys no muestra un patrón claro de producción de frutos y semillas al aumentar o disminuir la distancia de cruza. Presenta sin embargo, un aumento significativo en el aborto de fruto, en las cruzas a distancias menores de 15 m, lo cual sugiere cierta dependencia de la distancia de cruza en este hábitat, ya que los rametos del mismo geneto tienden a encontrarse agregados. La agregación de rametos hace posible que en el hábitat de bajada haya una gran producción de

plantlets que provienen de frutos iniciados y que posteriormente se abortan, la acumulación de los recursos necesarios para el enraizamiento puede estar relacionada con la cantidad de polen compatible que recibió la flor durante la polinización, pero también está relacionada con las características de la planta que dio origen a dicho fruto. Contrario a las diferencias en aborto de frutos entre las distancias de 0 a 15 m y 15 a 30 m; en los intervalos de distancias de cruza de 0 a 15 m y 30 a 50 m no hubo diferencias en el aborto de frutos; lo cual puede deberse a la floración asincrónica de los rametos del mismo geneto y a la cruza con rametos del mismo geneto que se establecieron lejos de la planta madre. Por último, queda planteada la pregunta de si hay ciertos genotipos que pueden producir rametos por pseudoviviparidad y genotipos que no tienen esta capacidad o si más bien, como plantean Palleiro *et. al.* (2006), la supervivencia de los plantlets depende de otras características (edad, tamaño, desarrollo) de la planta madre. Otra pregunta que surge a partir de este trabajo es sobre la pérdida del sistema de autoincompatibilidad y habría que explorar que porcentaje de individuos de esta población experimenta autocompatibilidad.

Literatura Citada

- Abarca, C., López A. 2007. La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo. 183 – 204. En: Ecología molecular. Eguiarte L., Souza V., Aguirre X. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). Mexico D.F.
- Aker, C. L. 1982. Regulation of flower, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. *Journal of Ecology* 70: 357-372.
- Armbruster, W., Rogers D. 2004. Does pollen competition reduce the cost of Inbreeding? *American Journal of Botany* 91(11): 1939 –1943.

- Ballesteros E., Cerian E., Garcíá-Rubies A., Alcoverro T., Romero J., Font X. 2005. Pseudovivipary, a new form of asexual reproduction in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Botanica Marina* 48: 175–177.
- Barbera G., Inglese P., La Mantia T. 1994. Seed content and fruit characteristics in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Mill.) *Scientia Horticulturae* 58: 161-165
- Barrett, S. C. H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility in plants. In: J. L. Doust and L. L. Doust, eds. *Plant reproductive ecology; patterns and strategies*. Oxford University Press, New York. 98-124.
- Barrett, S. C. H., Harder, L. D. 1996 Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution*. 11: 73–79.
- Bawa K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 15-39
- Bravo-Hollis, H. 1978 *Las cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Third Edition. Blackwell Science, Great Britain. 1068 p.
- Carrillo Angeles I. G., Golubov J., Milligan B. G., Mandujano M. C. 2011. Spatial distribution pattern of a clonal species: effects of differential production of clonal and sexual offspring. *Evolutionary Ecology* 25: 1357-1383.
- Cavieres L., Peñaloza A., Arroyo M. 1998. Efectos del tamaño floral y densidad de las flores en la visita de insectos polinizadores en *Alstromeria Pallida* Graham (Amaryllidaceae). *Gayana Botánica*. 55:1-10
- Charlesworth D., Charlesworth B. 1979. The evolutionary genetics of sexual systems in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society of London*. B 205: 513-530
- Charpentier, A. 2002. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* 15: 521-530.

- Clark Tapia R., Corrado A., Mandujano M. C., Molina-Freaner F. 2006. Reproductive consequences of clonal growth in *Stenocereus eruca*, a rare clonal cactus of the Sonoran desert. *Evolutionary Ecology* 20: 131–142
- Coelho F., Neves A. C., Capelo C., Figueroa J. E. 2005. Pseudoviviparity in two rupestrian endemic species (*Leiothrix spirales* and *Leiothrix vivipara*). *Current Science*, 88: 1225-1226
- Dellaporta S., Calderón-Urrea A. 1993. Sex determination in flowering plants. *The Plant Cell*, 5: 241-1251,
- Eckert (2000) Contributions of autogamy in geitogamy to self-fertilization in a mass flowering clonal plant. *Ecology* 81: 532-542.
- Elmqvist, T., Cox P. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77: 3–9.
- Fischer M., Matthies D., 1997. Mating Structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentianella Germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany*, 84: 1685-1692.
- Futuyma D. 2005. *Evolution*. Sinauer Estados Unidos. 603 p
- Handel, S. N. 1985. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding system. *The American Naturalist* 125: 367-384.
- Hernandez H. M., Gómez-Hinostrosa C., Goettsch B. 2004. Checklist of chihuahuan desert Cactaceae. *Harvard Papers in Botany* 9: 51–68.
- Hicks, D., A. Mauchamp. 1999. Population structure and growth patterns of *Opuntia echios* var. *gigantean* along an elevation gradient in the Galápagos Islands. *Biotropica* 32: 235-243.
- Kang H., Primack R. B., 1991. Temporal variation of flower and fruit size in relation to seed yield in Celandine Poppy (*Chelidonium majos*; Papaveraceae). *American Journal of Botany* 78: 711-722
- Karron J. D. 1989. Breeding systems and levels of inbreeding depression in geographically restricted and widespread species of *Astralagus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 76: 331-340.
- Levin D., Kerster. 1969. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution*, 23: 560-571

- Lloyd, D., Schoen D. 1992. Self- and cross-fertilization in plants I. functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153: 358-369.
- Lloyd D., Webb C. J. 1986 The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24: 135-162
- Mable B. K., Robertson A. V., Dart S., Di Berardo C., Witham L. 2005. Breakdown and of self-incompatibility in the perennial *Arabidopsis lyrata* (Brassicaceae) and its genetic consequences. *Evolution* 59: 1437-1448.
- Mandujano M. C. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. 215 – 250. En: *Ecología Molecular*. Eguiarte L., Souza V., Aguirre X. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). Mexico D.F.
- Montaña C. 1988. Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Instituto de Ecología, México D. F.
- Moran-Palma P., Snow A. 1997. The effect of interplant distance on mating success in federally threatened self-incompatible *Hymenoxys Herbacea* = *H. acaulis* var. *glabra* (Asteraceae). *American Journal of Botany*. 84: 233-238.
- Nakamura R. 1986. Maternal investment and fruit abortion in *Phaseolus vulgaris*. *American Journal of Botany*. 73: 1049-1057.
- Neal, P., Aderson G. 2005. Are “mating systems” “breeding systems” of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? Or is it the other way around? *Plant Systematics and Evolution*. 250: 17-185
- Newbig E., Uyenoyama M. 2005. The evolutionary dynamics of self-incopatibility systems. *Trends in Genetics*, 21: 500-501
- Palleiro N., Mandujano M., Golubov J. 2006. Aborted fruits of *Opuntia microdasys* (Cactaceae); insurance against reproductive failure. *American Journal of Botany* 93: 505-511.

- Palleiro N. 2001. Propagación vegetativa a través de frutos abortados de *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer, en el Desierto Chihuahuense. (México) Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 75 pp.
- Pierce S., Stirling C., Baxter R. 2003. Pseudoviviparous reproduction of *Poa alpina* var. *Vivipara* L. (Poaceae) during Long-term Exposure to Elevated Atmospheric CO₂. *Annals of Botany* 91: 613-622
- Paschke M., Clemens A., Schmidt B. 2002. Effects of population size and pollen diversity on reproductive success and offspring size in the narrow endemic *Cochlearia bavarica* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*. 89: 1250–1259
- Piña H. 2007. Biología Reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer, en el Desierto Chihuahuense. (México) Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, Universidad, Xalapa, Veracruz 110 pp.
- Piña H., Montaña C., Mandujano M. C. 2007. Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology*, 193: 305-315
- Piña H., Monataña C., Mandujano M. C. 2010. *Olycella* aff. *junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys* a chihuahuan desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments* 74: 918-923
- Rebman J., Pinkava D. 2001. *Opuntia* Cacti of North America – An Overview. *Florida Entomologist* 84: 474-483
- Redmond A. M., Robbins L. E., Travis J. 1989 The effects of pollination distance on seed production in three populations of *Amianthium muscaetoxicus* (Lilliaceae). *Oecologia* 79: 260-264
- Rhode, J., Duffy J. 2004. Seed production from the mixed mating system of chesapeake bay (USA) Eelgrass (*Zostera marina*; Zosteraceae). *American Journal of Botany*, 91: 192–197.
- Richards, A. J. 1997. Plant breeding systems. 2nd edition. Chapman & Hall, Great Britain. 529 p.
- Schaal B. 1977. Density dependent foraging on *Liatris pycnostachya*. *Evolution*, 32: 452-454

- Solbrig, O. 1976. On the advantages of cross and self-fertilization. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63: 262-276.
- Souto C., Aizen M., Premoli A. 2002. Effects of crossing distance and genetic relatedness on pollen performance *Alstromeria Aurea* (Alstroemeriaceae). *American Journal of Botany* 89: 427-432
- Stephenson A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 12: 253-279
- Stout A. B. 1928. Dichogamy in flowering plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 55: 141-153
- Tiffney, B. H., Niklas. K. J. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: J.B.C. Jackson, L. Buss y R. E. Cook [eds.]. *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press.
- Tooke F., Ordidge M., Chiurugwi T., Battey N. 2005. *Journal of Experimental Botany*, 56: 2586-2599
- Webb C. J., Lloyd D. 1986 The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24: 135-162
- Weiblen G., Oyama R., Donoghue M. 2000 Phylogenetic Analysis of dioecy in monocotyledons. *American Naturalist*, 155: 46-58
- Willson, M. F. 1983. *Plant reproductive ecology*. John Wiley & Sons. U.S.A. 54-55,282 p.,
- Wisler S., Snow A., 1992. Potential for the loss of self-incompatibility in pollen-limited populations of mayapple (*Podophyllum peltatum*). *American Journal of Botany* 79: 1273-1278

Agradecimientos

Al M. en C. Israel Gustavo Carrillo Angeles por la dirección de esta tesis. El trabajo fue realizado en el laboratorio de Genética Ecológica, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de la biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México.

Este proyecto se realizó gracias al apoyo de IN205007 PAPIIT-DGAPA-UNAM de la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez y al presupuesto operativo Instituto de Ecología, UNAM de la Dra María del Carmen Mandujano Sánchez. y del proyecto Conacyt CB 83790 del Dr. Jordan Golubov.

Proyecto de las líneas del Taller: Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Profesores del taller: Dra. Ma. del Carmen Mandujano, Dr. Zenón Cano S., Dr. Víctor López, Dr. Jordan Golubov, M. en C. Iván Castellanos, M. en C. Israel Carrillo , M. en C. Irene Pisanty, Biól. Concepción Martínez Peralta, Biol. Monica Queijeiro y Biol. Silvia Ruiz.

Personal del Laboratorio del Desierto del INECOL en la Reserva de la Biosfera de Mapimí por el apoyo y facilidades otorgadas.

M. en C. Mariana Rojas Aréchiga por el apoyo en la logística de las salidas de campo.

Agradecimientos Personales

Primero que nada, el mayor agradecimiento es para mis papás, Roberto y Rosario, quienes con sus desvelos, ejemplos y cariño me dieron todo su apoyo y las mejores bases que pude haber pedido para tratar de cumplir mis sueños.

Quisiera también agradecer a mi abuela Gloria quién me vio crecer y me dio grandes momentos de alegría durante mi infancia. A mis familiares biólogos, Benjas, Mathi y Leonor, ya que ellos me influenciaron enormemente a temprana edad.

A mis amigos del moderno, Ale Dávila, Andrea Ibarra, Tatiana, Jessica, Dulce, Andrea Arévalo, Sofía, Jony y Paps que son como los hermano que nunca tuve.

A mis amigos de la facultad quienes me dieron grandes momentos de fiesta y diversión al igual que muchísimo apoyo tanto emocional como académico a lo largo de la carrera. Mis vecinos, Daniel y Bárbara, merecen especial mención en este aspecto.

Gracias a Leo, Alda, Vitz y Gabo quienes se aguataron conmigo y me ayudaron muchísimo en el campo e hicieron muy amenos mis días en el desierto. Gracias también a aquellos me ayudar a medir y destripar frutos, también se ahuataron mucho y su apoyo se aprecia enormemente.

Gracias a todos mis profesores que fueron una enorme inspiración para mí, en especial gracias a Isra, quién fue el mejor director de tesis que pude haber pedido.