



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Características espaciales que afectan la distancia de  
dispersión de polen de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff.**

**(Cactaceae)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A:**

**Vitza Cabrera Manrique**



**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.

1. Datos del alumno

Apellido paterno  
Apellido materno  
Nombre(s)  
Teléfono  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Carrera  
Número de cuenta

1. Datos del alumno

Cabrera  
Manrique  
Vitza  
55452304  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
406055464

2. Datos del tutor

Grado  
Nombre (s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

2. Datos del tutor

M. en C.  
Israel Gustavo  
Carrillo  
Angeles

3. Datos del sinodal 1

Grado  
Nombre (s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Dra.  
María del Carmen  
Mandujano  
Sánchez

4. Datos del sinodal 2

Grado  
Nombre (s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Dr.  
Francisco Elizandro  
Molina  
Freaner

5. Datos del sinodal 3

Grado  
Nombre (s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Victor  
López  
Gómez

6. Datos del sinodal 4

Grado  
Nombre (s)  
Apellido paterno  
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Biól.  
Violeta  
Méndez  
Solís

7. Datos del trabajo escrito

Título

7. Datos del trabajo escrito

Características espaciales que afectan la distancia de dispersión de polen en *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff. (Cactaceae)

Número de páginas

62p

Año

2011

# Índice

<b>Agradecimientos</b>	4
<b>Resumen</b>	5
<b>1 Introducción</b>	7
<b>2 Objetivo general</b>	15
2.1 Objetivos particulares	15
<b>3 Hipótesis</b>	16
<b>4 Materiales y métodos</b>	17
4.1 Zona de estudio	17
4.2 Especie de estudio	18
4.3 Parcelas para evaluar la distancia de dispersión de polen	19
4.4 Evaluación de la distancia de dispersión de polen	20
4.5 Evaluación de las características espaciales del vecindario reproductivo	21
4.6 Visitadores florales	22
4.7 Análisis de los datos	23
<b>5 Resultados</b>	26

5.1 Influencia de las características espaciales del vecindario reproductivo sobre la distancia de dispersión-----	26
5.2 Distancia promedio de dispersión del polen y su cambio a lo largo del periodo de evaluación -----	28
5.3 Influencia de las características espaciales y la frecuencia de visita en la distancia de dispersión del polen-----	34
5.4 Variación de la frecuencia de visita de los diferentes polinizadores en el periodo de floración -----	36
<b>6 Discusión</b> -----	42
<b>7 Conclusiones</b> -----	49
<b>8 Literatura citada</b> -----	50
<b>9 Apéndice</b> -----	57

## **Agradecimientos**

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

Este proyecto se realizó gracias al apoyo de PAPIIT IN205007-3 “Efecto de la estructura clonal sobre la dinámica poblacional y la reproducción de una cactácea con ciclo de vida complejo, *Opuntia microdasys* y presupuesto operativo Instituto de Ecología, UNAM de la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

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

Profesores del taller: Dr. Zenón Cano S., Dr. Víctor López, Dr. Jordan Golubov, M. en C. Iván Castellanos, Dr. Israel Carrillo, M. en C. Irene Pisanty, Biól. Gisela Aguilar y Biól. Concepción Martínez Peralta.

Al instituto de Ecología de la UNAM, al museo de zoología de la Facultad de ciencias, en especial a la Dr. Olivia Ordoñez Yañez y al M. en C. Armando Luis Martínez, y a la Universidad Nacional Autónoma de México por la facilitación de material biológico y consulta e identificación de ejemplares.

Al Instituto de Ecología, A. C., estación Laboratorio del desierto y su personal, asimismo se reconoce a la ANP Reserva de la Biósfera Mapimi por apoyo y facilidades otorgadas.

M. en C. Mariana Rojas Aréchiga y al Biól. Hugo Altamirano por el apoyo en la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio.

Al Dr. Fransico Molina Freaner, Dra. María del Carmen Mandujano, Dr. Victor López y a M. en C. Violeta Méndez por sus comentarios y sugerencias que permitieron enriquecer y mejorar este trabajo.

Cabrera-Manrique Vitzá. 2011. Características espaciales que afectan la distancia de dispersión de polen en *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff. (Cactaceae). Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

## Resumen

El vecindario reproductivo se puede caracterizar con la densidad de plantas reproductivas, su distribución espacial y la densidad floral. Los cuales influyen en los patrones de forrajeo de los polinizadores, afectando así la distancia de dispersión de polen; esto puede generar consecuencias reproductivas y genéticas en las especies de plantas involucradas. Se ha propuesto que la distancia de dispersión del polen de las plantas es mayor cuando las densidades de los individuos reproductivos y de las flores son bajas y se distribuyen aleatoriamente. En este trabajo se evaluó el efecto de las características espaciales del vecindario reproductivo sobre la distancia de dispersión de polen de plantas, en una cactácea autoincompatible polinizada por abejas solitarias, *Opuntia microdasys*. Se eligieron 10 plantas focales en parcelas circulares de 50 m de radio, para medir la distancia de dispersión de polen usando polvo fluorescente como análogo del polen. Durante la época de floración (abril) se hicieron 4 evaluaciones de la distancia de dispersión y frecuencia de visitas de los polinizadores en cada una de las plantas focales. En cada evaluación se registró la densidad de plantas reproductivas, la densidad floral, el patrón de distribución espacial de las plantas reproductivas, el número de flores en la planta focal y la frecuencia de visitas de los polinizadores en las plantas focales. Se registró que las densidades de individuos reproductivos y del número de flores en la población decreció a través del periodo de floración ( $DIC_i = 0.0039 \pm 0.0018$  a  $DIC_f = 0.0013 \pm 0.00043$  y  $DFC_i = 0.01 \pm 0.007$  a  $DFC_f = 0.0024 \pm 0.0085$ , respectivamente) y su distribución espacial cambio de agregada a aleatoria ( $R = 0.71$  a  $R = 0.84$ ) y el ensamblaje de los polinizadores cambió a lo largo del periodo, sin embargo siempre estuvieron presentes *Apis mellifera* (Apidae) y *Diadasia rinconis*, (Anthophoridae). Se observó que la

distancia de dispersión de polen aumentó con la densidades de individuos reproductivos en una distribución aleatoria, y disminuyó con una mayor frecuencia de visitas de *Apis mellifera* (polinizador exótico). La distancia de polen promedio que se registró fue de  $28.58 \pm 5.21$  m, pero la mayor cantidad de polen se registró a  $17.87 \pm 3.87$  m. La relación e importancia de las características del vecindario reproductivo (densidad de individuos reproductivos, patrón de distribución de los individuos reproductivos, densidad floral, número de flores en la planta focal y frecuencia de visita de los visitantes florales) cambia a lo largo del periodo de floración, repercutiendo en la posibilidad de un intercambio de polen exitoso. Debido al patrón de forrajeo de *Apis mellifera* y la relación encontrada entre la distancia de dispersión del polen y la frecuencia de visitas de este polinizador, además de existir una mayor probabilidad de que el polen se mueva a cortas distancias se infiere que existe una gran posibilidad de que las cruas geitonogámicas se favorezcan, lo que afecta el éxito reproductivo individual y poblacional.



## 1 Introducción

La dispersión del polen de las plantas es de vital importancia, ya que puede tener implicaciones ecológicas y evolutivas importantes, pues afecta directamente los sistemas de cruce (niveles de autocruza y entrecruza *sensu* Neal y Anderson, 2005) y el éxito reproductivo de los individuos. También puede influir en la estructura de las poblaciones y en la evolución de los caracteres florales relacionados con la dispersión de éste, como son la longitud y la posición de las anteras y el estigma, la forma y el color de la corola y el tamaño de los granos de polen. Asimismo, repercute en la tasa a la que nuevos genes son introducidos en las poblaciones (Wright, 1943).

Los sistemas de cruce describen los patrones de transferencia de polen y determinan qué individuos contribuyen al acervo genético de una generación a otra. En las plantas encontramos sistemas de autocruza, entrecruza y mixtos; éstos son controlados por caracteres florales como son la longitud y posición de las anteras con respecto al estigma o por la sincronización de la antesis, entre otras (Harder y Barret, 2006). Afectando así el movimiento del polen dentro y entre flores propias o de plantas vecinas (Harder y Barret, 2006). Los sistemas de autocruza se refieren a aquéllos donde el polen es transferido de las anteras al estigma de una misma flor, entre flores de una misma planta o entre ramets de un mismo genet; las autocruzas en los dos últimos casos reciben el nombre de cruza geitonogámica. Por otro lado, los sistemas de entrecruza son aquéllos donde el polen es intercambiado entre individuos genéticamente diferentes y finalmente los sistemas mixtos incluyen a la autocruza y a la entrecruza (Crawley, 1997).

La distancia de dispersión de polen determina el número de individuos con los que una planta individual puede entrecruzarse, así como la frecuencia de autocruzas y de cruza geitonogámica (Crawley, 1997). En consecuencia, también puede afectar la adecuación de los individuos en caso de presentarse depresión endogámica o sistemas de autoincompatibilidad, reduciendo de esta manera la fecundidad y las probabilidades de supervivencia de los descendientes. La depresión endogámica es el

resultado de la expresión de genes deletéreos que se encuentran en forma homocigótica en los descendientes de apareamientos entre individuos genéticamente idénticos o emparentados (Harder y Barret, 2006). Por otro lado, los sistemas de autoincompatibilidad restringen la habilidad de una planta hermafrodita fértil para formar semillas después de la autopolinización (Harder y Barret, 2006). Estos resultan de la interacción entre los genomas paterno y materno expresados en el estigma y en los granos de polen impidiendo la germinación del tubo polínico o truncando su crecimiento en el estilo (Levin y Kerster, 1974; Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1988; Harder y Barret, 1996).

Cuando la dispersión de polen se concentra en áreas pequeñas, la frecuencia de autocruzas y cruzas geitonogámicas puede llegar a ser muy alta. No obstante, el efecto negativo en el éxito reproductivo de los individuos depende de la reducción en la cantidad de polen propio disponible para la entrecruza, la cantidad de polen propio que reciben las flores de un individuo, de que posean sistemas de autoincompatibilidad, y de la severidad de la depresión endogámica sufrida por los descendientes (Harder y Barret, 1996). En especies autocompatibles, la geitonogamia incrementa la tasa de autogamia materna y por lo tanto el riesgo de depresión endogámica, del mismo modo, puede disminuir la adecuación masculina al verse reducida la cantidad de polen disponible para la entrecruza. (De Jong *et al.*, 1992). Por ejemplo, en un estudio realizado por Eckert (2000) con *Decodon verticilatus* (Lythraceae) se registró que la mayoría de las autocruzas que se realizan son geitonogámicas, lo que ha llevado a la especie a tener un alto grado de depresión endogámica, además de que grandes cantidades de polen y semillas son desperdiciadas, reduciendo su éxito reproductivo. Por otro lado, en especies autoincompatibles además de la reducción del polen disponible para la entrecruza, se reduce la fecundidad a través de la función reproductiva femenina, es decir por interferencia, debido a la saturación de los estigmas con polen incompatible que puede restringir la fertilización de los óvulos e impedir el desarrollo de semillas (De Jong *et al.*, 1992). Por ejemplo, se reportó que los ramets de los genotipos más abundantes (*i.e.* genets con mayor número de ramets) de la planta autoincompatible *Calystegia collina* (Convolvulaceae), tenían menor probabilidad de producir semillas, debido a la baja

disponibilidad de polen compatible, que aquellos ramets de genotipos menos abundantes (*i. e.* genets con menor número de ramets) (Wolf *et al* 2000).

Para que la distancia de dispersión de polen pueda afectar la adecuación es necesario que la separación física de los padres esté correlacionada negativamente con el grado de endogamia y que el efecto de ésta se refleje en la adecuación de los individuos (Price y Waser, 1979). La correlación entre la distancia espacial y genética es producida por la magnitud de la variación en la composición genética entre y dentro de las poblaciones (Kimura y Weiss, 1964; Sokal y Oden, 1978), la cual es afectada por la distancia de dispersión del polen (Campbell y Waser, 1989).

La dispersión del polen también puede influir en la evolución de características florales que tienen un efecto en la adecuación. En un estudio realizado en *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae) por Campbell en 1989 se demostró que la selección fenotípica sexual de ciertas características florales, como la longitud y ancho de la corola, el tiempo que permanecen abiertas las flores y la ejerción de los estigma están relacionadas con la cantidad de polen donado y con la cantidad de polen recibido, durante la polinización. En otro estudio, Campbell y Waser (1989) encontraron que la morfología y disposición de los estambres entre las flores están asociadas con una mayor dispersión en plantas individuales. Esto se debe a que las anteras en posiciones y con longitudes diferentes permiten que el polen se distribuya en todo el cuerpo del polinizador, lo que reduce la probabilidad de que el polen colectado en la primera flor sea cubierto por el polen colectado en las visitas a flores subsecuentes; de esta manera se incrementa la distancia promedio que puede alcanzar el polen recogido en la primera flor visitada (Lertzman, 1981).

En la naturaleza existen vectores de polen que caracterizan la polinización por factores bióticos y abióticos. Los factores abióticos son el viento y las corrientes de agua; el primer caso ha sido ampliamente estudiado y se ha observado un patrón de dispersión leptocúrtico, caracterizado por la dispersión de altas densidades de polen a corta distancia y una disminución marcada de la densidad de polen conforme se incrementa la distancia (Begon *et al*, 2006). En general, el viento dispersa el polen a distancias relativamente cortas, excepto cuando se presentan ráfagas de viento que permiten una

dispersión a mayor distancia. Esto se debe a que el polen queda atrapado entre el follaje o cae al suelo antes de dispersarse a grandes distancias (Richards, 1997). En el caso de los árboles, el polen se libera a gran altura, incrementándose la probabilidad de una mayor dispersión lateral, pues existe una mayor probabilidad de encontrarse con ráfagas de viento. Asimismo, se ha observado que la distancia que puede alcanzar el polen al ser dispersado por el viento es mucho mayor a la distancia que alcanza al ser dispersado por animales (Richards, 1997). La mayoría de las especies de plantas tienen animales como vectores del polen, debido a la relación que existe entre plantas y animales, donde los animales se ven atraídos por los atributos florales y las recompensas energéticas. En esta estrecha relación, los animales han logrado adecuar su conducta para poder ajustarse a las características de la planta (Richards, 1997). En la polinización mediada por animales existe una tendencia de los polinizadores de moverse entre flores cercanas y entre plantas vecinas, y de retener pequeñas cantidades de polen en el cuerpo durante visitas subsecuentes a otras flores, lo cual determina los niveles de entrecruza y autocruza en las plantas individuales (Campbell, 1991; Harder y Barret, 1996).

Al presentarse una dispersión de polen limitada, la mayoría del polen que es recogido en una flor es depositado en las flores más cercanas de la misma planta o de los vecinos más cercanos, presentando una dispersión leptocúrtica, como en el caso del viento, pero con menor alcance. Por el contrario, cuando la dispersión es extensiva permite que varios granos de polen lleguen a intercambiarse dentro del área de forrajeo del polinizador, especialmente cuando el polinizador visita pocas flores en una misma planta antes de moverse a otra planta (Snow *et al.*, 1996). Los movimientos de forrajeo de los polinizadores en una cierta planta se ven truncados después de pocas visitas. Las posibles razones para que las visitas sean cortas son: saciedad del polinizador, recompensas florales agotadas, competencia con otros polinizadores, necesidad de encontrar otro tipo de comida, evasión de depredadores y la búsqueda de pareja (Snow *et al.*, 1996).

La teoría del forrajeo óptimo (MacArthur y Pinkava, 1966) explica que los organismos forrajean en busca de recursos maximizando la adquisición neta de energía por unidad de tiempo. En la

polinización mediada por animales, estos pueden optimizar la adquisición de recursos visitando un mayor número de flores por unidad de tiempo, lo que los lleva a moverse entre flores y plantas contiguas antes de desplazarse hacia flores lejanas (Pyke, 1978 a, b; Schmitt, 1980). Este comportamiento se ha reportado en diferentes especies de animales incluyendo murciélagos (Heithaus *et al.*, 1975), colibrís (Schlising y Turpin, 1971; Linhart, 1973; Bawa y Webb, 1983), mariposas (Levin y Kerster, 1968; Bawa y Webb, 1983; Schmitt, 1980; Muraeski, 1987) y abejas (Levin, 1981; Thomson, 1981; Stacy *et al.*, 1996; Schaal, 1978; Elliot y Irwin, 2009; Harder, *et al.*, 2001), y determina la respuesta que muestran muchos polinizadores a la densidad y distribución de las plantas. En consecuencia, los cambios en los patrones de forrajeo de los polinizadores en respuesta a las variaciones en la densidad y distribución espacial de las plantas reproductivas determinan la distancia a la que es dispersado el polen de una planta en particular.

Se ha visto que muchos polinizadores visitan de diez a veinte flores de una misma planta, aún cuando muchas más flores están presentes (Robertson, 1992) y usualmente forrajean en áreas restringidas moviéndose entre flores e inflorescencias contiguas (Pyke, 1978 a, b; Schmitt, 1980). El número de flores visitadas en una planta depende del número de flores que presentan alguna recompensa para el polinizador, en caso de que el polinizador pueda discernir entre flores con y sin recompensa. Por ejemplo, en *Prosopis glandulosa* (Fabaceae) la diversidad y abundancia relativa de especies de abejas que visitan sus flores es mayor en plantas que producen néctar que en plantas que no lo producen (Golubov *et al.*, 2009). Por otro lado, si se presenta una recompensa promedio por flor, puede esperarse que la frecuencia de visitas de los polinizadores dependa más del número de flores en las plantas, por lo que aquéllas que presenten un mayor número de flores recibirán más autocruzadas que las plantas con menos flores. En plantas clonales, los ramets con muchas flores o los genets con muchos ramets floreciendo tendrán más autocruzadas que aquellos ramets con menos flores o que los genets con menos ramets reproductivos (Richards, 1997).

Las características espaciales del vecindario reproductivo están dadas por la densidad de individuos reproductivos, el patrón de distribución de los individuos reproductivos, el número de flores que representan una recompensa, (Levin y Kerster, 1968; Schmitt 1983) entre otras. Se ha visto que la distancia promedio que alcanza el polen depende tanto del comportamiento del polinizador como de la densidad de las plantas con flores y se predice que la distancia será más pequeña en áreas de gran densidad floral, mientras que en áreas con menor densidad de flores el polen tenderá a dispersarse a distancias mayores (Levin y Kerster, 1968; Handel, 1985). Asimismo, la distribución espacial de las plantas afectará a la distancia de dispersión del polen, se ha registrado que al encontrarse de manera agregada la distancia de dispersión será menor que al encontrarse distribuidas aleatoriamente (Levin y Kerster, 1969a, b). Sin embargo, la evidencia disponible sugiere que el número de plantas al que el polen logra llegar no es muy distinta entre una situación y otra, ya que en general, cerca del 50% del polen de una flor es depositado en la primera flor visitada después de la recolecta del polen y la deposición en las flores subsecuentes decrece rápidamente en forma leptocúrtica (Handel, 1985; Richards, 1997; Ghazoul, 2007).

El empleo de polvos fluorescentes es un método de estimación del movimiento del polen en el que la precisión de la estimación es afectada por varios factores como son la diferencia entre el tamaño de los granos de polen y las partículas de polvo fluorescente, la textura y forma de la corola, estambres y estigma, la forma y estructura del cuerpo del polinizador, así como la forma en que éste realiza la polinización (Stockhouse 1976, Waser y Price 1982, Waser 1988, Adler *et al.*, 2005). Por otra parte, el polvo puede adherirse a los granos de polen o al cuerpo del polinizador lo que afectará la manera en que es movido y depositado en las flores posteriores (Waser y Price 1982). No obstante, varios trabajos muestran que la dispersión del polvo es equivalente a la dispersión del polen, funcionando como un análogo (Waser y Price 1982, Campbell, 1985, Thomson *et al.*, 1986, Waser 1988, Fenster *et al.*, 1996, Adler *et al.*, 2005). Sin embargo entre de estos trabajos se observan diferencias, por ejemplo en el caso de *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae) visitada por colibrís (Waser, 1988) y *Gelsemium sepervirens*

(Loganiaceae) visitada por diferentes géneros de abejas (Adler *et al.*, 2005) se presenta una subestimación, ya que el polvo alcanza una menor distancia de la distancia real alcanzada por el polen. Por otra parte, en *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae) visitada por abejas del género *Bombus* (Thomson *et al.*, 1986) se presenta una sobreestimación, el polvo alcanza una mayor distancia que el polen. Del mismo modo se observan diferencias dependiendo de los polinizadores, en el caso de la planta *Delphinium nelsonii* (Waser, 1988), las abejas del género *Bombus* no presentan diferencias en el momento de mover el polen y el polvo; mientras que los colibrís transportan el polen a mayor distancia que el polvo fluorescente. Debido a todo esto se debe tener en cuenta que el uso de los polvos fluorescentes no nos proporciona información idéntica sobre el movimiento individual de los granos de polen, o sobre la cantidad de polen que es transportado entre las flores; sólo nos permite detectar la distancia a la que puede moverse el polen a través de la presencia de polvo fluorescente en las flores (Waser y Price, 1982; Waser, 1988).

En este trabajo se utilizaron polvos fluorescentes para evaluar la influencia de las características espaciales del vecindario reproductivo, así como el número de visitas de los visitantes florales, en la distancia de dispersión de polen de plantas focales de *Opuntia microdasys* (Cactaceae) en la Reserva de la Biósfera de Mapimi. Las características del vecindario evaluado son la distribución espacial de los individuos reproductivos, la densidad de plantas reproductivas, la densidad de flores y el número de flores en la planta focal en *O. microdasys*. En esta especie, el comportamiento de los polinizadores y los altos niveles de aborto de frutos sugieren que el intercambio de polen se lleva a cabo entre individuos espacialmente cercanos, que incluso pueden llegar a ser ramets de un mismo genet. *O. microdasys* es visitada frecuentemente por abejas solitarias de los géneros *Diadasia* (Anthophoridae), *Perdita* (Andrenidae), *Ashmeadiella* y *Megachile* (Megachilidae). Sin embargo, el 92.4% de las visitas son realizadas por *Diadasia* sp., la cual se ha reportado como una abeja oligoléctica (es decir que sólo visita flores de un género de planta) y como un polinizador auténtico (Piña *et al.*, 2007).

Asimismo, se busca conocer la distancia media de dispersión de los polvos fluorescentes y la distancia media a la que hay una mayor presencia de polvo fluorescente, conociendo así el alcance de dispersión de polen en *Opuntia microdasys*.



## 2 Objetivo general

Evaluar la influencia de las características espaciales del vecindario reproductivo (densidad de flores, densidad de individuos reproductivos, patrón de distribución de individuos reproductivos) y de los visitantes florales sobre la distancia de dispersión de polen de *Opuntia microdasys* (Cactaceae) en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México.

### 2.1 Objetivos Particulares

1. Estimar la distancia de dispersión de polen de los individuos de *Opuntia microdasys*.
2. Determinar la densidad y el patrón de distribución espacial de los individuos reproductivos y la densidad de flores en el vecindario reproductivo, así como sus cambios en el periodo de floración.
3. Determinar la frecuencia de visitas de los visitantes florales en las plantas focales y conocer cómo cambia en el periodo de floración.
4. Analizar la dependencia de la distancia de dispersión de polen de los individuos focales con las características espaciales del vecindario reproductivo y la frecuencia de visitas de los visitantes florales.

### 3 Hipótesis

Se ha registrado que la distancia de dispersión del polen de una planta individual es mayor cuando la densidad de flores es baja y éstas se encuentran distribuidas de manera dispersa, en comparación con vecindarios que tienen alta densidad floral y una distribución agregada de flores (Levin y Kerster, 1969a, b). De esta manera, puede esperarse que la distancia de dispersión de polen estará en función de la densidad y la distribución de las flores. En un arreglo espacial aleatorio de los individuos reproductivos donde las flores y los individuos reproductivos están dispersos, la distancia de dispersión del polen será mayor. En comparación con el caso de que la disposición espacial de las flores e individuos reproductivos es agregada y la densidad floral alta, se espera que la distancia de dispersión de polen de los individuos de *O. microdasys* sea menor. De acuerdo con el patrón descrito para abejas en el que prefieren visitar flores y parches florales cercanos, obteniendo así una mayor cantidad de polen en un radio cercano y economizando su energía (MacArthur y Pinkava, 1966). De la misma manera se espera que a mayor frecuencia de visita de los visitantes florales la distancia de dispersión de polen sea mayor.

## 4 Materiales y métodos

### 4.1 Zona de estudio

La zona de estudio se encuentra dentro de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, localizada al sur del desierto Chihuahuense en donde colindan los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango, México. Ubicada entre los 26°29' a 26° 52' N y los 103° 32' a 103° 58' W (Figura 1). Presenta una temperatura media anual de 20.88°C y una precipitación media anual de 271 mm (Montaña, 1990). Los experimentos se realizaron al pie de la ladera oeste del cerro San Ignacio, presentando una pendiente promedio de 10°. El drenaje es confinado a canales formados a lo largo de las laderas del cerro, lo que da lugar a flujos laminares que llegan hasta las playas. El suelo es profundo, formado por una mezcla de grava y arena presentando en ocasiones acumulaciones secundarias de arcilla y limo. Los arbustos de *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) y *Fouquieria splendens* (Fouquieriaceae) son comunes en esta zona; en ocasiones, *Fouquieria splendens* puede ser sustituida por *Opuntia rastrera* (Cactaceae) (Montaña, 1988) como la más común de las especies, asimismo *Opuntia microdasys* (Cactaceae), *Jatropha dioica* (Euphorbiaceae) y *Agave asperrima* (Agavaceae) pueden ser encontradas como especies dominantes (Montaña, 1988).

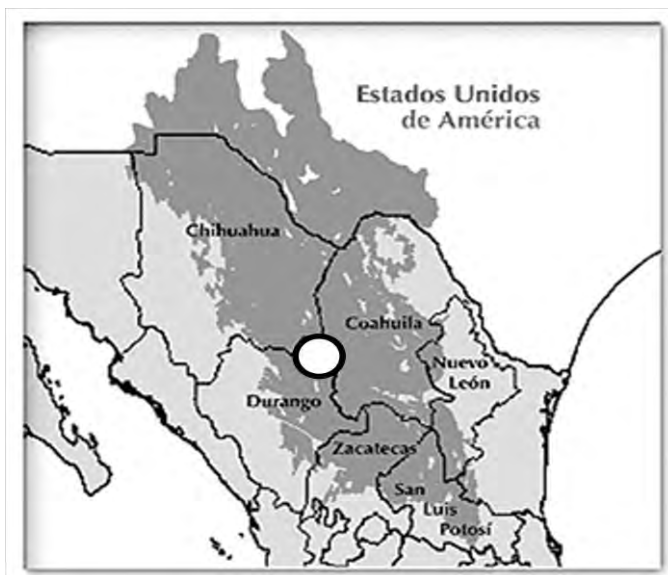


Figura 1. Ubicación del Desierto chihuahuense (zona sombreada en gris oscuro) y la Reserva de la biósfera de Mapimí. (círculo blanco)

## 4.2 Especie de estudio

*Opuntia microdasys* (Lehm) Pfeiff (Cactaceae) es una especie diploide con un número cromosómico de  $n = 12$  (Pinkava *et al.*, 1977). Es una planta arbustiva que posee una altura entre unos 60 a 80 cm. No presenta espinas y las areolas se encuentran a menos de 1.2 cm entre sí. Las flores presentan los segmentos internos del perianto de color amarillo brillante, de 2.5 a 3 cm de longitud, mientras que los tépalos externos pueden ser rojizos (Figura 2). Presenta frutos rojos, globosos y carnosos de 2 a 2.5 cm de largo. Crece en suelos arenosos a arcillosos calcáreos de los montes de los desiertos; se puede encontrar entre los 1700 a 2100 m s.n.m. en los estados de Coahuila, Zacatecas, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí e Hidalgo (Bravo-Hollis, 1978). Es una planta clonal que se propaga mediante plantlets (frutos abortados en estado inmaduro capaces de enraizar y producir descendientes clonales) y por desprendimiento de cladodios. El establecimiento de éstos está ligado a la presencia de una planta parental que les proporcione un microambiente apto para su desarrollo (Mandujano *et al.*, 1998; Palleiro *et al.*, 2006). Estudios realizados por Piña *et al.* (2007) sugieren que esta especie es autoincompatible debido a que ningún fruto se desarrolla al ser autopolinizada, sin embargo, las razones que impiden la formación de semillas por autocruza aún son desconocidas. El periodo de floración es de abril a mediados de mayo y el periodo de fructificación es de junio a agosto (Cornet, 1985).



Figura 2. Individuo de *O. microdasys* (a) y flores y botones de *O. microdasys* (b).

### 4.3 Parcelas para evaluar la distancia de dispersión de polen

Durante la época de floración (del 8 al 28 de abril de 2009) se eligieron 10 individuos reproductivos separados entre sí por más de 100 m. Estos individuos fueron el centro de una parcela circular de 50 m de radio (Figura 3). Todos los individuos dentro de la parcela fueron marcados con un número y registrados en un plano de distribución espacial mediante coordenadas polares (i. e. midiendo la distancia y el azimut entre el individuo focal y las plantas vecinas dentro del círculo) que posteriormente se transforman al plano cartesiano. Debido a que sólo dos parcelas pudieron ser evaluadas por día, se hicieron cinco grupos de dos parcelas cada uno y cada día se evaluó un grupo. De esta manera, las 10 parcelas circulares fueron evaluadas en cinco días y este procedimiento se repitió durante las siguientes tres semanas que duró el periodo de floración, con lo cual se completaron cuatro periodos de observación. Las dos parcelas de cada grupo se seleccionaron aleatoriamente al igual que la secuencia de evaluación de los grupos, la cual fue mantenida en las siguientes semanas del estudio.

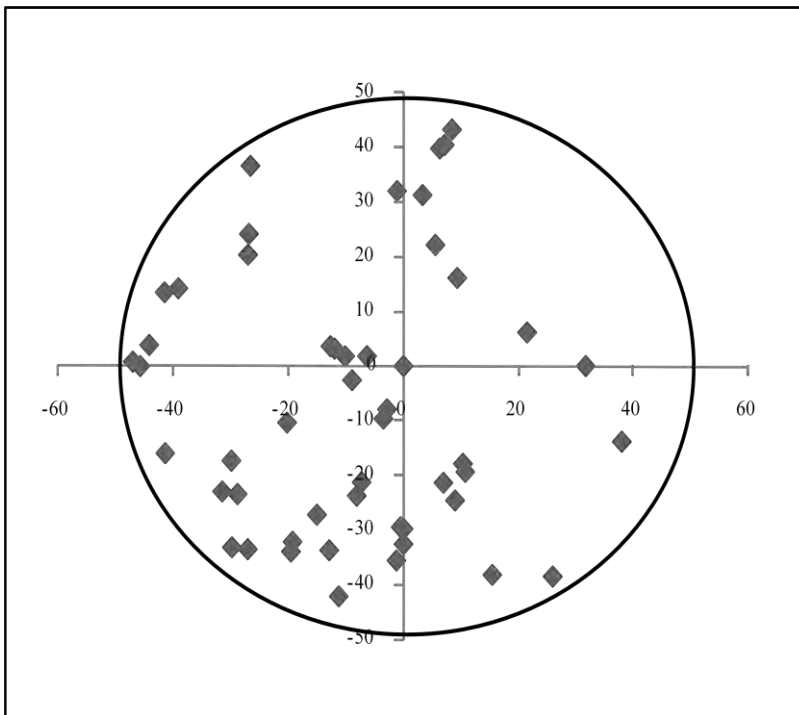


Figura 3. Ejemplo de las parcelas circulares de 50 m de radio donde se hicieron las observaciones en abril de 2009. Los rombos grises ejemplifican los individuos de *O. microdasys* presentes en la parcela.

#### 4.4 Evaluación de la distancia de dispersión de polen

Para evaluar la distancia de dispersión de polen se colocó polvo fluorescente color naranja. El polvo se colocó con ayuda de un pincel en los estambres de todas las flores de los individuos focales de cada una de las 10 parcelas circulares, evitando tocar el estigma. Esto se hizo entre las 10:30 y 11:30 h, dependiendo de la hora a la que abrían las flores. Después de colocar el polvo, las flores se dejaron expuestas a la actividad de los polinizadores durante el día y al atardecer (17:00 h) se colectaron los estigmas de dos flores de cada uno de los vecinos reproductivos de las plantas focales en tubos eppendorf marcados con el número de la parcela y el número del individuo focal correspondientes.

En el laboratorio, se observaron los estigmas colectados con ayuda de una lámpara de luz negra y se establecieron tres categorías cualitativas de acuerdo a la cantidad de polvo observado en el estigma.

Se denominó como nula a baja densidad de polvo fluorescente al no observarse presencia de polvo fluorescente o de uno a dos puntos de éste; se le nombró como una densidad media de polvo fluorescente al observarse polvo fluorescente en gran parte del estigma y el tejido estigmático se diferencia perfectamente; y por último se llamó alta densidad cuando el tejido estigmático no se observaba porque se encontraba cubierto completamente por el polvo fluorescente. Una vez determinada la categoría cualitativa del estigma se procedió a identificar a que planta pertenecía el estigma catalogado dentro del vecindario reproductivo (parcela circular de 50 m). Finalmente, las distancias medias (m) de dispersión de cada una de las categorías entre la planta focal y las plantas vecinas se estimó a partir de los planos de distribución espacial, ya que se conocía la distancia entre la planta focal y las plantas vecinas. Asimismo, se obtuvo el promedio de las tres distancias medias (m) lo que nos dio la distancia promedio de dispersión del polen de cada planta focal.

#### 4.5 Características espaciales del vecindario reproductivo

A partir de los planos de distribución espacial de las parcelas circulares se calculó un índice del patrón de distribución espacial de individuos reproductivos usando el método de Clark y Evans (Clark y Evans 1954), la densidad de flores (número de flores/m<sup>2</sup>) y la densidad de individuos reproductivos (número de individuos reproductivos/m<sup>2</sup>). Las variables que describen las características espaciales del vecindario reproductivo fueron evaluadas cuatro veces durante el periodo de estudio para cada parcela.

El método de Clark y Evans (1954) usa la distancia entre un individuo y su vecino más cercano como medida principal; las distancias son registradas para todos los individuos a partir de un plano de distribución espacial y se emplean para calcular un índice de patrón de distribución espacial ( $R$ ). Este índice se aproxima a 0 cuando el patrón espacial es agregado, tiene valores cercanos a 1 si el patrón espacial es aleatorio y se aproxima a un límite superior alrededor de 2.15 cuando el patrón de distribución es uniforme. El índice  $R$  se calcula de la siguiente manera:

$$R = \frac{r_A}{r_C} = \text{Índice de agregación}$$

$$r_A = \frac{\sum r_i}{n}$$

$$\left\{ \left( \frac{0.051 \quad 0.041}{\sqrt{n}} \right) \left( \frac{-}{n} \right) \right\}$$

donde  $r_A$  es la distancia media al vecino más cercano,  $r_C$  es la distancia esperada al vecino más cercano calculada mediante la corrección de Donnelly (1978) para corregir la falta de una franja límite (Krebs, 1999),  $r_E$  es la distancia esperada al vecino más cercano no corregida,  $r_i$  es la distancia al vecino más cercano para el individuo  $i$ ,  $n$  es el número de individuos en el área de estudio y  $L$  es la longitud del perímetro del área de muestreo.

Para probar la desviación de un patrón aleatorio usando el método de Clark y Evans con la modificación de Donnelly, se calculó la desviación estándar normal ( $Z$ ) de la siguiente forma:

$$Z = \frac{r_A - r_E}{S_r}$$

$$S_r = \frac{\sqrt{\left[0.07 A + \left\{0.037 L \left(\sqrt{A}/n\right)\right\}\right]}}{n}$$

donde  $Z$  es la desviación estándar normal,  $S_r$  es el error estándar de la distancia esperada al vecino más cercano calculada con la corrección de Donelly y  $A$  es la superficie del área de muestreo. Con un valor de  $\alpha = 0.05$ , el valor crítico mínimo de la distribución de  $Z$  para rechazar una dócima bilateral y por lo tanto la hipótesis de que los individuos están distribuidos aleatoriamente es 1.96.

#### 4.6 Visitadores florales

Debido a que las características espaciales de las parcelas pueden afectar la distancia de dispersión de polen influyendo sobre los polinizadores y visitantes florales, se evaluó la frecuencia de visitas de los visitadores florales en los individuos focales (esto es, el número de veces que un visitador llega de otros sitios a una flor de la planta focal y se posa sobre el estigma o entra al fondo de la flor), identificando la especie que realizó la visita. La identificación de especies se realizó con base en una colección de referencia localizada en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de México, en Ciudad Universitaria. Se realizaron dos periodos de observación de 30 minutos en cada planta focal entre las 11:30 y las 13:30 h, y entre las 14:30 y las 16:30 h para cubrir el periodo de actividad de los polinizadores (entre las 11:00 y las 17:00 h del horario de invierno). Durante estos periodos se registró la frecuencia de visita de los visitadores florales (la primera vez que llega el visitador floral a la flor), la frecuencia de visitas múltiples a la primera flor visitada y la frecuencia de visitas intraplanta, es decir el número de movimientos del visitador floral a otras flores de la misma



planta. La elección de la planta en la que se comenzó a realizar las observaciones en cada periodo fue aleatoria.

#### 4.7 Análisis de los datos

Para analizar si existe una variación en las características espaciales del vecindario reproductivo (densidad de individuos reproductivos, densidad de flores, índice del patrón de distribución de los individuos reproductivos y número de flores en la planta focal) a lo largo del mes de abril del periodo de floración, se realizaron ANDEVA de medidas repetidas. En caso de encontrarse diferencias significativas entre las semanas evaluadas por efecto del tiempo se realizó una prueba de contrastes de medidas repetidas (Zar, 2010). Del mismo modo, para evaluar si la dispersión promedio del polen y la dispersión promedio de polen de las tres densidades de polvo fluorescente varían a lo largo de las cuatro semanas evaluadas, se realizaron ANDEVA de medidas repetidas y en caso de encontrar un efecto del tiempo se realizó una prueba de contraste de medidas repetidas (Zar, 2010).

Para comprobar si existe una tendencia del polen a quedarse en zonas cercanas, se realizó un análisis de *chi* cuadrada. Para esto se construyó una tabla de contingencia de 3×3 con el número de flores que se encontraron en los intervalos de las tres diferentes distancias promedio de dispersión (0 m – 17.87 m, 17.88 m – 31.79 m y 31.80 m – 50 m) de acuerdo a la cantidad de polvo fluorescente que presentaron (nula – baja, media y alta). En caso de presentarse una *chi* cuadrada significativa se realizó una prueba de residuales ajustados. Los residuales ajustados se calcularon de la siguiente manera:

$$Re = \frac{Do - De}{\sqrt{De}}$$

$$VRe = \left[ 1 - \left( \frac{FTobs}{GTobs} \right) \right] \times \left[ 1 - \left( \frac{CTobs}{GTobs} \right) \right]$$

$$Ra = \frac{Re}{\sqrt{VRe}}$$

donde  $Re$  son los residuales estandarizados,  $Do$  son los datos observados y  $De$  son datos esperados,  $VRe$  es la varianza de los residuales estandarizados,  $FTobs$  es el total de la fila de los datos observados,  $CTobs$  es el total de columna de los datos observados,  $GTobs$  es el gran total de los datos observados y  $Ra$  son los residuales ajustados. Al obtener valores absolutos mayores a 1.96 se concluyó que estas celdas de la tabla de contingencia son los que dieron la significancia a la prueba de *chi* cuadrada. Los valores positivos nos dice que se obtuvieron más de los esperados por azar y valores negativos que tenemos menos de los esperados por azar (Everitt, 1977).

Para determinar el efecto de las características espaciales del vecindario reproductivo (densidad de individuos reproductivos, densidad de flores, patrón de distribución de individuos reproductivos, número de flores en la planta focal) sobre la distancia de dispersión de polen de un individuo focal se realizaron análisis de regresión múltiple, a través del método de adición progresiva (Kachigan, 1986). El análisis se hizo para todo el periodo de floración promediando los valores de las variables de las cuatro semanas para cada una de las 10 parcelas y para cada una de las cuatro semanas por separado. Para la realización de los análisis de regresión múltiple de cada una de las semanas evaluadas se realizó la corrección de Bonferroni, debido al uso de la misma base de datos empleada para el análisis de todo el periodo de floración (Sokal y Rohlf, 1995). La variable del número de flores en la planta focal fue transformada por tratarse de datos discretos usando la transformación de la raíz cuadrada (Zar, 2010). Todas las variables empleadas en el análisis y las abreviaturas usadas para facilitar su identificación se muestran en el cuadro 1.

Para seleccionar las variables independientes que se emplearon en el análisis de regresión múltiple se determinó la correlación entre las 10 variables que se observan en el cuadro 1. Para cada par de variables se calculó el coeficiente de correlación de Rho de Spearman (porque las variables de respuesta no presentaron una distribución normal). Este coeficiente emplea la fórmula del coeficiente de Pearson Producto-Momento con la fórmula

$$\rho = \left[ \frac{\{\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})\}}{\sqrt{(x-\bar{x})^2} \sqrt{(y-\bar{y})^2}} \right]$$

y utiliza los valores categorizados de las variables (Zar, 2010). En el apéndice se pueden observar las correlaciones realizadas en las cuatro semanas y para los valores promedios.

Cuadro 1. Abreviaturas de las variables empleadas en el análisis de regresión múltiple.

Variable	Símbolos
Distancia de dispersión	<i>DD</i>
Densidad Floral total de la parcela circular	<i>DFC</i>
Densidad de individuos reproductivos totales de la parcela	<i>DIC</i>
Índice de agregación Clark y Evans	<i>R</i>
Número de flores de la planta focal (promedio por día)	<i>FF</i>
Frecuencia de visitas de <i>Diadasia rinconis</i> . a la planta focal	<i>VD</i>
Frecuencia de visitas múltiples de <i>Diadasia rinconis</i> a una flor	<i>RVD</i>
Frecuencia de visitas de <i>Diadasia rinconis</i> intraplanta	<i>VIPD</i>
Frecuencia de visitas de <i>Apis mellifera</i> a la planta focal	<i>VA</i>
Frecuencia de visitas múltiples de <i>Apis mellifera</i> . a una flor	<i>RVA</i>
Frecuencia de visitas de <i>Apis mellifera</i> intraplanta	<i>VIPA</i>
Frecuencia de visitas de <i>Liturgopsis litoralis</i> a la planta focal	<i>VL</i>
Frecuencia de visitas de <i>Centris paracentris caesalpiniae</i> . a la planta focal	<i>VC</i>
Frecuencia de visitas de todos los polinizadores a la planta focal	<i>VT</i>

La variación en la frecuencia de visitas del conjunto de polinizadores (*VT*) a través del periodo de floración se analizó con ANDEVA de medidas repetidas y en caso de encontrarse un efecto del tiempo se realizó una prueba de contraste de medidas repetidas (Zar, 2010). La frecuencia de visitas de los diferentes visitadores florales a lo largo del periodo de floración se analizó con una prueba de *chi*

cuadrada (Zar, 2010), para lo cual se construyó una tabla de contingencia de 4×4 con la tasa de visita de los visitantes florales: 1) *Diadasia rinconis*, 2) *Apis mellifera*, 3) *Liturgopsis litoralis*, 4) *Centris paracentris caesalpiniae* y las cuatro semanas de evaluación. En caso de encontrarse una prueba de *chi* cuadrada significativa se realizó el análisis de residuales ajustados (Everitt, 1977).

En los análisis de regresión múltiple sólo se usaron los valores de frecuencia de visita (*V*), frecuencia de visitas múltiples (*RV*) y frecuencia de visitas intraplanta (*VIP*) que corresponden a los polinizadores más frecuentes (*Diadasia rinconis*. y *Apis mellifera*.), los cuales estuvieron presentes en todo el periodo de floración. Estas variables fueron transformadas por tratarse de variables discretas usando la transformación de la raíz cuadrada (Zar, 2010).

## 5 Resultados

### 5.1 Influencia de las características espaciales del vecindario reproductivo sobre la distancia de dispersión del polen

La densidad de individuos reproductivos (*DIC*:  $F = 22.687$ , g.l.= 3,  $P < 0.01$ ) y la densidad de flores (*DFC*:  $F = 32.011$ , g.l. = 3,  $P < 0.01$ ) en las parcelas circulares, presentaron una disminución a lo largo del periodo de floración (Figura 1), mientras que la distancia promedio de dispersión de polen de las plantas focales (*DD*) y el índice de distribución espacial de Clark y Evans (*R*) no presentaron una variación significativa durante la floración ( $P > 0.40$  y  $P > 0.20$ , respectivamente). El número de flores en las plantas focales (*FF*) también mostró una variación en el periodo de floración, pero esta diferencia sólo fue significativa entre la semana 1 y las tres semanas restantes (*FF*:  $F = 9.06$ , g.l. = 3,  $P < 0.01$ , figura 1).

La distribución espacial de los individuos reproductivos dentro de las parcelas tendió a volverse más aleatoria hacia el final del periodo de floración ( $R_{\text{semana1}} = 0.71$  a  $R_{\text{semana4}} = 0.84$ ).

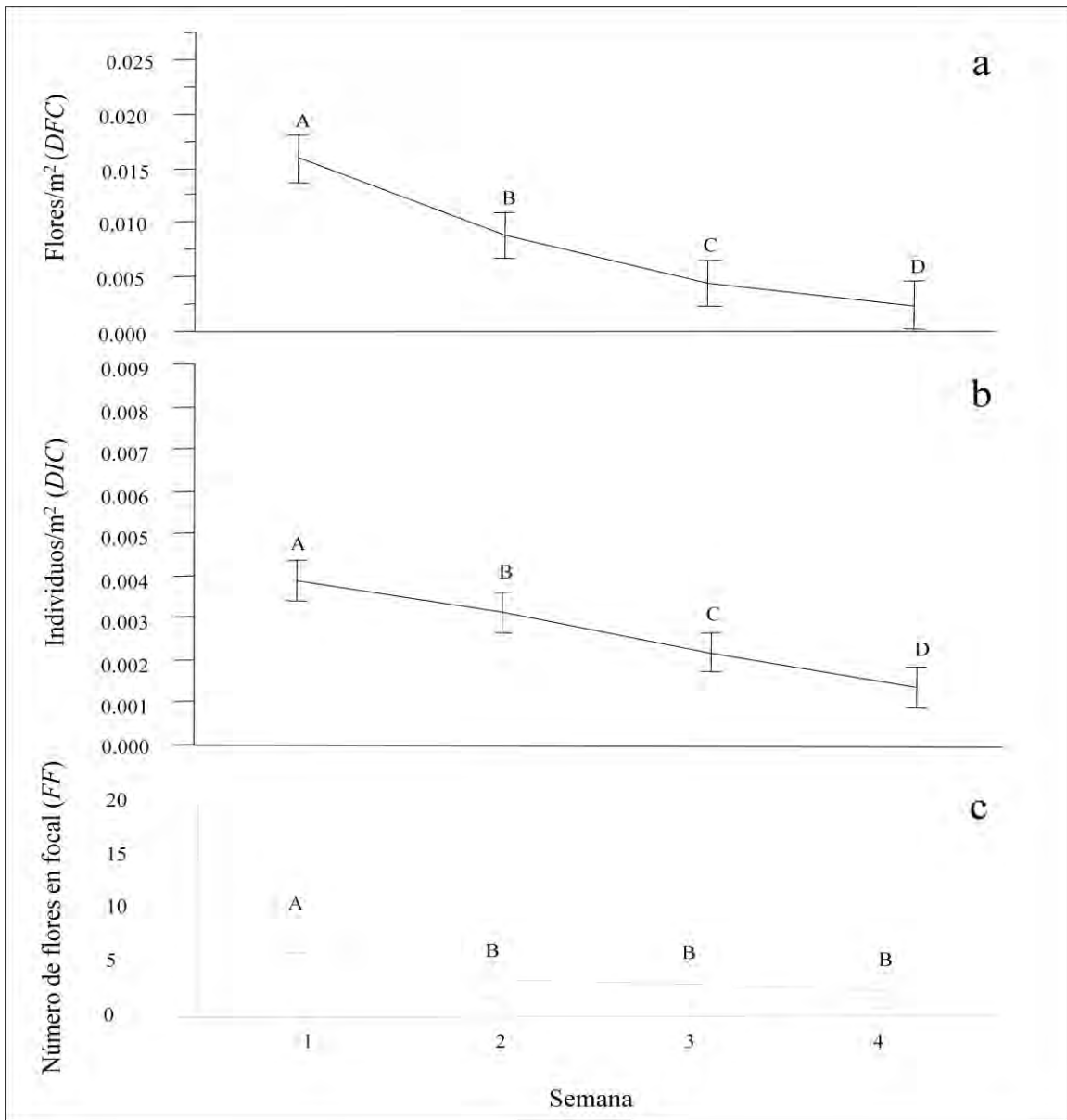


Figura 4: Comportamiento de la densidad floral (*DFC*) (a), de individuos reproductivos en la parcela (*DIC*) (b) y del número de flores en la planta focal (*FF*) (c) de *O. microdasys* en el periodo de floración. En cada semana se observa la densidad media de flores (a), individuos reproductivos (b) y de número de flores en la planta focal (c). Las barras indican el error estándar y las letras mayúsculas denotan diferencias significativas entre semanas consecutivas  $p < 0.05$ .

## 5.2 Distancia promedio de dispersión del polen y su cambio a lo largo del periodo de evaluación

Se obtuvieron las distancias medias de dispersión a las que se registró una alta, media y baja-nula presencia de polvo fluorescente, tanto para todo el periodo floral como para cada semana evaluada (cuadro 2). En la figura 5 se muestra la distancia media correspondiente a todo el periodo floral, de las tres categorías.

Cuadro 2. Distancias medias de dispersión para una alta, media y baja-nula presencia de polvo fluorescente en todo el periodo floral y en las cuatro semanas evaluadas. Se muestra la distancia promedio con su desviación estándar.

	<i>Alta presencia de polvo fluorescente</i>	<i>Media presencia de polvo fluorescente</i>	<i>Baja-nula presencia de polvo fluorescente</i>
Periodo floral	17.87 ± 3.87 m	31.79 ± 3.89 m	36.37 ± 1.87 m
Semana 1	13.69 ± 6.57 m	29.97 ± 6.59 m	34.58 ± 6.17 m
Semana 2	18.57 ± 5.80 m	27.41 ± 7.52 m	36.55 ± 6.08 m
Semana 3	22.37 ± 8.15 m	36.29 ± 7.32 m	35.44 ± 8.26 m
Semana 4	20.27 ± 10.11 m	33.50 ± 8.65 m	38.92 ± 4.21 m

No se encontraron diferencias a través del tiempo en las distancias medias de dispersión que corresponden a una alta presencia de polvo fluorescente y media presencia de polvo fluorescente ( $F = 2.87$ , g.l. = 3,  $p = 0.055$  y  $F = 2.31$ , g.l. = 3,  $p = 0.1$  respectivamente), sin embargo para una baja-nula presencia de polvo fluorescente si se encontraron diferencias entre las semanas 1 y 2 con respecto a las 3 y 4 ( $F = 4.51$ , g.l. = 3,  $p = 0.01$ ) (Figura 6).

La distancia promedio a la que se registró presencia de polvo fluorescente en las flores de plantas vecinas durante el periodo floral fue de  $28.58 \pm 5.21$  m D.E. En las distintas semanas de evaluación está se modifico, encontrando que en la semana 1 fue de  $29.31 \pm 5.31$  m, en la semana 2 de  $27.83 \pm 4.45$  m, en la semana 3 de  $28.01 \pm 5.61$  m y en la semana 4 de  $29.18 \pm 6.01$  m sugiriendo que el polen de las plantas individuales de *O. microdasys* es dispersado a distancias cortas. No se encontraron diferencias en la distancia promedio de dispersión a lo largo del periodo de floración ( $F = 0.91$ , g.l. = 3,  $p = 0.44$ ).

La cantidad de flores que reciben polvo fluorescente varió entre los tres intervalos de distancias promedio de dispersión y la cantidad de polvo presente en los estigmas ( $\chi^2 = 0.009$ , g.l. 4,  $p < 0.01$ ). El análisis de residuales ajustados nos mostró que hay una mayor presencia de flores que tienen una alta presencia de polvo y una menor número de flores que presentan una baja-nula presencia polvo a la menor distancia promedio registrada ( $17.87 \pm 3.87$  m), asimismo hay una mayor cantidad de flores que presentan una baja-nula presencia de polvo y una menor número de flores que presentan una alta presencia de polvo fluorescente a la mayor distancia promedio registrada ( $36.37 \pm 1.87$  m) (Figura 7), lo que sugiere que la mayor cantidad de polen de las plantas individuales se concentra en zonas cercanas a la planta focal.

En las semanas 1 y 2 encontramos el mismo patrón observado para todo el periodo floral, es decir, la cantidad de flores que reciben polvo fluorescente varió entre los intervalos de distancias promedio de dispersión y la cantidad de polvo presente en los estigmas (semana 1:  $\chi^2 = 34.24$ , g.l. 4,  $p < 0.01$  y semana 2:  $\chi^2 = 18.80$ , g.l. 4,  $p < 0.01$ ). El análisis de residuales ajustados nos muestra el mismo patrón encontrado para el periodo floral (Figura 8).

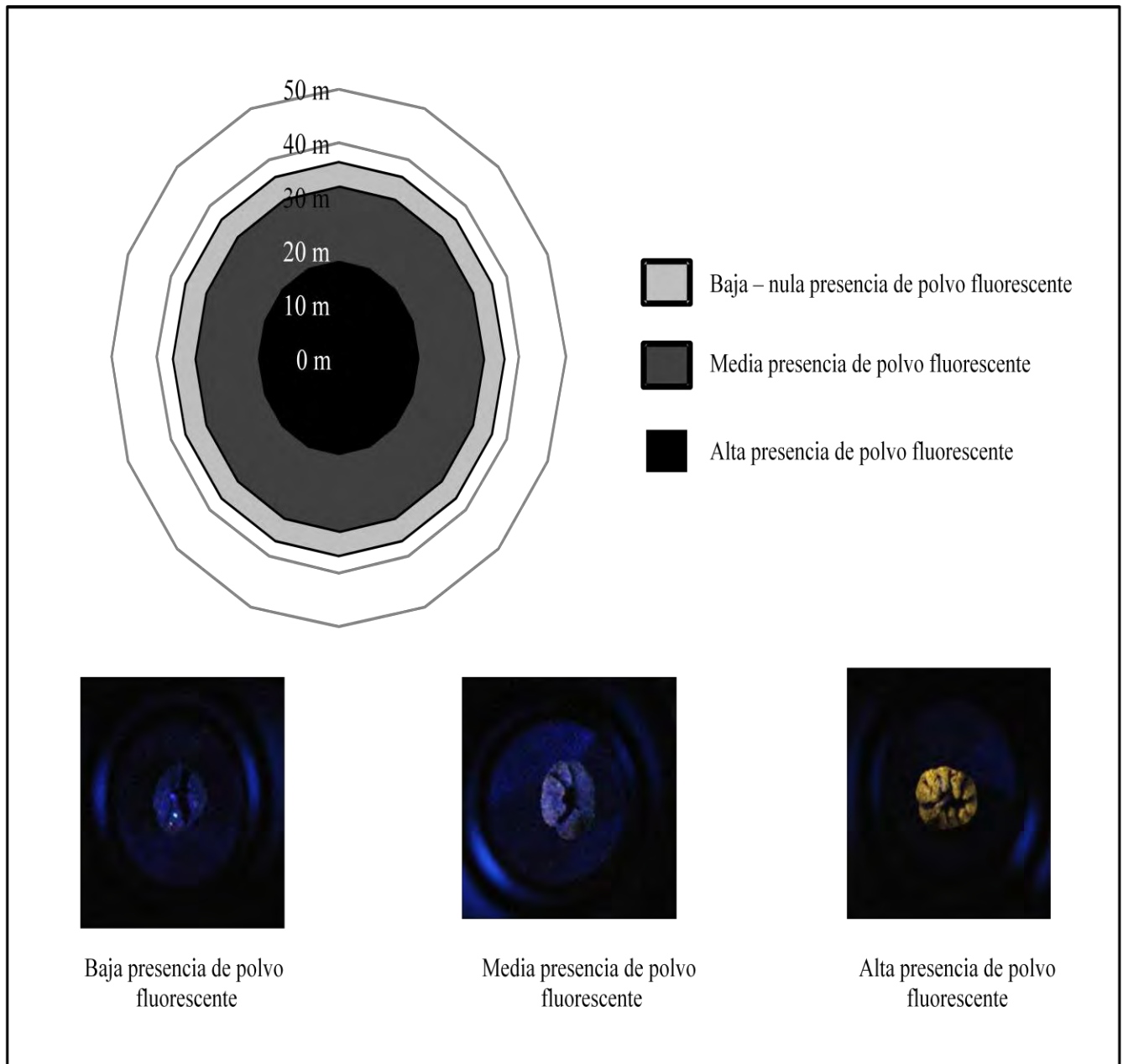


Figura 5: Distancias promedio a la que se registró una alta, media y baja-nula cantidad de polvo fluorescente en el periodo floral. La distancia media a de dispersión para una alta presencia de polvo fluorescente es de  $17.87 \pm 3.87$  m, para una media  $31.79 \pm 3.89$  m y para una baja-nula de  $36.37 \pm 1.87$  m. Las fotos en la parte inferior muestran como se observaban los estigmas clasificados en cada una de las tres categorías establecidas de presencia de polvo fluorescente.



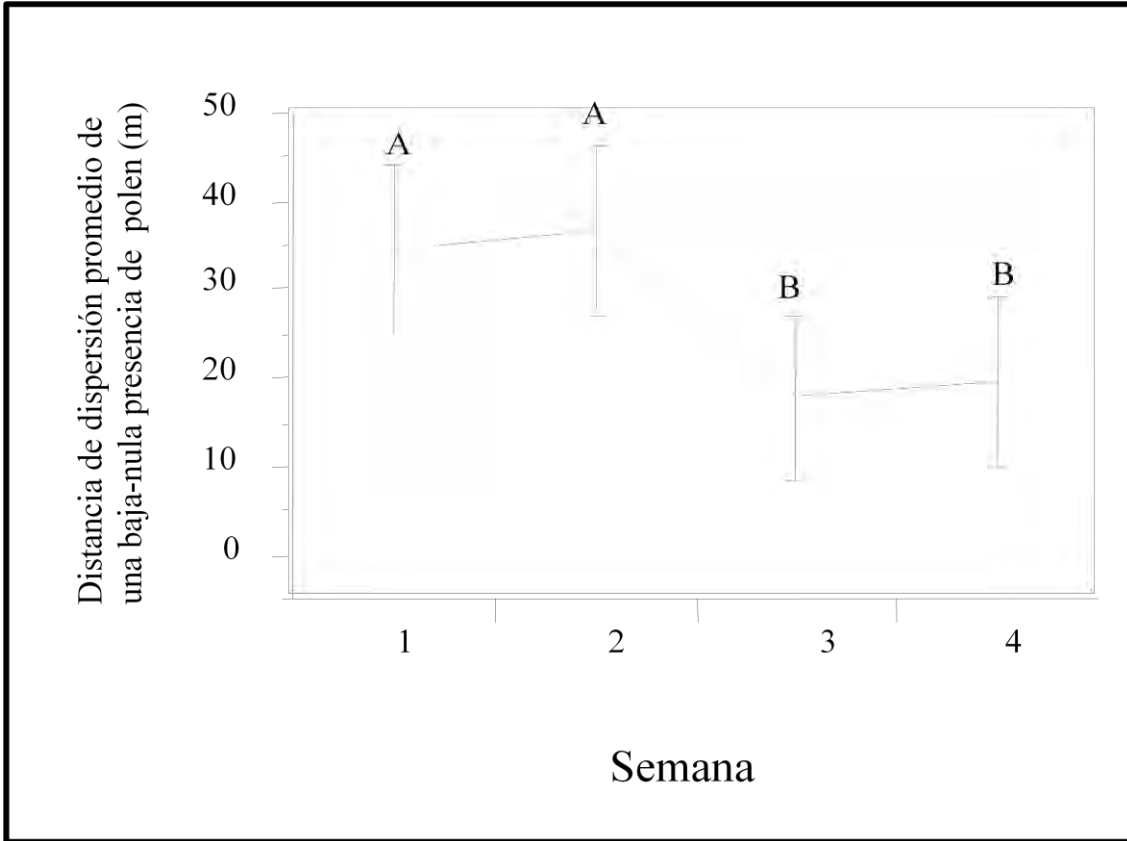


Figura 6. Comportamiento de la distancia medio de dispersión de una baja-nula presencia de polvo fluorescente en el periodo de floración de 2009 de *O. microdasys*. En cada semana se observa la distancia promedio de dispersión de baja-nula cantidad de polvo fluorescente. Las barras indican el error estándar y las letras mayúsculas denotan diferencias significativas  $p < 0.05$ .

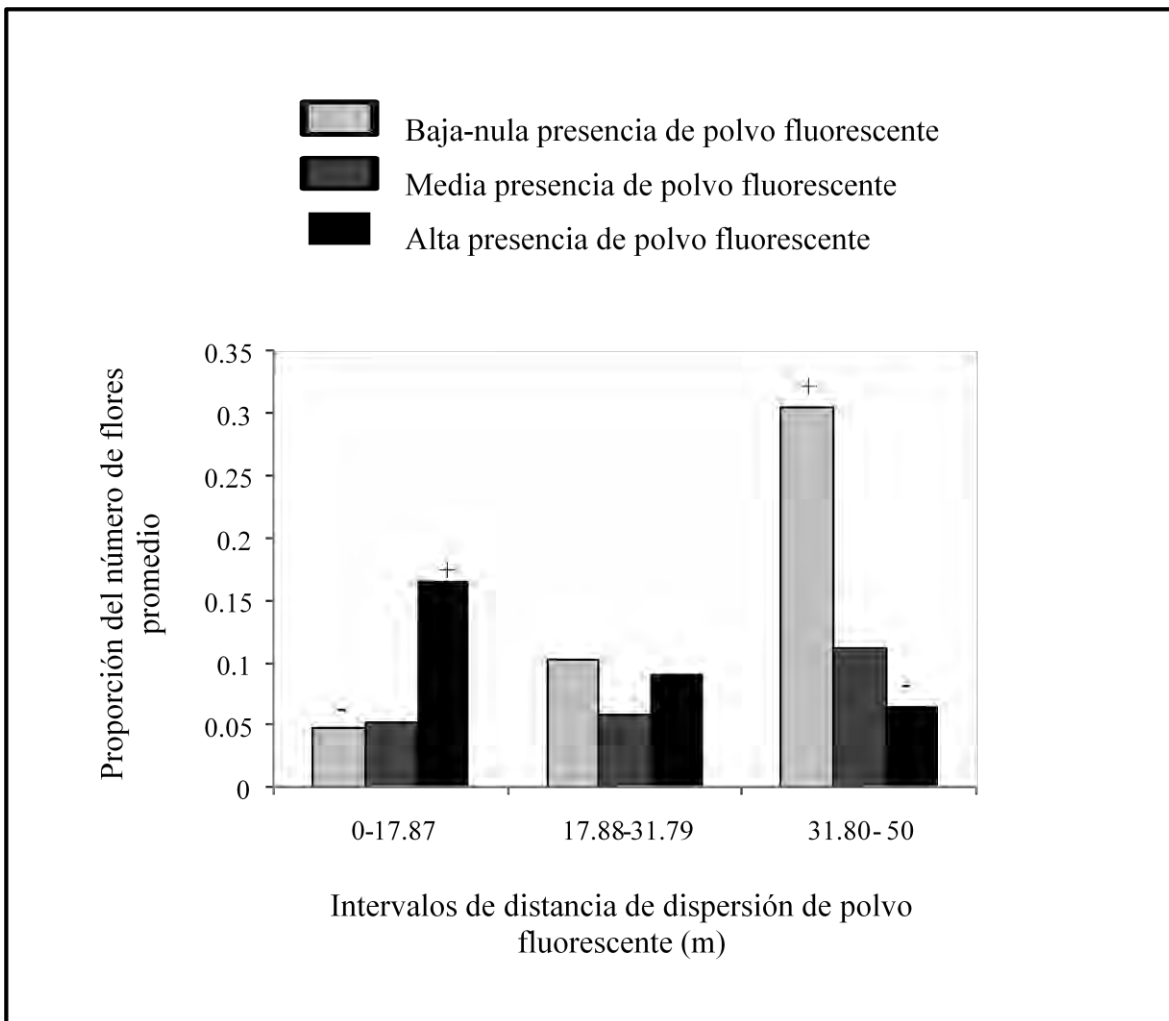


Figura 7: Proporción de número de flores que presentan alta, media o baja-nula cantidad de polvo fluorescente. Se muestra la proporción de flores que presentan una alta, media y baja-nula cantidad de polen fluorescente a los distintos intervalos de distancia obtenidos de los valores promedio de dispersión de polen registrados para cada categoría cualitativa de cantidad de polvo presente en el estigma. El signo positivo sobre la columna señala que se registraron más de las flores esperadas por azar y el signo negativo que se registraron menos de las esperadas por azar.

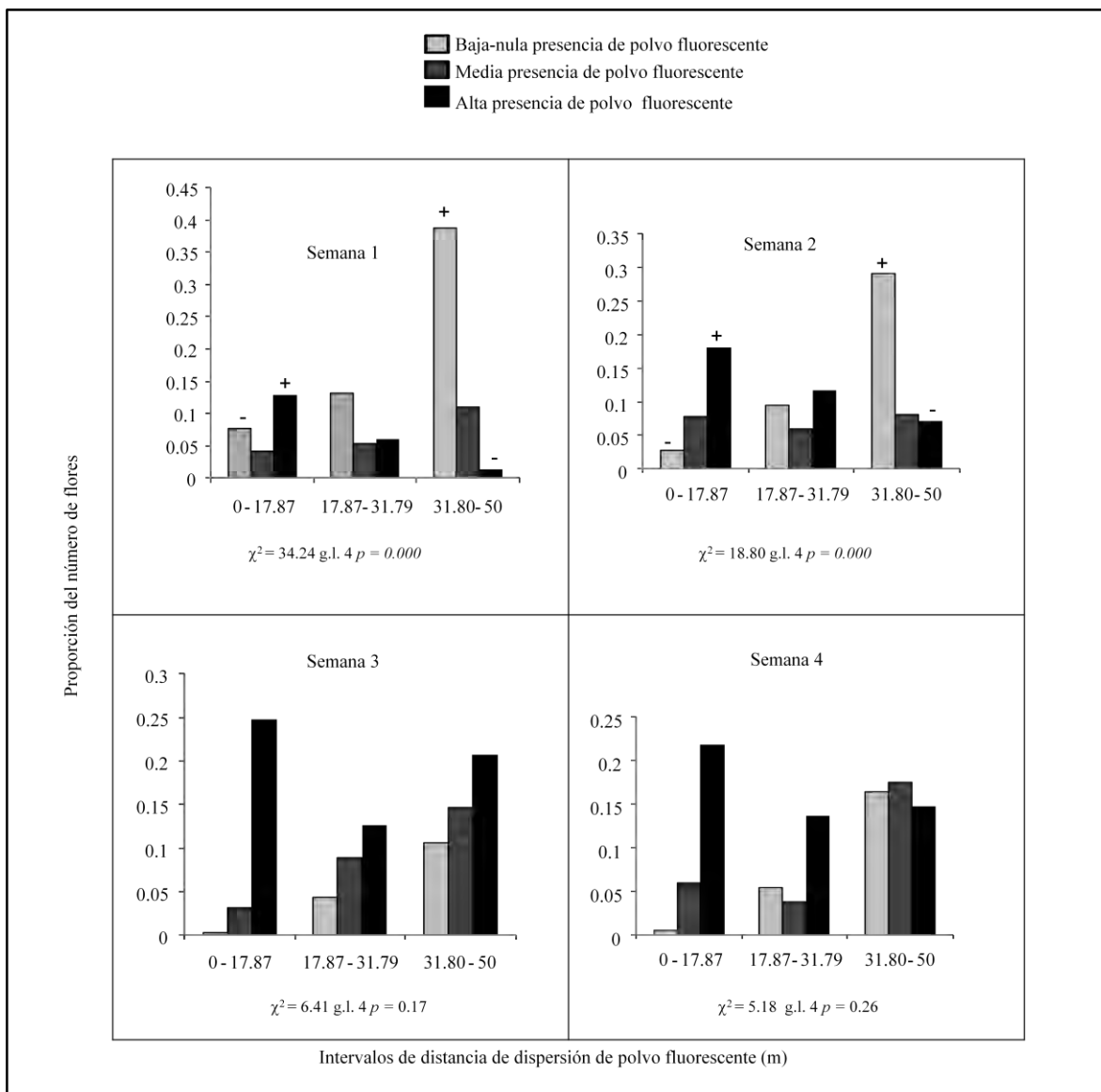


Figura 8. Proporción de flores con polvos fluorescentes en cada una de las tres densidades establecidas para cada una de las semanas evaluadas. Se muestra la proporción de flores en cada densidad de presencia de polvo fluorescente en las cuatro semanas de evaluación. Las semanas 1 y 2 presentaron una  $\chi^2$  significativa, por lo que los signos positivos sobre las columnas indican que se registraron más flores con algún tipo de densidad que las esperadas por azar y los signos negativos indica que se registraron menos flores de las esperadas por azar en esa clasificación de la densidad. Esto se obtuvo con el análisis de residuales ajustados. Las semanas 3 y 4 no presentaron una significativa pero se muestra la tendencia en la proporción de número de flores en cada categoría cualitativa y los intervalos de distancia.

### 5.3 Influencia de las características espaciales y la frecuencia de visitas en la distancia de dispersión del polen

El modelo de regresión múltiple que se empleó para todo el periodo de floración consideró a la distancia de dispersión entre un individuo focal y sus vecinos reproductivos ( $DD$ ) y como variables independientes la densidad de individuos reproductivos en la parcela circular ( $DIC$ ), el índice del patrón de distribución espacial ( $R$ ), la interacción entre la densidad de individuos reproductivos y el índice del patrón de distribución ( $DIC \times R$ ) y la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* ( $VA$ ).

La distancia de dispersión de polen se incrementó con la densidad de individuos reproductivos ( $DIC$ , cuadro 3), pero esta relación se invirtió cuando los valores de densidad de individuos reproductivos ( $DIC$ ) son bajos o intermedios y los individuos se distribuyen en forma aleatoria ( $R$ ), es por esto que existe una relación significativa entre estas dos variables (interacción  $DIC \times R$ ; cuadro 3). El índice del patrón de distribución de los individuos reproductivos ( $R$ ) no fue significativo incluido en el modelo, pero mostró una relación positiva con la distancia de dispersión cuando se analiza por separado ( $r^2 = 0.43$ ,  $p = 0.036$ ), indicando que la distancia de dispersión aumenta cuando el patrón de distribución espacial de los individuos reproductivos es aleatorio. En el modelo se observó que la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* ( $VA$ ) y la distancia de dispersión del polen ( $DD$ ) tuvieron una relación inversa.

Cuadro 3. Modelo de regresión múltiple de todo el periodo de floración en 2009. Los valores de  $\beta$  con signo negativo reflejan una relación negativa entre la distancia de dispersión de un individuo focal y la variable especificada en la columna 5 (de izquierda a derecha), la ausencia de signo indica una relación positiva. La contribución relativa de las variables independientes se estimó con el cuadrado de los Coeficientes  $\beta$ , los cuales nos explican la importancia relativa de cada variable (Kachigan, 1986). Los valores resaltados en negritas en la ecuación del modelo corresponden a los coeficientes de regresión (b). Las variables independientes en este modelo son la densidad de individuos reproductivos (*DIC*), el índice de distribución de los individuos reproductivos (*R*) y la frecuencia de visita de *Apis mellifera* (*VA*).

	$R^2$	<i>n</i>	<i>p</i>	<i>Variable</i>	<i>p</i>	$\beta$	<i>Contribución relativa a R<sup>2</sup></i>	<i>Ecuación del modelo</i>
Periodo Floral	0.86	10	0.02	Intercepto	0.010	0		
				<i>DIC</i>	0.01	1.29	1.6641	DD= 25.74 +6523.87DIC
				<i>R</i>	0.64	-0.12	0.0144	- 4.66R - 54473.43
				<i>DIC</i> × <i>R</i>	0.02	-1-01	4	(DIC)(R) - 4.33VA
				<i>VA</i>	0.028	-0.59	0.3481	

Observando el comportamiento de la distancia de dispersión del polen en cada semana, tenemos que en la primera semana, cuando la densidad de flores (*DFC*) en la población es más alta (Figura 1), la distancia de dispersión de polen (*DD*) se incrementó cuando los individuos reproductivos dentro de la parcela circular presentaron una distribución aleatoria ( $R^2 = 0.81$ ,  $p = 0.0004$ ,  $\beta = 0.89$ ,  $DD = 6.95 + 31.25R$ ). Aunque la distancia de dispersión también tuvo una relación positiva con la densidad de individuos reproductivos (*DIC*;  $r^2 = 0.49$ ,  $n = 10$ ,  $P = 0.022$ ), fue sustituida en el modelo por el índice del patrón de distribución (*R*), debido a que en la semana 1 estas dos variables están correlacionadas y la segunda tiene mayor poder explicativo.

En las semanas 2, 3 y 4 no se encontraron un conjunto de variables o variable que nos dieran una explicación sobre la distancia de dispersión de polen.

#### 5.4 Variación de la frecuencia de visitas de los diferentes visitantes florales en el periodo de floración y la influencia de las características espaciales sobre la frecuencia de visita de los visitantes florales más frecuentes

La frecuencia de visitas totales del conjunto de los visitantes florales a las flores de la planta focal (*VT*) no presentaron una variación significativa entre las cuatro semanas del periodo de floración ( $p > 0.082$ ) (ANDEVA de medidas repetidas) y en promedio una planta focal recibió  $17.65 \pm 9.61$  visitas por hora. A lo largo del periodo de floración evaluado, el visitante floral más frecuentemente observado fue *Diadasia rinconis*, presentado una frecuencia del 53.37%, seguida por *Apis mellifera* con una frecuencia de 27.57%. El resto de los polinizadores (*Liturgopsis litoralis* y *Centris paracentris caesalpiniae*) presentaron frecuencias menores al 10%.

Las frecuencias de las visitas de los visitantes florales presentaron variación en el tiempo, sugiriendo que la presencia y la abundancia de los mismos cambió a lo largo del periodo de floración ( $\chi^2=115$ , g.l.= 9,  $p < 0.01$ ). La variación en la tasa de visitas de los visitantes florales entre las 4 semanas de evaluación se muestra en la figura 8 y el análisis de residuales ajustados nos muestra cuáles son las celdas que contribuyen al valor significativo de  $\chi^2$  (Figura 9).

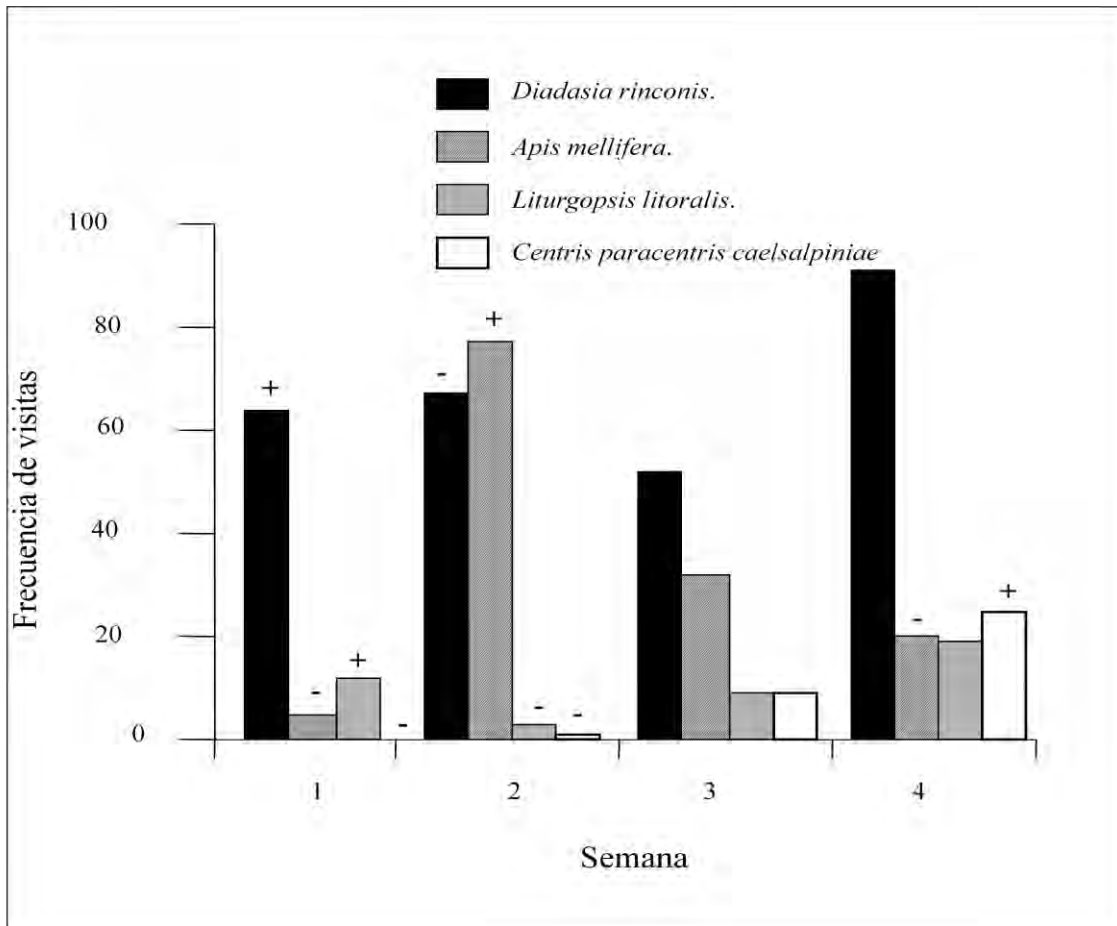


Figura 9: Visitadores florales de *Opuntia microdasys* durante abril 2009. Se muestran las frecuencias de las visitas realizadas por los visitadores florales en *O. microdasys* registrada en las cuatro semanas de evaluación durante abril de 2009. Los signos positivos sobre las columnas indican que se observaron más visitas de las esperadas por azar y los signos negativos que se observaron menos de las visitas esperadas por azar.

En las semanas 2, 3 y 4 cuando la densidad de individuos reproductivos y de flores en la población, así como el número de flores en las plantas focales van disminuyendo (Figura 1), la frecuencia de visitas ( $V$ ), de visitas múltiples a una misma flor ( $RV$ ) y de visitas intraplanta ( $VIP$ ) de los polinizadores más abundantes, [i.e. *Diadasia rinconis*. ( $VD$ ,  $RVD$ ,  $VIPD$ ) y *Apis mellifera* ( $VA$ ,  $RVA$ ,  $VIPA$ )] mostraron una relación con una o más de las variables: densidad de individuos reproductivos en

las parcelas (*DIC*), número de flores en la planta focal (*FF*) e índice de agregación de los individuos reproductivos Clark y Evans (*R*).

En la semana 1 no se encontró ninguna relación o modelo entre los visitantes más abundantes (*Diadasia rinconis* y *Apis mellifera*) y las características espaciales del vecindario reproductivo. En la semana 2, la frecuencia de visitas intraplanta de *Diadasia rinconis* (*VIPD*) y la frecuencia de visitas intraplanta de *Apis mellifera* (*VIPA*) presentaron una relación positiva con el número de flores en la planta focal (*FF*). En la semana 3, las visitas de *Diadasia rinconis* (*VD*) se redujeron en vecindarios con una mayor densidad de individuos reproductivos (*DIC*), es decir, se encontró una relación inversa. En la semana 4, la frecuencia de visitas intraplanta de *Apis mellifera* (*VIPA*) mostraron una relación positiva tanto con la densidad de individuos reproductivos (*DIC*) como con el número de flores en la planta focal (*FF*) (cuadro 4).

Para todo el periodo de floración (valores promedio de las 4 semanas para las diferentes variables), la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* (*VA*) y la tasa de visitas intraplanta de *Apis mellifera* (*VIPA*) mostraron una relación positiva con la densidad de individuos reproductivos (*DIC*), el índice el patrón de distribución (*R*) y el número de flores en la planta focal (*FF*); y además se presentaron interacciones significativas entre la densidad de individuos reproductivos y el número de flores en la planta focal (*DIC*×*FF*) en el caso de la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* (*VA*) y una interacción entre la densidad de individuos reproductivos y el número de flores en la planta focal (*DIC*×*FF*) para el caso de las frecuencias de las visitas intraplanta de *Apis mellifera* (*VIPA*) (cuadro 4).

Estas interacciones están dadas por parcelas donde la densidad de individuos reproductivos (*DIC*) fue alta, pero la planta focal tuvo pocas flores (*FF*) y presentó una frecuencia baja de visitas (*VA*) y visitas intraplanta (*VIPA*) por parte de *Apis mellifera* o en parcelas donde se presentaron valores bajos de densidad de individuos reproductivos (*DIC*), pero la planta presenta un gran número de flores (*FF*) y la frecuencia de visitas (*VA*) y visitas intraplanta (*VIPA*) de *Apis mellifera* era baja o con valores intermedios.



El porcentaje de visitas, de visitas múltiples a una flor y de visitas intraplanta fue distinto entre los visitantes florales más frecuentes (*Apis mellifera*. y *Diadasia rinconis*) y fue congruente con el comportamiento de forrajeo observado en campo. *Apis mellifera* visita una flor y se queda forrajeando la misma flor, las flores de la misma planta y las flores en plantas aledañas ocasionando una mayor proporción de visitas múltiples a una flor (*RVA*) y visitas intraplanta (*VIPA*), en comparación con la frecuencia de visitas (*VA*) (Figura 10); por su parte, *Diadasia rinconis* visita algunas flores en la planta focal y se mueve hacia otras plantas siguiendo una trayectoria más lineal que *Apis mellifera*, lo que da como resultado un menor número de visitas múltiples (*RVD*) y visitas intraplanta (*VIPD*) en comparación con las visitas (*VD*) (Figura 10). Este patrón de forrajeo se registró en cada semana de evaluación, con excepción de la semana 2 donde el patrón de *Apis mellifera* varió un poco pero mantuvo una gran frecuencia de visitas intraplanta (*VIPA*).

Cuadro 4. Modelos de regresión múltiple para la frecuencia de visitas de los polinizadores más frecuentes: *Diadasia rinconis* (VD) y *Apis mellifera*. (VA). Los valores de  $\beta$  con signo negativo reflejan una relación negativa entre la distancia de dispersión de un individuo focal y la variable especificada en la columna 5 (de izquierda a derecha), la ausencia de signo indica una relación positiva. Los valores resaltados en negritas en la ecuación del modelo corresponden a los coeficientes de regresión (b). Las variables dependientes en estos modelos son la frecuencia de visita intraplanta de *Diadasia rinconis* (VIPD), la frecuencia de visita intraplanta de *Apis mellifera* (VIPA), la frecuencia de visita de *Diadasia rinconis* (VD), la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* (VA), la frecuencia de visitas múltiples a la misma flora de *Diadasia rinconis* (RVD), la frecuencia de visitas múltiples a la misma flor de *Apis mellifera* (RVA) y las variables independientes son la densidad de individuos reproductivos (DIC), el número de flores en la planta focal (FF) y el índice de distribución de los individuos reproductivos Clark y Evans (R).

		<b>R<sup>2</sup></b>	<b>n</b>	<b>p</b>	<b>variable</b>	<b>p</b>	<b>β</b>	<b>Ecuación del modelo</b>
Semana 1	----	----	----	----	----	----	----	----
Semana 2	VIPD vs	0.70	10	0.002	<i>FF</i>	0.002	0.84	<i>VIPD = -1.81+ <b>1.74FF</b></i>
	VIPA vs	0.49	10	0.023	<i>FF</i>	0.022	0.70	<i>VIPA = -0.56+ <b>1.09 FF</b></i>
Semana 3	VD vs	0.55	10	0.01	<i>DIC</i>	0.013	-0.74	<i>VD = 3.94- <b>768.17 DIC</b></i>
Semana 4	VIPA vs	0.68	10	0.018	<i>DIC</i> <i>FF</i>	0.03 0.04	0.57 0.53	<i>VIPA = -12+<b>4787.54DIC</b>+<b>4.67 FF</b></i>
Periodo de floración	VA vs	0.96	10	0.0006	<i>FF</i> <i>DIC</i> <i>R</i> <i>DIC×FF</i>	<0.0001 0.0003 0.030 0.0004	1.37 0.93 0.28 0.87	<i>VA = -6.57+<b>2.71FF</b> + <b>650.99DIC</b> + <b>1.47R</b> + <b>1905.30DICXFF</b></i>
	VIPA vs	0.86	10	0.020	<i>FF</i> <i>DIC</i> <i>DIC×FF</i> <i>R</i>	0.0040 0.0078 0.0045 0.09	1.18 0.94 1.07 0.41	<i>VIPA = -19.36+<b>6.21FF</b>+<b>1756.88DIC</b>+6266 <b>DIC X FF</b> +5.62R</i>

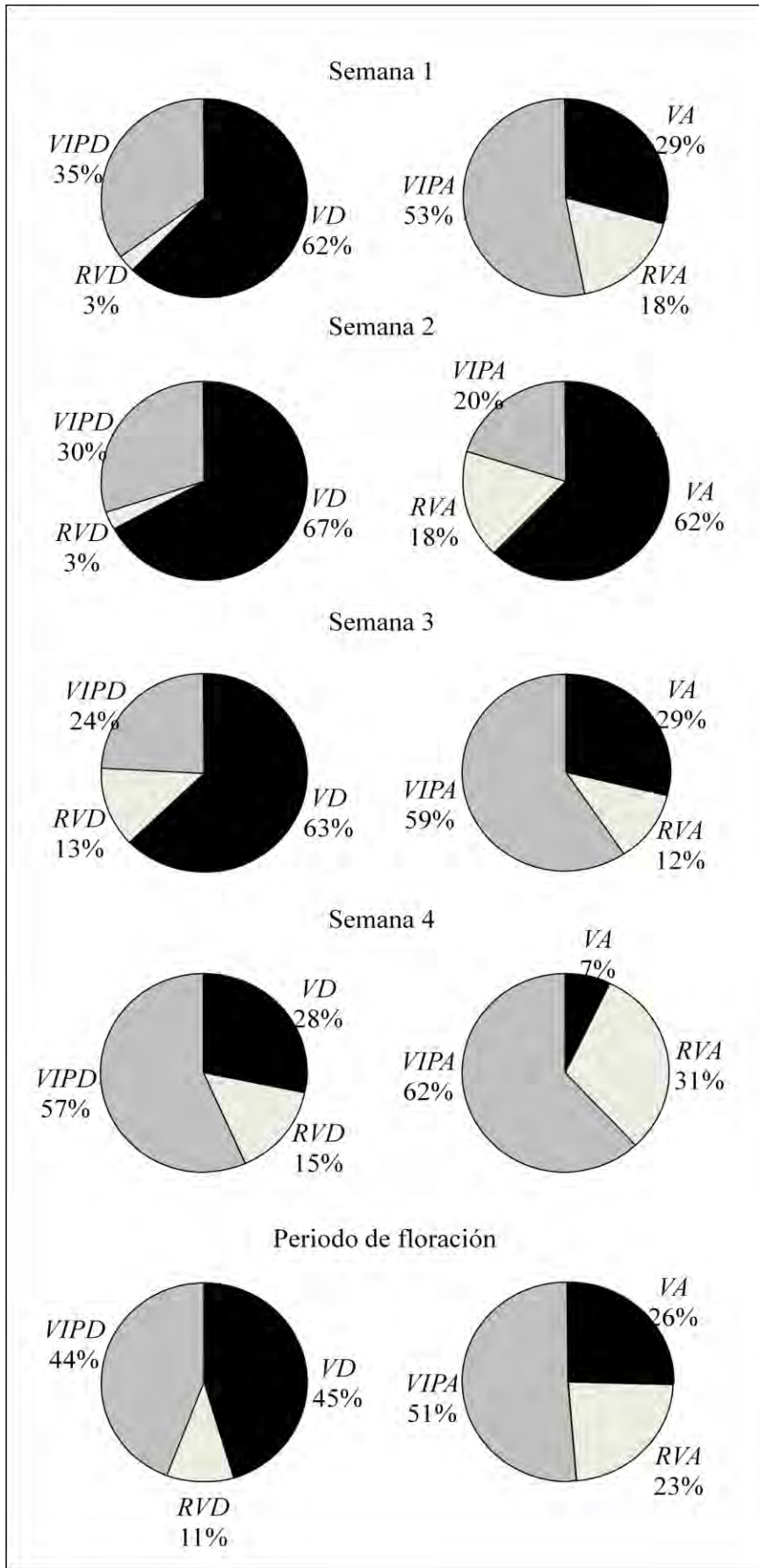


Figura 10. Porcentaje de visitas observadas en las flores de *O. microdasys* de las plantas focales de las parcelas circulares realizadas por los visitantes florales más frecuentes registrados.

VA: visitas realizadas por *Apis mellifera*, VD: visitas realizadas por *Diadasia rinconis*, RVA: visitas múltiples realizadas a una misma flor por parte de *Apis mellifera*, RVD: visitas múltiples a una misma flor por parte de *Diadasia rinconis*, VIPA: visitas intraplanta por parte de *Apis mellifera* y VIPD visitas intraplanta por parte de *Diadasia rinconis*

## 6 Discusión

La densidad de individuos reproductivos y la densidad de flores dentro de las parcelas circulares, así como el número de flores en la planta focal fueron disminuyendo a lo largo del periodo de floración, lo cual comparado con la fenología de *O. microdasys* presentada en un trabajo previo (Piña *et al.*, 2007) sugiere que nuestras observaciones se realizaron en la segunda mitad del periodo de floración, es decir, del pico de floración hasta la culminación del periodo floral. En el sitio de estudio, las plantas individuales en las poblaciones de *O. microdasys* presentaron patrones de distribución agregados especialmente en el hábitat denominado como la bajada (Carrillo-Ángeles *et al.*, 2011). Debido a esto se esperaba encontrar una tendencia hacia patrones de distribución espacial agregados en los vecindarios reproductivos (parcelas circulares) al disminuir la densidad de individuos reproductivos y de flores. Dicha situación no fue tan marcada, debido probablemente a que la floración de los individuos no es sincrónica, es decir, que cada individuo genera una serie de botones florales que van floreciendo a lo largo del periodo de floración de manera independiente a las plantas contiguas.

El patrón general detectado en este estudio es que la distancia de dispersión de polen de plantas individuales de *Opuntia microdasys* se incrementa con la densidad de las plantas reproductivas en el área circundante y con patrones de distribución espacial aleatorios, lo cual contrasta con otros estudios en plantas polinizadas por abejas donde la distancia de dispersión presenta una relación negativa con la densidad de individuos reproductivos (Levin y Kester, 1968, 1969 a y b, 1974; Waddington, 1980; Schmitt, 1983). Este patrón puede deberse a la baja densidad de individuos reproductivos de *O. microdasys* en el sitio de estudio y al patrón de distribución espacial aleatorio que presentan (valores de  $R$  entre 0.57 y 0.92), obligando a los polinizadores a recorrer mayores distancias entre individuos en busca del recursos y ocasionando que la distancia de dispersión del polen de una planta individual sea mayor. En promedio, las parcelas circulares presentaron una densidad de individuos reproductivos de *O. microdasys* muy baja ( $0.0026 \pm 0.009$  ind/m<sup>2</sup>) comparada con la densidad de individuos reproductivos

reportada en otras especies de plantas como sucede en *Liatris aspera* (Asteraceae) que presenta de 1 a 11 individuos/m<sup>2</sup> en (Levin y Kester, 1969a) o en *Heliconia* spp. (Musaceae) donde se observan densidades de 0.017 a 0.5 individuos/m<sup>2</sup> (Linhart, 1973). También es importante considerar los tipos de vecindarios reproductivos y el tamaño de las plantas, ya que los individuos de *O. microdasys* presentan diámetros de 174×169 cm, y una altura promedio de 80 cm, es decir, son individuos relativamente grandes que se encuentran distribuidos aleatoriamente y a muy baja densidad, por lo que los visitantes florales tienen que desplazarse mayores distancias en busca de otro manchón de individuos reproductivos u otro individuo reproductivo que pudiera tener alguna recompensa. La tendencia que existe entre la distancia de dispersión de polen (*DD*) con la frecuencia de visitas de *Apis mellifera*. (*VA*), sugiere que este polinizador puede favorecer el incremento en la frecuencia de cruzas geitonogámicas dispersando el polen a distancias cortas. Este efecto al parecer depende del número de flores en la planta focal (*FF*), ya que la distancia de dispersión del polen (*DD*) disminuye al presentarse más flores en la planta focal (*FF*), mientras que la frecuencia de visita de *Apis mellifera* (*VA*) se incrementa cuando el número de flores en la planta focal aumenta (*FF*).

Para comprender mejor la dispersión del polen, es necesario considerar el comportamiento de forrajeo de los visitantes florales más frecuentes (*Diadasia rinconis* y *Apis mellifera*) ya que estos responden a las características espaciales del vecindario reproductivo. Como se ha observado en otros trabajos (Waddington, 1980; Karron, *et al.*, 1995, Dauber, *et al.*, 2010), por ejemplo, el movimiento de estas abejas es influido por el patrón de distribución espacial de los recursos, presentando una tendencia a moverse y a permanecer en áreas donde los recursos se encuentran agregados, antes de realizar vuelos a distancias mayores, lo cual concuerda con la teoría del forrajeo óptimo (MacArthur y Pinkava, 1966; Pyke, 1978b). No obstante, los patrones de forrajeo de ambos polinizadores presentaron algunas diferencias importantes. El patrón de forrajeo de *Diadasia rinconis* observado en el campo consistió en la realización de pocas revisitas y visitas intraplanta, siguiendo trayectorias más lineales cuando se mueve entre plantas distintas (Figura 10 y 11a). Tal patrón concuerda con experimentos realizados sobre

este tipo de abejas donde se ha observado que, en general, las abejas solitarias rara vez regresan o visitan una misma flor más de dos veces (Stickler, 1979). En contraste, el patrón de forrajeo de *Apis mellifera* se caracterizó por la realización de un mayor porcentaje de revisitas y visitas intraplanta en comparación con las visitas a la primera flor (Figura 10 y 11b) lo cual concuerda con lo observado en estudios realizados sobre este género (Cresswell, *et al.*, 1995, Butz Huryn, 1997, Mustajarvi *et al.*, 2001, Dick *et al.*, 2003). Sin embargo, en este trabajo no se evaluó el patrón de forrajeo al visitar varias plantas, ni la duración de la visita, ni la distancia y duración de vuelo, lo cual nos daría una idea clara de la forma en que estas abejas forrajean en un vecindario reproductivo.

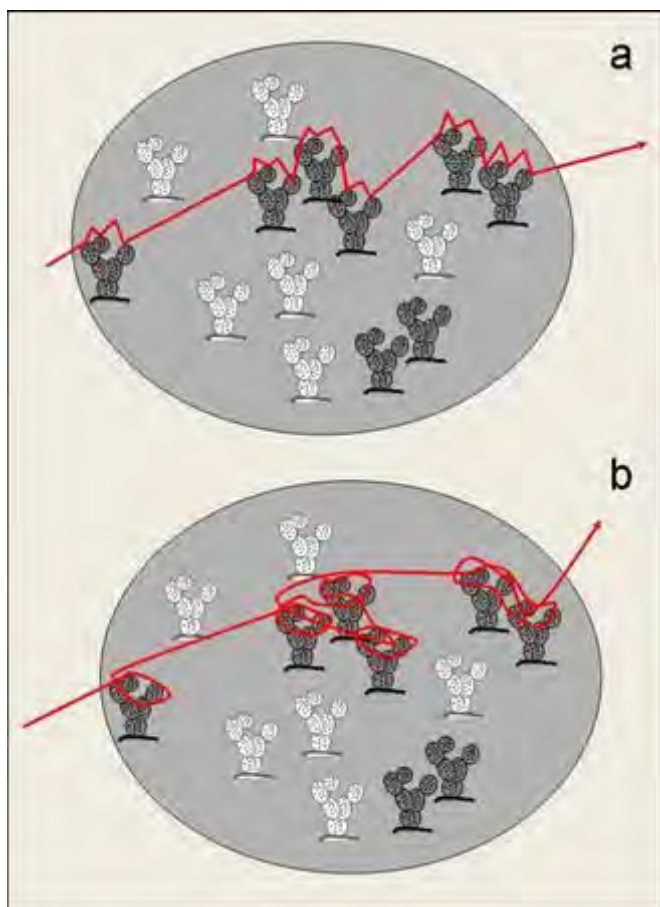


Figura 11. Patrones de forrajeo de *Diadasia rinconis* (a) y *Apis mellifera*. (b) en una población de *Opuntia microdasys*. Las plantas en color oscuro representan individuos reproductivos y las plantas en color claro individuos no reproductivos. En rojo se muestra la trayectoria observada que siguen las abejas al moverse dentro y entre plantas reproductivas. Estas trayectorias se abstraen de los datos obtenidos de frecuencia de visitas, frecuencia de visitas múltiples a una misma flor y frecuencia de visitas intraplanta.

En la primera semana de evaluación, las densidades de individuos reproductivos y de flores fue mayor (Figura 1), y se encontró una relación positiva entre la distribución espacial de los individuos reproductivos ( $R$ ) y la distancia de dispersión de polen ( $DD$ ); esto puede deberse a la respuesta de los visitantes florales que visitan las plantas focales con más frecuencia (*Diadasia rinconis*, figura 9)

debido a una mayor disponibilidad de recursos y a que éstos se encuentran distribuidos de manera más homogénea en la población. En las siguientes semanas no se encontraron modelos que nos expliquen la distancia de dispersión de polen con respecto a las características espaciales del vecindario reproductivo, sin embargo tenemos modelos que explican cómo responden los visitantes a estas características espaciales del vecindario.

En la segunda semana se registró un incremento en la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* (Figura 9), y recordemos que de acuerdo a las observaciones realizadas, estas abejas realizan más visitas múltiples a la misma flor y visitas intraplanta (Figura 10), lo que puede ocasionar que el polen se mueva relativamente en zonas cercanas contrarrestando el efecto que se observa en la primera semana cuando la frecuencia de visitas de *Diadasia rinconis* es mayor (Figura 9).

En la semana 3 se observó que la frecuencia de visita de *Diadasia rinconis* (*VD*) disminuye aunque no significativamente (Figura 9) y presenta una relación negativa con la densidad de individuos reproductivos (*DIC*) (cuadro 4). Esta relación se debe al patrón de forrajeo detectado para esta especie (Figura 10 y 11a) y a las características que encontramos en el vecindario reproductivo para esta semana de la floración, la densidad de individuos reproductivos y de flores ha disminuido casi un 30% y 50%, respectivamente (Figura 1). Esta especie irá en busca de recursos, saltando entre plantas y ocasionando que la frecuencia de visita (*VD*) a la planta focal disminuya, aún cuando la densidad de nuestro vecindario reproductivo sea mayor.

En la última semana de evaluación, la mayoría de las visitas que realizaron los visitantes más abundantes fueron intraplanta (Figura 10), lo que se explica por la baja densidad de individuos reproductivos y de flores (Figura 1), de la misma manera es de esperarse que al aumentar el número de flores en la planta focal, las visitas intraplanta de *Apis mellifera* aumenten (cuadro 4), ya que decidirán aprovechar los recursos al máximo antes de realizar vuelos mayores en busca de otro manchón de recursos.

La tendencia que se observó en la reducción de la distancia de dispersión del polen con el incremento en la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* puede ser el resultado de la alta frecuencia de visitas intraplanta y de visitas múltiples a una misma flor que muestra este polinizador en comparación con *Diadasia rinconis*, el cual ha sido reportado como el polinizador principal de *O. microdasys* (Piña, et al. 2007). El efecto de la presencia de *Apis* en poblaciones naturales no es del todo entendido, pues si bien puede generar que se produzcan 50% más de semillas de *Coffea arabica* (Rubiaceae) que al ser visitada por sus polinizadores nativos (Roubik, 2002) o una mayor distancia de polinización y fecundidad en los árboles de la especie *Dinizia excelsa* (Fabaceae) (Dick 2001a, b). El efecto genético que se pueda presentar debido a su patrón de forrajeo aún no es del todo estudiado (Butz Huyryn, 1997). Recientemente, un estudio realizado en *Opuntia huajuapensis* (Cactaceae) (Santa Anna-Aguayo et al., 2011) detecta que entre *Apis mellifera* y *Diadasia* sp. se establece una relación de competencia por interferencia. En nuestro estudio la interacción entre *Apis mellifera* y *Diadasia rinconis* no fue evaluada, se observaron actitudes consideradas de agresión entre ambas especies, lo cual puede contribuir a la tendencia negativa que muestra la distancia de dispersión de polen con el incremento en la frecuencia de visitas de *Apis mellifera*, ya que la actividad de forrajeo de *Diadasia rinconis* pudo haber sido limitada o su patrón de forrajeo fue modificado por la presencia de *Apis mellifera*. Por otro lado, el incremento en la frecuencia de visita de *Apis mellifera* podría afectar la reproducción sexual de la especie al favorecer las cruas geitonogámicas, que en el caso de *O. microdasys* podrían favorecer la reproducción clonal por pseudoviviparidad, debido al incremento en el aborto de frutos ocasionado por la autoincompatibilidad de la especie.

La distancia promedio de dispersión del polvo y la distancia promedio de dispersión de una alta presencia de polvo fluorescente (cuadro 2) sugiere que el polen de *O. microdasys* se mueve a distancias cortas de la planta focal, ocasionando que la mayor cantidad de cruas se lleven a cabo entre individuos espacialmente cercanos.



Este movimiento restringido del polen, explicaría el alto índice de aborto de frutos registrado por Piña, *et al.* en el 2007 pues se considera que la reproducción sexual es esporádica (Palleiro, *et al* 2006) y la reproducción clonal se encuentra muy bien establecida, ya sea por cladodios o por pseudoviviparidad, entonces se puede esperar que las plantas aledañas a la planta focal sean clones, genets o genéticamente similares lo que ocasionaría un alto índice de cruzas geitonogámicas que terminan en aborto de los frutos o en reproducción clonal debido a la incompatibilidad de la especie.

Es importante destacar que a pesar del cambio en el ensamblaje de los visitantes florales y el cambio en las características espaciales del vecindario reproductivo, la distancia promedio de dispersión del polen, así como las dos distancias promedio de mayor presencia de polen no presentaron diferencias a lo largo del tiempo, por lo que el flujo del polen siempre se mantuvo a una corta distancia de la planta donadora, en este caso nuestra planta focal. Esto, junto con el hecho de que existe una mayor probabilidad de que el polvo fluorescente se mueva en un radio de  $17.87 \pm 3.87$  m (Figuras 7 y 8) nos habla de que las cruzas se lleven a cabo entre individuos espacialmente cercanos y por lo tanto la probabilidad de cruzas geitonogámicas aumenta.

Sería importante conocer la conformación de vecindario genético, con el fin de conocer la probabilidad que tiene el polen de llegar a una planta genéticamente igual, similar o diferente y de esta manera saber el efecto real del flujo de polen a distancias tan cortas de la planta focal o donadora.

En este trabajo no evaluamos si la dispersión del polvo utilizado y del polen es similar, sin embargo, debido a que las partículas de polvo son más pequeñas que los granos de polen de *O. microdasys* es probable que la distancia de dispersión del polen sea aún más restringida de lo que se detectó, por lo que el polen estaría recorriendo menores distancias y llegando a individuos mucho más cercanos a la focal. Finalmente, es importante considerar que el uso de los polvos fluorescentes, al igual que las estimaciones a partir de la distancia de vuelo de los polinizadores, nos permiten comprender cómo se mueve el polen en un tiempo dado (Stockhouse, 1976; Waser y Price 1982), es decir en tiempo ecológico, pero no necesariamente permite hacer una estimación del flujo génico entre poblaciones a

través de polen, por lo que su empleo para este fin puede resultar en subestimaciones del verdadero flujo de genes, como se ha visto en varios trabajos donde la dispersión de genes es de 1.3 a 1.8 veces más que la distancia de vuelo de los polinizadores (Schaal, 1980; Levin, 1977; Karron *et al.*, 1995).

El número de plantas reproductivas, la cantidad de flores y la abundancia de polinizadores en las poblaciones naturales de *O. microdasys* pueden variar de un año a otro. No obstante, los patrones observados en la evaluación a lo largo de un periodo reproductivo, como se hizo en este estudio (periodo reproductivo de 2009), incluyen condiciones que pueden ser equivalentes a periodos de floración con muchas plantas reproductivas y flores abundantes y a periodos de floración con pocas plantas reproductivas y flores escasas. De esta manera, puede esperarse que las variables que describen el vecindario reproductivo y que tienen más importancia en las diferentes etapas del periodo de floración también tengan mayor efecto en años donde prevalezcan unas u otras condiciones. Por lo tanto, este trabajo nos muestra una visión general del flujo del polen con características espaciales que pueden ser comparables a otros años, permitiéndonos entender cómo es que se comporta y se mueve dependiendo de las características que se presentan en el vecindario reproductivo.

## 7 Conclusiones

Las características espaciales del vecindario reproductivo de *O. microdasys* y los cambios en éstas a lo largo del periodo de floración tiene un efecto sobre la distancia de dispersión del polen, además se encontró que el polen de *O. microdasys* se mueve entre individuos espacialmente cercanos, lo que puede favorecer la geitonogamia.

Es importante entender que la densidad, ya sea de individuos reproductivos o de flores, por sí sola no explica la distancia de dispersión, por lo que es importante incluir la forma en que los individuos reproductivos se encuentran distribuidos en el vecindario para poder entender de forma precisa lo que está afectando la distancia de dispersión del polen mediado por abejas.

El ensamblaje de los visitantes florales presentes en el periodo, así como su patrón de forrajeo nos proporcionan mayor información sobre la forma en que el polen se mueve y la distancia que puede recorrer dependiendo de las características espaciales que presentan los individuos reproductivas

## 8 Literatura citada

- Adler, L. y Irwin, R. 2005. Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: Experiments with pollen and fluorescent dye. *Annals of Botany* 97: 141-150
- Bawa, K.S. y Webb, C. J. 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: A comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution* 37: 1258–127.
- Begon, M., Townsend, J. y J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. Reino Unido.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*, vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. México.
- Butz Huryn, V M. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *The Quarterly Review of Biology*. 17: 275 – 297.
- Campbell, D. 1989. Measurements of selection in hermafroditic plant: Variation in male and female Pollination Success. *Evolution* 43: 318 – 334.
- Campbell, D. 1991. Comparing pollen dispersal and gene flow in a natural population. *Evolution* 45 (8): 1965 – 1968.
- Campbell, D. y Wasser, N, 1989. Variation in pollen flow within and among populations of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 43: 1444–1455.
- Carrillo-Ángeles, I., Golubov, J., Milligan, B. y Mandujano, M. 2011. Spatial distribution pattern of a clonal species: effects of differential production of clonal and sexual offspring. *Evolution Ecology*. DOI: 10.1007/510682.011.9472z
- Clark, P y Evans, C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445 – 453.
- Cornet, A. 1985. *Las Cactáceas de la Reserva de la Biósfera de Mapimí*. Instituto de Ecología A.C., Ciudad de México. México.
- Crawley, M. J. 1997. *Plant Ecology*. 2º edición. Blackwell Science. Oxford.

- Cresswell, J; Bassom A; Bell S; Collins S; Kelly, T. 1995. Predicted pollen dispersal by honey-bees and three species of bumble-bees foraging on oil-seed rape: a comparison of three models. *Functional Ecology* 9:829–841.
- Dauber, J; Biesmeijer, J; Gabriel, D; Kunin, W; Lamborn, E; Meyer, B; Nielsen, A; Potts, S; Roberts, S; Sober, V; Settele, J; Steffan-Dewenter, I; Stout, J; Teder, T; Tscheulin, T; Vivarelli, D y Petanidou, T. 2010. Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach. *Journal of Ecology* 98. 188 – 196.
- De Jong, T. J; Waser, N. W; Price, M. V y Ring, R.M. 1992. Plant size, geitonogamy and seed set in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 89: 310 -315.
- Dick, C. 2001a. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences* 268: 2391-2396. En: Dick, C., Etchelecu, G., Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian forest. *Molecular Ecology* 12: 753 – 764.
- Dick, C. 2001b. Habitat change, African honeybees and fecundity in the Amazonian tree *Dinizia excelsa* (Fabaceae). In: *Lessons from Amazonia: the Ecology and Conservation of a Fragmented Forest* (eds Bierregaard RO, Gascon C, Lovejoy TE, Mesquita R), pp. 146-157. Yale University Press, New Haven. En: Dick, C., Etchelecu, G., Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian forest. *Molecular Ecology* 12: 753 – 764.
- Dick, C., Etchelecu, G., Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian forest. *Molecular Ecology* 12: 753 – 764.
- Donnelly, K. 1978. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest-neighbor distance. In *Simulation studies in archaeology* Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.

- Eckert, G. C. 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology* 81: 532–542.
- Elliot, S y Irwin, R. 2009. Effects of flowering plant density on pollinator visitation, pollen receipt, and seed production in *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 96: 912 – 919.
- Everitt, B. 1977. The analysis of contingency tables. Chapman & Hall, Gran Bretaña.
- Fenster, C., Hassler, C. y Dudash, M. 1996. Fluorescent dye particles are good pollen analogs for hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany* 74: 189-193.
- Ghazoul, J. 2007. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews* 80.
- Golubov, J; Mandujano, M.C., Martínez, A; López-Portillo, J. 2009. Bee diversity on nectarful and nectarless honey mesquites. *Journal of Insect Conservation* 14: 217-226.
- Handel, S. N. 1985. The intrusion of clonal growth patterns on Plant breeding systems. *The American Naturalist* 125: 367-384.
- Harder, L; Williams, N; Jordan, C y Nelson, W. 2001. The effects of floral design and display on pollinator economics and pollen dispersal. *Cognitive ecology of pollination; animal behavior and floral evolution* 2001. 297 – 318.
- Harder, L. y Barret, S. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. En: Barret, S. y Lloyd, D. 1996. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman and Hall. E.U.A. Nueva York. pp: 140–190.
- Harder, L. y Barret, S. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press. 370 pp.
- Heithaus, E. R; Fleming, T y Opler, P. 1975. Foraging patterns and resource utilization on seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841 – 854.
- Kachigan, S. K. 1986. *Statistical Analysis: An Interdisciplinary Introduction to Univariate & Multivariate Methods*. Radius Press. E.U.A. Nueva York. 589 pp.

- Karron, J; Thumser, N; Tucker, R; Hessenauer, A. 1995. The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* 75:175–180.
- Kimura, M. y Weiss, G. H. 1964. The stepping stone model of population structure and decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49: 561-576.
- Krebs, J. C. 1999. *Ecological Methodology*, 2<sup>o</sup>. Addison Wesley Longman, Inc. E.U.A. 620 pp.
- Lertzman, K. P. 1981. Pollen transfer: Processes and consequences. M.S. Thesis. Univ. British Colombia, Vancouver, Canada. En: Campbell, D y Wasser, N. 1989. Variation in pollen flow within and among populations of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 43: 1444–1455.
- Levin, D. A. 1977. The organization of genetic diversity in *Phlox drummondii*. *Evolution* 31: 477-494.
- Levin, D. A. 1981. Dispersal versus gene flow in plants. *Annals of the Missouri botanical garden* 68: 233 – 253.
- Levin, D. A. y Kerster, H. W. 1968. Local gene dispersal in *Phlox*. *Evolution* 22: 130–139.
- Levin, D. A. y Kerster, H. W. 1969a. Density-dependent gene dispersal in *Liatris*. *The American Naturalist* 103: 61–74.
- Levin, D. A. y Kerster, H. W. 1969b. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution* 23: 560–571.
- Levin, D. A. y Kerster, H. W. 1974. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsonii*. *Nature* 227: 294-297.
- Linhart, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen in Hummingbird-pollinated *Heliconia*. *The American Naturalist* 107: 511-523.
- Lovett-Doust, J. y Lovett-Doust, L. 1988. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies* Oxford University Press. E.U.A, Nueva York.
- MacArthur, R y Pianka, E. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100: 603 – 609.

- Mandujano, M; 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. *Journal of Ecology* 86: 911–921.
- Montaña, A. C. 1988. Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biósfera de Mapimi. Instituto de Ecología A.C. México, D.F.
- Montaña, A. C. 1990. A floristic-structural gradient related to land forms in the southern Chihuahuan desert. *Journal of Vegetation Science* 1: 669–674.
- Mustajarvi, K; Siikamaki, P; Rytönen, S; Lammi, A. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89:80–87.
- Muraeski, D. 1987. Floral resource variation, pollinator response, and potential pollen flow in *Psiguria warszewiczii*. *Ecology* 68: 1273 – 1282.
- Neal, P. R. y Anderson, G. J. 2005. Are ‘mating systems’ ‘breeding systems’ of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? Or is it the other way around? *Plant Systematic and Evolution* 250: 173-185.
- Palleiro, N; Mandujano, M. y Golubov, J. 2006. Aborted Fruits of *Opuntia microdasys* (Cactaceae): insurance against reproductive failure. *American Journal of Botany* 93: 505-511.
- Pinkava, D. J; McGill, L. A. y Reeves, T. 1977. Chromosome numbers in some cacti of western North America-III. *Bull Torrey Bot Club* 104: 105-110.
- Piña, H; Montaña, C y Mandujano, M. C. 2007. Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology* 3: 305–313.
- Price, M. V. y Waser, N. M. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* 277: 294-296. En: Campbell, D y Wasser, N. 1989. Variation in pollen flow within and among populations of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 43: 1444–1455.
- Pyke, G. 1978a. Optimal foraging in Hummingbirds: Testing the marginal value theorem. *American Zoologist* 18: 739-752.



- Pyke, G. 1978b. Optimal foraging in bumble bees and coevolution with their plants. *Oecologia* 36: 281-293.
- Richards, A. 1997. Plant breeding systems: Pollination biology and gene flow Chapman and Hall. 2° edición. Gran Bretaña. 147-194.
- Robertson, A. 1992. The relationship between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in *Myosotis colensoi* (Kirk) Macbride (Boraginaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 46: 33-349.
- Roubik, D. 2002. The value of bees for the coffee harvest. *Nature* 417: 708.
- Santa Anna-Aguayo, A. Martínez, A. García-Franco, J. Díaz-Castelazo, C. Ruíz-Montiel, C. Álvarez, C y González-Gálvez, J. 2011. Interacciones antagónicas de *Apis mellifera* y *Diadasia* sp. en flores de *Opuntia huajuapensis*. En: Tercer Congreso mexicano de ecología: los retos de la investigación ecológica ante la problemática ambiental. Boca del Río, Veracruz, México. 2011.
- Schaal, B. 1978. Density dependent foraging on *Liatris pycnostachya*. *Evolution* 32 (2). 452 – 454.
- Schaal, B. 1980. Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. *Nature* 284: 450-451.
- Schlising, A. y Turpin, R. 1971. Hummingbird dispersal of *Delphinium cardinale* pollen treated with radioactive iodine. *American Journal of Botany*. 58: 401-406.
- Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behaviour and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution*. 34: 934-943.
- Schmitt, J. 1983. Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. *Evolution* 37: 1247-1257.
- Snow, A; Spira, T; Simpson, R. y Klips, R. 1996. The ecology of geitonogamous Pollination en: Barret, S. y Lloyd, D. 1996. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman and Hall. E.U.A. Nueva York. 191-216.

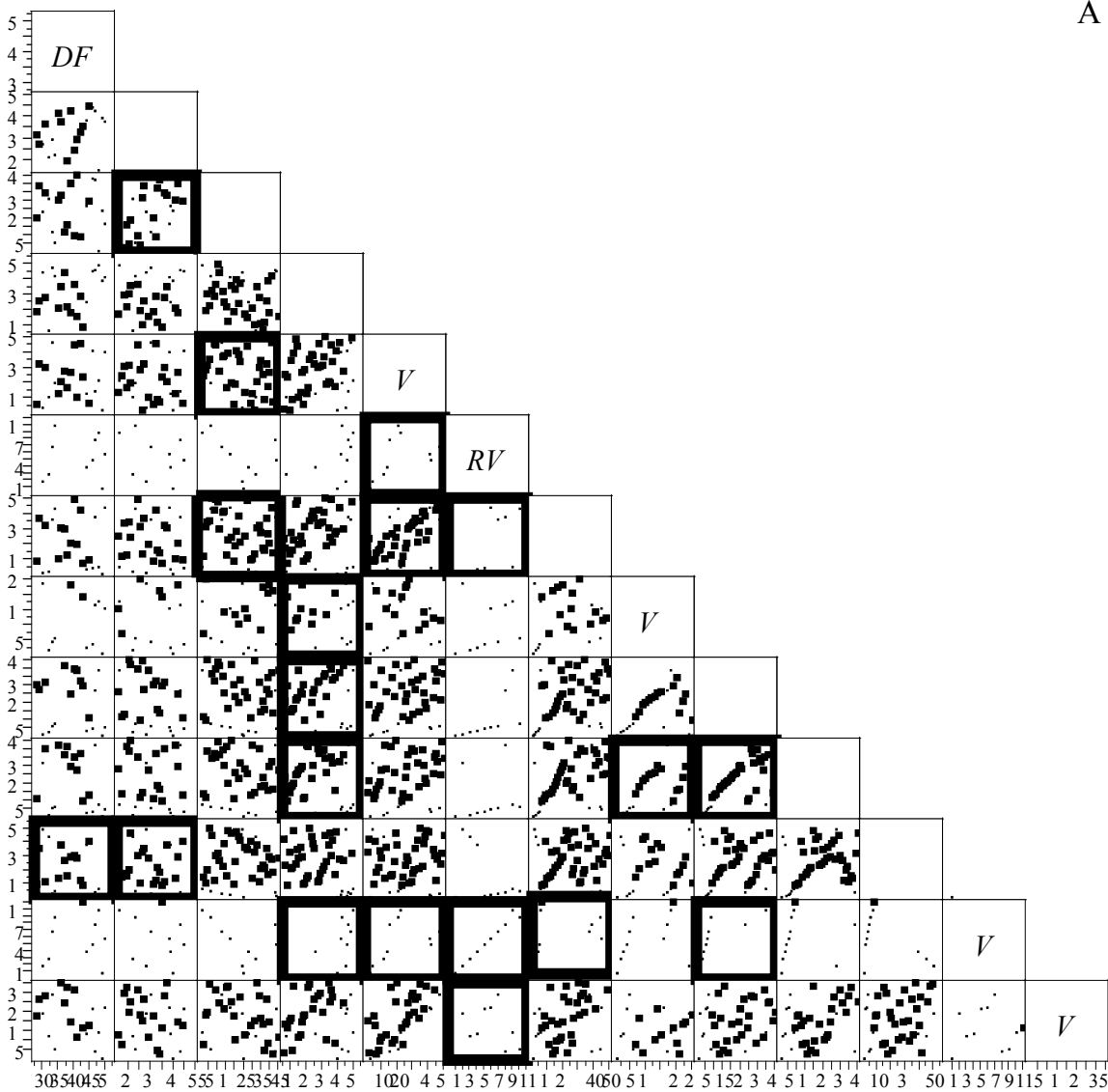
- Sokal, R. R. y Oden, N. L. 1978. Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biological Journal Linnean Society* 10: 229–249.
- Sokal, R.R y Rohlf, J. F. 1995. *Biometry*. W.H. freeman and company. 3° edición. E.U.A.
- Stacy, E; Hamrick, J; Nason, J; Hubbel, S. P; Foster, R. B y Condit, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *The American Naturalist* 148: 275-298.
- Stickler, K. 1979. Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology* 60: 998 – 1009.
- Stockhouse, R. 1976. A new method for studying pollen dispersal using micronized fluorescent dusts. *American Midland Naturalist* 96: 241-245.
- Thomson, J. 1981. Spatial and temporal components of resource assessments by flower-feeding insects. *Journal of Animal Ecology* 50: 49 – 59.
- Thomson, J., Price, M., Waser, N. y Stratton, D. 1986. Comparative studies of pollen and fluorescent dye transport by bumble bees visiting *Erythronium grandiflorum*. *Oecologia* 69: 561-566.
- Waddington, K. 1980. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. *Oecologia* 44. 199 – 204.
- Waser, N. y Price, M. 1982. A comparison of pollen and fluorescent dye carryover by a natural pollinator of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 63: 1168–1172
- Waser, N. M. 1988. Comparative and dye transfer by pollinators of *Delphinium nelsonii*. *Functional Ecology* 2: 41-48.
- Wolf, A. T; Harrison, S. P. y Hamrick, J. L. 2000. Influence of habitat patchiness on genetic diversity and spatial structure of Serpentine endemic plant. *Conservation Biology* 14: 454-463.
- Wright, S. 1943. Isolation by Distance. *Genetics* 28: 114 -138. En: Morris, W. 1993. Predicting the consequences of plant spacing and biased movement for pollen dispersal by Honey bees. *Ecology* 14: 493–500.
- Zar, J. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson. 5° edición. E.U.A.

## 9 Apéndice.

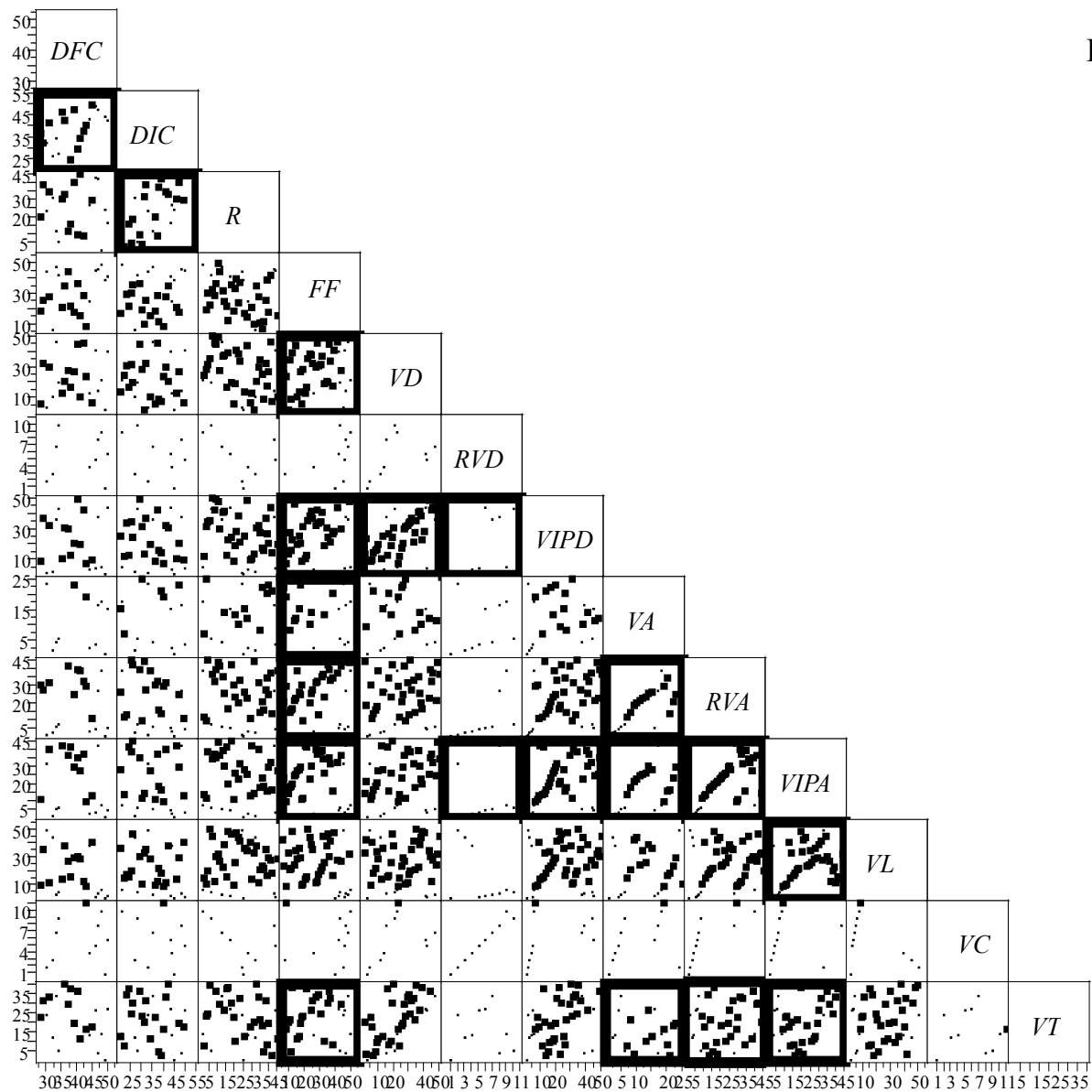
Correlación de las 15 variables de respuesta utilizadas en los análisis de regresión múltiple mostrados en el apartado de resultados. *DFC*: Densidad Floral total de la parcela circular, *DIC*: Densidad de individuos reproductivos totales de la parcela, *R*: Índice de agregación Clark y Evans, *FF*: Número de flores de la planta focal, *VD*: Frecuencia de visitas de *Diadasia rinconis* a la planta focal, *RVD*: Frecuencia de visitas múltiples de *Diadasia rinconis* a una flor, *VIPD*: Frecuencia de visitas de *Diadasia rinconis* intraplanta, *VA*: Frecuencia de visitas de *Apis mellifera* a la planta focal, *RVA*: Frecuencia de visitas múltiples de *Apis mellifera* a una flor, *VIPA*: Frecuencia de visitas de *Apis mellifera* intraplanta, *VL*: Frecuencia de visitas de *Liturgopsis litoralis* a la planta focal, *VC*: Frecuencia de visitas de *Centris paracentris caesalpiniae* a la planta focal, *VT*: Frecuencia de visitas de todos los polinizadores a la planta focal.

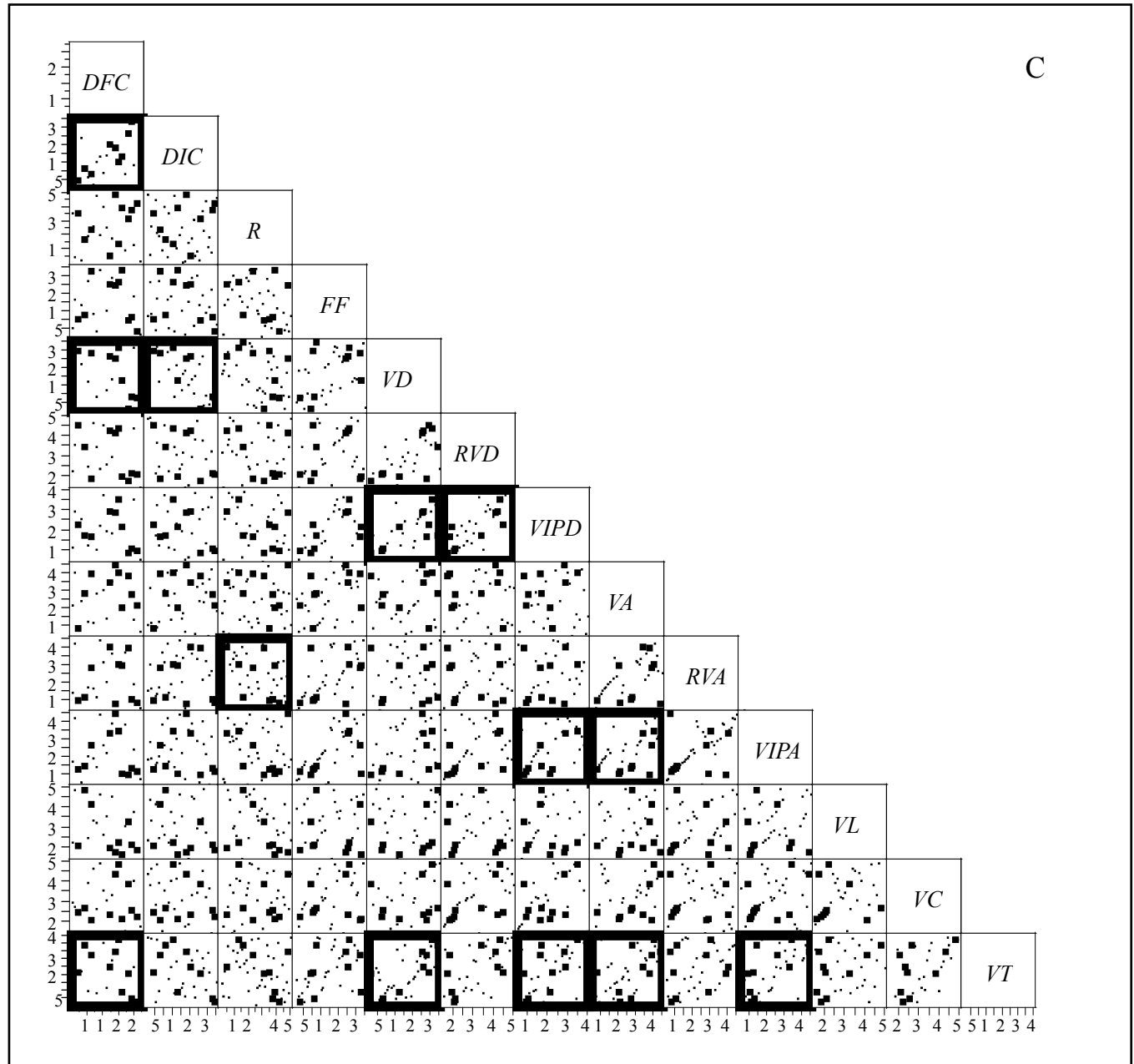
En las figuras se muestran las correlaciones correspondientes a la semana 1 (A), semana 2 (B), semana 3 (C), semana 4 (D) y a todo el periodo floral (E). Los cuadros que presentan el borde engrosado son aquellas variables con una correlación significativa;  $p < 0.05$ .

A



B





D

