



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Biología reproductiva de
Opuntia cantabrigiensis Lynch (Cactaceae)
en la localidad de Cadereyta de Montes,
Querétaro, México.**

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

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

REBECA HERNÁNDEZ PEÑA



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO
SÁNCHEZ.**

2016

Ciudad Universitaria, CDMX.



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:
Hernández
Peña
Rebeca
biol.rebeca.hdzp@ciencias.unam.mx
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
309185961

1. Datos del tutor:
Dra.
María del Carmen
Mandujano
Sánchez

2. Datos del sinodal 1:
Dra.
Sonia
Vázquez
Santana

3. Datos del sinodal 2:
Dra.
Concepción
Martínez
Peralta

4. Datos del sinodal 3:
M. en C.
Héctor Javier
Tapia
Salcido

5. Datos del sinodal 4:
M. en C.
Octavio
González
Caballero

6. Datos del trabajo escrito:
Biología reproductiva de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae) en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.
73 p.
2016.

Dedicatoria

A mi abuelito, por ser el hombre más noble, inteligente, honesto y trabajador; por siempre mi ejemplo de vida.

A mi abuelita, por su comida deliciosa y sus consejos.

A mis padres, por su apoyo y comprensión.

A mi hermano y a Johnny por su alegría y entusiasmo.

A L. A. por ser una dulce compañía durante esta etapa de mi vida.

A mis amiguitas Laura, Oralia y Rocío por todos los buenos momentos.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por la dirección de esta tesis. Al laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que prestó sus instalaciones para realizar este trabajo.

Este proyecto se realizó gracias al financiamiento del proyecto PAPIIT-UNAM IN207411-3, SEP-Conacyt 221362 y del presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM, otorgados a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Al taller de “Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos” de la Facultad de Ciencias, UNAM, donde se realizó la tesis bajo la asesoría de los profesores que allí participan: el Dr. Zenón Cano Santana, el Dr. Víctor López Gómez, la M. en C. Irene Pisanty Baruch, el M. en C. Iván Castellanos Vargas, la M. en C. Rosa Mancilla Ramírez y la Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños.

Agradezco la disposición y el tiempo que brindaron, M. en C. Aldanelly Galicia Pérez, Biól. Hugo Altamirano, Biól. Linda Mariana Martínez Ramos, Mariana Cano Rodríguez y Luis Ángel Jiménez Santiago quienes me ayudaron en el trabajo de campo y en la elaboración de análisis.

Al personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes y en especial al Ing. Emiliano Sánchez, director, por el apoyo y las facilidades otorgadas.

Al Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz por su colaboración en la identificación taxonómica de los visitantes florales.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga y a la Lic. Anabel Domínguez Reyes, por el apoyo en la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio.

A los miembros del jurado asignado para la revisión de este trabajo: Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. Concepción Martínez Peralta, M. en C. Héctor Javier Tapia Salcido y M. en C. Octavio González Caballero.

**« The love for all living creatures is the most noble
attribute of man »**

Charles Darwin.

ÍNDICE

a. Resumen	1
I. Introducción	2
1.1 Biología reproductiva de las angiospermas.....	2
1.2 Estrategias reproductivas.....	5
1.2.1 Sistema de apareamiento (<i>breeding system</i>).....	5
1.2.2 Sistema de cruzamiento (<i>mating system</i>).....	8
1.2.3 Depresión endogámica (δ).....	9
1.3 El género <i>Opuntia</i>	10
1.4 La polinización.....	12
II. Objetivos e hipótesis	15
III. Materiales y métodos	16
3.1 Especie de estudio.....	16
3.2 Sitio de estudio.....	17
3.3 Trabajo de campo y gabinete.....	18
3.3.1 Sistema de apareamiento (<i>breeding system</i>).....	18
3.3.1.1 Periodo de floración.....	18
3.3.1.2 Ciclo de apertura y longevidad floral.....	18
3.3.1.3 Morfometría floral.....	19
3.3.1.4 índice de entrecruza (OCI) y relación polen:óvulo.....	19
3.3.1.5 Viabilidad del polen.....	21
3.3.2 Sistema de cruzamiento (<i>mating system</i>).....	21
3.3.2.1 Experimentos de polinización controlada.....	21
3.3.2.2 Formación de frutos y semillas (<i>Fruit set</i> y <i>seed set</i>).....	23
3.3.2.3 Depresión endogámica (δ).....	23

3.3.2.4 Tasa de entrecruzamiento (<i>te</i>) y autofecundación (<i>S</i>).....	24
3.3.3 Visitantes Florales.....	24
3.3.3.1 Identificación de los visitantes florales.....	24
3.3.3.2 Actividad y frecuencias de visita.....	24
IV. Resultados.....	25
4.1 Sistema de apareamiento (<i>breeding system</i>).....	25
4.1.1 Periodo de floración.....	25
4.1.2 Ciclo de apertura y longevidad floral.....	26
4.1.3 Morfometría floral.....	27
4.1.4 índice de entrecruza (OCI) y relación polen:óvulo.....	28
4.1.5 Viabilidad del polen.....	29
4.2 Sistema de cruzamiento (<i>mating system</i>).....	31
4.2.1 Experimentos de polinización controlada.....	31
4.2.2 Formación de frutos y semillas (<i>Fruit set</i> y <i>seed set</i>).....	31
4.2.3 Depresión endogámica (δ).....	34
4.2.4 Tasa de entrecruzamiento (<i>te</i>) y autofecundación (<i>S</i>).....	34
4.3 Visitantes florales.....	35
4.3.1 Identificación de los visitantes florales.....	35
4.3.2 Actividad y frecuencias de visita.....	35
V. Discusión.....	41
5.1 Sistema sexual.....	41
5.2 Síndrome de polinización.....	49
VI. Conclusiones.....	53
Literatura consultada.....	54

RESUMEN

El estudio de la biología reproductiva de las plantas, es decir cómo funcionan las flores para promover la polinización y el apareamiento, es fundamental para entender la evolución de las angiospermas ya que determina la forma en la que transmite la información genética de una generación a la siguiente y cómo se establece una red de interacciones con polinizadores, visitantes florales y florívoros. La diversificación de las flores en cuanto a su forma y su función determinan una amplia variedad de sistemas de apareamiento y estrategias reproductivas. En el presente trabajo se estudió la biología reproductiva de un cactus clonal endémico de México, *Opuntia cantabrigiensis* en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, con el objetivo de determinar su sistema de apareamiento, sistema de cruzamiento y síndrome de polinización. Para establecer el sistema de apareamiento se examinaron características florales como la fenología reproductiva, el ciclo de apertura y cierre, medidas morfométricas, hercogamia, dicogamia, relación polen:óvulo, y viabilidad del polen. Se realizaron experimentos de polinización controlada (autocruza natural, autocruza manual, entrecruza y geitonogamia) siguiendo un diseño de bloques aleatorios para determinar el sistema de cruzamiento y estimar la presencia de depresión endogámica. Adicionalmente a partir de observaciones de actividad y colecta de individuos se caracterizó la identidad y frecuencia de los visitantes florales.

El período de floración de *Opuntia cantabrigiensis* en la localidad de Cadereyta de Montes duró de cinco a seis semanas iniciando en el mes de abril (2015 y 2016). La fructificación abarcó de mayo a julio y desde la antesis hasta la maduración de los frutos transcurrieron alrededor de 106 (± 0.253 EE) días. Las flores son actinomorfas, homógamas y diurnas, presentan hercogamia y su relación polen:óvulos es de $\approx 1,384:1$. Tienen un ciclo floral que dura 10 (± 0.17 EE) horas en promedio con un pico máximo de apertura del perianto entre las 12 y 13 h, lo cual coincide con la mayor receptividad del estigma y con una elevada frecuencia de visitas florales. El índice de entrecruza (OCI) indicó que *Opuntia cantabrigiensis* presenta un sistema de apareamiento de tipo xenógamo obligado, lo cual fue corroborado con los experimentos de polinización controlada, éstos mostraron que la especie requiere de vectores de transporte de polen porque es incapaz de autopolinizarse y sugieren la existencia de autoincompatibilidad parcial. Los tratamientos autogámicos no fueron exitosos pero los geitonogámicos sí, debido posiblemente a mutaciones somáticas o a variaciones en la recombinación. La tasa de entrecruzamiento ($te=0.96$) indica un sistema de entrecruza, además se encontró alta depresión endogámica a nivel de producción de frutos ($\delta=0.966$) y semillas ($\delta=0.52$). Los visitantes florales más frecuentes pertenecen a los géneros de abejas solitarias *Diadasia*, *Lithurge* y *Ceratina*; dadas las características y conductas florales halladas, se propone un síndrome de polinización por melitofilia.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Biología reproductiva de las angiospermas

Las angiospermas comprenden a todas las plantas con flor y constituyen el grupo más exitoso dentro del reino *Plantae* (Richards, 1986). Se postula que surgieron en el Jurásico tardío, tuvieron una rápida diversificación durante el Cretácico temprano y actualmente son dominantes en la mayoría de los ecosistemas de la Tierra (Dilcher, 2000). Constituyen un grupo monofilético con características particulares como la presencia de flores, óvulos contenidos en carpelos y doble fecundación con la formación de endospermo (Cevallos, 2013).

Algunas de las ventajas que presentan las angiospermas y que se relacionan con su éxito reproductivo y su amplia radiación y colonización son: flores hermafroditas y reducidas en tamaño para una fecundación más rápida, protección de los primordios seminales dentro de los carpelos y por último la polinización mayormente por zoogamia, la cual es más eficiente y económica que la anemogamia (Benítez *et al.*, 2006).

La flor es la unidad estructural y funcional especializada en la reproducción, está implicada en los fenómenos de polinización y fecundación y, por lo tanto, en todos los sucesos que conducen a la formación de frutos maduros y semillas (Cronquist, 1981). El periodo de floración está determinado por factores externos como la temperatura, el fotoperiodo y la humedad y por factores internos como hormonas y nutrientes (Cronquist, 1981; Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

Las flores típicas presentan cuatro verticilos: el cáliz constituido por sépalos, la corola por pétalos, el androceo por estambres y el gineceo por carpelos, todos éstos unidos al eje floral o receptáculo. Los dos primeros son elementos estériles asociados con funciones de protección, atracción de polinizadores y dispersión del polen, mientras que los dos restantes constituyen la sección fértil. El androceo está compuesto por esporófilas modificadas portadoras de sacos polínicos dentro de los cuales se forman los granos de polen. El gineceo representa el órgano reproductivo femenino integrado por un estigma, un estilo y una cámara ovárica que posee óvulos distribuidos en su interior (Wengier, 2008).

Las características florales de las plantas que son polinizadas por animales están

sujetas a presiones de selección que se relacionan con la efectividad en la dispersión del polen, y aseguran una máxima adecuación por medio de la producción de semillas viables. Estas características se interpretan como adaptaciones evolutivas que permiten una transferencia óptima de los gametos entre los individuos de una misma especie asegurando así la fecundación (Harder y Barrett, 1996).

En las angiospermas, los sistemas de reproducción sexual varían ampliamente y son complejos. Pueden ser clasificados en monomórficos, los cuales se caracterizan porque todos los individuos en una población presentan flores semejantes en cuanto a la expresión del sexo y polimórficos cuando los individuos de una población tienen flores de más de un tipo. Los sistemas sexuales monomórficos pueden tener flores exclusivamente bisexuales o individuos que presenten flores unisexuales masculinas y femeninas (monoico), o incluso individuos que presenten flores unisexuales mezcladas con bisexuales (ginomonoico, andromonoico y trimonoico). En los sistemas polimórficos, los individuos sólo pueden tener un tipo de flor, de tal modo que se requiere al menos de dos tipos de individuos para formar semillas; las flores presentes en esos individuos pueden ser unisexuales estrictamente (masculinas o femeninas) formando sistemas dioicos; o bien existir individuos bisexuales mezclados con unisexuales (Bawa y Beach, 1981).

El sistema reproductivo de las cactáceas incluye combinaciones de dos o más métodos reproductivos (sexual, asexual y clonal). Esta versatilidad, presente en algunos géneros de la familia, puede desempeñar un importante papel en la estrategia ecológica de adaptación a la aridez, ya que, al ser mediados por factores ambientales, sugieren que los sistemas genéticos pueden exhibir plasticidad fenotípica (Arias, 2013).

Dentro de los sistemas de reproducción sexual existe un gradiente continuo entre diferentes mecanismos, que van desde la autopolinización obligada, hasta la polinización cruzada obligada. Esta última es favorecida por alelos de autoincompatibilidad que generan patrones de flujo génico particulares (solo entre individuos que no presentan los mismos alelos) e impiden la autopolinización. Aparentemente, la evolución de estos sistemas de autoincompatibilidad ha evitado la endogamia y sus efectos negativos (Charlesworth y Charlesworth, 1987). Otra forma de reproducción es la clonal que, en las plantas con flor presenta una gran diversidad de

estrategias (o medios) tales como el desarrollo de estolones, bulbos y propágulos de diferentes tipos, que no son excluyentes de otras formas de reproducción. La principal ventaja evolutiva de la reproducción asexual y clonal, es el costo energético relativamente bajo, dado que no se necesita invertir en estructuras y procesos accesorios (producción de néctar, polen y flores). Se ha encontrado que la propagación clonal puede ser muy común en plantas de ecosistemas extremos como estepas, sabanas, marismas salobres, desiertos, acantilados y praderas alpinas, y llega a estar presente entre el 45 y 80% del total de las especies (Richards, 1986; Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011). La propagación clonal, usualmente permite una dispersión muy limitada, lo que podría ser una desventaja, sin embargo puede favorecer combinaciones de genes que fueron previamente producidos por reproducción sexual y que resultan ventajosos en cierto ambiente (Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011). La reproducción clonal es muy exitosa en algunas especies; sin embargo, en algunas circunstancias predomina la reproducción sexual, o bien un sistema facultativo donde se mezclan diferentes formas de reproducción (Arias, 2013).

La clonalidad tiene consecuencias sobre los patrones de flujo de polen, ya que si hay muchos organismos genéticamente iguales en cortas distancias, aumenta la geitonogamia, lo que conduce a una baja en la adecuación por depresión endogámica (Mandujano *et al.*, 2010).

El reclutamiento clonal frecuente puede reducir la entrecruza e incrementar la autocruza (por ejemplo la autogamia y la geitonogamia), determinando los niveles de variación y la estructuración genética de las poblaciones (Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011).

Las formas de crecimiento clonal son muy diversas, pero existen algunas clasificaciones que facilitan el entendimiento de esta variación. Tiffney y Niklas (1985) propusieron cuatro tipos principales de crecimiento clonal: (1) Establecido, dado por el inicio del desarrollo de un organismo individual a partir de un propágulo vegetativo; (2) Restaurativo, que se refiere a la reparación de un daño local en el individuo mediante la formación de callo, pero sin regeneración de órganos completos cuando éstos se pierden (3) Regenerativo, que es la reparación y el reemplazo de órganos dañados y (4) Reproductivo, dado por la multiplicación del individuo fisiológico donde se generan vástagos independientes. Estos autores también ordenan los tipos de

crecimiento clonal en ligado y no ligado, de acuerdo a las estructuras de conexión (Carrillo-Ángeles y Mandujano 2011).

1.2 Estrategias reproductivas

El estudio de la morfología de las flores proporciona información sobre el sistema reproductivo de las especies, que es parte inicial para el conocimiento de factores que determinan fases sucesivas dentro de su ciclo de vida. El proceso de fecundación de las plantas está mediado por los sistemas de cruce y apareamiento que dictan la forma de transmisión de la información genética de una generación a la siguiente, lo que, en última instancia, establece la estructura genética de las poblaciones (Mandujano *et al.*, 2010). La evolución y el éxito ecológico de los diferentes grupos de angiospermas está asociado a su eficiencia reproductiva, que incluye mecanismos de polinización, dispersión de semillas y establecimiento de plántulas (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

La reproducción sexual en las plantas con flor se puede analizar en dos niveles, el primero de ellos corresponde al estudio del sistema de apareamiento (*breeding system*) que se refiere a las características reproductivas (funcionales o morfológicas) a nivel de flor, individuo o población que brindan las oportunidades o condiciones para que se de la autogamia y/o la entrecruza (Wyatt, 1983; Richards, 1986; Vogler y Kalisz, 2001); el segundo nivel abarca el estudio de los sistemas de cruzamiento (*mating system*), que se refiere al patrón de transmisión de los genes a través de las generaciones para formar semillas (autocruza, entrecruza o un sistema mixto, este último combina autocruza y entrecruza en diferentes proporciones) (Brown, 1990). La diversificación que han tenido las flores en cuanto a su forma y su función está asociada con una amplia variedad de estrategias de apareamiento y sistemas reproductivos (Eguiarte *et al.*, 2007; Mandujano *et al.*, 2010).

1.2.1 Sistema de apareamiento (*breeding system*)

La reproducción involucra el proceso previo y posterior a la polinización, que se traduce en la fecundación de los óvulos. Existen estrategias asociadas a los sistemas reproductivos que promueven la fecundación cruzada, evitan los efectos negativos de la

endogamia y disminuyen el desperdicio del polen, por ejemplo: la dicogamia, la hercogamia y los sistemas de incompatibilidad que impiden la autofecundación (Lloyd, 1979; Lloyd y Webb, 1986; Eguiarte *et al.*, 1992). La dicogamia es la separación temporal de las funciones masculinas y femeninas de una flor y, por sí misma, puede generar, en alguna proporción, fecundación cruzada. Así, existen especies protándricas, en las cuales primero se ofrece el polen y luego maduran los estigmas como se ha observado en el género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011). En las especies protóginas, el proceso es al revés: primero los estigmas maduran o son receptivos y posteriormente el polen se libera de las anteras. Sin embargo, si no todas las flores de una planta funcionan sincrónicamente con estas fases, puede haber geitonogamia, que es autofecundación con polen de la misma planta, aunque de otra flor (Lloyd, 1979; Lloyd y Barret, 1996; Eguiarte, 1990; Bertin, 1993).

La hercogamia, se refiere a la separación espacial entre las funciones masculinas y femeninas de una flor hermafrodita (Lloyd, 1979; Lloyd y Webb, 1986), característica reportada por ejemplo en *Opuntia imbricata* (Mc Farland *et al.*, 1989) y *Peniocereus striatus* (Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005). Se puede esperar que el grado de autofertilización disminuya mientras mayor sea la distancia entre la parte femenina y la masculina. Así mismo, existen plantas con flores masculinas y femeninas de manera separada dentro del mismo individuo (monoicas), o en individuos masculinos y femeninos (dioicas). El dioicismo es más común en plantas que son polinizadas por el viento, por insectos pequeños y generalistas, así como por vertebrados (Eguiarte, 1990), aunque hay ejemplos en cactáceas donde poblaciones dioicas son polinizadas por insectos como ocurre en *Opuntia robusta* (del Castillo y González-Espinosa, 1988; del Castillo y Trujillo-Arqueta, 2009).

Los múltiples diseños florales, tienen una influencia directa en la frecuencia con la que se unen los gametos de los individuos no emparentados para formar un cigoto. Por ejemplo, las flores hermafroditas que son autocompatibles y presentan poca hercogamia aumentan las posibilidades de autofecundación y en consecuencia de endogamia, pues se incrementa la interferencia polen-estigma (Lloyd, 1979; Lloyd y Webb, 1986). En cambio, la fecundación cruzada se promueve con diseños florales especializados (como polimorfismo estilar o heterostilia) y/o cuando la cantidad de

polen aumenta. Por lo tanto, dichos atributos florales tienen una repercusión directa sobre la distribución de la diversidad genética de las poblaciones, pues aumentan o reducen la endogamia (Holsinger, 2000) y/o la interferencia (Lloyd, 1979).

En términos generales, la determinación del sexo tiene dos componentes, uno genético y otro ambiental. En muchas plantas el componente genético es importante. Tal es el caso de especies dioicas que poseen cromosomas sexuales, al igual que la mayor parte de los animales (Richards, 1986). El diocismo es secundario y se obtiene por la supresión de un sexo en una flor; por ello en muchas poblaciones dioicas se pueden encontrar vestigios del otro sexo, como se observa en *Opuntia stenopetala* (Orozco-Arroyo *et al.*, 2012; Flores-Rentería *et al.*, 2013), en *O. robusta* (del Castillo y González-Espinosa, 1988; del Castillo y Trujillo-Arqueta, 2009) y en *Echinocereus coccineus* (Hoffman, 1992).

Ornduff (1969) sostiene que la disposición de los verticilos sexuales en las plantas, así como las variaciones en el tamaño de sus estructuras a través del tiempo han determinado la evolución de los sistemas reproductivos, tendiendo a la reducción del costo energético por flor al facilitar la autopolinización.

El sistema de apareamiento se puede evaluar con la proporción polen:óvulo (Cruden, 1973). Esta propuesta surge a partir de una revisión de las especies que producen diferente cantidad de polen y establece que conforme aumenta esta proporción se requiere de polinizadores y se espera una tendencia a la xenogamia (sistema en el que se requiere polinización con plantas diferentes). Así se ha señalado que los organismos xenógamos producen una mayor cantidad de granos de polen por óvulo que las especies autóгамas (Cruden 1973; Gibbs *et al.*, 1975).

Con base en las consideraciones anteriores, Cruden (1977) propone que la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas se ve acompañada por un decremento en la relación polen/óvulo por flor; y plantea que la hercogamia, la dicogamia y la apertura de la corola son caracteres esenciales para la determinación de los sistemas de apareamiento de las especies como son la cleistogamia, la autogamia (obligada y facultativa) y la xenogamia (obligada y facultativa). Sin embargo, esta hipótesis teórica que se construye a partir de las características florales puede no coincidir cuando se realizan experimentos de polinización, por ejemplo *O. tomentosa* es una especie que

presenta hercogamia y una relación polen óvulos de $\approx 721:1$; el índice de entrecruza indica que la especie es xenógama obligada, la proporción polen/óvulos corresponde con un sistema xenógamo facultativo y los experimentos de polinización concuerdan con un sistema de entrecruza mixto, ya que la especie presenta autocompatibilidad y además no requiere de polinizadores (Galicia-Pérez, 2013).

En la mayoría de las angiospermas, en especial aquellas que son xenógamas, los polinizadores son fundamentales en la reproducción ya que a través de su interacción con las plantas permiten el intercambio genético. En algunas plantas se presentan al mismo tiempo las dos estrategias (autogamia y xenogamia), ya que los individuos de las poblaciones realizan tanto autocruza como entrecruza y, además, se puede dar conjuntamente la reproducción clonal (Brown, 1990; Eguiarte *et al.*, 2007).

1.2.2 Sistema de cruzamiento (*mating system*)

Cuando la reproducción es sexual, los sistemas de cruza determinan la forma de transmisión de genes a la próxima generación, lo cual en última instancia será importante para la sobrevivencia de las poblaciones en ambientes estables o cambiantes. El sistema de cruza, además de las capacidades intrínsecas de las plantas para generar y desplazar sus gametos, depende de los polinizadores y del vecindario genético (Brown, 1990; Barrett y Harder, 1996; Mandujano *et al.*, 2010; Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011).

Los sistemas de cruza en las cactáceas incluyen tres categorías: predominantemente entrecruza, mixto y predominantemente autocruza (Mandujano *et al.*, 2010). La entrecruza parece haber evolucionado para evitar la autocruza y sus desventajas, favoreciendo una mayor variabilidad genética y una mejor sobrevivencia a largo plazo. Entre el cambio evolutivo de las plantas con flores hermafroditas autocompatibles a las dioicas o a las que presentan autoincompatibilidad (esporofítica o gametofítica) hay una gama de varios pasos de separación temporal y/o espacial de estructuras reproductivas y distintos niveles de depresión endogámica (Wyatt, 1983). Un sistema de cruzamiento por entrecruza promueve la variabilidad genética de la progenie en la población ya que el polen de distintas flores puede llegar a estigmas de otros individuos con la ayuda de vectores polinizadores. Algunas investigaciones han tenido como objetivo determinar si

existe un patrón en el tiempo entre los sistemas de cruce e identificar tendencias evolutivas. Para entender esta secuencia se han estudiado principalmente, la diversidad genética generada por cada sistema, los efectos de la depresión endogámica, y los mecanismos que evitan o facilitan cada proceso (Wyatt, 1983).

1.2.3 Depresión endogámica (δ)

Las cactáceas que habitan zonas áridas presentan de manera general un bajo reclutamiento de nuevos individuos a través de la vía sexual (Mandujano *et al.*, 2001). Este fenómeno es parcialmente explicado por una insuficiente o limitada producción de semillas que a su vez se relaciona con varios aspectos intrínsecos del sistema reproductivo. Otros factores que tienen influencia son la composición genética de la especie, el número de óvulos disponibles, así como su probabilidad de polinización, y la ausencia o ineficiencia de los polinizadores (Gigon *et al.*, 2000).

Cuando en una población ocurren apareamientos entre individuos emparentados o autofecundación en plantas hermafroditas, se dice que existe endogamia, la cual puede ser uniparental (autofecundación) o biparental (apareamientos entre parientes) (Abarca y López, 2007). Se ha propuesto que tanto la fecundación cruzada como la autofecundación pueden ser puntos estables y alternativos en la evolución de los sistemas reproductivos (Barret y Eckert, 1990).

Como una estrategia reproductiva para que una proporción de la progenie sea producto de la autofecundación y la otra parte de la fecundación cruzada (es decir, un sistema mixto) se han desarrollado una serie de combinaciones espacio-tiempo de las estructuras reproductivas, de esta manera se pueden obtener tanto las ventajas de la recombinación genética como el mantenimiento del genotipo parental que generalmente se encuentra adaptado a las condiciones ecológicas persistentes (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

La depresión por endogamia disminuye la viabilidad, el vigor y/o la adecuación de la progenie de cruces entre individuos emparentados respecto a los no emparentados (Waser, 1993). Esto se puede ver reflejado en un peso o tamaño disminuido en los frutos como se ha observado en *Ariocarpus fissuratus* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011), un menor número de semillas producidas como se ha visto en *Ferocactus*

robustus (Piña, 2000) y un porcentaje inferior de germinación y sobrevivencia de plántulas como ocurre en *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996). Sin embargo, cabe aclarar que de manera general no es una característica comúnmente reportada para el género *Opuntia* (Mandujano *et al.*, 2010).

Los sistemas reproductivos que presentan las especies, se relacionan con factores intrínsecos (como rasgos de historia de vida y filogenia) y extrínsecos (como ambiente e interacciones bióticas). Así, los niveles particulares de reproducción cruzada de una especie, resultan de la interacción que existe entre las condiciones ambientales locales y las características demográficas, de historia de vida y genética de las poblaciones (Orozco-Arroyo y Vázquez-Santana, 2013).

1.3 El género *Opuntia*

Las cactáceas cuentan con aproximadamente 93 géneros y 1400 especies (Guzmán *et al.*, 2003), comprenden cuatro subfamilias de plantas perennes Pereskioideae, Cactoideae, Opuntioideae y Maihuenioideae (Anderson, 2001; Hunt, 2006). Son autóctonas del continente americano donde se encuentran distribuidas especialmente en las regiones áridas y semiáridas. México, por sus peculiares condiciones de latitud, topografía y clima es posiblemente el país que alberga, la mayor cantidad de especies de esta familia (Rzedowski, 2006).

La subfamilia Opuntioideae es una de las más diversas en la familia Cactaceae; en ella se ubica el género *Opuntia*. México es el más importante centro mundial de riqueza del género (Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001; Guzmán *et al.*, 2003).

Se distribuye latitudinalmente desde Alberta, Canadá, hasta La Patagonia, Argentina; y longitudinalmente desde las Islas del Caribe, hasta las Islas Galápagos; altitudinalmente se puede encontrar desde el nivel del mar hasta los 3,400 m. Además, existen especies introducidas y naturalizadas en la cuenca del Mediterráneo, África, Asia y Oceanía (Anderson, 2001; Reyes-Agüero y Aguirre, 2006).

La riqueza del género *Opuntia* en México es muy amplia debido a factores como la evolución convergente de los caracteres vegetativos, la hibridación, la poliploidía, los síndromes de polinización y los procesos de domesticación (Scheinvar *et al.*, 2009).

Consecuentemente tiene una gran complejidad taxonómica, por lo que el número de especies en México varía según el autor (Tabla 1).

Las especies de *Opuntia* se caracterizan por poseer tallos articulados y planos con forma de raqueta (cladodios), pequeñas hojas caducas con formas cilíndricas y cónicas. Sus flores nacen generalmente en el ápice de los cladodios son solitarias, de pericarpelo globoso, sin un tubo conspicuo. Los frutos son carnosos, algunos secos al madurar, y las semillas miden de 3 a 12 mm de diámetro, están rodeadas por un falso arilo y son pardas (Bravo-Hollis, 1978).

Tabla 1. Riqueza del género *Opuntia* en México.

Autores	Número de Especies
Britton y Rose (1937)	58
Bravo-Hollis (1978)	66
Hunt (1999)	93
Anderson (2001)	181
Guzmán <i>et al.</i> (2003)	83
Scheinvar <i>et al.</i> (2009)	89

En las regiones tropicales se sugiere que los brotes florales inician cuando la temperatura media mensual excede los 16° C, en marzo y abril en el hemisferio Norte y en septiembre y octubre en el hemisferio Sur (Nerd y Mizrahi, 1995), para el género *Opuntia* la floración inicia comúnmente en primavera, abarcando de forma general los meses de marzo a julio y la fructificación se desarrolla de junio a septiembre (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

Las flores de *Opuntia*, al igual que otros miembros de la familia Cactaceae, son básicamente hermafroditas, de antesis diurna y con un solo día de duración o en algunos casos dos (del Castillo, 1999); tienen un sistema de apareamiento xenógamo facultativo con sistema de cruzamiento mixto y presentan autocompatibilidad (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). La polinización por abejas de tamaño medio, parece ser la condición ancestral. Sin embargo, algunas especies tienden hacia sistemas predominantemente exogámicos y otras hacia la autogamia (del Castillo, 1999; Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Mandujano *et al.*, 2010).

El éxito ecológico y evolutivo del género *Opuntia* puede ser explicado parcialmente en términos de las modalidades reproductivas. Básicamente, las dos variantes principales derivan morfológicamente de las areolas, ya que sus meristemas dan lugar a brotes para el crecimiento vegetativo, así como brotes para la producción de flores (Bowers, 1996; Mandujano *et al.*, 1996). La ventaja de la reproducción sexual en *Opuntia* es la producción de individuos genéticos únicos, que contribuyen a mantener la variabilidad genética de la especie, y la de la propagación clonal es el mantener los ambientes colonizados a través de genotipos exitosos (Mandujano *et al.*, 1996; Mandujano, 2007).

1.4 La polinización

Las plantas han desarrollado en el transcurso de la evolución una gran cantidad de atributos y estrategias para lograr una transferencia exitosa de sus gametos. Los polinizadores actúan como agentes selectivos de muchos caracteres reproductivos en las plantas (Campbell *et al.*, 1997). La polinización consiste en la transferencia de los granos de polen desde las anteras de los estambres hasta el estigma. Este proceso ha propiciado la evolución de adaptaciones que permiten dispersar el polen por medio de vectores abióticos externos como el viento y el agua o bien la coevolución con animales como aves, invertebrados, y mamíferos (Thompson, 1994). En el caso de la polinización por animales es necesario atraer a los polinizadores hacia las flores, lograr que colecten el polen y hacer que lo depositen sobre el estigma de esa u otras flores de la misma especie. Atributos como el color, el tamaño, la forma y el olor de las flores están directamente relacionados con la atracción de los polinizadores. Estos atributos se encuentran generalmente asociados con la presencia de recursos (néctar, polen,

aceites, fragancias y resinas); es decir, las flores emiten señales de atracción y refuerzan esa señal ofreciendo algún tipo de beneficio haciendo un intercambio para recibir y donar polen (Kearns *et al.*, 1998). De esta manera, los animales asocian un conjunto de atributos florales, con la presencia de alimento o algún otro tipo de recurso. Esta especialización en última instancia incrementa las probabilidades de que los polinizadores visiten flores con características similares y, por lo tanto, favorece la polinización cruzada (Domínguez y Pérez, 2013). Stebbins (1970) propone el “principio del polinizador más eficiente” en el que postula que la selección natural favorecerá aquellos rasgos morfológicos, fisiológicos o ecológicos de las plantas que sirvan para atraer a aquellos visitantes florales que polinizan de forma eficiente. Consecuentemente, según este principio la mayoría de las plantas deberían ser polinizadas por un grupo reducido de especies eficientes, fenómeno que es denominado especialización adaptativa mediada por polinizadores (Johnson y Steiner, 2000).

Algunas ideas que estructuran el estudio de las relaciones entre plantas y polinizadores son por ejemplo que la coevolución requiere especialización (Thompson, 1994), que los sistemas de polinización evolucionan rápidamente en respuesta a presiones selectivas que producen los polinizadores, o que existe una tendencia histórica de especialización de tal forma que las plantas más recientes son aquellas que estén más especializadas (Ollerton, 1999). Aunado a esto, los polinizadores relacionados filogenéticamente pueden ejercer presiones selectivas similares, ya que exhiben comportamientos y patrones de preferencias semejantes. Este razonamiento permitió que surgiera el concepto de síndrome de polinización, definido como el conjunto de rasgos florales que representan adaptaciones a tipos particulares de polinizadores (Faegri y Van Der Pijl, 1979). Así, a través del estudio y caracterización de los rasgos florales se puede inferir cuales son los principales polinizadores de cierta especie vegetal, y viceversa. La esencia del síndrome de polinización es, en resumen, la asociación de los caracteres florales entre sí, y con los polinizadores principales (Thomson *et al.*, 2000). Sin embargo, se ha observado que los sistemas de polinización generalistas son más frecuentes en la naturaleza de lo que concluyen los supuestos teóricos mencionados anteriormente, ya que las flores de muchas especies son visitadas por un grupo muy


numeroso y taxonómicamente diverso de organismos y en muchos casos, no existe una correlación positiva entre la abundancia y la eficiencia de los polinizadores de una determinada especie vegetal (Potts *et al.*, 2001).

Para el género *Opuntia* se propone una estrecha interacción con abejas como polinizador principal (Grant y Hurd, 1979b; del Castillo, 1999; Mandujano *et al.*, 2010). La relación que guardan las abejas silvestres con las angiospermas ocupa una posición clave en el mantenimiento y conservación de los ecosistemas tanto naturales como agrícolas (Daily, 1997). La riqueza de abejas de México se estima en 1,589 especies que están distribuidas en 153 géneros y 6 familias las que ordenadas de mayor a menor, según el número de especies, son: *Apidae*, *Andrenidae*, *Megachilidae*, *Halictidae*, *Colletidae* y *Melittidae* (Michener, 2000).






Las flores visitadas por abejas son capaces de reflejar la luz ultravioleta y producen néctar muy concentrado. Para el género *Opuntia* se ha reportado que los tépalos y el estigma grande y lobulado sirven como plataforma de aterrizaje y despegue de las abejas visitantes (Mandujano *et al.*, 1996). Los polinizadores también han desarrollado una larga lista de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten localizar, recolectar y consumir los recursos que ofrecen las flores (Domínguez y Pérez, 2013); por ejemplo las escopas y los pelos en el abdomen de abejas solitarias como *Diadasia* y *Megachile* (Michener, 2000).

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general:


-  Determinar el sistema de apareamiento, sistema de cruzamiento y síndrome de polinización de *Opuntia cantabrigiensis* en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.




Objetivos particulares:

-  Describir el sistema de apareamiento mediante la identificación del periodo de floración, el ciclo floral (apertura y cierre, longevidad), medidas de morfología floral y viabilidad del polen.
-  Identificar sincronías reproductivas temporales (dicogamia) y espaciales (hercogamia) y calcular la relación polen:óvulo.
-  Caracterizar el sistema de cruzamiento mediante la realización de experimentos de polinización controlada.
-  Evaluar si existe depresión por endogamia.
-  Identificar a los visitantes florales y estimar la frecuencia de visita para determinar el síndrome de polinización.

Hipótesis:

Si *Opuntia cantabrigiensis* presenta características reproductivas similares a otras especies del género entonces se espera que:

-  Presente flores diurnas de un solo día de apertura; su periodo de floración abarcará aproximadamente un mes iniciando en primavera.

-  Tendrá flores hermafroditas funcionales en ambos sexos, con anteras que abrirán junto con la flor y unas horas después los estigmas estarán receptivos, (protandria).
-  Se encontrará un sistema de cruzamiento de tipo mixto y un sistema de apareamiento xenógamo facultativo presentando autocompatibilidad.
-  Habrá diferentes especies de visitantes florales entre ellas abejas solitarias por ejemplo los géneros *Diadasia* y *Lithurge*; además de coleópteros y hormigas.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Especie de estudio:

En el presente trabajo se estudió la biología reproductiva de la especie *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Figura 1) (Cactaceae, Opuntioideae), Serie X Dillenianae Britton & Rose (Bravo Hollis, 1978). Es una planta de tipo arbustivo redondeado, de uno a dos metros de altura. Artículos (cladodios) orbiculares hasta ovados, de 12 a 20 cm de longitud, de color verde azulado pálido; hojas de color verde claro, caducas. Areolas distantes, grandes, con fieltro moreno y abundantes glóquidas. Espinas generalmente tres a seis, algo extendidas, aciculares, amarillas con la base rojiza, de 1.5 a 5 cm de longitud; glóquidas numerosas, grandes, amarillas y, por lo general, no agrupadas en haces. Flores de 5 a 6 cm de longitud, amarillentas con centros rojizos; areolas superiores del ovario provistas de numerosas glóquidas y de largas cerdas amarillentas; lóbulos del estigma verdes. Fruto globoso de 4 cm de diámetro, de color púrpura y pulpa carmesí. Semillas numerosas, pequeñas, de 4 mm de diámetro (Bravo-Hollis, 1978).

Se distribuye principalmente en los estados de San Luis Potosí, Hidalgo, Guanajuato, Jalisco y Querétaro (Guzmán *et al.*, 2003).

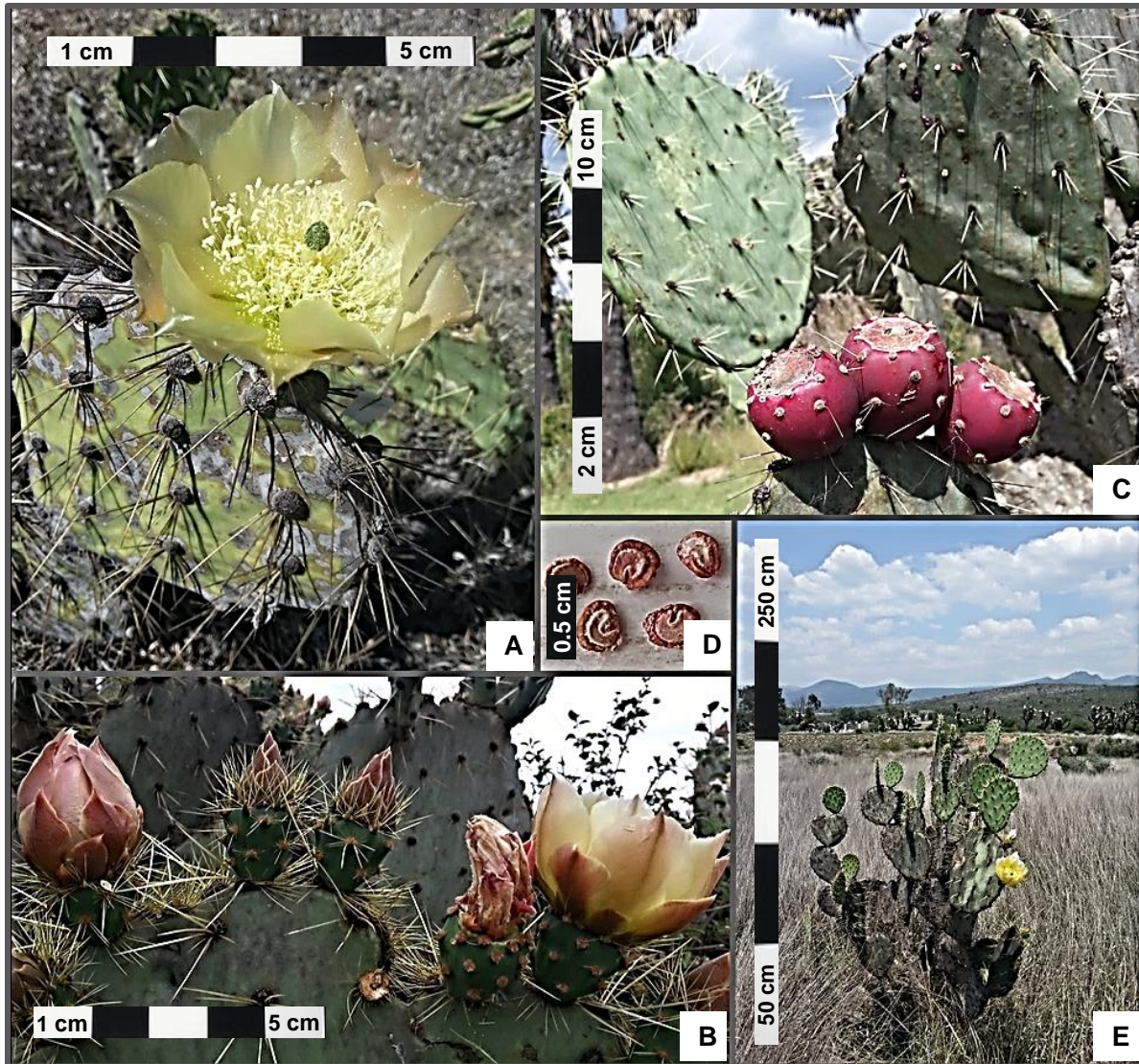


Figura 1. Especie de estudio: *Opuntia cantabrigiensis* en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro. Jardín Botánico Regional. **A:** Simetría radial o actinomorfa de la flor y detalle de areolas y espinas; **B:** Botones florales y flor en antesis; **C:** Frutos con 106 días de maduración; **D:** Semillas; **E:** Hábito arbustivo. **Fotos:** Hernández-Peña R.

3.2 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la parte silvestre del Jardín Botánico Regional del municipio de Cadereyta de Montes, "Ing. Manuel González de Cosío", (Figura 2) en el estado de Querétaro. La zona pertenece a la provincia florística árida que se conoce como Semidesierto Queretano-Hidalgense (Rzedowski 2006), ubicada en el extremo

sur del desierto Chihuahuense y se localiza entre los 20° 41' 15.8" latitud Norte y los 99° 48' 17.7" longitud Oeste, a una altitud de 2046 m. La vegetación natural corresponde a un matorral xerófilo crasicale. El clima es de tipo BS1 kw (w), semiseco templado con lluvias en verano, la temperatura anual oscila entre 12° C y 19 ° C. La precipitación promedio es de aproximadamente 550 mm anuales. El suelo es de origen volcánico y se presenta como una mezcla de vertisol pélico y feozem háplico.



Figura 2. Sitio de estudio: Jardín Botánico Regional “Ing. Manuel González de Cosío” en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

A: Entrada principal; **B:** Zona silvestre. **Fotos:** Hernández-Peña R.

3.3 Trabajo de campo y gabinete

3.3.1 Sistema de apareamiento (*breeding system*):

3.3.1.1 Periodo de floración

Para identificar el periodo de floración de *Opuntia cantabrigiensis* se tomaron registros de la cantidad de botones, flores y frutos por planta durante los meses de febrero a octubre de 2015, la muestra consistió en 30 plantas para determinar el patrón de fenología reproductiva de la especie.

3.3.1.2 Ciclo de apertura y longevidad floral

El ciclo de apertura y cierre se describió a partir de una muestra de 50 flores de diferentes plantas. El diámetro del perianto (mm) se midió desde las 10:00 h hasta las

21:00 h, en intervalos de una hora para registrar el comportamiento de las flores a lo largo de un día. Además, se registró si las flores abrían en días consecutivos.

3.3.1.3 Morfometría floral

Se colectó una muestra de 45 flores, cada una de plantas distintas, para ser fijadas en formaldehído, alcohol etílico, ácido acético y agua (FAA) y después tomar las medidas florales con un vernier digital (Figura 3). Se calculó la media y el error estándar para cada medida.

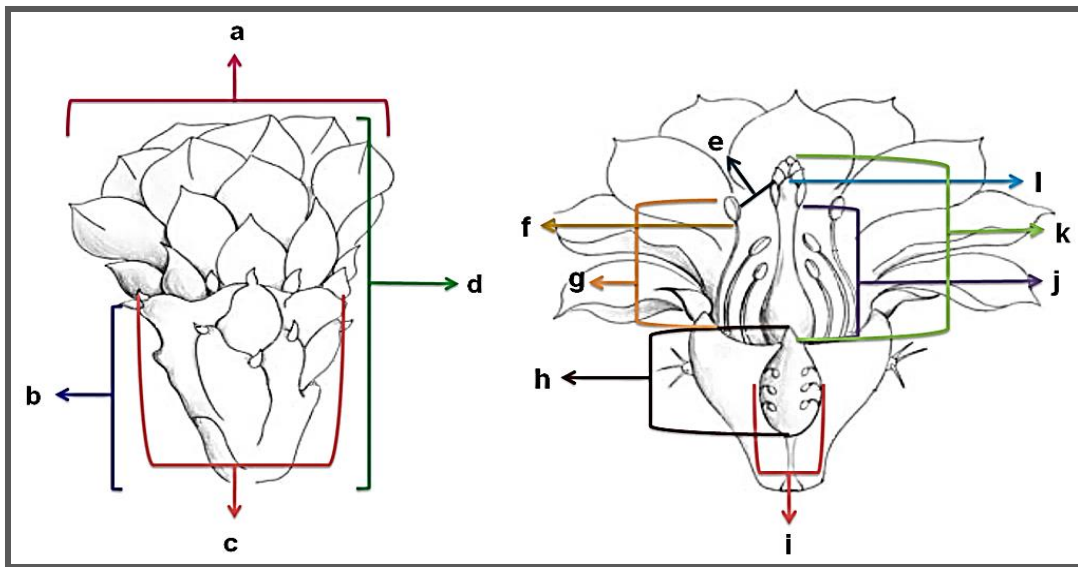


Figura 3. Parámetros morfométricos medidos en *Opuntia cantabrigiensis*: **a.** Apertura del perianto (mm); **b.** Longitud del pericarpelo (mm); **c.** Diámetro del pericarpelo (mm); **d.** Longitud de la flor (mm); **e.** Distancia mínima antera-estigma (mm); **f.** Número de estambres; **g.** Longitud de los estambres (mm); **h.** Diámetro polar de la cámara ovárica (mm); **i.** Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica (mm); **j.** Longitud del estilo (mm); **k.** Longitud estilo-estigma (mm); **l.** Número de lóbulos del estigma.

(Modificado de Mandujano *et al.*, 2010).

3.3.1.4 Índice de entrecruza (OCI) y relación polen:óvulo

El OCI se determinó a partir de tres parámetros: apertura de la corola (perianto), hercogamia y dicogamia (Cruden, 1977). De acuerdo con las características de la flor se le asigna un valor a cada parámetro y la suma de las tres categorías determina el sistema reproductivo de la especie (Tabla 2).

La hercogamia fue determinada a partir de la medición de la distancia mínima que existe entre las anteras y el estigma y mediante una prueba de *t* pareada que compara la longitud de los estambres y la longitud estilo-estigma por flor.

La dicogamia se estimó visualmente a partir del registro, por hora, de la dehiscencia de las anteras, la liberación del polen y de la presencia de exudados y/o adherencia del polen en el estigma (Mandujano *et al.*, 1996) en 30 flores de plantas distintas.

Tabla 2. Criterios de las características florales para la determinación del índice de entrecruza (OCI) propuesto por Cruden en 1977.

Apertura de la corola	1mm	0
	1-2mm	1
	2-6mm	2
	>6mm	3
Hercogamia	Si	1
	No	0
Dicogamia	Homogamia o Protoginia	0
	Protandria	1

Para estimar la relación polen-óvulo (P/O) se eligió una muestra de 45 flores, cada una de plantas distintas, en las cuales se contó el número de óvulos y granos de polen presentes en cada flor.

Para determinar el número de granos de polen se colectó una antera por flor en preantesis, después fue colocada en un tubo *Eppendorf*, se le añadieron 0.5 ml de agua y se procedió a agitar manualmente para facilitar el desprendimiento de los granos de polen de la antera. Con una cámara de *Neubauer* y un microscopio óptico se realizó el conteo de la totalidad de la solución contenida en el tubo (Mandujano *et al.*, 1996). La cifra obtenida se multiplicó por el número total de estambres por flor.

Los criterios para la determinación de los sistemas de apareamiento de acuerdo al OCI (Cruden, 1977) y a la relación P/O (Cruden y Lyon, 1985) se muestran en la Tabla 3.

Tabla 3. Correspondencia de los sistemas reproductivos florales con las categorías OCI de acuerdo a Cruden (1977) y la relación P/O propuesta por Cruden y Lyon (1985).

Sistema reproductivo	OCI	Relación P/O
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859.2:1

3.3.1.5 Viabilidad del polen

La viabilidad del polen se determinó con las técnicas de azul de anilina (Kearns y Inouye, 1993) y tinción de Alexander (1969). Durante la anthesis se colectaron 30 anteras, una por flor de plantas distintas, se extrajo el polen y se colocó en un portaobjetos donde se le añadió una gota de agua y una gota de colorante de lactofenol con azul de anilina y se dejó teñir por un minuto. La muestra fue observada en un microscopio óptico (10x): el polen viable se tiñe de azul oscuro mientras que el polen no viable adquiere una coloración azul claro. A partir de este conteo se obtuvo la proporción de granos de polen viables por antera. Adicionalmente para la técnica de tinción de Alexander, que contiene verde de malaquita y fucsina ácida, a una antera colocada en un portaobjetos se le añadió una gota del colorante y se pasó por la flama para acelerar la reacción. Se esperó un minuto y se procedió a observar en un microscopio óptico (10x): el citoplasma del polen viable se tiñe de color fucsia, mientras que, en el no viable únicamente se tiñe la pared de verde. En ambos casos se hizo el conteo de polen viable y no viable en cinco campos por antera seleccionados al azar.

3.3.2 Sistema de cruzamiento (*mating system*):

3.3.2.1 Experimentos de polinización controlada

Se realizaron cuatro tratamientos de polinización y un control (Tabla 4), con 30 repeticiones cada uno. Se seleccionaron 30 plantas al azar siguiendo un diseño de

bloques aleatorios en donde cada planta es un bloque. Se mantuvo la flor tratada en la planta hasta la fructificación. Adicionalmente para evitar la remoción de frutos en desarrollo por herbívoros y recolectores humanos, las flores se protegieron con bolsas de tul de 10 x 10 cm y con exclusiones de malla metálica que fueron cosidas a los tallos. Posteriormente, se colectaron los frutos maduros que fueron separados y etiquetados por individuo y tratamiento.

Tabla 4. Tratamientos realizados en las flores de *Opuntia cantabrigiensis*. Se muestra la simbología, el nombre del tratamiento y su forma de aplicación.

Símbolo	Tratamiento	Procedimiento
AN	Autogamia natural	Consistió en embolsar el botón floral en preantesis sin realizar ninguna manipulación y se permitió que de manera natural fuera autopolinizado.
AM	Autogamia manual	El botón floral se embolsó previo a la antesis, cuando la flor abrió se descubrió y se colocó, con un pincel, el polen de la flor sobre su propio estigma y se volvió a cubrir.
EN	Entrecruza	Se preparó una mezcla de polen de flores de 15 plantas diferentes. Durante la antesis el estigma se cubrió con un tubo de plástico para evitar la contaminación y la flor fue emasculada. Después al estigma se le agregó la mezcla de polen colectado previamente, se removió el tubo de plástico y se embolsó nuevamente.
GE	Geitonogamia	Cuando la flor abrió el estigma se cubrió con un tubo de plástico para evitar la contaminación y la flor fue emasculada. Posteriormente se le colocó, con un pincel, el polen de otra flor pero de la misma planta y al terminar se cubrió.
C	Control	Consistió en dejar que una flor tuviera contacto con los visitantes florales. Se embolsó al final del día, una vez que la flor cerró de manera natural, sin que hubiera ningún tipo de manipulación.

3.3.2.2 Formación de frutos y semillas (*Fruit set* y *seed set*)

Los frutos maduros obtenidos de los tratamientos de polinización (Tabla 4) fueron contabilizados, cosechados, pesados y se determinó su contenido de semillas. Se estimó el *fruit set* (proporción flores que se transformaron en frutos) y se obtuvo proporción de frutos formados a partir del número de tratamientos realizados. Por otro lado, el *seed set* se determinó de acuerdo al número de semillas formadas en cada fruto y se estimó también la proporción de semillas que se formaron a partir del número promedio de óvulos por flor (Kerns y Inouye, 1993).

Se tomó una muestra al azar de 60 semillas por tratamiento, las cuales fueron pesadas y se obtuvo la media y el error estándar.

Los datos de fructificación y número de semillas se analizaron con modelos lineales generalizados (GLM). Para el caso del *fruit set* se utilizó un modelo con distribución binomial y función de ligamiento *logit* para proporciones, mientras que para el *seed set* se empleó uno de distribución Poisson con función de ligamiento *log* para conteos. La diferencia entre tratamientos se evaluó con pruebas de contrastes ortogonales (Crawley, 1993).

Para realizar la comparación del peso de las semillas por tratamientos se realizó un ANOVA y una prueba de Tukey-Kramer.

3.3.2.3 Depresión endogámica (δ)

A partir de los resultados obtenidos en los tratamientos de polinización controlada (Tabla 4) se evaluó por separado la existencia de depresión por endogamia en la producción de frutos y semillas. Para ello se utilizó el inverso del cociente del éxito reproductivo en autocruza (W_s) entre el éxito reproductivo en entrecruza (W_x) (Charlesworth y Charlesworth, 1987):

$$\delta = 1 - W_s / W_x$$

Donde W_s : es el porcentaje de frutos o semillas que se obtuvieron en los tratamientos de autocruza y W_x : porcentaje de frutos o semillas obtenidas por entrecruza.

Valores de $\delta > 0.5$ indican la existencia de depresión endogámica y en valores de $\delta < 0.5$ no existe depresión por endogamia.

3.3.2.4 Tasa de entrecruzamiento (te) y autofecundación (S)

A partir de los resultados de los tratamientos de polinización controlada se calculó:

- a) Tasa de entrecruzamiento (te):

$$te = Wx / (Wx + Ws)$$

- b) Tasa de autofecundación (S):

$$S = Ws / (Wx + Ws)$$

El índice de entrecruzamiento puede tomar valores entre 0 y 1, las especies con autopolinización tendrán valores de cero o cercanos a él. En el caso de especies con entrecruza el resultado del índice será 1. Sistemas de cruzamiento mixtos tendrán un índice de 0.5. Por lo tanto, valores > 0.5 muestran tendencia hacia el sistema de entrecruza, mientras que los valores < 0.5 representa especies que se inclinan hacia la autofecundación (Mandujano *et al.*, 2010).

3.3.3 Visitantes florales

3.3.3.1 Identificación de los visitantes florales

Los visitantes florales de *O. cantabrigiensis* se colectaron con una cámara letal con acetato de etilo al 60%, se montaron con alfileres entomológicos y se preservaron fijos en cajas para su posterior identificación en el Instituto de Biología y con la ayuda de claves taxonómicas; se anotó para cada ejemplar la fecha, la hora de colecta y el tipo de actividad que realizaron en la flor.

3.3.3.2 Actividad y frecuencias de visita

En una muestra de 30 flores de plantas distintas de *O. cantabrigiensis* se observó a los visitantes que llegaban a la flor durante el día, desde la apertura de las flores hasta el cierre en intervalos de 2 horas con 20 minutos de observación.

Se registró el tipo de actividad que realizaban en la flor y si tenían contacto con el estigma y/o las anteras. A partir de los datos obtenidos se calcularon frecuencias de visita por género analizadas a partir de una tabla de contingencia χ^2 y una prueba de residuos ajustados (Everitt, 1997).

IV. RESULTADOS

4.1 Sistema de apareamiento (*breeding system*)

4.1.1 Periodo de floración

La floración de *Opuntia cantabrigiensis* en la localidad de Cadereyta de Montes en el 2015 comenzó en el mes de abril, tuvo una duración aproximada de 5 a 6 semanas con un pico máximo de antesis floral en la segunda quincena del mes de abril y finalizó en el mes de mayo con florecimientos menos abundantes.

Su periodo de fructificación abarcó los meses de mayo a julio (Figura 4).

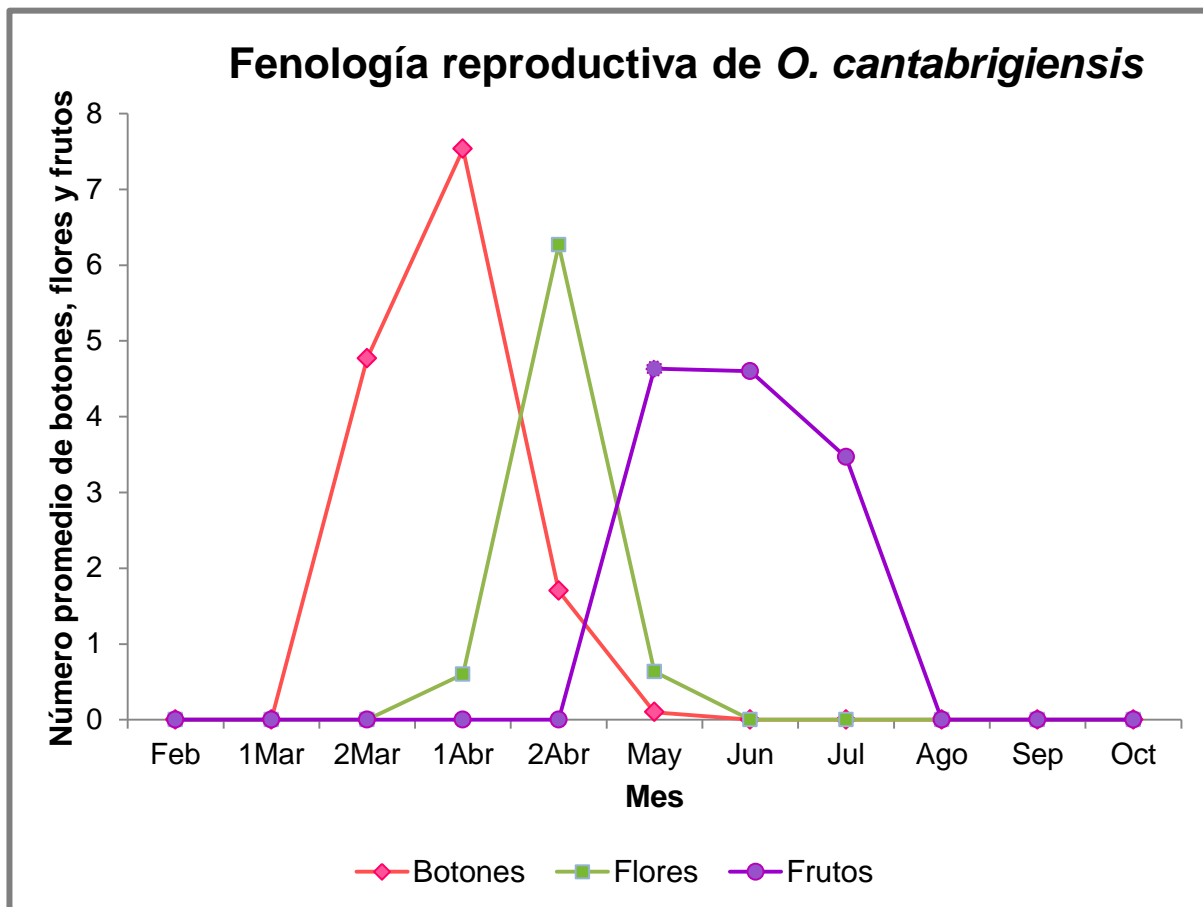


Figura 4. Fenología reproductiva de *Opuntia cantabrigiensis*, población ubicada en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

Número promedio de botones, flores y frutos ($n=30$ plantas) durante los meses de febrero a octubre de 2015.

4.1.2 Ciclo de apertura y longevidad floral

Las flores de la especie de estudio tuvieron un ciclo floral generalmente diurno con una duración de $10 (\pm 0.171 \text{ EE})$ horas que comenzó entre las 09:30 y las 10:00 h y mostró un cierre gradual que concluyó entre las 20:30 y las 21:00 h. Presentó un máximo de apertura del perianto entre las 12:00 y las 13:00 h el cual coincidió con la mayor cantidad de radiación solar recibida durante el día (Figura 5) y también con la mayor receptividad del estigma. Un pequeño porcentaje de flores (3-4%) presentaron un ciclo más largo de 11 a 12 horas que se desarrolló en dos días con una anthesis inicial entre las 16:30 y las 17:00 h, un cierre aproximado a media noche y una segunda apertura al día siguiente de las 09:30 a las 14:30 h.

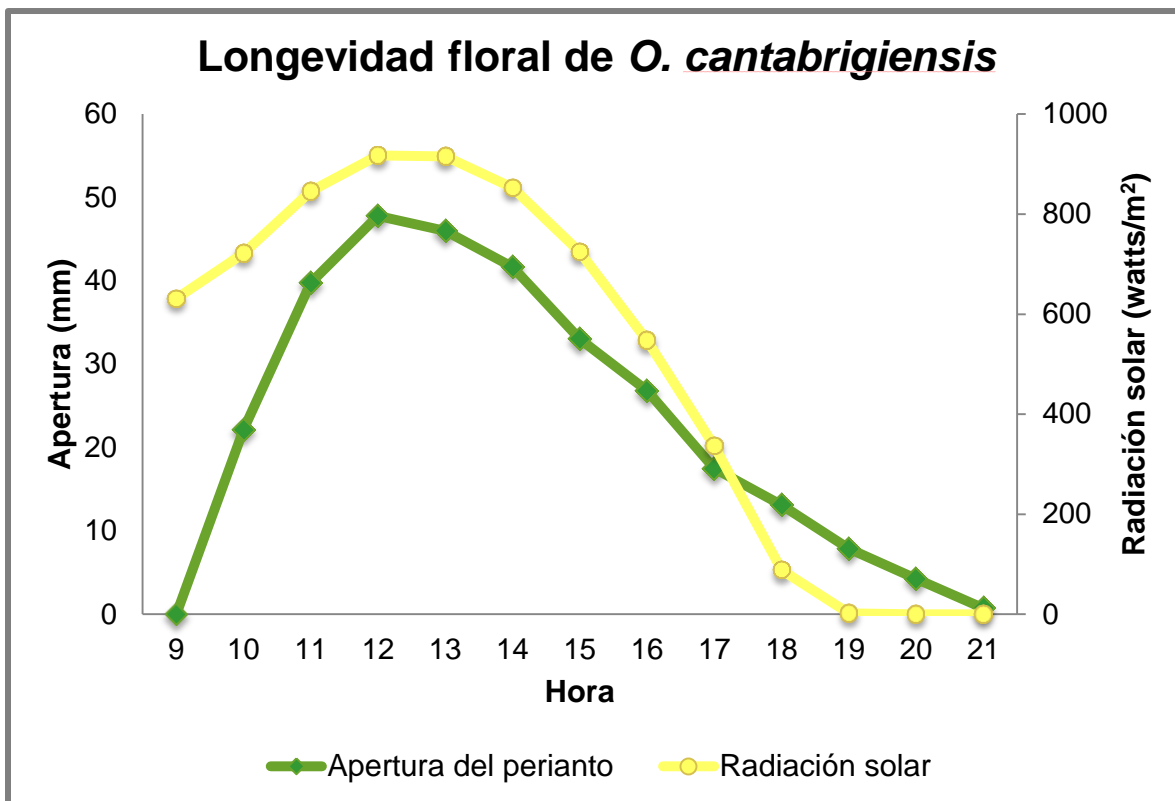


Figura 5. Ciclo de apertura y longevidad floral de *Opuntia cantabrigiensis*. Diámetro del perianto expresado en milímetros (mm) ($n=50$ flores). El pico máximo de apertura del perianto ocurre entre las 12:00 y las 13:00 h, lo cual coincide con el máximo de radiación solar recibida durante el día (watts/m^2): Datos de la estación meteorológica CEA-CONCYTEQ Weather underground, 2014.

4.1.3 Morfometría floral

A partir de las 45 flores colectadas de *O. cantabrigiensis* se determinó la media y el error estándar para cada parámetro morfométrico (Tabla 5).

Tabla 5. Medidas morfométricas obtenidas a partir de flores de *Opuntia cantabrigiensis* fijadas en FAA ($n=45$ flores), 2014.

Parámetro	Media	Error estándar
Longitud total de la flor (mm)	52.439	1.126
Longitud del pericarpelo (mm)	22.823	0.596
Diámetro del pericarpelo (mm)	23.484	0.492
Longitud del perianto (mm)	29.616	0.842
Apertura del perianto en fresco (mm)	43.576	2.217
Longitud estilo-estigma (mm)	25.262	0.391
Número de lóbulos del estigma	8.178	0.219
Diámetro ecuatorial de cámara ovárica (mm)	4.873	0.158
Diámetro polar de cámara ovárica (mm)	4.591	0.209
Longitud de cámara nectarial (mm)	3.326	0.133
Número de óvulos por flor	270.089	14.499
Longitud de los estambres (mm)	16.602	0.402
Número de estambres por flor	480.311	11.742
Número de granos de polen por antera	761.364	5.912

4.1.4 Índice de entrecruza (OCI) y relación polen:óvulo

A partir de los parámetros del índice de entrecruza (Tabla 2) se obtuvo lo siguiente:

- 🌵 La apertura máxima del perianto fue de 50.872 (± 1.943 EE) mm; ya que es mayor a 6 mm se le asignó un valor de tres.
- 🌵 La prueba de t pareada indicó que existen diferencias significativas entre la longitud de los estambres y la longitud estilo-estigma ($t=-25.84$; 44 gl; $P=3.10e^{-28}$). Además, la distancia mínima entre el estigma y las anteras fue de 2.049 mm. Con esto se muestra que existe separación espacial (hercogamia) entre las estructuras reproductivas por lo tanto se le asignó un valor de 1 (Figura 6).
- 🌵 Las observaciones de campo mostraron que la receptividad del estigma y la dehiscencia de las anteras ocurre de forma simultánea por lo que se le consideró homogama y se le añadió un valor de cero para este parámetro (Figura 7).

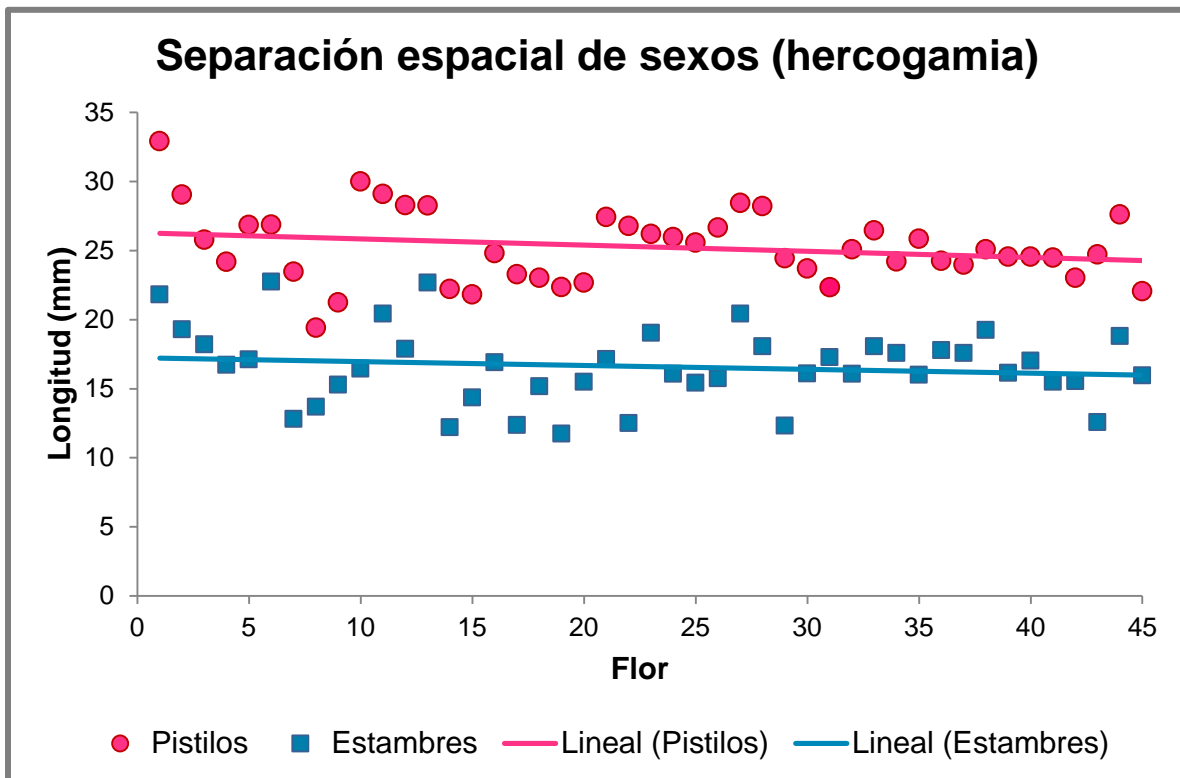


Figura 6. Separación espacial de sexos (hercogamia) de *Opuntia cantabrigiensis*. Comparación de la longitud de los estambres y la longitud estilo-estigma (mm) por flor ($n=45$ flores).

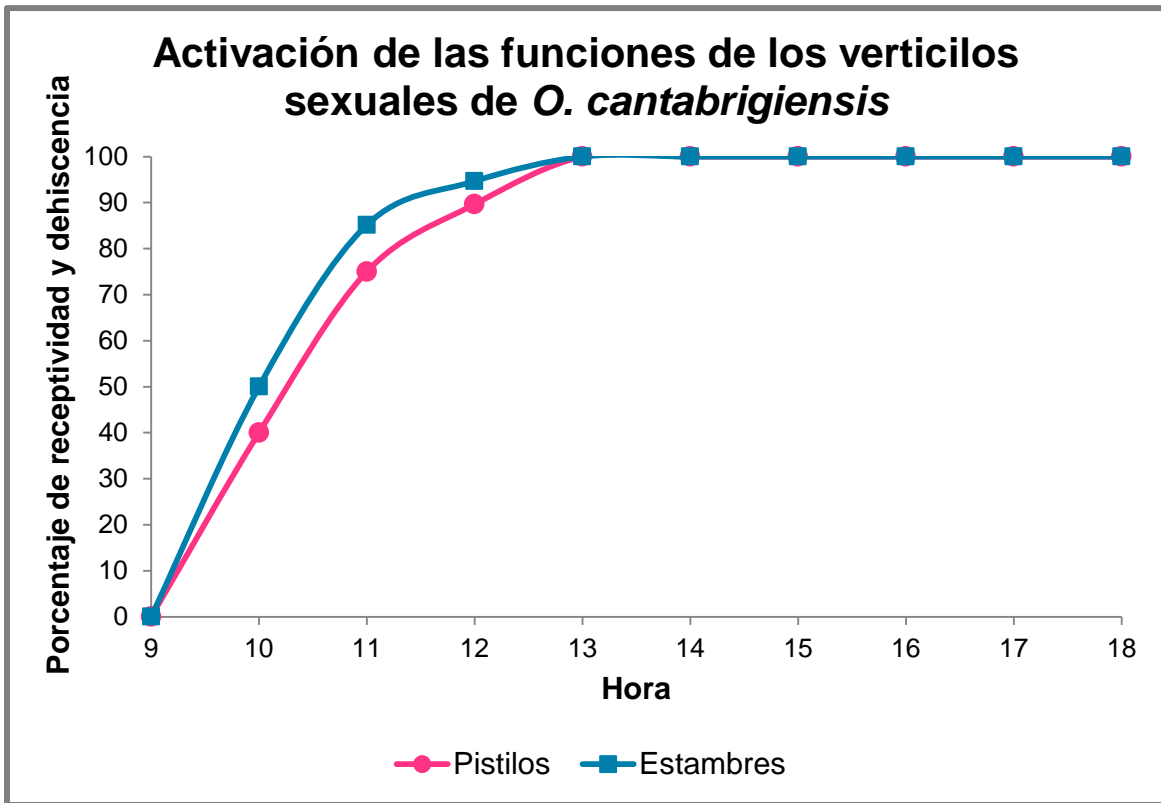


Figura 7. Activación de las funciones de los verticilos sexuales de *Opuntia cantabrigiensis*. (Homogamia). Porcentaje de receptividad de los pistilos y dehiscencia de los estambres desde las 9 h hasta las 18 h ($n=30$ flores).

La suma total arrojó un valor de cuatro. Debido a que cada flor posee en promedio 373,756.75 (± 5.911 EE) granos de polen y alrededor de 270.08 (± 14.499 EE) óvulos, la proporción obtenida es 1,383.82:1. Esta relación nos indica que *O. cantabrigiensis* presenta un sistema de apareamiento xenógamo obligado o estricto (Tabla 3) (Cruden, 1977).

4.1.5 Viabilidad del polen

El porcentaje de viabilidad de los granos de polen de *O. cantabrigiensis* evaluada con la técnica de lactofenol con azul de anilina fue de 90.96% (± 1.170 EE) (Figuras 8 y 9) mientras que con la tinción de Alexander se encontró que el 91.54% (± 1.466 EE) fueron viables (Figuras 8 y 9).

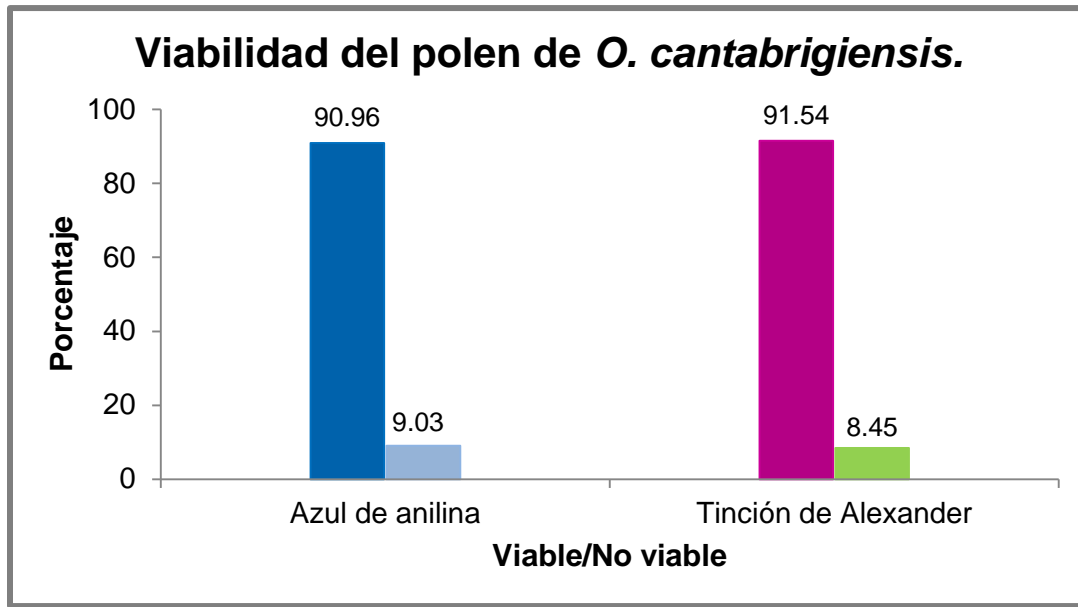


Figura 8. Porcentaje de viabilidad del polen de *Opuntia cantabrigiensis* con las técnicas de lactofenol con azul de anilina y tinción de Alexander ($n=30$ anteras), 2014.

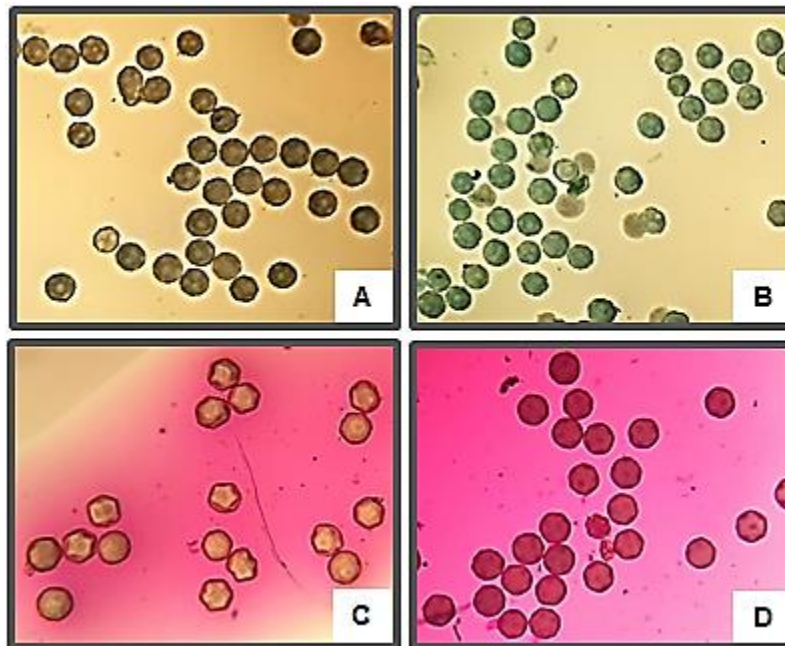


Figura 9. Detalle de granos de polen de *Opuntia cantabrigiensis* observados en un microscopio óptico (10x) con las técnicas de Azul de anilina **A:** Granos de polen no viables, **B:** Granos de polen viables. Tinción de Alexander **C:** Granos de polen no viables; **D:** Granos de polen viables. **Fotos:** Hernández-Peña R.

4.2 Sistema de Cruza (*mating system*):

4.2.1 Experimentos de polinización controlada

Se realizó el seguimiento de 150 flores (30 por tratamiento, de acuerdo al diseño de bloques aleatorios). Éstas se mantuvieron excluidas con bolsas de tul de 10 x 10 cm y cilindros de malla metálica (Figura 10) y fueron revisadas cada mes hasta la formación de frutos y semillas, aproximadamente 106 (± 0.253 EE) días después de realizado el tratamiento, para obtener la estimación del *fruit set* y el *seed set*.

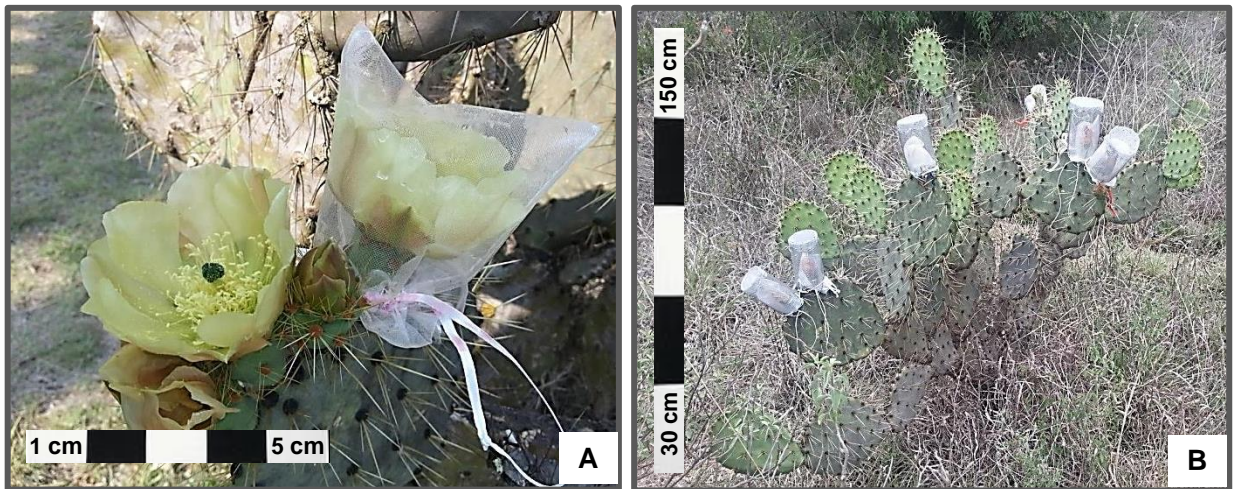


Figura 10. Exclusiones realizadas en todas las flores tratadas de *Opuntia cantabrigiensis*, mantenidas hasta la maduración de los frutos **A:** Bolsas de tul de 10 x 10 cm, **B:** Cilindros de malla metálica de 10 cm de alto x 5 cm de diámetro.

Fotos: Hernández-Peña R.

4.2.2 Formación de frutos y semillas (*Fruit set* y *seed set*)

Para el grupo control se registró la formación de 30 frutos (100%); 30 en entrecruza (100%); nueve en geitonogamia (30%); uno en autogamia manual (3.33%) y ninguno en autogamia natural (0%) (Figura 11). El peso promedio de los frutos por tratamiento fue de 14.39 g (± 1.220 EE), 14.82 g (± 1.081 EE), 10.09 g (± 1.581 EE) y 9.58 g respectivamente (Tabla 6).

Dado que el éxito obtenido en los tratamientos autogámicos presenta valores de cero o cercanos a él, no fueron incluidos en el análisis estadístico. Para el resto de los experimentos de polinización (control, entrecruza y geitonogamia) se encontró que sí

existen diferencias significativas ($\chi^2=61.137$; 2gl; $P<0.0001$). Las pruebas de contrastes indican que el grupo control y el de entrecruza son similares entre sí ($\chi^2=0$; 1gl; $P=1$) y que en conjunto difieren del de geitonogamia ($\chi^2=61.137$; 1gl; $P=5.323e^{-15}$).

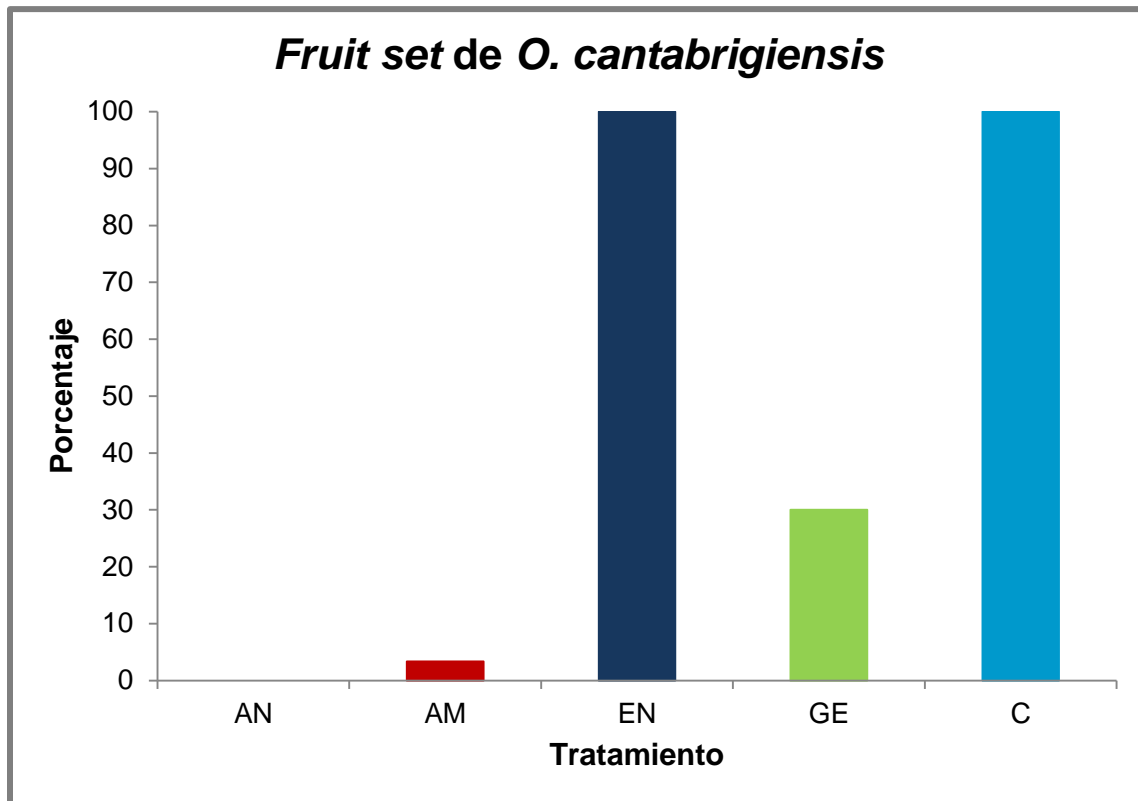


Figura 11. Porcentaje de frutos obtenidos en cada uno de los tratamientos de polinización controlada de acuerdo al diseño de bloques aleatorios en *Opuntia cantabrigiensis*. Donde **AN**: Autogamia natural; **AM**: Autogamia manual; **EN**: Entrecruza; **GE**: Geitonogamia y **C**: Control ($n=30$ plantas), 2015.

De manera natural (control) la especie de estudio produjo 157.93 semillas (± 13.421 EE) por fruto, que en promedio midieron 0.36 cm de largo (± 0.003 EE), 0.27 cm de ancho (± 0.002 EE) y 0.12 cm de grosor (± 0.0007 EE). Tuvieron un peso promedio de 0.0077 (± 0.0002 EE) g. La proporción de semillas que se formaron a partir del número promedio de óvulos fue de: 0.584, esta cifra es el resultado del cociente del número de semillas en el tratamiento control (157.93) y el promedio de óvulos por flor (270.088, ± 14.499 EE) (Tabla 6).

Se contabilizaron 160.46 (± 12.294 EE) semillas en los frutos obtenidos por entrecruza, 32.44 (± 4.521 EE) en los de geitonogamia y 77 en el único fruto formado por autocruza (Tabla 6). Se encontraron diferencias significativas en cuanto al número promedio de semillas formadas por tratamiento ($\chi^2=1266.40$; 3gl; $P<0.0001$).

Las pruebas de contrastes mostraron que los experimentos control y entrecruza no difirieron entre ellos ($\chi^2=0.604$; 1gl; $P=0.436$) pero sí fueron distintos de los de geitonogamia ($\chi^2=1229.797$; 1gl; $P=2.039e^{-269}$).

Tabla 6. Formación de frutos y semillas por tratamiento en *O. cantabrigiensis*.

AN: Autogamia natural; AM: Autogamia manual; EN: Entrecruza; GE: Geitonogamia y C: Control ($n=30$ plantas), 2015.

Tratamiento	Número de flores	Número de frutos	<i>Fruit set</i>	Peso de frutos (g)	Número de semillas	<i>Seed set</i>	Peso de semillas (g)
AN	30	0	0%	-	-	-	-
AM	30	1	3.33%	9.58	77	0.285	0.0081
EN	30	30	100%	14.82	160.46	0.594	0.0082
GE	30	9	30%	10.09	32.44	0.120	0.0106
C	30	30	100%	14.39	157.93	0.584	0.0077

El peso de las semillas fue de 0.0082 (± 0.0003 EE) g en entrecruza, 0.0106 (± 0.0004) g en geitonogamia y 0.0081 (± 0.000006 EE) g en el único fruto obtenido por autocruza manual. En el análisis estadístico se encontró que si hay diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA; $F=17.7$; 3 gl; $P= 2.143e^{-10}$).

La prueba de Tukey indica que el único tratamiento que difiere del resto es el de geitonogamia ya que sus semillas tienen un peso considerablemente mayor respecto a las obtenidas en entrecruza ($\alpha_{0.05} = 7.938e^{-06}$), autocruza manual ($\alpha_{0.05} = 7.807e^{-06}$), y control ($\alpha_{0.05} = 7.721e^{-06}$).

4.2.3 Depresión endogámica (δ)

A partir de los registros de formación de frutos y semillas en los tratamientos de polinización controlada se realizó el cálculo para la estimación de la existencia de depresión endogámica donde se obtuvo lo siguiente:

$$\delta = 1 - \left(\frac{3.333}{100} \right) = 0.966$$

El valor de 0.966 indicó la existencia de depresión por endogamia muy alta a nivel de producción de frutos para la población.

En cuanto a la formación de semillas se encontró un valor de 0.520, el cual muestra que también existe depresión por endogamia.

$$\delta = 1 - \left(\frac{77}{160.46} \right) = 0.520$$

4.2.4 Tasa de entrecruzamiento (te) y autofecundación (S)

La estimación de la tasa de entrecruzamiento se realizó como se indica a continuación:

$$te = 100 / (100 + 3.333) = 0.967$$

El valor de 0.967 indicó una tendencia a la entrecruza, ya que de ésta deriva el 96.7% de la progenie. Por otro lado, para la tasa de autofecundación se obtuvo lo siguiente:

$$S = 3.333 / (100 + 3.333) = 0.032.$$

Este valor confirma la tendencia a la entrecruza y además indica que sólo el 3.2% de la progenie de la especie de estudio provino de autogamia.

4.3 Visitantes florales

4.3.1 Identificación de los visitantes florales

Se registraron un total de 15 visitantes florales distintos para la especie, dentro del orden Hymenoptera encontramos: *Diadasia sp*, *Lithurge sp*, *Ceratina sp*, *Augochloropsis sp*, *Apis sp*, *Macrotera sp*, *Halictinae sp*, *Megachile sp*, *Lasioglossum sp*, *Augochlorella sp*, *Bombus sp*, *Ashmeadiella sp* y representantes de la familia Formicidae además de dos miembros del orden Coleoptera y Diptera respectivamente, no identificados.

4.3.2 Actividad y frecuencias de visita

Las flores de *O. cantabrigiensis* comenzaron a recibir visitas desde su apertura (09:30-10:00 h), presentaron la mayor actividad y diversidad entre las 11:30 y las 13:30 h, disminuyendo paulatinamente por la tarde (Figura 12) y recibieron alrededor de 45.16 visitas promedio por flor durante la totalidad de los intervalos de observación. La frecuencia más elevada de visitas florales coincidió con la presencia de abundantes exudados y la mayor receptividad del estigma.

Durante el periodo de observación, los visitantes más frecuentes fueron abejas solitarias que pertenecen a los géneros *Diadasia* (46.94%), *Lithurge* (10.33%), *Ceratina* (10.26%) y *Augochloropsis* (8.93%) (Figuras 13 y 14). Éstas fueron consideradas como polinizadores ya que, durante su aterrizaje y al coleccionar polen y néctar de las flores, tuvieron contacto directo con las anteras y el estigma.

Otros visitantes como *Apis* (4.35%), *Macrotera* (4.21%), *Halictinae* (3.32%), *Megachile* (2.58%), *Lasioglossum* (2.14%), *Augochlorella* (2.97%) y *Ashmeadiella* (0.81%) (Figura 14), se encontraron en frecuencias menores. Se categorizaron como polinizadores debido a que su conducta en la flor, favorece el contacto con las estructuras reproductivas.

El resto de los visitantes Coleoptera (1.99%), *Bombus* (1.48%) y Diptera (0.59%) (Figura 14), no se incluyeron dentro del grupo de los polinizadores puesto que aterrizaron en los tépalos y permanecieron en las flores consumiendo los recursos como el polen y/o el néctar y no tuvieron contacto con el estigma.

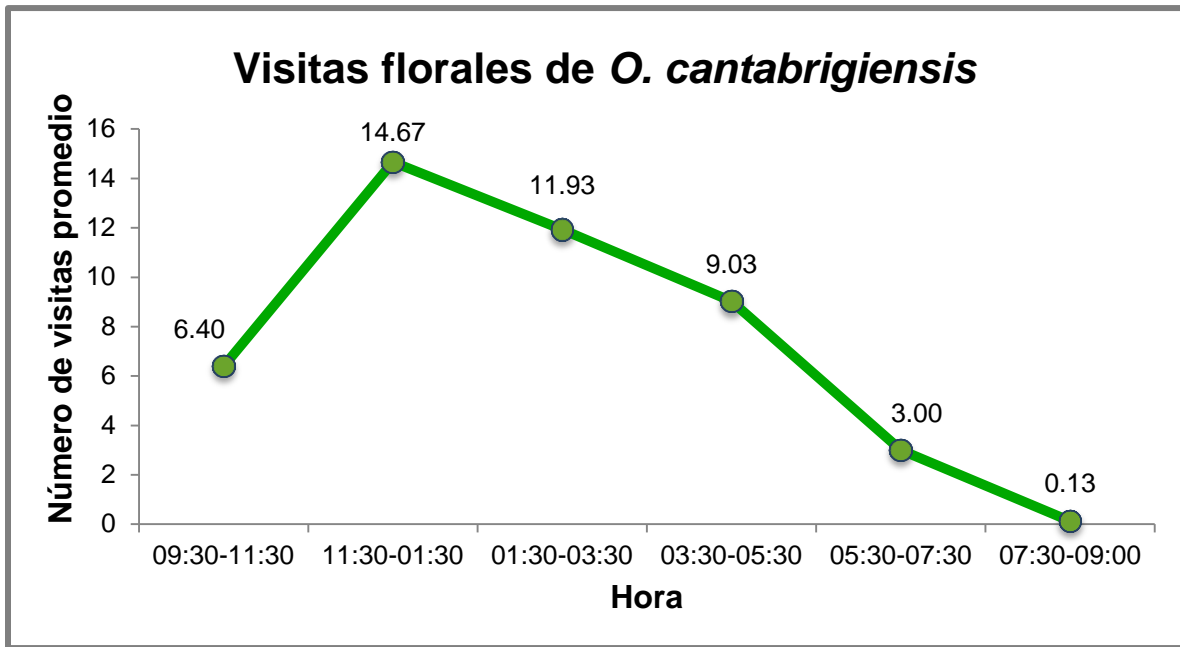


Figura 12. Visitas florales promedio por flor de *Opuntia cantabrigiensis* en cada intervalo de observación, desde las 09:30 h hasta las 21 h ($n= 30$ plantas), 2015.

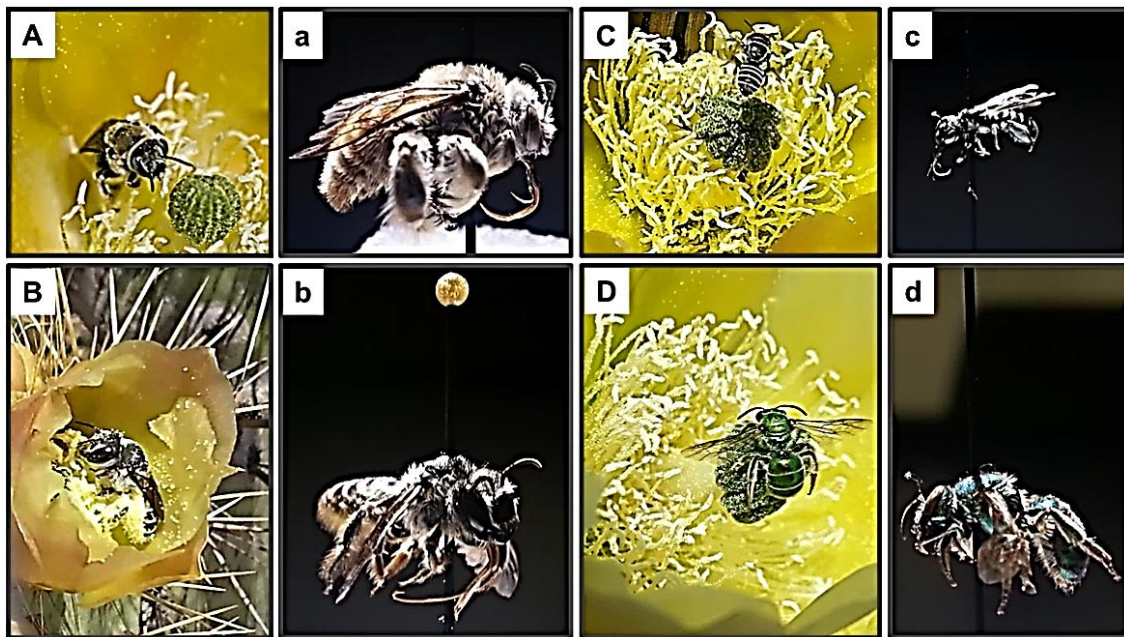


Figura 13. Visitantes florales más frecuentes de *Opuntia cantabrigiensis*. Ejemplar observado y ejemplar colectado **A** y **a**: *Diadasia* sp., **B** y **b**: *Lithurge* sp., **C** y **c**: *Ceratina* sp., **D** y **d**: *Augochloropsis* sp., 2015.

Fotos: (A) Cancalosi J. // (a, Bb, Cc y Dd) Hernández-Peña R.

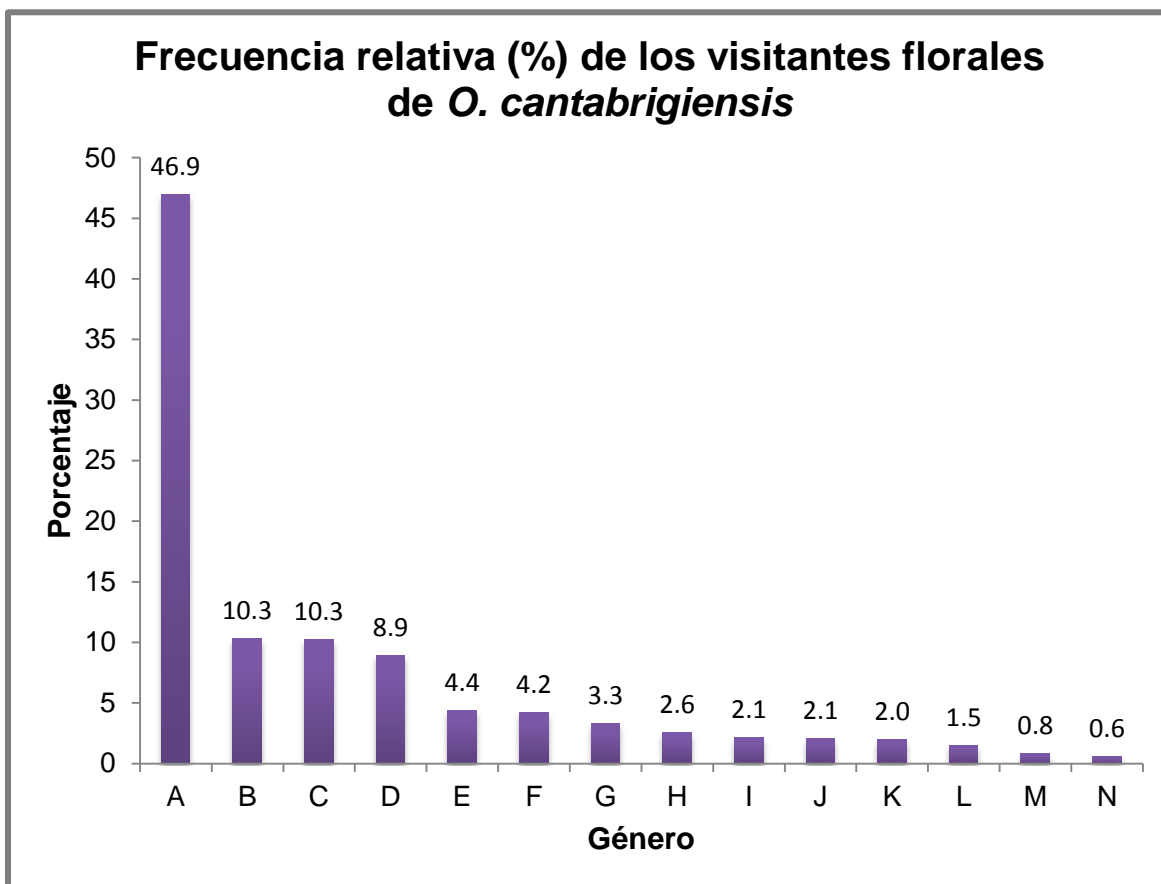


Figura 14. Frecuencia relativa (%) de los visitantes florales de *Opuntia cantabrigiensis*,
 Donde **A:** *Diadasia sp*, **B:** *Lithurge sp*, **C:** *Ceratina sp*,
D: *Augochloropsis sp*, **E:** *Apis sp*, **F:** *Macrotera sp*, **G:** *Halictinae sp*, **H:** *Megachile sp*,
I: *Lasioglossum sp*, **J:** *Augochlorella sp*, **K:** Coleoptera, **L:** *Bombus sp*,
M: *Ashmeadiella sp* y **N:** Diptera ($n= 30$ plantas), 2015.

Los datos de las frecuencias observadas de los visitantes (Tabla 7) fueron analizados a partir de una tabla de contingencia de 14 x 6 donde 14 representa los diferentes visitantes florales y seis los intervalos de observación.

Se encontró que existen diferencias significativas ($\chi^2=648.66$; 65gl; $P=4.162e^{-97}$) por lo que se aplicó una prueba de residuos ajustados (Tabla 8) para identificar las categorías que difieren entre horarios (Figura 15).

Tabla 7. Frecuencia absoluta de los visitantes florales observados en *Opuntia cantabrigiensis*. Se muestra la identidad de los visitantes y sus frecuencias en cada intervalo desde las 9 h hasta las 21:30 h ($n= 30$ plantas), 2015.

Visitante/Hora	09:30 11:30	11:30 13:30	13:30 15:30	15:30 17:30	17:30 19:30	19:30 21:00
<i>Diadasia sp</i>	88	177	171	154	46	0
<i>Apis sp</i>	32	21	6	0	0	0
<i>Lithurge sp</i>	27	40	32	30	11	0
<i>Ceratina sp</i>	11	33	43	41	11	0
<i>Halictinae sp</i>	7	12	15	11	0	0
<i>Ashmeadiella sp</i>	5	6	0	0	0	0
Diptera	2	6	0	0	0	0
<i>Megachile sp</i>	5	19	11	0	0	0
<i>Macrotera sp</i>	11	29	17	0	0	0
<i>Lasioglossum sp</i>	0	16	13	0	0	0
<i>Augochlorella sp</i>	0	19	9	0	0	0
<i>Augochloropsis sp</i>	4	46	37	31	3	0
Coleoptera	0	0	0	4	19	4
<i>Bombus sp</i>	0	16	4	0	0	0

Tabla 8. Residuos ajustados que muestran las categorías que difieren significativamente. Los valores mayores a 1.96 indican que hay una mayor frecuencia a la esperada por azar, mientras que los valores menores a -1.96 muestran una frecuencia menor en contraste a lo esperado (basado en valores estandarizados de la distribución normal, Everitt, 1977).

Visitante/Hora	09:30 11:30	11:30 13:30	13:30 15:30	15:30 17:30	17:30 19:30	19:30 21:00
<i>Diadasia sp</i>	-0.223	-2.054	0.229	2.376	0.578	-1.370
<i>Apis sp</i>	8.176	0.421	-2.429	-3.435	-1.980	-0.417
<i>Lithurge sp</i>	1.608	-0.810	-0.820	0.378	0.558	-0.643
<i>Ceratina sp</i>	-1.959	-1.806	1.036	2.504	0.582	-0.641
<i>Halictinae sp</i>	0.247	-0.683	0.902	0.667	-1.729	-0.364
<i>Ashmeadiella sp</i>	2.756	1.285	-1.705	-1.483	-0.855	-0.180
Diptera	0.814	2.111	-1.454	-1.265	-0.729	-0.154
<i>Megachile sp</i>	0.018	2.265	0.576	-2.646	-1.525	-0.321
<i>Macrotera sp</i>	1.029	2.438	0.500	-3.376	-1.946	-0.410
<i>Lasioglossum sp</i>	-2.027	2.145	1.928	-2.408	-1.388	-0.293
<i>Augochlorella sp</i>	-1.992	3.286	0.589	-2.366	-1.364	-0.288
<i>Augochloropsis sp</i>	-3.175	1.070	0.890	1.382	-1.777	-0.598
Coleoptera	-1.956	-2.961	-2.671	-0.602	12.849	13.886
<i>Bombus sp</i>	-1.683	3.730	-0.559	-2.000	-1.153	-0.243

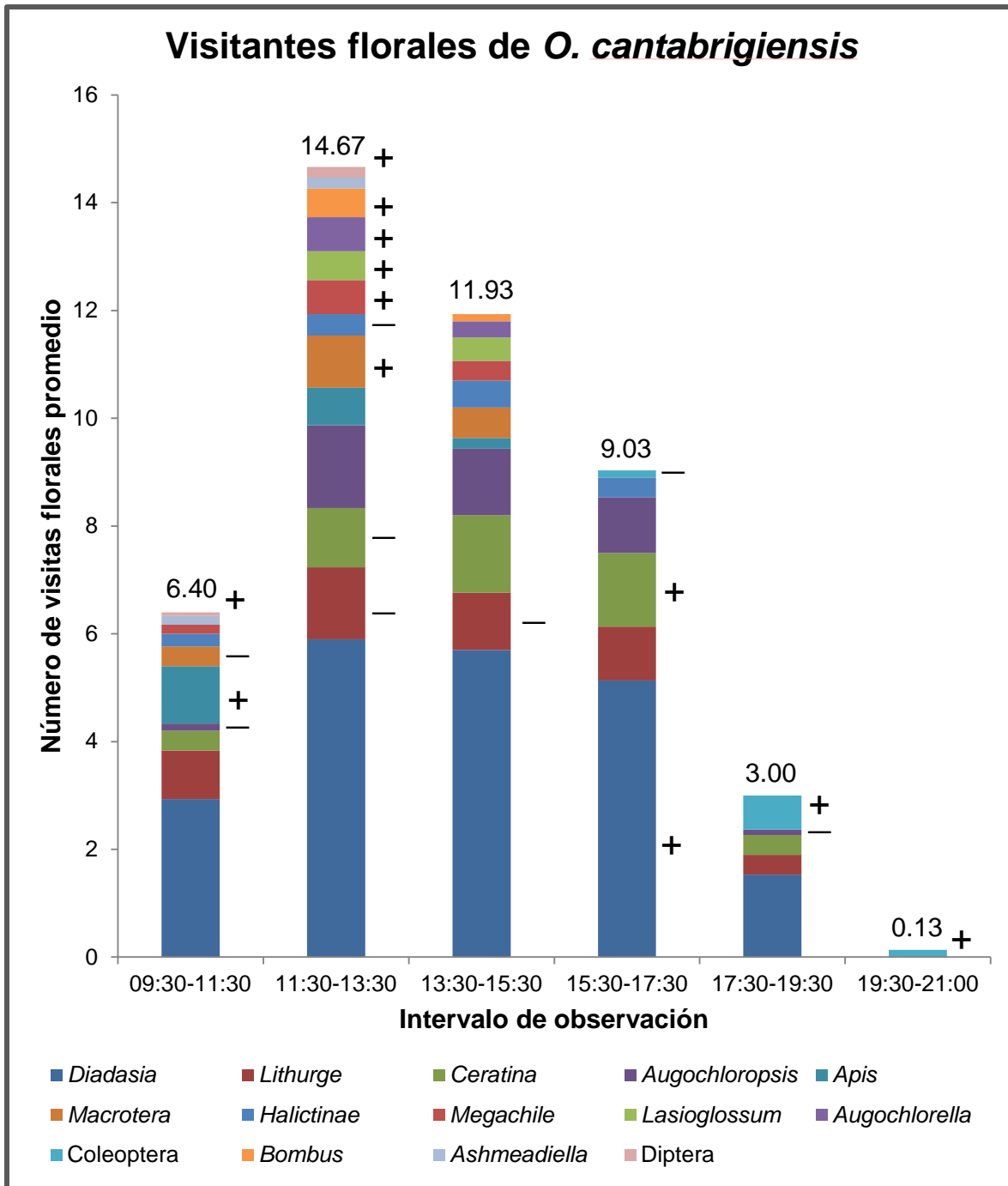


Figura 15. Visitantes florales de *O. cantabrigiensis*. Se muestra el número de visitas promedio recibidas en cada intervalo de observación, los diferentes colores representan la identidad de los visitantes florales y los signos a la derecha de las barras muestra la significancia en la prueba de χ^2 , donde (+/-) denotan que en esos puntos se registró una mayor o menor cantidad de visitas a las esperadas por azar ($n= 30$ plantas), 2015.

V. DISCUSIÓN

5.1 Sistema sexual

Las cactáceas suelen presentar periodos de floración muy diversos en cuanto a su época de inicio y a su duración. Algunas especies florecen todo el año como se ha reportado en *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), *Melocactus curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004) y *Escontria chiotilla* (Oaxaca-Villa *et al.*, 2006); otras, al inicio de la primavera como *Ferocactus histrix* (del Castillo, 1994) y *Mammillaria oteroi* (Martínez *et al.*, 2004) o en el verano como ocurre en *Hylocereus undatus* (Valiente-Banuet *et al.*, 2007) y *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.*, 1999).

La duración de cada ciclo reproductivo en el género *Opuntia*, que generalmente inicia en primavera, suele ser muy variado, pudiendo abarcar desde 21 a 35 días (*Opuntia ficus-indica*; Wessels y Swart, 1990), de dos a tres meses (*Opuntia cochineria*; Rodríguez, 1981) o incluso más de 25 semanas (*Opuntia joconostle*; Sánchez *et al.*, 1991).

El periodo de floración de *Opuntia cantabrigiensis* en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro es relativamente corto, dura de cinco a seis semanas iniciando en el mes de abril, coincidiendo con reportes de otras especies del género, por ejemplo: *O. streptacantha* y *Opuntia leucotricha* (García, 1984). Presenta un pico máximo de antesis floral en la segunda quincena de abril coincidiendo con otras poblaciones de *Opuntia* que se encuentran adyacentes (*O. tomentosa*, *O. robusta* y *O. streptacantha*). El periodo de fructificación abarca los meses de mayo a julio registro que coincide con un estudio previo para la especie realizado en el año 2014 (Galicia-Pérez A., datos no publicados). Los frutos son uniloculares, polispérmicos y de tipo carnoso. Para su maduración transcurren alrededor de 106 días, tiempo que se ubica en el rango propuesto para el género que es de 45 a 154 días (Kuti, 1992), aunque se ha visto que puede extenderse más, como en el caso de *O. joconostle* que requiere un aproximado de 244 días para alcanzar la maduración (Sánchez *et al.*, 1991).

Cada fruto produce en promedio 157.9 semillas (± 13.42 EE), éstas presentan una cubierta funicular parcialmente endurecida que se denomina arilo que es un atributo exclusivo de la subfamilia Opuntioideae, además poseen un perispermo bien desarrollado y un embrión curvo (Bravo-Hollis, 1978; Stuppy, 2002). Las dimensiones

se encuentran dentro del rango propuesto por Aguilar *et al.*, (2003) que indica que para los miembros de *Opuntia* las medidas promedio son: 0.45 cm de largo, 0.35 cm de ancho y 0.16 cm de grosor. Aunque existen excepciones como el caso de *Opuntia erinacea* y *Opuntia megasperma* con una longitud media de 0.25 y 1.3 cm respectivamente (Anderson, 2001).

El desarrollo de las flores y los frutos de *Opuntia cantabrigiensis* es aparentemente asincrónico, ya que presenta una producción simultánea de botones, flores en antesis y frutos, factor que se ha considerado favorable en ambientes adversos (Bustamante, 2003). Sin embargo, es necesario realizar una estimación numérica detallada que describa la asincronía en la población.

Otra característica importante es la gran cantidad de herbivoría en las estructuras vegetativas y reproductivas (obs. pers); el alto grado de florivoría provocó que las flores utilizadas en los experimentos de polinización tuvieran que ser protegidas con bolsas de tul y cilindros de malla metálica, para disminuir la pérdida de los frutos antes su maduración y colecta. Además, de acuerdo a los registros de fenología, la obtención de frutos respecto a la cantidad de botones producidos disminuyó drásticamente ya que las estructuras reproductivas fueron consumidas total o parcialmente por animales como aves, caballos y borregos (obs. pers). Se ha mencionado que cuando la herbivoría se presenta en estructuras como botones, flores y frutos puede afectar directamente el éxito reproductivo de las plantas ya que reduce la producción de frutos, la dispersión de las semillas e incluso el reclutamiento de plántulas (Krupnick *et al.*, 1999), sin embargo, los efectos particulares que causan los florívoros sobre esta población no han sido estudiados.

Las flores de *Opuntia cantabrigiensis* son funcional y morfológicamente hermafroditas, actinomorfas, tienen forma campanulada y presentan hojas sésiles en las areolas del pericarpelo, los segmentos del perianto son de color amarillo y centro rojizo con un diámetro promedio de 4.35 (± 2.21 EE) cm. Presenta una cavidad ovárica unilocular de forma elíptica, con un área promedio de 17.57 (± 0.20 EE) mm y alrededor de 270.08 (± 14.49 EE) óvulos por flor. Fuentes-Pérez *et al.*, 2009 reportan que los óvulos de la especie de estudio son de tipo campilótropo, bitégmicos, crasinucelados, con un funículo largo encorvado sobre la calaza y muestran una placentación de tipo parietal.

El número de óvulos contabilizados en *Opuntia cantabrigiensis* se asemeja a lo descrito en trabajos previos para otras especies de este género, por ejemplo se han reportado 366 (± 30) en *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996), 270 en *O. ficus-indica* (Nerd y Mizrahi, 1995) y 81.7 (± 4.1) en *O. tomentosa* (Galicia-Pérez, 2013). El estilo es simple, hueco, y de color amarillo. El estigma, concuerda con la descripción de la especie, contiene de cinco a once lóbulos de color verde brillante (Bravo-Hollis, 1978).

Posee estambres numerosos (en promedio 480.31 ± 11.74 EE) de manera similar a otros integrantes del género: 450 en *Opuntia viridirubra*, 598 en *Opuntia brunneogemma* (Schlindwein y Wittmann, 1997), 396 en *O. tomentosa* (Galicia-Pérez, 2013) y 358 en *O. phaeacantha* (Osborn *et al.*, 1988). El tamaño de los estambres aparentemente depende de su posición en la flor, siendo más cortos los estambres que se encuentran cercanos al estilo y alargándose conforme se alejan de él. Esta disposición se ha mencionado anteriormente (pero no cuantificado) para algunos miembros del género (Grant y Grant, 1981). Además, los estambres son sensibles al tacto (tigmotaxis) curvándose hacia el estilo independientemente del sitio donde se haya recibido el contacto. Schlindwein y Wittmann (1997) proponen que cuando la tigmotaxis ocurre en este sentido las anteras más cortas y ricas en polen se cubren con las anteras más largas forzando a los polinizadores a descender y a tener contacto con el estigma a su salida; en contraste con otro tipo de tigmotaxis donde los estambres se dirigen hacia el sitio de contacto.

Un estudio realizado en *O. rastrera* indicó que produce un promedio de 160,699 granos de polen por flor (Mandujano *et al.*, 1996) mientras que *Opuntia cantabrigiensis* presenta una cantidad más elevada, alrededor de 365,691. Cada estambre posee aproximadamente $761.36 (\pm 52.79)$ EE granos de polen por antera, de los cuales más del 90% son viables, esta proporción se asemeja a lo mencionado por Piña (2007) para *O. microdasys*.

La mayor parte de las flores de la especie de estudio son diurnas y desde la antesis hasta el cierre transcurren alrededor de $10 (\pm 0.171)$ EE horas, un comportamiento similar se describió en *O. rastrera* que presenta flores exclusivamente diurnas con una apertura inicial a las 08:00 h, un pico máximo a las 12:00 h y un cierre gradual que concluye a las 19:30 h (Mandujano *et al.*, 1996). En contraste, una pequeña proporción

de las flores de *Opuntia cantabrigiensis* abren por la tarde, cierran aproximadamente a media noche y tienen una segunda apertura al día siguiente, esta característica también ha sido mencionada en otras especies del género como *O. phaeacantha*, *O. polyacantha* (Osborn *et al.*, 1988), *O. ficus-indica* (Rosas y Pimienta, 1986) y *O. robusta* (del Castillo y González 1988). Es importante señalar que las flores de antesis vespertina abren pocas horas al día siguiente sumando un total de 11 o 12 horas aproximadamente.

El pico máximo de apertura del perianto ocurre entre las 12:00 y las 13:00 h, lo cual coincide con la mayor receptividad del estigma así como con una frecuencia elevada de visitantes. Además, la conducta floral parece estar relacionada con la cantidad de radiación solar recibida a lo largo del día. Reportes previos sugieren que la antesis y el comportamiento floral pueden estar influenciados por la incidencia de luz solar, tal es el caso de *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.*, 2013).

El horario de antesis suele estar asociado con el síndrome de polinización, así se ha sugerido que especies de cactáceas con polinizadores generalistas o síndromes de tipo melitofílicos son diurnas (Mandujano *et al.*, 2010); tal es el caso de *Astrophitum asterias* (Martínez-Ávalos, 2007), *E. platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), *F. histrix* (del Castillo, 1994), *Mammillaria grahamii* (Bowers, 2002), *O. microdasys* (Piña, 2007), y *Pereskia guamacho* (Nassar *et al.*, 2002).

Ciertos caracteres florales como la apertura de la corola (perianto), la dicogamia, la hercogamia, y la relación entre el número de óvulos y granos de polen por flor son útiles para determinar de forma indirecta el sistema de apareamiento de una especie (Cruden 1977). Las flores de *O. cantabrigiensis* son homógamas, es decir, que no existe un desfase temporal significativo en la activación de las funciones de los verticilos sexuales de la misma forma que la mayoría de las especies del género (Reyes-Agüero *et al.*, 2006); al inicio de la antesis los estambres se encuentran agrupados alrededor del estilo, sin llegar a tener contacto con él, y se van separando poco a poco. Tanto la dehiscencia de las anteras como la receptividad del estigma se dan de forma gradual hasta alcanzar un pico máximo casi simultáneamente.

En contraste, las flores de la especie de estudio presentan hercogamia típica ya que los estambres son más cortos que el pistilo, quedando por debajo de éste y provocando

una separación espacial entre las estructuras reproductivas, éste patrón es similar a lo reportado para otras cactáceas como en el género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011), en *O. tomentosa* (Galicia-Pérez, 2013), en *O. robusta* (del Castillo y González-Espinosa, 1988) y en *O. imbricata* (Mc Farland *et al.*, 1989). La hercogamia es una característica que puede contribuir a disminuir la autocruza y la interferencia estigmática, además se presenta de forma común en plantas autoincompatibles (Richards, 1986).

De acuerdo al índice de entrecruza y la relación polen:óvulo, *Opuntia cantabrigiensis* tiene un sistema de apareamiento xenógamo obligado o estricto lo cual fue corroborado con los resultados obtenidos en los tratamientos de polinización controlada. Se ha mencionado que el sistema xenógamo facultativo es el predominante dentro del género *Opuntia* ya que la mayoría de los representantes tienen la capacidad de producir semillas viables por entrecruza, pero una parte de su progenie puede ser producto de la autogamia. Sistemas de apareamiento de tipo xenógamo facultativo se han reportado en *O. brasiliensis* (Grant y Grant, 1979a), *O. lindheimeri* (Grant *et al.*, 1979), *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996), *O. phaeacantha* (Osborn *et al.*, 1988), *O. robusta* (del Castillo y González-Espinosa, 1988) y *O. tomentosa* (Galicia-Pérez, 2013). La autocruza puede ser una forma económica de reproducción sexual y funciona como barrera genética, evitando o reduciendo la hibridación y permitiendo la producción de semillas aun cuando no ocurre polinización externa (Márquez *et al.* 2013). Además, contribuye a disminuir la depresión endogámica y a mantener los ambientes colonizados ya que el genotipo parental suele estar adaptado a las condiciones ecológicas que prevalecen (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

En algunas especies de *Opuntia* como *O. brunneogemmia* y *O. viridirubra*, se ha observado que la proporción de cruza autogámicas y xenogámicas pueden variar en cada periodo de floración y también de una localidad a otra (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Por otro lado, Fleming *et al.*, (1996) sugirieron que dentro de una población se pueden modificar los patrones fenológicos de floración como consecuencia de un sistema xenógamo, principalmente para evitar la competencia con otras especies por polinizadores. En este caso, se desconoce si la especie de estudio tiene variantes en su sistema reproductivo en las distintas temporadas o en poblaciones de otras localidades,

dados los alcances del estudio: una sola temporada reproductiva y una sola población. *Opuntia cantabrigiensis* no produce frutos por autocruza de forma natural, probablemente por la distancia que existe entre los estambres y el pistilo, lo cual indica que es incapaz de autopolinizarse por lo que es necesario un vector de transporte de polen para que se lleve a cabo la fecundación de los óvulos, a diferencia de otras especies las cuales no requieren de polinizadores por ejemplo *O. macrocentra* (Mandujano *et al.*, 2010) y *O. tomentosa* (Galicia-Pérez, 2013). Las plantas del género *Opuntia* tienen una estrecha relación con animales que llevan a cabo la polinización (zoogamia) (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002); a pesar de que la mayoría de las especies son capaces de formar frutos y semillas por autopolinización, la interacción con estos vectores les permite obtener los beneficios de la fecundación cruzada.

Por otro lado, la baja cantidad de frutos obtenidos en los tratamientos de autogamia manual sugieren la existencia de depresión endogámica, que puede expresarse en tres niveles dentro de las fases tempranas del ciclo de vida: durante el desarrollo embrionario, en la germinación o en la supervivencia de plántulas (Mandujano *et al.*, 1996). O bien, de algún mecanismo de auto-incompatibilidad; estos sistemas genéticos impiden de manera total o parcial la formación de semillas provenientes de la autofecundación. Los sistemas de autoincompatibilidad básicamente se expresan en dos niveles: gametofítico o esporofítico. En el primero el genotipo haploide del grano de polen determina la compatibilidad del fenotipo, permitiendo o frenando el crecimiento del tubo polínico a través del estilo, mientras que en el esporofítico la incompatibilidad fenotípica del polen es determinada por el genotipo del progenitor impidiendo a nivel estigmático su germinación (de Nettancourt, 1997).

Existen muy pocos reportes de autoincompatibilidad en el género, tal es el caso de *O. polyacantha* (Osborn *et al.*, 1988) y *O. microdasys* (Piña, 2007) pero es una característica común para otras cactáceas, por ejemplo: *Cereus horrispinus* (Nassar *et al.*, 1997), *Echinomastus erectocentrus* (Johnson, 1992), *M. grahamii* (Bowers, 2002), *Neobuxbaumia macrocephala* (Valiente-Banuet *et al.*, 1997) y *Polaskia chende* (Cruz y Casas, 2002).

En un estudio realizado en *O. spinosissima* (Negrón-Ortiz, 1998) el tipo de autoincompatibilidad encontrado es el gametofítico, acompañado de la presencia de

abundantes exudados en el estigma. Dado que, este sistema así como el número de loci genéticos que lo controlan son reducidos y conservados dentro de las familias de plantas es posible que, la especie de estudio, de presentar un sistema de autoincompatibilidad éste correspondería al tipo gametofítico (de Nettancourt, 1997), del mismo modo que se propuso para *O. microdasys* (Piña, 2007). Sin embargo, para corroborar estas hipótesis e identificar el tipo de sistema de incompatibilidad existente, es necesario realizar estudios genéticos que determinen la estructura poblacional y técnicas de crecimiento de tubos polínicos que proporcionen información directa sobre el reconocimiento y la germinación o inhibición de los granos de polen.

Aunado a esto, el éxito obtenido en los tratamientos de geitonogamia sugiere que *O. cantabrigiensis* de presentar un sistema de autoincompatibilidad, éste podría ser parcial. Piña (2000) reporta un patrón similar en *Ferocactus robustus*, donde las flores polinizadas por autogamia no producen frutos, mientras que las flores polinizadas por cruza geitonogámicas sí los producen. Este efecto ha sido explicado por mutaciones somáticas o por variaciones en la recombinación. Otra hipótesis propuesta se relaciona con la asignación de recursos de la planta madre ya que, se ha observado, que los frutos provenientes de la autogamia suelen producir menos semillas y son más susceptibles a ser abortados. Sin embargo, aún no se conoce con certeza la causa (Wilcock y Neiland, 2002).

Dado que, la mayoría de las flores de *O. cantabrigiensis* reciben una importante cantidad de polen en los estigmas (obs. pers.) las diferencias halladas en cuanto a la producción de semillas no se deben a limitación por cantidad de polen sino probablemente a la disponibilidad de polen compatible. Comúnmente el aborto de frutos o la disminución en el número de semillas producidas, puede depender de la cantidad de flores del mismo genotipo que se encuentren presentes en el vecindario reproductivo. La proporción de polen compatible respecto al no compatible tiene una influencia directa, es decir, si la deposición de polen incompatible en los estigmas aumenta, afectará negativamente la fecundación de los óvulos y por lo tanto la producción de frutos y semillas (Carrillo-Ángeles, 2006).

En general, la cantidad de semillas producidas por fruto puede depender de factores intrínsecos como la disponibilidad de recursos en la planta madre, el sistema de

apareamiento, el sistema de cruzamiento, la composición genética, la cantidad de óvulos disponibles, así como su probabilidad de ser polinizados y de factores extrínsecos como la densidad poblacional y la eficiencia de los polinizadores (Gigon *et al.*, 2000).

En este sentido, ciertas características morfológicas de las flores tienen un papel importante; por ejemplo las diferencias que existen en el tamaño ovárico y, por tanto, en el número de óvulos por flor. Esto tiene implicaciones importantes en la fecundidad individual y se ve reflejado en el número de semillas que se producen. Las flores de *Opuntia cantabrigiensis* pueden tener desde 116 hasta 464 óvulos, lo cual representa una diferencia notable que no solo ocurre entre individuos, sino también dentro de las flores de una misma planta; esta variación fue descrita también en el caso de *O. microdasys* (Piña, 2007).

Wyatt (1983) menciona que las plantas que poseen un sistema de apareamiento de tipo xenógamo, como en el caso de la especie de estudio, producen muchas semillas (cuando no existe una limitación por polen o recursos) en comparación con un sistema autogámico en el que se generan menos semillas; además, éstas suelen presentar problemas de viabilidad y contribuyen de forma negativa en la variabilidad genética de las poblaciones. Por ejemplo *O. tomentosa* que es una especie autocompatible, presenta 54.92 (± 3.3 EE) semillas en promedio en una población ubicada en Cadereyta de Montes, Qro. (Galicia-Pérez, 2013) y 115 (± 5 EE) semillas en una población del pedregal de San Ángel en la Ciudad de México (Mandujano *et al.*, 2014), mientras que en *O. cantabrigiensis* se contabilizaron alrededor de 157.9 (± 13.42 EE).

En este respecto, los tratamientos de entrecruza y el grupo control, no presentaron diferencias significativas; sin embargo, la baja cantidad de semillas obtenidas en geitonogamia puede deberse al efecto de la depresión endogámica, lo cual se traduce en una menor producción de frutos y semillas vigorosas (Mandujano *et al.*, 1996). Existen distintos niveles de expresión de la depresión endogámica reportados para cactáceas, entre ellos la disminución de la cantidad de frutos y/o semillas o una menor germinación y supervivencia de plántulas (Mandujano *et al.*, 2010).

En el cálculo realizado a partir de los experimentos de polinización controlada se obtuvo $\delta = 0.966$ a nivel de frutos y $\delta = 0.520$ para semillas. Esto difiere de otros integrantes del

genero por ejemplo *O. macrocentra* para la que se reporta $\delta = 0.07$ en frutos y $\delta = 0.53$ para semillas (Mandujano *et al.*, 2010). De manera general se considera que la existencia de depresión endogámica es una característica común para *Opuntia*, ya sea en la producción de frutos o de semillas. Aunque es importante resaltar, que en la mayoría de los casos este parámetro se desconoce, ya que no se incluye ningún tipo de estimación.

La tasa de entrecruzamiento (0.967) muestra que *Opuntia cantabrigiensis* tiene una clara y marcada tendencia a la entrecruza, a diferencia de la mayoría de los miembros de *Opuntia* que exhiben sistemas mixtos morfológica y funcionalmente, como *O. compressa*, *O. engelmannii* y *O. phaeacantha* (Grant *et al.*, 1979).

Otro factor importante a destacar en la población es la posibilidad de hibridación (obs. pers.) que, bajo condiciones naturales puede ser alta y se debe principalmente al solapamiento de la fenología floral y de los polinizadores con especies simpátricas provocando en cierto grado interferencia estigmática con granos de polen de otras especies. Uno de los indicadores más comunes de la existencia de compatibilidad interespecífica es la existencia de individuos que presentan atributos morfológicos intermedios, lo cual se puede comprobar con evidencias citogenéticas o mediante cruces artificiales (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

Por lo tanto, aspectos como la deposición de polen intrafloral, geitonogámico o interespecífico son determinantes para la formación de frutos y semillas en la especie de estudio, aunado al probable efecto de autoincompatibilidad o de depresión endogámica del mismo modo como fue descrito para *O. microdasys* (Piña, 2007). Esto puede ser potenciado o favorecido por la conducta de los polinizadores generalistas ya que *Opuntia cantabrigiensis* depende de vectores de transporte de polen.

5.2 Síndrome de polinización

Algunos estudios sugieren que la actividad de los polinizadores y su abundancia han influido en la evolución y mantenimiento de los sistemas reproductivos (Fleming *et al.*, 1998). La actividad de los polinizadores responde a la distribución espacial de la población, así como a la densidad de individuos y a características florales como forma, tamaño y disponibilidad numérica, además de la calidad de recursos como néctar o polen (Knight *et al.*, 2005). Otros factores como el clima, la temperatura, la radiación

solar y la hora del día son determinantes en la frecuencia de las visitas florales (Stone y Jenkins, 2008). Así se encontró que en el intervalo de 11:30 – 13:30 h se presentaron la mayor cantidad de visitas, disminuyendo considerablemente durante la tarde. Esto puede deberse a que la luz y el calor aceleran la actividad de los insectos, ya que, al ser ectotermos requieren un incremento en la temperatura para mantener el funcionamiento de los músculos durante el vuelo (Schoonhoven *et al.*, 2005).

Además, algunas flores tienen la capacidad de reflejar los rayos ultravioleta del sol, lo cual resulta más evidente en horas en las que la incidencia de luz es alta. De esta forma se favorece el reconocimiento y la atracción de los polinizadores (Richards, 1986; Lloyd y Barret, 1996). Este efecto, puede ser causado por el color de los pétalos (particularmente amarillo y violeta), o bien, por la presencia de patrones específicos de absorción o reflexión denominados “guías de abejas” (Schoonhoven *et al.*, 2005).

La polinización en la familia Cactaceae está fuertemente asociada a los animales, y ciertas relaciones planta-polinizador suelen ser muy frecuentes, por ejemplo: murciélagos nectarívoros y cactáceas columnares como *Pachycereus* y *Stenocereus* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996); colibríes y ciertos géneros como *Rathbunia*, *Peniocereus*, *Nopalea* y *Pachycereus* (Gibson y Nobel 1986); esfíngidos y representantes de *Epiphyllum*, *Cereus*, *Acanthocereus* y *Selenicereus* (Grant y Grant 1979b) y diferentes especies del género *Opuntia* estrechamente relacionadas con abejas (Grant *et al.*, 1979).

Sin embargo, los sistemas de polinización no son estáticos y tienden a la generalización, lo cual se ha considerado como una consecuencia de factores ecológicos, genéticos o filogenéticos que limitan el desarrollo de sistemas especializados. En este sentido diversos estudios han reportado un amplio grupo de visitantes florales para el género *Opuntia* incluyendo 84 especies de Hymenoptera (de los cuales 28 se consideran polinizadores), 11 de Coleoptera, dos de Lepidoptera y 10 especies de aves (de los que sólo tres son polinizadores) (revisado en Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

El visitante floral más frecuente registrado para *Opuntia cantabrigiensis* fue una abeja solitaria de talla mediana perteneciente al género *Diadasia*. Ésta se desarrolla de manera natural en el continente americano y en mayor medida, en zonas áridas y

semiáridas (Linsley y MacSwain, 1957); es considerada junto con *Lithurge* como insectos oligolécticos, debido a que sólo visitan un número reducido de especies de plantas (Schlindwein, 2004). Ambas son catalogadas como polinizadoras, ya que su actividad en la flor asegura la toma y deposición de granos de polen (puesto que aterrizan directamente en el estigma y después descienden hacia la cámara nectarial), además estimulan la tigmotaxis de las anteras. Existen múltiples reportes de su presencia en las poblaciones de *Opuntia* incluso se ha llegado a sugerir coevolución con el género (Linsley y MacSwain, 1957; Mc Farland, 1989; Sipes y Wolf, 2001). El tercer morfo más abundante es *Ceratina* seguido de *Augochloropsis*, éstas también tienen actividad de polinizador, sin embargo, no son reportadas comúnmente en *Opuntia*. De forma natural se distribuyen en regiones tropicales y dentro del grupo existen especies desde solitarias, hasta eusociales (Coelho, 2002).

En quinto lugar se encontraron individuos del género *Apis* con frecuencias bajas pero constantes, esto podría tener efectos negativos dado que su patrón de forrajeo es muy limitado y promueve la endogamia, además suele competir y desplazar a las poblaciones de especies nativas. Sin embargo, dada la actual crisis de polinizadores, es posible que su participación compense la falta de polinizadores nativos (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). Estudios más finos son necesarios para determinar los efectos que tiene sobre poblaciones particulares.

El resto de los visitantes tienen frecuencias más bajas, sin embargo, algunos como *Megachile*, *Lasioglossum*, *Augochlorella*, *Bombus* y *Ashmeadiellaya* han sido reportados anteriormente para el género *Opuntia* (Grant *et al.*, 1979; Mc Farland, 1989; Osborn *et al.* 1988). Mientras que, las hormigas, el coleóptero y el díptero actúan como robadores de polen y néctar, ya que únicamente consumen los recursos que ofrecen las flores.







Dadas las características y conductas florales, así como la identidad de los visitantes se propone que *Opuntia cantabrigiensis* presenta un síndrome de polinización por melitofilia del mismo modo que la mayoría de las especies del género, por ejemplo *O. microdasys* (Piña *et al.*, 2007), *O. polyacantha* (Osborn *et al.*, 1988), *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996) y *O. robusta* (del Castillo y González-Espinosa, 1988).

La polinización por animales constituye un proceso clave en la biología reproductiva de

la mayor parte de las angiospermas (Kearns *et al.* 1998). La interacción de los vectores polinizadores con plantas autoincompatibles, como es el caso de la especie de estudio, es fundamental ya que favorece o limita la reproducción sexual siendo el único medio para el transporte de los gametos, influyendo de forma directa en el éxito reproductivo de las especies y en la estructura genética de sus poblaciones. Actualmente la fragmentación del hábitat, el cambio de uso de suelo, las prácticas de agricultura y ganadería, así como la invasión de plantas y animales no nativos ha llevado a un decremento en las poblaciones de animales que actúan como vectores, afectando procesos ecológicos y evolutivos.

El éxito del género *Opuntia* en cuanto a su distribución, dispersión y multiplicación puede ser parcialmente atribuido a la asociación estrecha que presenta con animales, aunado a la combinación de dos tipos de reproducción: la vía sexual que favorece la variabilidad genética de las poblaciones y la vía clonal que mantiene la colonización de los ambientes. Sin embargo, ya que aproximadamente sólo el 2% de las más de 2,000 especies de cactáceas han sido determinadas en cuanto a su biología reproductiva (Mandujano *et al.*, 2010) son necesarios más estudios que permitan entender la evolución de los sistemas reproductivos, así como sus tendencias actuales.

VI. CONCLUSIONES

-  *Opuntia cantabrigiensis* tiene un periodo de floración que dura de cinco a seis semanas iniciando en el mes de abril; el pico máximo de antesis floral ocurre en la segunda quincena del mismo mes. La fructificación se desarrolla de mayo a julio.
-  Sus flores son morfológica y funcionalmente hermafroditas, diurnas, homógamas, con hercogamia y tienen una longevidad promedio de 10 horas.
-  *Opuntia cantabrigiensis* tiene un sistema de apareamiento xenógamo obligado o estricto y un sistema de cruzamiento por entrecruza, además presenta autoincompatibilidad.
-  Se encontró depresión endogámica alta en la producción de frutos ($\delta=0.966$) y semillas ($\delta=0.520$).
-  Los visitantes florales más frecuentes son abejas solitarias que pertenecen a los géneros *Diadasia*, *Lithurge*, *Ceratina* y *Augochloropsis*.
-  Dadas las características y conductas florales se propone un síndrome de polinización por melitofilia.

LITERATURA CONSULTADA

- Abarca CA. y López A. 2007. La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo. En Eguiarte LE., Souza V. y Aguirre C. (Compiladores). Ecología Molecular. INE-Semarnat, UNAM y CONABIO. México.
- Aguilar EA., Reyes-Agüero JA. y Aguirre RJR. 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp). En: Esparza G., Salas M., Mena J. y Valdez R. (Eds.) Memoria del IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Zacatecas.
- Alexander MP. 1969. Differential staining of aborted and non-aborted pollen. *Stain Technology* 44:117-122.
- Anderson EF. 2001. The cactus family. Timber Press. Portland, EUA.
- Arias MS. 2013. La familia Cactaceae. Tema XIV Vegetación y flora de México, Cap. IV. En: Márquez GJ., Collazo OM., Martínez GM., Orozco SA. y Vázquez SS. (Eds). Biología de angiospermas. Facultad de ciencias, UNAM. México.
- Barrett SCH y Eckert CG. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. AP. London.
- Barrett SCH y Harder LD. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends. Ecology and Evolution* 11:73-79.
- Bawa KS y Beach JH. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 254-274.
- Benítez C., Cardozo LA., Hernández CL., Lapp M., Rodríguez H., Ruíz ZT. y Torrecilla P. 2006. Botánica Sistemática fundamentos para su estudio. 1ª Edición digital: <http://kmo7.files.wordpress.com/2010/09/guia-de-botanica-sistemica-edicion-2006.pdf>.

- Bertin RI. 1993. Incidence of monoecy and dichogamy in relation to self-fertilization in Angiosperms. *American journal of Botany* 80:557-560.
- Bowers JE. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran desert prickly pear cactus *O. engelmannii*. *Bolletín of the Torrey Botanical Club* 123:34-40.
- Bowers JE. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* 49:201-206.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las catáceas de México*. Vol. 1. UNAM. México D.F.
- Brown AHD. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Weir BS (eds) *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- Bustamante E. 2003. Variación espacial y temporal en la reproducción y estructura poblacional de *Stenocereus thurberi*: una cactácea columnar del matorral costero del sur de Sonora, México. Tesis de maestría. UNAM. México.
- Campbell DR, Waser NM. y Meléndez-Ackerman EJ. 1997. Analyzing pollinator mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *American Naturalist* 149:295-315.
- Carrillo-Ángeles IG. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: consecuencias para la reproducción sexual. Tesis de maestría. UNAM. México.
- Carrillo-Ángeles IG. y Mandujano MC. 2011. Patrones de distribución espacial en plantas clonales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 89:1-18.
- Casas A., Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A. y Dávila P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86:534-542.

- Cevallos FS. 2013. Aparición de las angiospermas en el registro fósil. Tema XIII Origen de las angiospermas, Cap. I y II. En: Márquez GJ., Collazo OM., Martínez GM., Orozco SA. y Vázquez SS. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias, UNAM. México.
- Charlesworth D. y Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237-268.
- Coelho BWT. 2002. The biology of the primitively eusocial *Augochloropsis iris* (Schrottky, 1902) (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux* 49:181-190.
- Crawley MJ. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press.
- Cruden RW. 1973. Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 60:802-809.
- Cruden RW. 1977. Pollen-Ovule Ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- Cruden RW. y Lyon DL. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*. 66:299-306.
- Cruz M. y Casas A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51:561-576.
- Daily GC. 1997. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island, Washington, D.C., EUA.
- De Nettancourt D. 1997. Incompatibility in angiosperms. *Sexual plant reproduction* 10:185-199.

- Del Castillo RF. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 39:36-43.
- Del Castillo RF. 1999. Memoria VIII Congreso Nacional y VI Internacional Sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Edit. Juan Rogelio Aguirre Rivera y Juan Antonio Reyes Agüero. S.L.P., México.
- Del Castillo RF. y González-Espinoza M. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia* 71:185-196.
- Del Castillo RF. y Trujillo-Argueta S. 2009. Reproductive implications of combined and separate sexes in a trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 96:1148-1158.
- Dilcher D. 2000. Toward a new synthesis: Major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 7030-7036.
- Domínguez C. y Pérez J. 2013. La biología de la polinización. Tema IV Procesos reproductivos, Cap. III. En: Márquez GJ., Collazo OM., Martínez GM., Orozco SA. y Vázquez SS. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias, UNAM. México.
- Eguiarte LE. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm, en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de doctorado. Centro de ecología-UACP, UNAM. México.
- Eguiarte LE., Nuñez FJ., Domínguez CA. y Cordero C. 1992. Biología evolutiva de la reproducción de las plantas. *Ciencias* núm. Especial 6:87-97.
- Eguiarte LE., Souza V. y Aguirre C. (Compiladores). 2007. *Ecología Molecular*. INE-Semarnat, UNAM y CONABIO. México D.F.
- Everitt BS. 1977. The analysis of contingency tables. *Monographs on Statistics and applied probability*. Chapman and Hall 128pp.

- Faegri K. y Van Der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology. Tercera edición. Pergamon Press, Oxford, United Kingdom.
- Fleming TH., Maurice S. y Hamrick JL. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology* 12:279-289.
- Fleming TH., Tuttle MD. y Horner MA. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41:257-269.
- Flores-Martínez A., Manzanero MG., Golubov J y Mandujano MC. 2013. Biología floral de *Mammillaria Huitzilopochtli*, una especie que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91:349-356.
- Flores-Rentería L., Orozco-Arroyo G., Cruz-García F., García-Campusano F., Alfaro I. y Vázquez-Santana S. 2013. Programmed cell death promotes male sterility in the functional dioecious *Opuntia stenopetala* (Cactaceae). *Annals of Botany* 112:789-800.
- Fuentes-Pérez M., Terrazas T. y Arias S. 2009. Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae). *Polibotánica* 27:89-102.
- Galicia-Pérez A. 2013. Estudios sobre los sistemas de autoincompatibilidad presentes en *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae). Tesis de maestría. UAM Iztapalapa. México.
- García SR. 1984. Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia* spp. en San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis Profesional, UNAM. México.
- Gibbs PE., Milne C. y Vargas-Carrillo M. 1975. Correlation between the breeding system and recombination index in five species of *Senecio*. *New Phytol* 75:619-626.
- Gibson AC y Nobel PS. 1986. The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Gigon A., Langenauer R., Meier C. y Nievergelt B. 2000. Blue lists of threatened species with stabilized or increasing abundance: a new instrument for conservation. *Conservation Biology* 14:402-413.
- Grant BR. y Grant PR. 1981. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on The Galapagos. *Oecología* 49:179-187.
- Grant V. y Grant KA. 1979a. Pollination of *Opuntia brasilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132:321-325.
- Grant V. y Grant KA. 1979b. The pollination spectrum in the southwestern american cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133:29-37.
- Grant V., Grant KA. y Hurd PD. 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution* 132:313-320.
- Guzmán U., Arias S. y Dávila P. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. UNAM. CONABIO. México D.F.
- Harder LD. y Barrett SCH. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. Chapman y Hall. Nueva York, EUA.
- Hoffman TM. 1992. Functional Dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): Breeding systems, sex ratios and geographic range of floral dimorphism. *American Journal of Botany* 79:1382-1388.
- Holsinger KR. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceeding of the National Academy of Science of United States of North America* 97:7037-7042.
- Hunt DR. 2006. *The new Cactus Lexicon* (2 Vols.). DH books, Milborne Port.
- Ibarra-Cerdeña CN., Iñiguez-Dávalos L. y Sánchez-Cordero V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92:503-509.

- Jiménez-Sierra C., Mandujano MC y Eguiarte LE. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135:278-292.
- Johnson R. 1992. Pollination and reproductive ecology of *Acuña* cactus, *Echinomastus erectocentrus* (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 153:400-408.
- Johnson SD. y Steiner KE. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15:140-143.
- Kearns CA. y Inouye DW. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, EUA.
- Kearns CA., Inouye DW y Waser NM. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83-112.
- Knight TM., Steets JA., Vamosi JC., Mazer SJ., Burd M., Campbell DR., Dudash MR., Johnston M., Mitchell RJ. y Ashman TL. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:467-497.
- Krupnick GA., Weis AE. y Campbell DE. 1999. The consequences of the floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:125-134.
- Kuti J. 1992. Growth and compositional changes during the development of prickly pear fruit. *Journal of Horticulture Science* 67:861-868.
- Linsley EG. y Mac Swain JW. 1957. The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Evolution* 12:219-223.
- Lloyd DG. 1979. Some Reproductive Factors Affecting the Selection of Self-Fertilization in Plants. *The American Naturalist* 113:67-79.

- Lloyd DG. y Barret SCH. 1996. Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Chapman and Hall, New York, EUA.
- Lloyd DG. y Webb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24:135-162.
- Mandujano MC. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En Eguiarte LE., Souza V. y Aguirre C. (Compiladores). *Ecología Molecular*. INE-Semarnat, UNAM y CONABIO. México.
- Mandujano MC., Carrillo-Angeles I., Martínez-Peralta C y Golubov J. 2010. Chapter 10 Reproductive biology of Cactaceae. En Ramawat KG, ed. *Desert Plants - Biology and Biotechnology*. Springer.
- Mandujano MC., Montaña C. y Eguiarte LE. 1996. Reproductive Ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany* 83:63-70.
- Mandujano MC., Montaña C., Franco M., Golubov J. y Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82:344-359.
- Mandujano MC., Plasencia LL., Aguilar MG., Jiménez GG., Galicia-Pérez A., Rojas-Aréchiga M. y Martínez-Peralta C. 2014. Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 59:100-120.
- Márquez GJ., Collazo OM., Martínez GM., Orozco SA y Vázquez SS. 2013. *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias, UNAM. México.
- Martínez MD., López RFM., Flores MA., y Manzanero MGI. 2004. Evaluación de técnicas de propagación de *Mammillaria oteroi* Glass y Foster. *Naturaleza y desarrollo* 2:5-12.

- Martínez-Ávalos JG. 2007. Estudio demográfico del “star cactus” *Astrophytum asterias* (Lem.) Zucc. (Cactaceae) una especie en riesgo de extinción. PhD Tesis. UANL, México.
- Martínez-Peralta C y Mandujano MC. 2011. Reproductive biology of a living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society* 138:145-155.
- Martínez-Peralta C y Mandujano MC. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57:114-127.
- Mc Farland JD., Kevan PG y Lane MA. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany* 67:24–28.
- Michener CD. 2000. *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Nassar JM y Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melón cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248:31-44.
- Nassar JM., Hamrick JL. y Fleming TH. 2002. Allozyme diversity and genetic structure of the leafy cactus (*Pereskia guamacho* [Cactaceae]). *Journal of Heredity* 93:193-200.
- Nassar JM., Ramírez N. y Linares O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84:918-927.
- Negrón-Ortiz V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus. *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida keys: Why is seed set very low?. *Sexual Plant Reproduction* 11:208-212.
- Nerd A. y Mizrahi Y. 1995. Reproductive biology. En: Barbera G., Inglese P., Pimienta BE., Arias JE. (Eds.), *Agroecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. FAO.

- Oaxaca-Villa B., Casas A. y Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53:277-287.
- Ollerton J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los Artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26:741-758.
- Ornduff R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18:121-123.
- Orozco-Arroyo G. y Vázquez SS. 2013. Sistemas de reproducción sexual. Tema IV Procesos reproductivos, Cap. X. En: Márquez GJ., Collazo OM., Martínez GM., Orozco SA. y Vázquez SS. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias, UNAM. México.
- Orozco-Arroyo G., Vázquez SS., Camacho A., Dubrovsky JG. y Cruz FG. 2012. Inception of maleness: auxin contribution to flower masculinization in the dioecious cactus *Opuntia stenopetala*. *Planta* 236:225-238.
- Osborn MM., Kevan PG. y Lane MA. 1988. Pollination biology of *Opuntia polycantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution* 159:85-94.
- Pimienta-Barrios E. y del Castillo RF. 2002. Reproductive biology. En: Nobel PS (ed) *Cacti: Biology and uses*. University of California Press, Berkeley.
- Piña HH. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de maestría. ENCB-IPN, México.
- Piña HH. 2007. Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología A.C., México.
- Potts SG., Dafni A. y Neeman G. 2001. Pollination of a core flowering shrub species in Mediterranean phrygana: variation in pollinator diversity, abundance and effectiveness in response to fire. *Oikos* 92:71-80.

- Reyes-Agüero JA y Aguirre JR. 2006. Geographical distribution of *Opuntia* in Mexico. Proceedings of the 2006 International Cactus Pear Conference. University of the Free State, Bloemfontein, South Africa.
- Reyes-Agüero JA., Aguirre JR. y Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 64: 549–585.
- Richards AJ., 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen and Unwin. Londres, Inglaterra.
- Rodríguez ZO. 1981. Fenología, reproducción y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del altiplano potosino-zacatecano. Bachelor Tesis. UANL, México.
- Rosas CP. y Pimienta BE. 1986. Polinización y fase progámica en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) tunero. *Fitotecnia* 8:164-176.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ª Edición digital. http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf.
- Sánchez VG., Ortega DM., Granados SD. y Cruz HJ. 1991. Fenología y crecimiento de *Opuntia joconostle* cv. Cuaresmero, en San Martín de las Pirámides. *Agrociencia* 1:77-91.
- Scheinvar L., Olalde P., Gaytán AV., Olvera SD., Mena M., Silva M., Matías H., Sánchez C., Linaje M., Kerstupp F. y Gallegos CV. 2009. Representación conocida de nopales silvestres mexicanos en áreas naturales protegidas. Propuesta de conservación. VII Congreso Nacional Sobre Áreas Naturales Protegidas de México. San Luis Potosí, San Luis Potosí. México.
- Schlindwein C. 2004. Are oligolectic bees always the most effective pollinators?. En Freitas BM y Pereira JOP (eds.). *Solitary bees. Conservation, rearing and management for pollination*. Imprenta Universitaria, Fortaleza.
- Schlindwein C. y Wittman D. 1997. Stamen movement in flowers of *Opuntia* favour oligolectic pollination. *Plant Systematic and Evolution* 204:179-193.

- Schoonhoven LM., Van-Loon JJ. y Dicke M. 2005. Insects and flowers: mutualism par excellence. En: *Insect-Plant Biology* 2° Ed. Oxford University Press.
- Sipes SD. y Wolf PG. 2001. Phylogenetic Relationships within *Diadasia*, a Group of Specialist Bees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19:144-156.
- Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:307-326.
- Stone J. y Jenkins EG. 2008. Pollinator abundance and pollen limitation of a solanaceous shrub at premontane and lower montane sites. *Biotropica* 40: 55-61.
- Stuppy W. 2002. Seed characters and the generic classification on the Opuntioideae (Cactaceae). En: Hunt D. y Taylor N. *Studies in the Opuntioideae*. The Manse and Chapel Leave, Sherborne.
- Thompson JN. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Illinois, EUA.
- Thomson JD., Wilson P., Valenzuela M. y Malzone M. 2000. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. *Plant Species Biology* 15:11-29.
- Valiente-Banuet A., Arizmendi MC., Rojas-Martínez A. y Domínguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A. y Arizmendi MC. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84:452-455.
- Valiente-Banuet A., Santos GR., Arizmendi MC y Casas A. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 68:1-8.

- Vogler DW y Kalisz S. 2001. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution* 55:202-204.
- Waser NM. 1993. Sex, mating systems, inbreeding and outbreeding. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: Theoretical and Empirical Perspectives* 1-13.
- Wengier DL. 2008. Aislamiento y caracterización del ligando del pistilo que interactúa con el sistema de receptores quinasa LePRK1 y LePRK2 de polen de *Solanum lycopersicum* (tomate). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Wessels AB. y Swart E. 1990. Morphogenesis of the reproductive bud and fruit of the prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. cv. Morado). *Acta Horticulture* 275:245-253.
- Wilcock C y Neiland R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7:270-277.
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. *Pollination biology*, 51:403-418.