



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

**Biología floral de *Coryphantha elephantidens*  
Lemaire (Cactaceae) en Sierra de Huautla,  
Morelos, México**

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ANGÉLICA MARTÍNEZ ZAVALA

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. Concepción Martínez Peralta



Ciudad de México

2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de datos del jurado

### 1. Datos del alumno

Martínez  
Zavala  
Angélica  
55 7893 6917  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
311175040

### 2. Datos del tutor

Dra.  
Concepción  
Martínez  
Peralta

### 3. Datos del sinodal 1

Dra.  
Sonia  
Vázquez  
Santana

### 4. Datos del sinodal 2

Dra.  
María del Carmen  
Mandujano  
Sánchez

### 5. Datos del sinodal 3

M. en C.  
Violeta  
Méndez  
Solís

### 6. Datos del sinodal 4

Dr.  
José Arnoldo  
Flores  
Torres

### 7. Datos del trabajo

Biología floral de *Coryphantha elephantidens* Lemaire (Cactaceae) en Sierra de Huautla, Morelos, México.

68 p.

2018

## Agradecimientos institucionales

A los miembros de mi jurado, por su tiempo y valiosas aportaciones a este trabajo, Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Dra. Sonia Vázquez Santana, M. en C. Violeta Méndez Solís, Dr. José Arnoldo Flores Torres y Dra. Concepción Martínez Peralta.

A Concepción Martínez Peralta (Coni), por brindarme la oportunidad de trabajar con este increíble proyecto, por siempre ayudarme y confiar en mí.

A todos los profesores y alumnos del Taller “Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos”, Licenciatura de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por regalarme un poco de su conocimiento, por sus consejos y revisiones, los cuales ayudaron mucho a enriquecer este trabajo. Particularmente agradezco a los profesores, Juan Carlos Flores Vázquez, María Rosa Mancilla Ramírez, Zenón Cano Santana, Irene Pisanty Baruch y Linda Mariana Hernández Ramos, por sus valiosas aportaciones.

A la Escuela de Estudios Superiores Jicarero de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, así como al Cuerpo Académico de Conservación, por permitirme el uso de sus instalaciones, equipo de campo y laboratorio durante la realización de este trabajo.

Al Proyecto SEP-PRODEP DSA/103.5/15/6986 “Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en la Sierra de Huatla, Morelos”, cuya responsable fue la Dra. C. Martínez Peralta, por el financiamiento en campo y de material, así como por la beca de Licenciatura proporcionada.

Al Dr. Salvador Arias Montes, por realizar la identificación taxónomica de *Coryphantha elephantidens*.

A la M. en C. Mariana Rojas Aréchiga por su ayuda en la germinación de las semillas.

A Victoria Cazares Soriano y a Leonardo Hernández Bautista, por ser mi equipo fiel en campo, por todo el entusiasmo y esfuerzo que pusieron en este proyecto.

A Don Evodio Rendón, por sus recomendaciones y ayuda en campo.

A Amado y Lucas, por brindarnos la mejor atención en la estación de la localidad de Quilamula, Morelos, por siempre recibirnos con una sonrisa y por las largas pláticas que tuvimos.

## Agradecimientos a título personal

A Cecilia, mi mamá, por ser mi compañera de vida, porque siempre has estado conmigo en los momentos más importantes. Gracias por nunca negarme tú apoyo aunque la situación fuera difícil, por ser la madre más entregada del mundo y jamás dejar que me rindiera. Te amo con todo mi corazón y te dedico todos mis triunfos. Eres mi mayor inspiración.

A mi papá, Gerardo, por enseñarme que uno siempre debe apasionarse por lo que hace, gracias porque a través de tú esfuerzo me has abierto la posibilidad de crecer profesionalmente. Te amo mucho.

A mis hermanas, por ser mis mejores amigas. Verito, gracias por confiar siempre en mí y motivarme a ser mejor persona. A Martha, por reírte conmigo de todo y por este vínculo tan especial que hemos generado. Las amo y no las cambiaría por nada.

A toda mi familia, por los sábados de risa y diversión, por siempre estar pendientes de mí y porque su existencia hace mejor mi vida. Una mención especial a mis tíos, Roberto, Ernesto, Armando y Dary, a mi tata Martha, a mis primos Gina, Maggy y Juan, y a mi sobrina Ivanna.

A todos mis amigos de la facultad, porque con ustedes compartí las risas más escandalosas, pero también los momentos más difíciles. Mención honorífica a: Alejandra Celic, Sandy Santiago, Montse Amezcua y Alejandro Rojo.

A mis amigos de prepa 8, especialmente a Patricio Weeb, Odette Muciño e Iris Hernández por la amistad tan especial que compartimos. Los quiero mucho.

A Pablo Hoz, porque durante más de 10 años hemos compartido una amistad maravillosa, gracias por siempre contagiarme de tu positivismo y felicidad, eres un amigo increíble. A Hazel Medina, por todo lo vivimos juntas, por siempre hacerme reír y porque ser mi confidente. Los amo amigos.

A Carlos, porque te lo prometí. Gracias por enseñarme a confiar en mí, por todo el apoyo que me diste siempre, donde quiera que estés, gracias.

A Coni, por ser tan buena persona conmigo, por alimentarme y siempre ofrecerme con toda la confianza su casa, porque me enseñaste a ser responsable en mis muestreos, a organizar mis datos y a expresar mis ideas de forma escrita. Eres la mejor asesora que pude encontrar.

A Vicky por tu valiosa ayuda, porque sin ti seguramente no lo hubiera logrado, por hacer reír tanto y por la confianza. A Leo, porque desde que te conocí siempre has sido muy buena persona conmigo, gracias por todas las risas que compartimos. Gracias a ambos por ayudarme y por las pláticas en Quilamula, hicieron muy feliz mi colecta.

A Sofí y Raúl, por su ayuda en este proyecto, por todo el tiempo que pasamos juntos en el taller y las risas que compartimos. A Emelio, por cocinar muy rico y despertarnos con música, eres de lo mejor.

# ÍNDICE

<b>Resumen</b>	i
<b>I. Introducción</b>	
1.1 Ciclo de vida de las angiospermas	1
1.2 Biología floral	2
1.3 La flor	2
1.4 Sistemas de reproducción sexual	4
1.5 Sistemas de cruza	5
1.6 Sistema de apareamiento	6
1.6.1 Relación polen/óvulos (P/O)	7
1.6.2 Índice de entrecruza (OCI)	7
1.7 Polinización y visitantes florales	8
1.8 Autoincompatibilidad	9
1.9 Biología floral de la familia Cactaceae	11
<b>II. Objetivos</b>	13
<b>III. Materiales y métodos</b>	
3.1 Descripción de la especie	14
3.2 Área de estudio	16
3.3 Morfología y fenología floral	17
3.4 Sistema de apareamiento	17
3.5 Sistema de cruza	19
3.6 Visitantes florales	20

## **IV. Resultados**

4.1 Morfología y fenología floral	21
4.2 Sistema de apareamiento	26
4.2.1 Relación polen/óvulos (P/O)	26
4.2.2 Índice de entrecruza (OCI)	26
4.3 Sistema de cruza	28
4.4 Visitantes florales	30
4.5 Sistema sexual	34

## **V. Discusión**

5.1 Morfología y fenología floral	36
5.2 Sistema de apareamiento	39
5.3 Sistema de cruza	41
5.4 Visitantes florales	43
5.5. Sistema sexual	45

## **VI. Conclusiones**

<b>Literatura citada</b>	49
--------------------------	----

## RESUMEN

La biología floral se encarga del estudio de la estructura, diseño y funcionamiento de las flores; esto incluye sus características morfológicas, su fenología, sistemas de cruce, sistemas de apareamiento y visitantes florales entre otros aspectos. En el presente trabajo se busca conocer la biología floral de *Coryphanta elephantidens* Lemaire., una cactácea amenazada, el conocimiento sobre los aspectos reproductivos de esta especie resulta fundamental para su conservación. La investigación se llevó a cabo en la localidad de Quilamula, Morelos en 2016 y 2017. Se realizaron observaciones para conocer la variación de color, la fenología floral, así como los visitantes florales. Adicionalmente, se evaluó la proporción polen/óvulos (P/O) y un índice de entrecruza para determinar el sistema de apareamiento, mientras que para determinar el sistema de cruce se realizaron tratamientos de polinización controlada. La floración de *C. elephantidens* inicia a finales de julio y concluye a principios octubre. Las flores son diurnas, presentan su máxima apertura alrededor de las 13:00 h, la longevidad floral varía entre uno y dos días. La población estudiada mostró una gran variación en el color de las flores, que van desde crema hasta rosa encendido, condición que también se ha descrito en otras especies del género. Los visitantes más frecuentes son las abejas nativas de los géneros *Ceratina*, *Diantidium*, *Melissodes*, *Anthophorula* y *Ashmeadiella*, tal como se ha registrado en otras especies con forma de vida globosa y flores con simetría radial (Mandujano *et al.*, 2010). El sistema de apareamiento según el índice de entrecruza (OCI) fue xenógamo obligado, debido a la presencia de hercogamia y dicogamia, y según la relación P/O es xenogámico facultativo, mientras que las polinizaciones controladas indican un sistema de cruce del tipo entrecruza. Por otro lado, el 40% de los individuos estudiados ( $n = 94$  plantas) no presentaron polen en sus anteras, mientras que el 60% restante tenía flores con polen y óvulos funcionales, lo que indicaría que se trata de una población funcionalmente ginodioica. Estos resultados sugieren que la reproducción sexual de esta especie depende totalmente de la actividad de las abejas polinizadoras, y que en la población estudiada hay una modificación en el sistema sexual hermafrodita típico de Cactaceae.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Ciclo de vida de las angiospermas

Las angiospermas o plantas con flor, son uno de los grupos de organismos más diversos que existen, pues incluyen aproximadamente 352 000 especies (Ollerton *et al.*, 2011). Las características principales de este grupo son, la doble fecundación, producción de endospermo, presencia de flores y frutos, entre otras. Su aparición es relativamente reciente en el tiempo geológico, los primeros registros datan del Cretácico hacia finales de la era Mesozoica, es decir, hace aproximadamente 130 millones de años (Crane *et al.*, 1994).

La mayoría de las plantas con flores, tienen la capacidad de llevar a cabo reproducción sexual y asexual (Raghavan, 1997). La reproducción asexual hace referencia a la generación vegetativa de plantas, es decir, la formación de nuevos ramets, se ha registrado en al menos 30 familias de angiospermas y se estima que el 70% de las angiospermas presentan crecimiento clonal (Holsinger, 2000; Mandujano, 2007). El crecimiento clonal puede darse por ramificación, reproducción vegetativa o la producción de esporas o semillas sin que se lleve a cabo la fecundación (agamospermia), y los organismos generados a través de estos tipos de reproducción son genéticamente idénticos a la planta madre (Holsinger, 2000).

En reproducción sexual, ocurre la formación de nuevos genets, producto de la recombinación genética. Durante ésta, en la antera que contiene dos sacos polínicos, las células diploides conocidas como microsporocitos, dan lugar a microsporas a través del proceso de meiosis, las cuales se desarrollan posteriormente en granos de polen, estructuras que corresponden al microgametofito maduro; a la par, los óvulos se forman en el ovario, la meiosis de la célula madre de la megaspora que se ubican en cada óvulo, produce cuatro megasporas haploides, sólo una de éstas se desarrolla en un gametofito femenino, que consiste en una ovocélula, dos sinérgidas, una célula central binucleada y tres antípodas (MacAdam, 2008).

Para que el gameto masculino y femenino se fusionen, se necesita de un proceso conocido como polinización, que ocurre cuando un grano de polen llega hasta el estigma, de la misma flor o de una diferente, e inicia la germinación del tubo polínico a lo largo del estigma y estilo, transportando a través de él las células espermáticas, hasta llegar al ovario, en donde descarga los gametos masculinos y la célula del tubo polínico que había transportado, una vez ahí, uno de los núcleos espermáticos fecunda a la ovocélula, formando con ello al cigoto, mientras que el otro se fusiona con una célula ovárica diploide, por lo que se forma una célula triploide (Raven, 2013). Por un lado, el

cigoto se desarrolla en un embrión esporofítico, mientras que la célula triploide se desarrolla en endospermo, que es el tejido nutritivo necesario para el desarrollo del embrión (Starr *et al.*, 2015).

El tipo de sistema de cruce que presenten los organismos tendrá efectos en la estructura poblacional; por un lado, la reproducción asexual produce progenie con genotipos idénticos lo cual se relaciona, generalmente, con la baja variabilidad genética, incremento en la endogamia y por tanto una reducción de la adecuación, y por otro lado la reproducción sexual involucra un gasto energético mayor, abre la posibilidad de generar combinaciones genéticas nuevas, y puede aumentar la velocidad de adaptación de los organismos ante un ambiente fluctuante (Holsinger, 2000; Mandujano *et al.*, 2014).

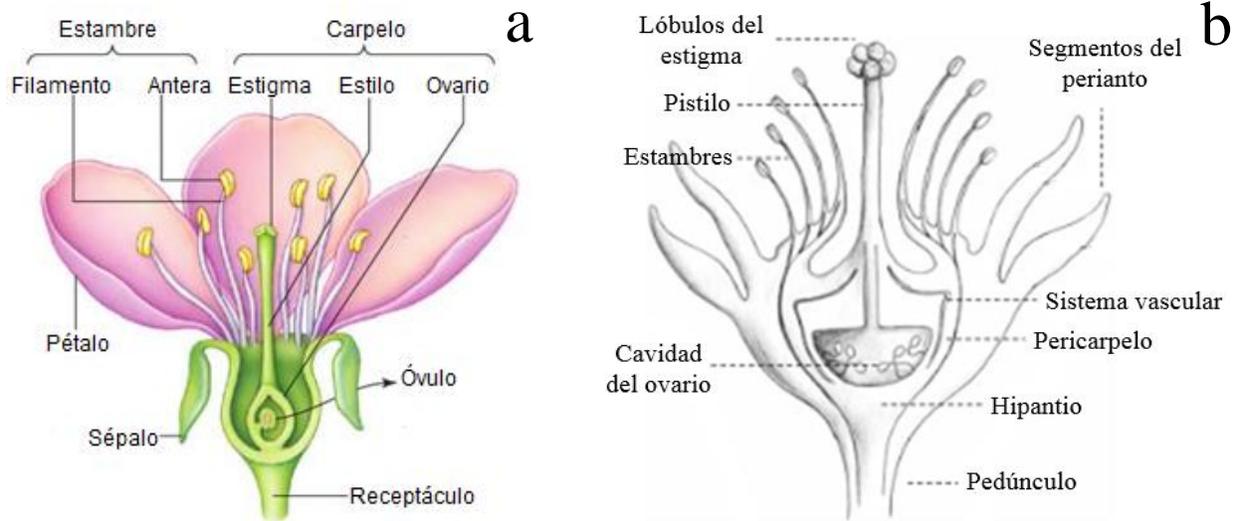
## **1.2 Biología floral**

La biología floral estudia el diseño y funcionamiento floral (Sprengel, 1793), comienza con la maduración de algunos de los órganos esenciales, como la dehiscencia de las anteras o la activación de la receptividad estigmática y termina cuando los estambres han derramado todo el polen y los estigmas dejan de ser receptivos (Percival, 2013).

Durante la vida de la flor suceden eventos importantes como la atracción de polinizadores y el flujo de polen, que desembocarán finalmente en la fecundación. En general, los estudios de biología floral evalúan la fenología floral, la dehiscencia de las anteras, la receptividad del estigma, los sistemas de apareamiento y de cruzamiento, los visitantes florales y polinizadores, la presencia/ausencia de néctar, aroma, y en algunos casos caracteres morfológicos como el color y dimensiones de las estructuras reproductivas (Raguso *et al.*, 2003; Walter, 2010; Flores-Martínez *et al.*, 2013; Gan *et al.*, 2013; Mandujano *et al.*, 2014). A continuación, se describirán los aspectos de la biología floral que abordaremos en este estudio.

## **1.3 La flor**

La flor es un brote de crecimiento limitado con piezas florales, especializadas en la reproducción sexual, se ha considerado como la unidad estructural y funcional de la reproducción en angiospermas (Mauseth, 2011; Cruz-Durán y Rosas-López, 2013). Su estructura básica está formada por un cáliz y una corola, que juntos forman el perianto, y los órganos reproductores, es decir, el androceo y el gineceo (Fig. 1); si la flor presenta estos últimos dos se dice que es perfecta, bisexual o hermafrodita, mientras que si sólo tiene uno de los dos recibe el nombre de imperfecta, diclina o unisexual (Clarke y Lee, 2003).



**Fig. 1:** Estructura de la flor.

**a.** Estructura típica de una flor de angiosperma; modificado de Starr *et al.* (2015). **b.** Estructura de una flor del género *Pereskia* (Cactaceae); modificado de Mandujano *et al.*, 2010.

El perianto, por definición, está constituido por el cáliz que comprende los sépalos y la corola, que está formada por los pétalos; ambos son verticilos infértiles (Percival, 2013). Los sépalos son generalmente verdes, pero también se pueden presentar de color como los pétalos, se localizan en la parte más externa de la flor, y su función principal es la protección de lesiones físicas durante el desarrollo de la flor; sin embargo, también protegen de la desecación a los tejidos jóvenes; este verticilo se pierde en algunas flores maduras o se mantiene durante toda la vida de la flor; por su parte, los pétalos se presentan regularmente largos y de color, debido a que son atractivos para los polinizadores (Tcherkez, 2004; MacAdam, 2008). Cuando los sépalos y pétalos son claramente diferenciados, son conocidos como tépalos o segmentos del perianto (Bravo-Hollis, 1978).

El androceo es el verticilo sexual masculino, constituido por un conjunto de estambres, los cuales se componen de un filamento y una antera que contiene los granos de polen (Jaramillo, 2006). El gineceo, por su parte, es la función sexual femenina que se encuentra en la parte más interna de la flor, está compuesta por múltiples carpelos independientes o fusionados dentro de los cuales se encuentran los óvulos, sellados herméticamente, que de ser fecundados se convertirán en semillas (MacAdam, 2008). Además del ovario, el gineceo se compone de un estigma que es la estructura receptora de los granos de polen y un estilo, tejido de transmisión por el cual discurre el tubo polínico, y que adicionalmente proporciona altura al estigma (Jaramillo, 2006).

## 1.4 Sistemas de reproducción sexual

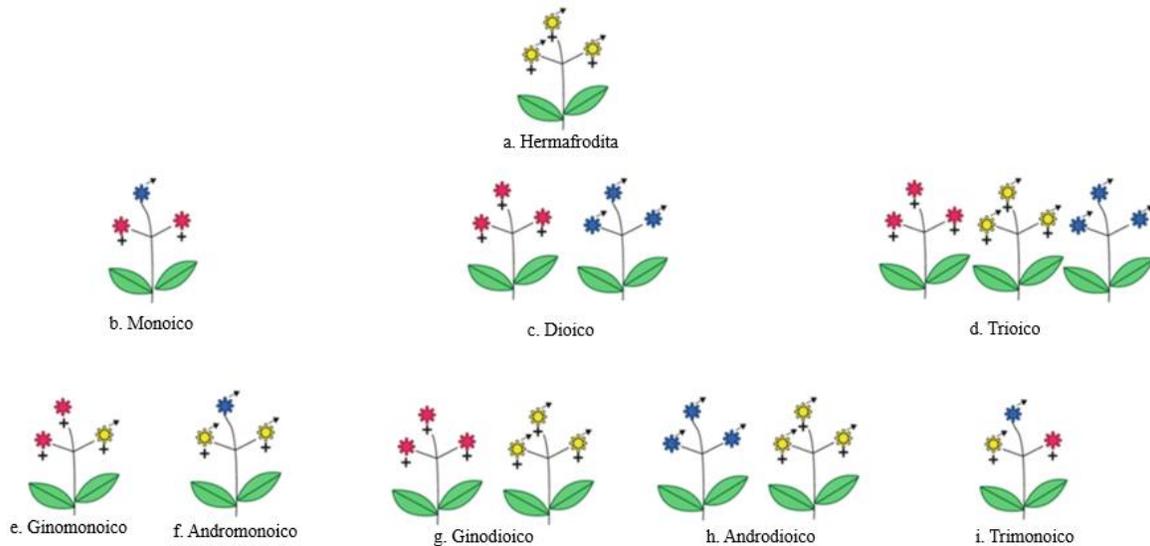
Un sistema reproductivo hace referencia a la manera en que los órganos sexuales se posicionan morfológica, espacial y temporalmente en individuos de una población (Orozco-Arroyo y Vázquez-Santana, 2013).

El sistema predominante en las angiospermas es el **hermafrodita** (Fig. 2a) en donde las dos funciones sexuales se encuentran en una misma flor, es decir, son bisexuales (Atwell *et al.*, 1999). Una planta que tiene todas las flores hermafroditas o bisexuales, es una planta hermafrodita (Wyatt, 1983). De acuerdo al tiempo en que son funcionales los órganos sexuales en una flor hermafrodita, las flores pueden ser: *homogámicas* cuando los verticilos sexuales maduran al mismo tiempo, o *dicogámicas* cuando uno de los dos verticilos madura primero que el otro (Orozco-Arroyo y Vázquez-Santana, 2013).

Por otro lado, en los sistemas **monoicos** ambos verticilos sexuales se presentan en la misma planta, pero en diferente flor (Fig. 2b). Dentro de este sistema también se pueden mencionar a los ginomonoicos (Fig. 2e), con flores femeninas y hermafroditas, y a los andromonoicos (Fig. 2f), en donde existen individuos con flores masculinas y hermafroditas (Wyatt, 1983; Atsmon, 1998).

Aquellas poblaciones con sistemas **dioicos** se caracterizan por presentar individuos sólo con flores masculinas e individuos con flores sólo femeninas (Fig. 2c), también dentro de estos sistemas se encuentran los *ginodioicos* (Fig. 2g), que implican la coexistencia de individuos hermafroditas y unisexuales femeninos en una misma población, y los *androdioicos* (Fig. 2h) que se caracterizan por la coexistencia de individuos hermafroditas y unisexuales masculinos (Wyatt, 1983; Jong y Klinkhamer, 2005; Gniech, 2015).

Por último, se han registrado también poblaciones **trioicas**, en donde en una población coexisten individuos femeninos, masculinos y hermafroditas (Fig. 2d), y sistemas sexuales *trimonoicos* (Fig. 2h), en el cual se concentran flores masculinas, femeninas y hermafroditas en un mismo individuo (Atsmon, 1998).



**Fig. 2:** Sistemas sexuales en angiospermas. Modificado de Gniech (2015).

El 72% de las angiospermas presenta hermafroditismo, mientras que el 11% son plantas con flores unisexuales, que son monoicas (7%) o dioicas (4%); el otro 7% es representado por los sistemas andromonoicos y ginomonoicos, y el 10% restante corresponde a las poblaciones con flores unisexuales y bisexuales, decir, androdioicos y ginodioicos (Gniech, 2015).

### 1.5 Sistemas de cruce

Los sistemas de cruce hacen referencia al patrón de transmisión de genes, es decir, las rutas por las que los gametos son dispersados y cómo estos se fusionan para formar semillas (Richards, 1986). Podemos encontrar tres tipos de sistemas de cruce (Richards, 1986; Brown, 1990; Lloyd *et al.*, 1996; Percival, 2013):

- a. Autocruza. El transporte de polen se lleva a cabo dentro de la misma flor. También considerada como autocruza, la otra forma es la **geitonogamia**, ocurre entre dos flores de la misma planta, o entre flores de individuos genéticos idénticos.
- b. Entrecruza. Se presenta cuando la polinización ocurre entre dos flores de individuos genéticamente distintos.
- c. Mixto. Se llevan a cabo tanto la autocruza como la entrecruza.

Para determinar el tipo de sistema se hacen estudios genéticos y frecuentemente se realizan experimentos de polinización controlada, en donde se obtiene el número de semillas y frutos, lo que indica la efectividad máxima de cada sistema, bajo el supuesto de que mediante esta técnica se asegura

el 100% de transferencia de polen (Lloyd *et al.*, 1996; Casas *et al.*, 1999; Méndez *et al.*, 2005; Strong y Williamson, 2007; Mandujano *et al.*, 2010). En algunas investigaciones, se ha recurrido a la germinación de semillas para conocer viabilidad de las mismas e incluso, determinar el éxito reproductivo en cada sistema de cruce (Bowers, 2002; Briseño-Sánchez, 2016).

### 1.6 Sistemas de apareamiento

Estos sistemas hacen referencia a las características morfológicas y al funcionamiento espacio temporal de los verticilos florales. Se proponen cinco sistemas de apareamiento basados en atributos morfológicos y funcionales (Cruden, 1977), señalados en el Cuadro 1.

**Cuadro 1.** Sistemas de apareamiento en angiospermas (Cruden, 1977).

Sistema de apareamiento	Descripción
<b>Cleistógamo</b>	Ocurre autopolinización debido a que no se presenta anthesis floral
<b>Autógamo facultativo</b>	El sistema tiende a la autopolinización; sin embargo, puede ocurrir la entrecruza.
<b>Autógamo obligado</b>	Sólo puede ocurrir la autocruza
<b>Xenógamo facultativo</b>	Preferentemente se presenta la polinización cruzada, pero en caso de no lograrse, puede presentarse autocruza.
<b>Xenógamo obligado</b>	Sólo es posible la polinización cruzada.

En algunas especies se han descrito estrategias que impiden la autogamia, debido a que no contribuye a la variabilidad genética de la población. Una de las más comunes es la **dicogamia** en donde la maduración de los verticilos sexuales no ocurre al mismo tiempo, mientras que en la **hercogamia** se presentan diferencias en la longitud de los estambres con respecto al pistilo, es decir, hay una separación espacial de los verticilos sexuales (Rosado, 2001; Jaramillo, 2006)

El tipo de sistema de apareamiento morfológico-funcional de una especie se puede determinar de dos maneras, la primera es estimando el cociente polen/óvulos (P/O) y la segunda es mediante el índice de entrecruza a través de las características florales (Pimienta-Barrios y Castillo, 2002; Martínez-Ramos *et al.*, 2015).

### 1.6.1 Relación polen/óvulos (P/O)

La proporción polen/óvulos propuesta por Cruden (1977) se basa en el supuesto de que las especies autógamas no requieren de una gran producción de polen debido a que el esfuerzo de transferencia del mismo es mínimo, mientras que en las especies xenógamas el polen debe ser suficientemente abundante como para aumentar la probabilidad de ser transportado hasta otro individuo. Por lo tanto, como se muestra en el Cuadro 2, las flores cleistógamas deben tener los cocientes más bajos de P/O, seguidas por las flores autógamas, con niveles intermedios las autógamas facultativos y las xenógamas facultativas, y por último, las especies xenógamas presentarán el resultado más elevado de P/O (Cruden, 1977).

### 1.6.2 Índice de entrecruza (OCI)

Este índice de entrecruza (OCI) toma en cuenta tres características florales: diámetro de la flor, la separación espacial (hercogamia) y la separación temporal (dicogamia); a cada característica se le asigna un puntaje que dependerá de las características propias de la flor estudiada (Cruden, 1977).

Si el diámetro de la flor es menor a 1 mm, se asigna cero, si se encuentra entre 1-2 mm, entonces su valor es 1, entre 1-6 mm le corresponde un 2 y por último si es mayor a 6 mm entonces el valor correspondiente es 3. Por otro lado, si la maduración de los verticilos sexuales es al mismo tiempo (homogamia) o primero madura el femenino, el valor asignado es 0, mientras que si madura primero el órgano masculino el valor es 1. Por último, si los órganos sexuales presentan la misma altura entonces se asigna 0, si, por el contrario, se encuentran separados espacialmente (hercogamia) el valor es 1 (Cruden, 1977). La suma de estos valores indicará el tipo de sistema de apareamiento como se muestra en el cuadro 2.

**Cuadro 2.** Sistemas de apareamiento determinado por relación P/O y OCI (Cruden, 1997).

Sistema de apareamiento	Relación P/O	OCI
Cleistogamia	4.7± 0.7	0
Autogamia obligada	27.7±3.1	1
Autogamia facultativa	168.5±22.1	2
Xenogamia facultativa	796.6±87.7	3
Xenogamia	5859.2±96.5	4

## 1.7 Polinización y visitantes florales

La polinización consiste en el transporte de polen desde las anteras hasta el estigma. Este proceso es de gran importancia en el ciclo de vida de las angiospermas debido a que las plantas establecidas no cuentan con la capacidad de desplazarse, por lo que han evolucionado estrategias para adquirir recursos y para reproducirse exitosamente (Booth *et al.*, 2010; Pérez-Tejada y Pérez-Ishiwara, 2013).

En términos generales, se han clasificado dos tipos de polinización:

- a. Por vectores abióticos. Aquella en la que la polinización es llevada a cabo sin intervención de organismos vivos: hidrofilia (por agua) y anemofilia (por viento). En la anemofilia el transporte del polen ocurre por viento, razón por la que el polen suele ser ligero, generado en grandes cantidades, y con superficie lisa. Este tipo de polinización se ha registrado en 60 familias que representan aproximadamente el 16% del total de las angiospermas (Ackerman, 2000; Wilmer, 2011).
- b. Por vectores bióticos. La polinización se lleva a cabo por animales, los cuales son atraídos por los mecanismos adaptativos de las flores (Rosado, 2001; Shivanna y Tandon, 2014). Se calcula que de aproximadamente 352 000 especies de angiospermas el 87.5% (aprox. 308 006 especies) son polinizadas por animales según un estudio realizado por Ollerton *et al.* (2011).

Los atributos florales, como el tamaño, forma, color, olor y la producción de néctar representan una ventaja en la atracción de los polinizadores, entendiendo a estos últimos como aquellos organismos que como efecto de su alimentación transportan el polen (Gurevitch *et al.*, 2002).

La evolución de la estructura floral se ha relacionado directamente con la evolución de los procesos de polinización, y los registros fósiles indican que la radiación de las angiospermas coincide con la radiación de los insectos antófilos (Delevoryas, 1979).

Los visitantes florales no siempre tienen una interacción positiva con las plantas a través de la polinización, algunos insectos consumen total o parcialmente las estructuras florales, a lo que se denomina florivoría (Burgess, 1991; Teixido y Valladares, 2012). Esta interacción se ha señalado como uno de los procesos antagónicos más importantes de la polinización; sin embargo, también se ha observado que durante el consumo se puede llevar a cabo una polinización accidental (Calow, 1998).

Los coleópteros, hemípteros y ortópteros son los grupos de visitantes florales más comúnmente documentados en interacciones de florivoría, pero también se ha registrado el daño floral por parte de larvas de lepidópteros y hormigas (McCall e Irwin, 2006; Piña *et al.*, 2010).

### **1.8 Autoincompatibilidad**

La autoincompatibilidad es un mecanismo genético que funciona como barrera para la endogamia, a través del reconocimiento y rechazo de polen (Busch y Schoen, 2008); está controlada por el locus multialélico *S*, impidiéndose la reproducción entre individuos cuyos alelos son iguales (De Nettancourt, 1997). Se han descrito dos mecanismos principales (Schierup *et al.*, 1997; Busch y Schoen, 2008; Raven, 2013):

*Incompatibilidad gametofítica.* El fenotipo del polen está determinado por su genotipo haploide. La fecundación se presenta sólo cuando los alelos del grano de polen no coinciden con los alelos de la planta receptora (Fig. 3a), de lo contrario, el crecimiento del tubo polínico es arrestado en el estilo.

*Incompatibilidad esporofítica.* El polen exhibe el fenotipo de autoincompatibilidad de la planta que le dio origen. Si los alelos del polen son iguales que los de la planta receptora, el crecimiento del tubo polínico es impedido en el estigma.

La autoincompatibilidad genética, es uno de los mecanismos que promueven la entrecruza, ya que en los sistemas hermafroditas y monoicos pueden presentarse tanto la autofecundación como la fecundación cruzada, dependiendo si las especies son autocompatibles o autoincompatibles, mientras que en los sistemas dioicos sólo puede llevarse a cabo la polinización cruzada (Busch y Schoen, 2008; Fleming y Kress, 2013).



## 1.9 Biología floral de la familia Cactaceae

En México una de las familias con mayor diversidad, es la familia Cactaceae, endémica del continente Americano (Bravo-Hollis, 1978). Cactaceae incluye entre 100 y 150 géneros, con aproximadamente 1 800 especies (Arias-Montes y Flores-Rivas, 2013). En México se encuentran 913 taxones, entre especies y subespecies, de las cuales 518 especies son endémicas del país (Guzmán, 2003).

Las flores en la familia Cactaceae presentan series de tépalos o segmentos del perianto insertos en el receptáculo, el ovario es ínfero, a excepción de algunas especies del género *Pereskia* en donde es súpero (Bravo-Hollis, 1978; Pimenta-Barrios y del Castillo, 2002; Mandujano *et al.*, 2010), la placentación en las cactáceas es parietal y con numerosos óvulos, el androceo contiene, generalmente, una gran cantidad de estambres en arreglo espiral, el plano de simetría floral más frecuente es actinomorfo (Arias-Montes y Flores-Rivas, 2013), pero algunos grupos interesantes tienen simetría bilateral, tal como *Epiphyllum* y *Cleistocactus* (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Nobel, 1986; Mandujano *et al.*, 2010). El sistema sexual registrado en la mayoría de las especies es hermafrodita (Bravo-Hollis, 1978; Pimenta-Barrios y del Castillo, 2002; Mandujano *et al.*, 2010; Arias-Montes y Flores-Rivas, 2013). La dicogamia y hercogamia, son estrategias reproductivas descritas en la familia Cactaceae (Breckenridge y Miller, 1982; Martínez-Ramos *et al.*, 2002; Briseño-Sánchez, 2016). La autoincompatibilidad genética se encuentra ampliamente extendida en la familia Cactaceae (Strong y Williamson, 2007) y se ha registrado sólo de tipo gametofítica (Mandujano *et al.*, 2010), por ejemplo, *Hatiora rosea* (Boyle, 2003) y *Schlumbergera russelliana* (Boyle, 1997).

La biología floral de las especies pertenecientes a la familia Cactaceae es un ámbito poco explorado, se estima que sólo el 2% de las especies han sido estudiadas (Mandujano *et al.*, 2010). En las especies con tallos globosos, uno de los géneros más estudiados es *Mammillaria*, se describen a las flores como hermafroditas, con longevidades florales que van de 1 a 6 días, el color de las flores es variado presentándose de blanco a rosa, con presencia de hercogamia y un sistema xenogámico (Bowers, 2002; Giovanetti *et al.*, 2007; Flores-Martínez *et al.*, 2013; Valverde *et al.*, 2015; Larios-Ulloa *et al.*, 2015).

En el género *Ariocarpus* también se han realizado estudios en los que se registran flores de colores magenta, blanco y rosa con una longevidad floral de dos días y una producción de estructuras reproductivas variada entre especies, que va desde una hasta 18 por individuo (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). Este tipo de estudios también se han realizado en otros géneros, tales como

*Lophophora*, *Echinocactus*, *Turbincarpus*, *Ferocactus* y *Melocactus* (del Castillo, 1994; Piña, 2000; McIntosh, 2002; Nassar y Ramírez, 2004; Matias-Palafox, 2007; Jiménez-Sierra, 2008; Díaz, 2013).

El estudio de biología floral del género *Coryphantha*, se ha realizado en la especie *C. cornifera*. La floración se presentó entre los meses de marzo y agosto, la longevidad floral es de aproximadamente tres días, los colores son muy variados y van desde blanco hasta diversos tonos de rosa, además de que el número de flores por planta presentó una relación directa con el diámetro del tallo; los estudios sugieren un número máximo de nueve flores por individuo. Adicionalmente los autores observaron una mayor eficiencia en tratamientos de polinización cruzada, mostrando una posible autoincompatibilidad debido al nulo éxito reproductivo en tratamientos de autopolinización (Fuentes-Mayo, 2012).

En otras especies del género se describen sólo algunos de los aspectos estudiados dentro de la biología floral. En *C. sherii* var. *robustispina* se encontró que el éxito reproductivo, en términos de producción de semillas, de los tratamientos de autocruza (5%), es menor comparado con el registrado para le entrecruza (66%). Por último, en las especies *C. robbinsorum* y *C. werdermannii* se reporta una relación positiva entre el diámetro de las plantas y el número de flores (Schmalzel *et al.*, 1995; Portilla-Alonso, 2007).

Por otro lado, uno de los aspectos más descritos son los polinizadores dentro de la familia, siendo las abejas las más frecuentes (Schlindwein y Wittmann, 1997; Viana *et al.*, 2001; Raguso *et al.*, 2003; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003; Nassar y Ramírez, 2004; Walter, 2010), los murciélagos en cactáceas columnares (Sahley, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1997), colibríes (Sahley, 1996; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003; Nassar y Ramírez, 2004) e incluso polillas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997).

En el género *Ariocarpus* los visitantes florales son abejas, himenópteros, dípteros, escarabajos, hormigas y mariposas, pero sólo las abejas se han identificado como polinizadores efectivos (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). Mientras que en *C. sherii* var. *robustispina* la polinización es realizada por abejas y la dispersión de semillas probablemente la realizan aves (Roller, 1968). En esta misma especie se realizó un estudio enfocado en el flujo de polen, en donde se encontró que las abejas del género *Diadasia* son las responsables de la polinización; adicionalmente, se propone que no hay limitación por polen en esta población (McDonald y McPherson, 2005). Por último, en *C. cornifera* sólo una abeja del género *Ceratina* se identificó como polinizador durante el estudio (Fuentes-Mayo, 2012).

El presente trabajo contribuye al conocimiento básico de la ecología reproductiva en especies del género *Coryphantha* y de la familia Cactaceae. Mediante el entendimiento de la biología floral de *C. elephantidens* podremos comprender la importancia de esta especie en el ecosistema, así como proponer estrategias de conservación, que sean compatibles con la biología de esta especie.

## II. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es conocer la biología floral de *Coryphantha elephantidens*, describiendo la fenología reproductiva, la morfología floral, los sistemas de cruce y apareamiento, así como los visitantes florales. Los objetivos particulares son:

1. Describir la morfología floral, identificado el color de las flores y sus dimensiones.
2. Describir la fenología floral, observando las distintas estrategias reproductivas durante la floración y su duración.
3. Determinar el tipo de sistema de cruce en *C. elephantidens* a través de la aplicación de tratamientos de polinización controlada, así como determinar la viabilidad de las semillas en la población.
4. Determinar el sistema de apareamiento través de la relación polen/óvulos y el índice de entrecruza.
5. Identificar a los visitantes florales, su frecuencia y horario de visita, describiendo su conducta dentro de la flor.
6. Describir el dimorfismo sexual en la población de *C. elephantidens*, así como la preferencia de los polinizadores hacia los morfos florales.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Descripción de la especie

En México el género *Coryphantha* se distribuye principalmente en la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del sur, en zonas secas con un máximo de precipitación de 1 000 mm anuales (Dicht y Lüthy, 2005). De las 43 especies reconocidas, 18 se encuentran enlistadas en la NOM-059-SEMARNAT-2010, la mayoría en las categorías Amenazada (A) y Protección especial (Pr). El género *Coryphantha* se caracteriza por presentar plantas de cuerpo globoso o cilíndrico, cuyas flores se encuentran en la parte apical de la planta, con colores generalmente amarillos, aunque en algunas especies es de color púrpura a rojo; de esta última característica se desprende el nombre del género, *Coryphantha* viene del griego *koryphe* que significa cima o cabeza y *antos* cuyo significado es flores, por lo tanto “con las flores en la cabeza” (Bravo-Hollis, 1978).

*Coryphantha elephantidens* (Cactaceae, subfamilia Cactoideae, tribu Cacteeae) presenta un tallo simple globoso o subgloboso de aproximadamente 14 cm de altura y 19 de ancho, sus tubérculos son muy grandes, generalmente aplanados, obtusos, de 4 a 5 cm de largo y se encuentran dispuestos en 5 a 8 series espiraladas, con aréolas elípticas y que presentan lana en los primeros años de vida del individuo. Las aréolas se dividen en dos regiones, la vegetativa, en donde se producen las espinas, que está situada en el ápice de los tubérculos, y la reproductiva, ubicada en la parte media o en la axila de los mismos (Bravo-Hollis, 1978; Arias *et al.*, 2012; Fig. 4).



**Fig. 4.** Individuo de *Coryphantha elephantidens*, en la localidad de Quilamula, Morelos, México. Foto: Angélica Martínez.

Las *espinas* son todas radiales y se presentan generalmente de seis a ocho en cada aréola, algunas veces desiguales, extendidas y encorvadas sobre los tubérculos, la más larga mide aproximadamente 2 cm de largo, cuando la planta es joven la base se torna amarillenta, mientras que el ápice es negro; las flores son grandes, de color rosado con aproximadamente 11 cm de diámetro, perianto con numerosos segmentos, un poco oblongos y apiculados, las anteras son de color amarillo al igual que el pistilo, aunque en ocasiones este último puede presentarse de color anaranjado (Fig. 5); el fruto es oblongo, de 2 a 3 cm de longitud, mientras que las semillas tienen un tamaño aproximado de 4 mm y son de color castaño claro (Britton y Rose, 1937; Bravo-Hollis, 1978).



**Fig. 5.** Individuo de *Coryphantha elephantidens* en floración, en la localidad de Quilamula, Morelos, México. Agosto 2016. Foto: Angélica Martínez

*Coryphantha elephantidens* es una especie endémica de México, tiene una distribución amplia, abarcando los estados de Aguascalientes, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Veracruz y Zacatecas (Guzmán, 2003). Se encuentra enlistada en la NOM-059-SEMARNAT-2010, en la categoría de Amenazada (Dicht y Lüthy, 2005).

### 3.2 Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en Quilamula (18°20'-18°40' norte, 98°55'- 99°14' oeste, 800-1900 m. s.n.m.), una localidad del municipio de Tlaquiltenango, en el estado de Morelos, dentro de la Sierra de Huautla en México (INEGI, 2009).

Los tipos de suelo predominantes en la zona son: leptosol (67.7), regosol (13.82%), vertisol (6.27%), kastañozem (5.75%), fozem (3.29%), cambisol (1.48%) y fluvisol (0.74%) (INEGI, 2009). El municipio de Tlaquiltenango, del que forma parte la localidad de Quilamula, presenta un clima de tipo Awo"(w)(i')g, que corresponde a cálido subhúmedo, con temperaturas medias anuales de entre 22-24°C (INEGI, 2009), el mes de mayo es el que presenta la temperatura más alta del año 27°C, la precipitación es de entre 800-1,000 mm<sup>3</sup>, que caen principalmente en julio y septiembre, mientras que en agosto la precipitación es baja o nula (García, 1981).

El ecosistema predominante en la sierra es la selva baja caducifolia, con pequeñas extensiones de selva mediana subcaducifolia, bosque de encino, bosque de pino y pastizales, estos últimos inducidos con fines agropecuarios; se han descrito 967 especies de plantas vasculares, pertenecientes a 469 géneros y 130 familias, de las cuales Fabaceae, Poaceae, Asteraceae y Burseraceae son las más abundantes (Dorado *et al.*, 2005). Del total de la superficie que comprende el municipio de Tlaquiltenango, la selva ocupa un 46.73%, seguido por la tierra con fines agrícolas (31.48%), el bosque (11.34%), los pastizales (9.57%) y, por último, la zona urbana (0.82%) (INEGI, 2009; Fig. 6).



**Fig. 6.** Localidad de Quilamula, Morelos, México. Selva baja caducifolia con parches de pastizales inducidos.

Foto: Angélica Martínez.

Por su parte, la diversidad de insectos de la zona no se ha estudiado aún; sin embargo, se sugiere que hay aproximadamente 50 especies de odonatos, 230 de abejas, 14 de avispas sociales y 310 de cerambícidos (Dorado *et al.*, 2005).

### **3.3 Morfología y fenología floral**

Durante agosto de 2016, fueron seleccionados 20 individuos femeninos y hermafroditas de *C. elephantidens*, de los cuales se obtuvo su diámetro, número total de flores, es decir, flores en desarrollo, abiertas y cerradas, así como un registro fotográfico, con la finalidad de detectar variaciones en la morfología floral.

En este mismo año, se realizaron observaciones de 20 individuos, dos días durante 6 h, las flores fueron observadas cada 2 h recabando datos del diámetro del perianto (mm) y del diámetro de la apertura de los lóbulos del estigma (mm) con un vernier digital, así como del aspecto de los verticilos sexuales para determinar si las flores son homógamas o dicógamas. El inicio y término de la producción de polen se consideró cuando las anteras presentaban un aspecto granuloso y era evidente la liberación de polen, mientras un estigma se consideró receptivo cuando presentaba algún exudado, estas observaciones se realizaron con lupa (10X) (Mandujano *et al.*, 1996). Se dio seguimiento a cada una de las 20 flores para determinar la longevidad floral.

El diámetro del perianto y de los lóbulos del estigma a las distintas horas del día fueron analizados con un ANDEVA de medidas repetidas y en caso de encontrar diferencias estadísticas significativas se realizó una prueba post-hoc de Tukey. Por otro lado, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman para definir la relación entre el tamaño de la planta y el número de flores, como un estimado del esfuerzo reproductivo (Martínez-Peralta, 2007).

Durante las observaciones de la conducta floral, se detectó que algunas flores parecían no producir polen y mantener el estigma funcional (i.e. flores femeninas), por lo que se procedió a describir este dimorfismo sexual en la especie.

### **3.4 Sistema de apareamiento**

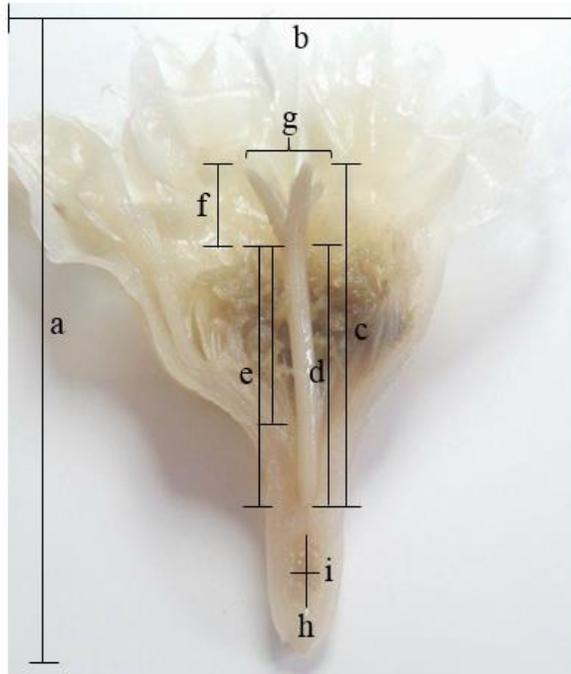
El sistema de apareamiento se determinó a través de la relación P/O y el índice de entrecruza. Para la relación P/O, se colectaron 20 flores hermafroditas, de las cuales se llevó a cabo el conteo de óvulos por flor y la estimación del número de granos de polen por flor, por medio del método de dilución. Para lo anterior, se colectó una antera de cada flor, las cuales fueron colocadas en tubos de 1.0 ml de capacidad; posteriormente, en el laboratorio, se les añadió 0.5 ml de agua destilada y se

homogeneizaron con ayuda de un agitador vórtex (Mandujano *et al.*, 1996). De esta solución se tomaron 100  $\mu$ l que fueron colocados en un portaobjetos, en donde se llevó a cabo el conteo de polen a través de la observación con microscopio estereoscópico.

El número de granos de polen contabilizados fue multiplicado por 5, que corresponde al factor de dilución, y el resultado obtenido se multiplicó por el número de anteras contabilizadas en esa misma flor, que se obtuvo realizando un corte longitudinal y contando el número de anteras en sólo uno de los lados de la flor, para después duplicarlo (Kearns e Inouye, 1993). Para el conteo de óvulos, se realizaron cortes para extraer el ovario y contabilizar del número total de óvulos a través del microscopio estereoscópico (Martínez-Peralta, 2007); de lo anterior se obtuvo el promedio y el error estándar.

Por otro lado, para el cálculo del índice de entrecruza, se midió el diámetro y altura del perianto de 20 flores hermafroditas elegidas al azar, mismas a las que se realizaron cortes longitudinales para medir la longitud del estigma y estilo y de los estambres, cabe aclarar que se realizaron dos mediciones de este último verticilo, ya que algunos de los estambres se encontraban insertos desde la base y otros por arriba de la cámara nectarial (Fig. 7). Los datos obtenidos se analizaron con una prueba de *t*-Student pareada para saber si existían diferencias significativas entre la longitud del estigma y estilo (Fig. 7c) y los estambres que se insertaban desde la base (Fig. 7e).

Adicionalmente, en los cortes realizados se tomaron medidas de la longitud y ancho de la flor (mm), longitud del estilo (mm), longitud y diámetro de la cámara ovárica (mm), así como la distancia (mm) entre los verticilos sexuales (pistilo y estambres) y el número de lóbulos del estigma, de lo anterior se obtuvo la media y el error estándar, con el fin de describir la morfometría floral de *C. elephantidens* (Fig. 7).



**Fig. 7.** Medidas tomadas en cortes longitudinales de flores de *Coryphantha elephantidens*. **a.** Longitud de la flor (mm); **b.** Ancho de la flor (mm); **c.** Longitud del estilo y estigma (mm); **d.** Longitud del estilo (mm); **e.** Longitud de los estambres desde la base y estambres insertos por arriba de la cámara nectarial (mm); **f.** Distancia estigma-antenas (mm); **g.** Número de lóbulos en el estigma (mm); **h.** Longitud de la cámara ovárica (mm); **i.** Diámetro de la cavidad ovárica (mm).

### 3.5 Sistema de cruce

Los tratamientos de cruces controladas se realizaron para determinar el sistema de cruce (Brown, 1990):

- a. Control. Las flores se mantuvieron expuestas a los visitantes florales durante su período de vida ( $n = 27$ ).
- b. Autopolinización manual. Las flores fueron embolsadas antes de la antesis con la finalidad de evitar el contacto de los visitantes florales, después de la antesis se colocó en el estigma, con ayuda de un pincel, polen de la misma flor y ésta volvió a ser embolsada con bolsas de tul ( $n = 27$ ).
- c. Entrecruza forzada. Se realizó la polinización de estas flores, con una mezcla de polen de cinco flores de varios individuos escogidos al azar. Es importante mencionar que antes de realizar este proceso las flores fueron emasculadas y después de la polinización se aislaron con bolsas de tul ( $n = 27$ ).

Los tratamientos realizados fueron marcados en cada flor, en donde se pintaba con barniz uno de los tépalos externos, para el tratamiento control se utilizó color negro, para la autopolinización el color rojo y para la entrecruza azul. Se realizó un solo tratamiento por planta, es decir, de cada individuo se utilizó sólo una flor. Los tratamientos fueron llevados a cabo en individuos femeninos y hermafroditas.

La formación de frutos fue evaluada en el mes de diciembre, 17 semanas después de la polinización, cuando éstos se encontraban en proceso de maduración, mientras que la recolección de los mismos se llevó a cabo el 3 de abril de 2017, 32 semanas después de la polinización, es decir, ocho meses. De estos frutos se realizó el conteo de semillas. El éxito en la formación de frutos en función de los tratamientos de polinización, se analizó con un modelo lineal generalizado (GLIM), con distribución binomial y función de ligamiento logit (*fruit set* o proporción de frutos), mientras que la producción de semillas (*seed set* o número de semillas por fruto), se evaluó en función de los tratamientos de polinización, se evaluó con un modelo lineal generalizado (GLIM), con distribución Poisson y función de ligamiento log (Kerns e Inouye, 1993).

Por último, con la finalidad de conocer la viabilidad de las semillas en la población, se realizó la germinación de semillas seleccionadas al azar a partir de frutos independientes a las polinizaciones controladas. Se utilizaron 125 semillas por cada tratamiento de luz (luz/oscuridad), que fueron colocadas en agar al 1%, durante un mes en una cámara de germinación (CONVIRON, CMP300) en el Instituto de Ecología de la UNAM, con fotoperiodo de 16 horas de luz por ocho de oscuridad, a una temperatura de 25°C (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2008).

### **3.6 Visitantes florales**

En agosto de 2016 se realizaron observaciones de 20 individuos durante 15 minutos en intervalos de una hora a lo largo de la anthesis floral, registrando la duración y frecuencia de las visitas, así como las morfoespecies; los visitantes florales fueron colectados con ayuda de trampas de acetato de etilo y montados en alfileres entomológicos para su posterior identificación. En septiembre de 2017, se realizó el mismo procedimiento, esta vez registrando la presencia/ausencia de polen en las flores observadas, con la finalidad de detectar preferencias en las visitas florales a flores femeninas o hermafroditas. La identificación se llevó a cabo con ayuda de la colección de abejas de la Escuela de Estudios Superiores del Jicarero (UAEM), a cargo de la Dra. Concepción Martínez Peralta.

Para comparar diferencias entre la frecuencia de visitantes y las horas de visita, se elaboraron tablas de contingencia para realizar un análisis estadístico de chi cuadrada,  $\chi^2$  (Martínez-Peralta, 2007).

## IV. RESULTADOS

### 4.1 Morfología y fenología floral

Los registros fotográficos de la etapa de floración que ocurrió de la última semana de julio a septiembre de 2016, permitieron observar una gran variación en el color de las flores de *C. elephantidens*, las tonalidades se presentaron desde color crema hasta rosa encendido (Fig. 8).

En algunas flores los segmentos internos del perianto presentaban un color diferente a los segmentos externos, generalmente éstos últimos en tonalidades más fuertes (Fig. 8 a y b). Por otro lado, se registraron flores con segmentos del perianto en tonalidades homogéneas, presentando un color más intenso en el centro (Fig. 8c y d).



**Fig. 8.** Variación del color en flores de *Coryphantha elephantidens*. Fotos: Angélica Martínez.  
Agosto 2016, Quilamula, Morelos, México.

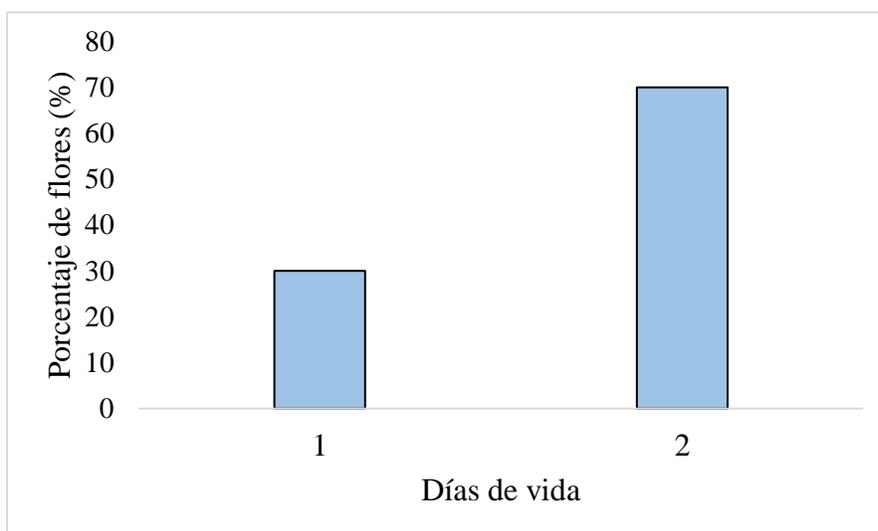
Como se mencionó anteriormente, se determinaron algunos parámetros morfométricos a partir de 20 flores hermafroditas de *C. elephantidens*, de los cuales se estimó el promedio y el error estándar (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Parámetros morfométricos medidos en flores hermafroditas de *Coryphantha elephantidens* en la localidad de Quilamula, Morelos, México. Agosto 2016.

<b>Parámetro morfométrico</b>	<b>Media (mm) ± e.e.</b>	<b>Rango (min.-máx.)</b>
Longitud de la flor	47.36 ± 0.98	41.03 - 56.39
Ancho de la flor	40.29 ± 0.91	32.58 – 48.32
Longitud estilo y estigma	26.58 ± 0.66	21.3 – 32.37
Longitud del estilo	20.86 ± 0.64	15.99 – 28.07
Longitud de la cámara ovárica	5.21 ± 0.19	3.67 – 6.8
Diámetro de la cavidad ovárica	2.8 ± 0.10	2.05 – 3.74
Longitud de los estambres insertos desde la base	17.12 ± 0.55	11.71 – 21.67
Longitud de los estambres insertos por arriba de la cámara nectarial	12.94 ± 0.41	8.5 – 16.18
Distancia estigma-antenas	9.9 ± 0.35	7.6 – 13.23
Número de lóbulos del estigma	6.85 ± 0.19	5 – 8

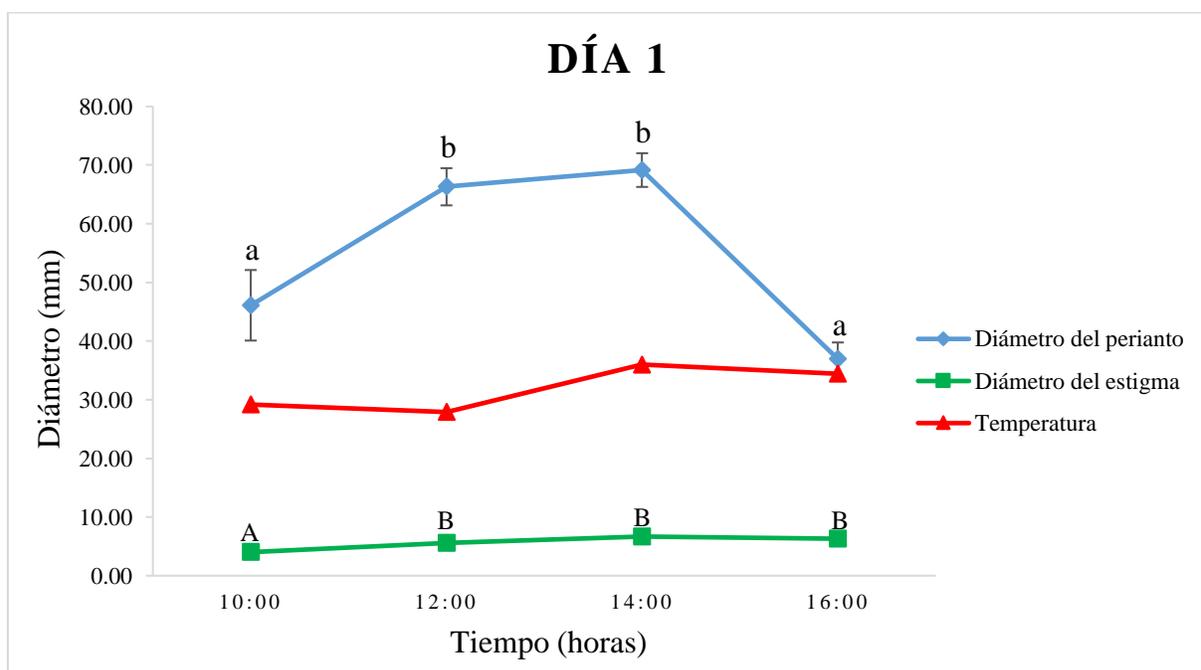
En cuanto a la fenología floral, la longevidad floral fue de dos días en el 60% de las flores estudiadas, el resto sólo presentó un día de vida (Fig. 9). Es importante mencionar que siete de las 20 flores observadas fueron femeninas y todas, excepto una, abrieron un segundo día. En el primer día de vida, las flores abren entre las 9:00 y las 10:00 y cierran a las 17:00, siendo las 14:00 la hora en la que el perianto presenta su máxima apertura y se registra la máxima temperatura del día, 36 °C. Durante el segundo día, las flores abren entre 9:30 y 10:30 y cierran alrededor de las 16:00, nuevamente a las 14:00 se presentó la máxima apertura del perianto, hora en la que se registró la temperatura máxima del día, 31.4 °C.

En cuanto a la apertura de los lóbulos del estigma, se encontró un patrón similar el primer día, debido a que la máxima apertura fue registrada a las 14:00 h, mientras que en el segundo día, la máxima apertura fue a las 12:00 h, a una temperatura ligeramente más alta, 31.8 °C (Figs. 10 y 11).



**Fig. 9.** Longevidad floral de las flores de *Coryphantha elephantidens*. El 30% de las flores abren sólo un día, el resto presentó dos días de vida ( $n = 20$  flores). Agosto-septiembre 2016, Quilamula, Morelos, México.

Un ANDEVA de medidas repetidas indica que hay diferencias significativas en el diámetro del perianto, en los diferentes horarios ( $F = 21.24$ , g. l. = 3,  $P < 0.0001$ ) y en el diámetro de apertura los lóbulos del estigma ( $F = 11.69$ , g.l. = 3,  $P < 0.0001$ ) durante del primer día de apertura floral.



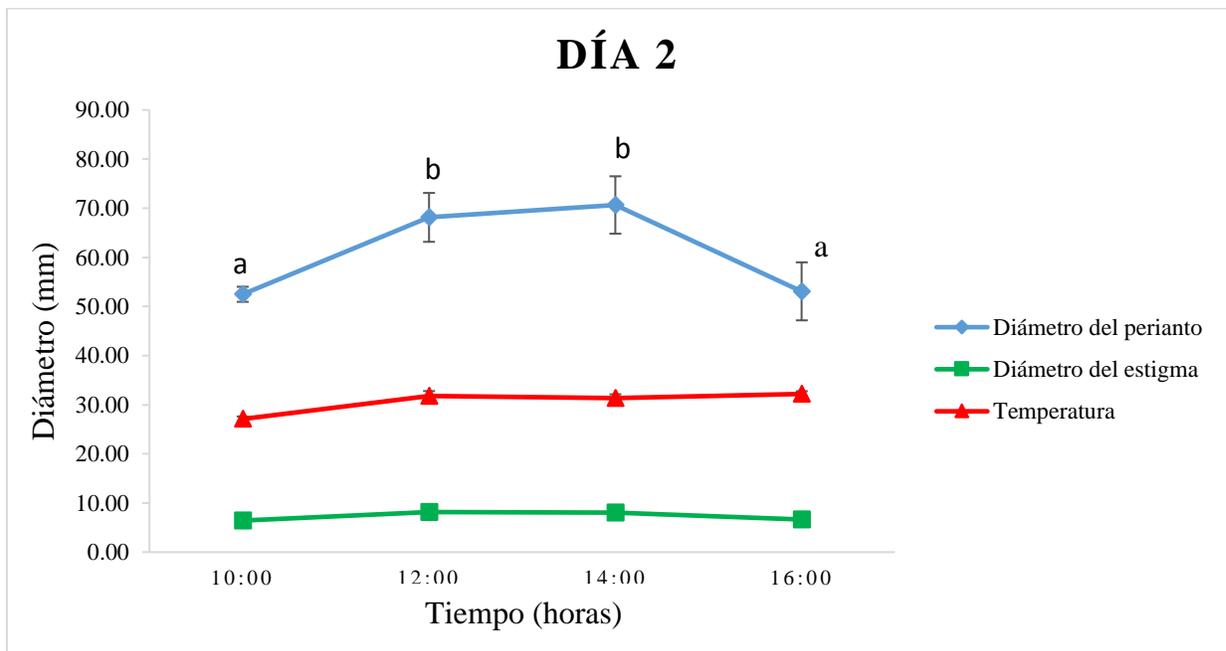
**Fig. 10.** Fenología floral de *Coryphantha elephantidens* durante el primer día de vida de las flores. El diámetro máximo de apertura del perianto fue de  $6.91 \pm 1.2$  cm y del estigma fue de  $6.6 \pm 2.5$  mm, ambos durante las 14:00. Letras diferentes indican diferencias significativas con  $P < 0.05$  prueba de Tukey,  $n = 20$ ; ver Cuadro 4. Agosto-septiembre 2016, Quilamula, Morelos, México.

**Cuadro 4.** Contrastes analizados con prueba de Tukey, del diámetro de apertura del perianto y lóbulos del estigma durante el primer día de apertura floral en *Coryphantha elephantidens*.

\* Diferencias significativas

Hora	<i>P</i> Diámetro del perianto	<i>P</i> Diámetro de apertura de los lóbulos del estigma
10:00 vs. 12:00	< 0.0001*	< 0.01*
10:00 vs. 14:00	< 0.0002*	< 0.0001*
10:00 vs. 16:00	0.2376	< 0.0003*
12:00 vs. 14:00	0.9338	0.1452
12:00 vs. 16:00	< 0.0001*	0.5157
14:00 vs. 16:00	< 0.0001*	0.8614

En este mismo sentido, un ANDEVA de medidas repetidas indica que hay diferencias significativas en el diámetro del perianto ( $F = 8.26$ , g.l.= 3,  $P < 0.0002$ ), no así en el diámetro de apertura de los lóbulos del estigma ( $F = 2.37$ , g.l.= 3,  $P = 0.85$ ) durante del segundo día de apertura floral.



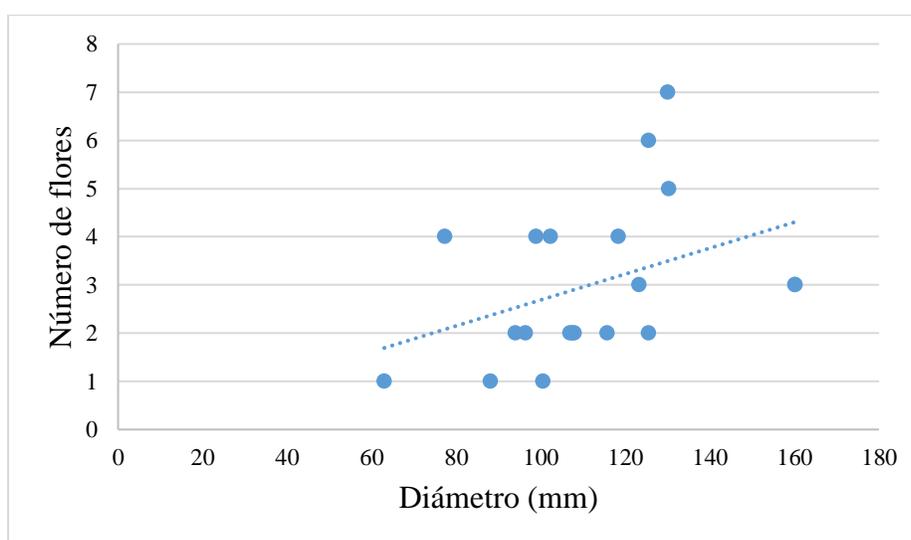
**Fig. 11.** Fenología floral de *Coryphantha elephantidens* durante el segundo día de vida de las flores. El diámetro máximo de apertura del perianto fue de  $7.06 \pm 1.3$  cm, registrado a las 14:00 h. y del estigma fue de  $8.16 \pm 2.7$  mm, a las 12:00 h. Letras diferentes indican diferencias significativas con  $P < 0.05$  prueba de Tukey,  $n = 20$ ; ver Cuadro 5. Agosto 2016, Quilamula, Morelos, México

**Cuadro 5.** Contrastes analizados con prueba de Tukey, del diámetro de apertura del perianto y lóbulos del estigma durante el segundo día de apertura floral en *Coryphantha elephantidens*.

\* Diferencias significativas.

<b>Hora</b>	<b>P</b> <b>Diámetro del perianto</b>
10:00 vs. 12:00	< 0.009*
10:00 vs. 14:00	< 0.002*
10:00 vs. 16:00	0.9885
12:00 vs. 14:00	0.9248
12:00 vs. 16:00	< 0.05*
14:00 vs. 16:00	< 0.05*

La mayoría de los individuos ( $n = 19$ ) desarrolló una sola flor abierta por día; sin embargo, se observan numerosos restos florales y/o botones, que incluso pueden llegar a sumar 11 en un mismo tallo. El número máximo registrado de flores abiertas en un mismo día por individuo fue de tres y sólo se registró en una ocasión. La correlación de Spearman indica una relación positiva significativa entre el tamaño de los individuos (diámetro, mm) y el número de flores producidas en una temporada de floración. Es importante mencionar que la mayoría de los restos florales de temporadas pasadas no permanecen en la planta y de permanecer, presentan una morfología y color distintivos, características que nos permitieron no considerarlas en este conteo ( $\rho$  de Spearman = 0.51,  $P < 0.05$ ) (Fig. 12).



**Fig. 12.** Relación entre el diámetro de la planta y el número de flores producidas en *Coryphantha elephantidens*. Septiembre 2016, Quilamula, Morelos, México. ( $\rho$  de Spearman = 0.42,  $P < 0.05$ ).  $n = 20$ .

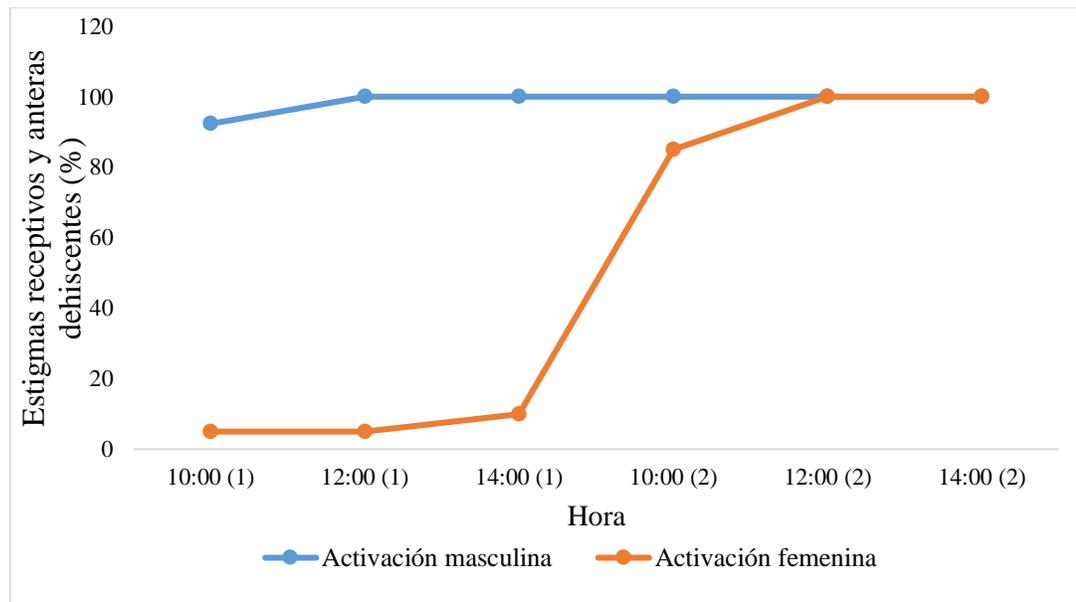
## 4.2 Sistema de apareamiento

4.2.1 *Relación polen/óvulo (P/O)*: La relación polen/óvulo encontrada en flores hermafroditas ( $n = 20$ ) fue de 2 199.4 (Cuadro 6), que corresponde a un sistema de apareamiento xenógamo facultativo (Cuadro 2), es decir, en donde es posible la autocruza pero se presenta de manera preferencial la entrecruza.

**Cuadro 6.** Características florales de *C. elephantidens*, utilizadas para calcular la relación P/O.

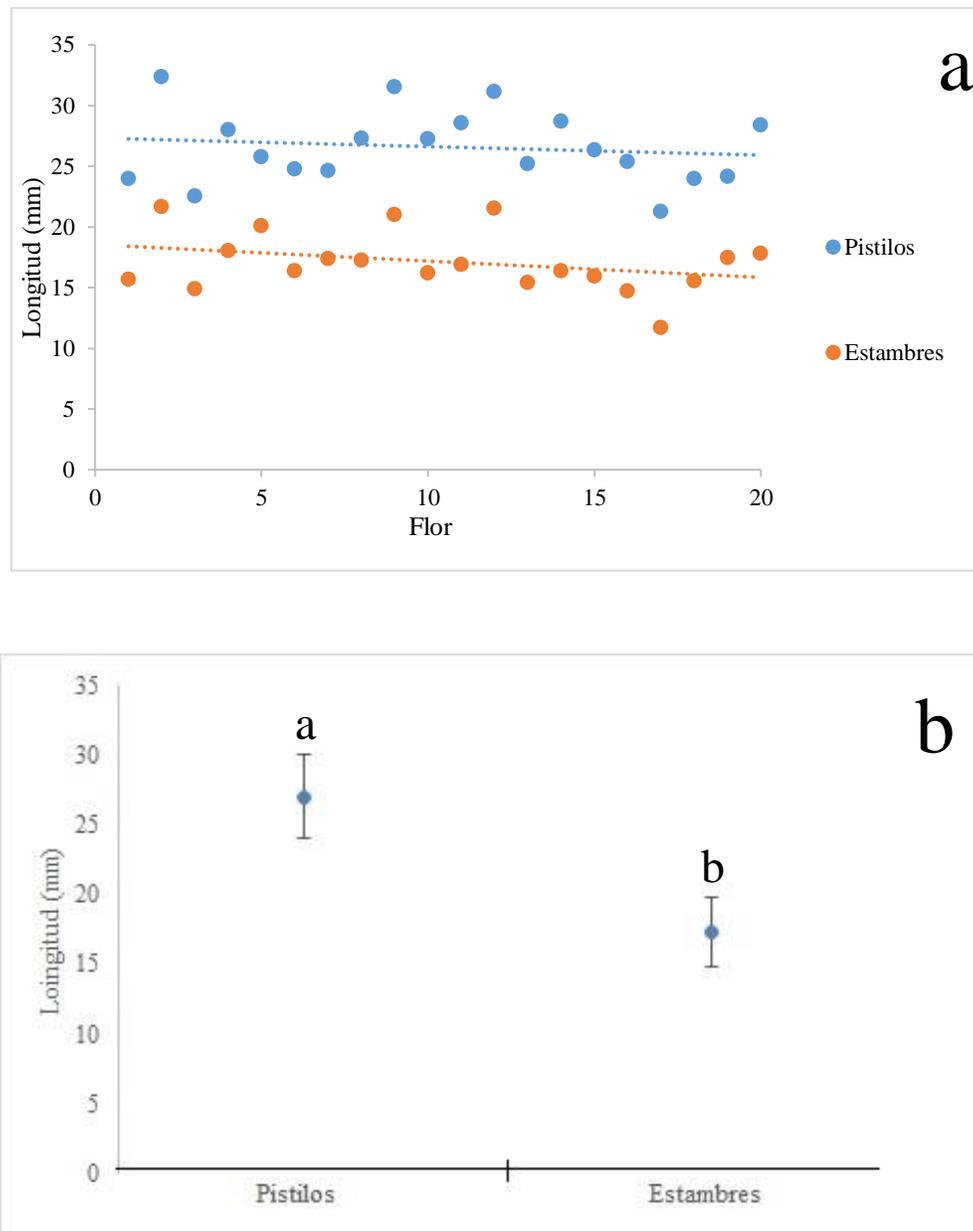
Característica floral	Media $\pm$ e.e.	Rango (min.-máx.)
Número de óvulos por flor	87.8 $\pm$ 4.51	71 – 143
Número de anteras por flor	612.4 $\pm$ 23.96	494 – 938
Granos de polen por flor	185,043 $\pm$ 22,429.8	28,600 – 443, 840
<b>Relación polen/óvulos</b>	<b>2 199.4 <math>\pm</math> 271.3 granos/óvulo</b>	-

4.2.2 *Índice de entrecruza de Cruden*: Durante el primer día, sólo dos flores presentaron receptividad en el estigma, mientras que en el segundo día todas aquellas que abrieron ( $n = 13$ ) presentaron receptividad, tanto femeninas como hermafroditas. Por otro lado, en aquellas flores con ambos sexos funcionales, se presentó la dehiscencia de las anteras durante las primeras horas del primer día y la presencia de polen continuó durante toda la vida de la flor. Lo anterior indica que las flores de *C. elephantidens* presentan dicogamia, de tipo protandria (Fig. 13).



**Fig. 13.** Separación temporal de los sexos en las flores hermafroditas de *Coryphantha elephantidens*. Se muestra el porcentaje de flores con los órganos sexuales funcionales a lo largo del tiempo, (1) día uno, (2) día dos. Agosto 2016, Quilamula, Morelos, México.  $n = 20$ .

Por otro lado, se observó una clara separación espacial de los verticilos sexuales, en todas las flores hermafroditas medidas ( $n = 20$ ) el gineceo presenta una mayor longitud que los estambres, la distancia promedio entre estas dos estructuras de  $9.9 \pm 0.35\text{mm}$ . Una prueba de  $t$ -Student pareada indica que la especie *C. elephantidens* presenta hercogamia, pues el estigma sobresale por encima de los estambres de manera significativa ( $t = 18.3$ ,  $P < 0.0001$ ,  $g.l = 19$ ) (Fig. 14). A pesar de que las flores femeninas no fueron analizadas, parecen presentar la misma tendencia.



**Fig. 14.** Separación espacial de los verticilos sexuales en las flores hermafroditas en *Coryphantha elephantidens*. **a.** Longitud de los verticilos sexuales por flor. **b.** Longitud de los verticilos agrupados por tipo, pistilos  $27.27 \pm 2.99$ ; estambres  $18.09 \pm 2.29$ . Septiembre 2016, Quilamula, Morelos, México.

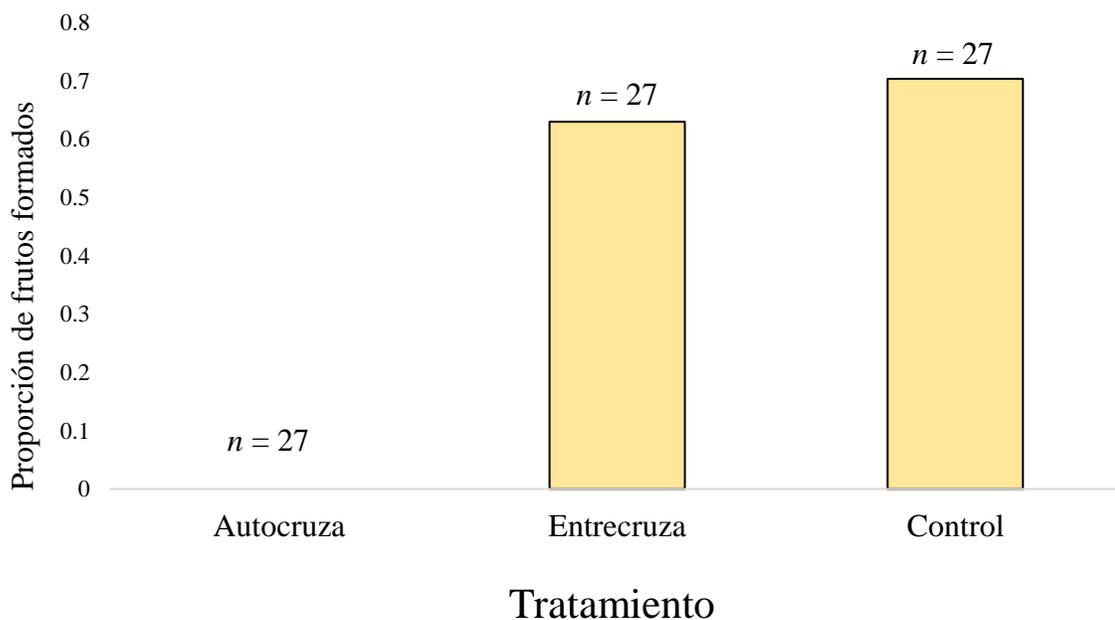
Debido a que el diámetro de la flor es mayor a 6 mm se asignó un puntaje de 3, por la presencia de dicogamia y hercogamia se agrega un punto para cada uno de estos mecanismos, en total el puntaje es de cinco (Cuadro 7), lo cual señala que la especie *C. elephantidens* presenta un sistema de apareamiento xenógamo, característico de plantas adaptadas sólo a la entrecruza y que con frecuencia también son autoincompatibles (Cruden, 1997).

**Cuadro 7.** Cálculo del índice de entrecruza (OCI) de *Coryphantha elephantidens*.

Característica floral	Puntaje	
Diámetro de la corola	Mayor a 6 mm	3
Separación temporal de los sexos	Dicogamia	1
Separación espacial de los sexos	Hercogamia	1
Total		<b>5</b>

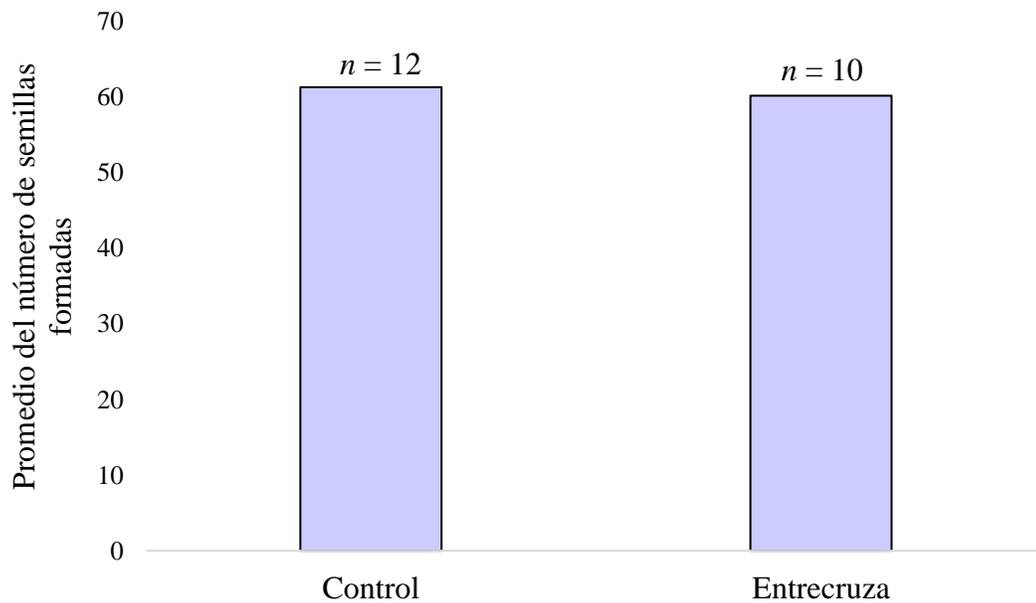
#### 4.3 Sistema de cruza

Como se muestra en la Figura 15, no se presentó formación de frutos en ninguna de las flores que recibieron el tratamiento de autocruza ( $n = 27$ ), debido a que el éxito reproductivo de este tratamiento fue de 0% no se incluyó en el análisis estadístico. Por otro lado, el porcentaje de frutos formados por entrecruza fue de 62% y para el control se registró un 70%, los cuales no difieren significativamente entre sí ( $\chi^2 = 37.23$ ; g.l. = 1;  $P = 0.999$ ).



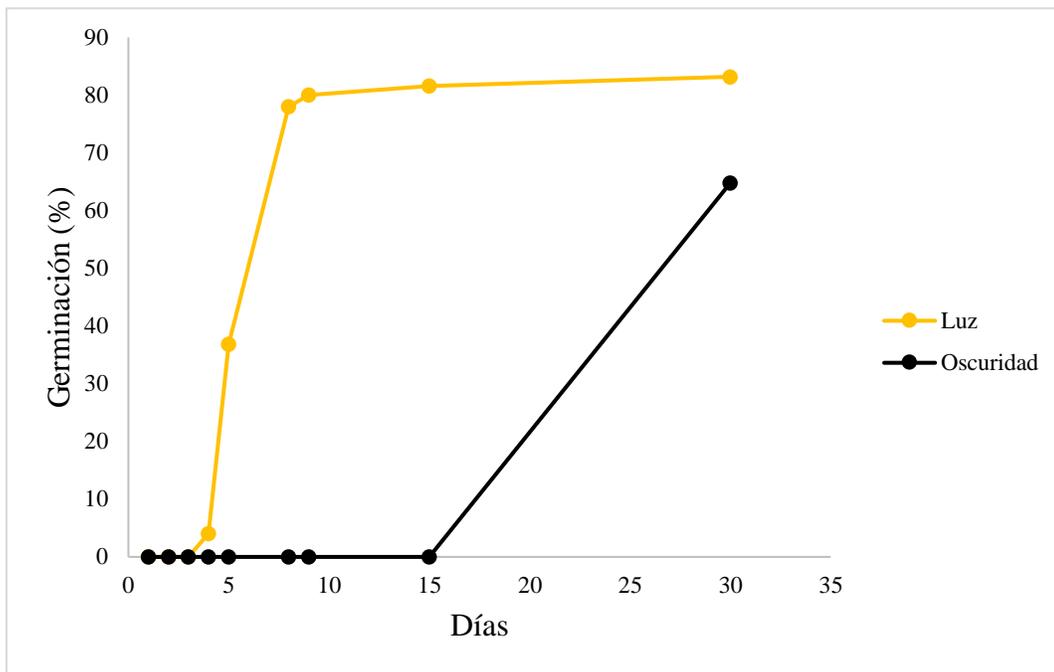
**Fig. 15.** Producción de frutos en plantas de *Coryphantha elephantidens* sometidas a tratamientos de polinización controlada. Diciembre 2016, Quilamula, Morelos, México.

El proceso de maduración de frutos tomó aproximadamente ocho meses, a partir de la polinización de la flor hasta la formación completa de las semillas. Durante la recolección de frutos maduros en el mes de abril, fue común encontrar algunos que no habían completado su desarrollo y es por ello que se obtuvieron 12 frutos del tratamiento de entrecruza y 10 del control. En promedio se obtuvieron  $61 \pm 6.5$  semillas en los frutos del tratamiento control y  $62 \pm 2.4$  semillas en los frutos obtenidos por entrecruza (Fig. 16), dichos promedios no fueron significativamente diferentes ( $\chi^2 = 37.23$ ; g.l. = 1;  $P = 0.999$ ).



**Fig. 16.** Producción de semillas en frutos de *Coryphantha elephantidens*, obtenidos mediante tratamientos de polinización controlada. Abril 2017, Quilamula, Morelos, México.

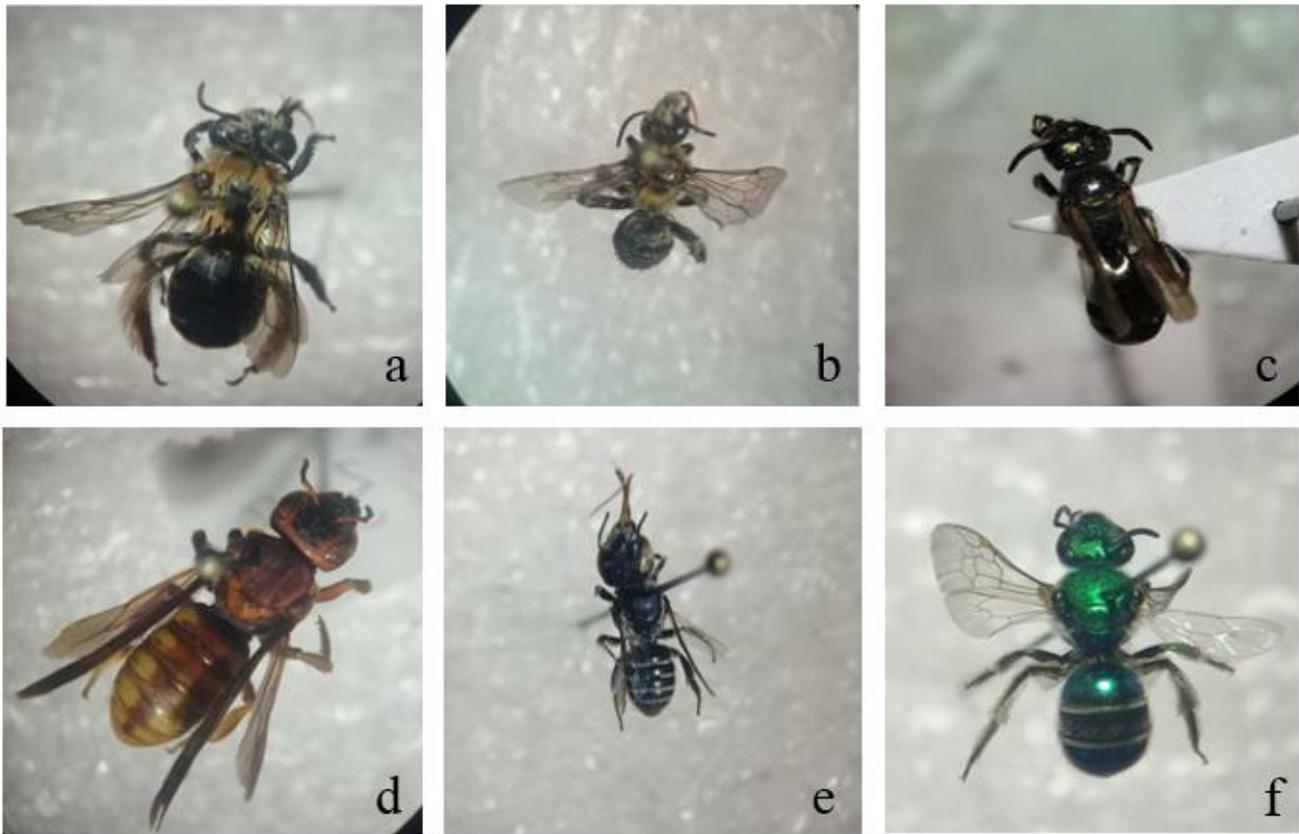
Como se muestra en la figura 17, el porcentaje de germinación a los 30 días de la siembra de las semillas fue de 83% en condiciones de luz, mientras que en el mismo periodo de tiempo, germinó un 63% de las semillas que no recibieron estímulo lumínico, es decir, en la oscuridad; la especie por lo tanto, es fotoblástica indiferente.



**Fig. 17.** Porcentaje de germinación en semillas de *Coryphantha elephantidens*, en condiciones de luz (azul) y oscuridad (anaranjado). Marzo, 2017, Instituto de Ecología, UNAM.

#### 4.4 Visitantes florales

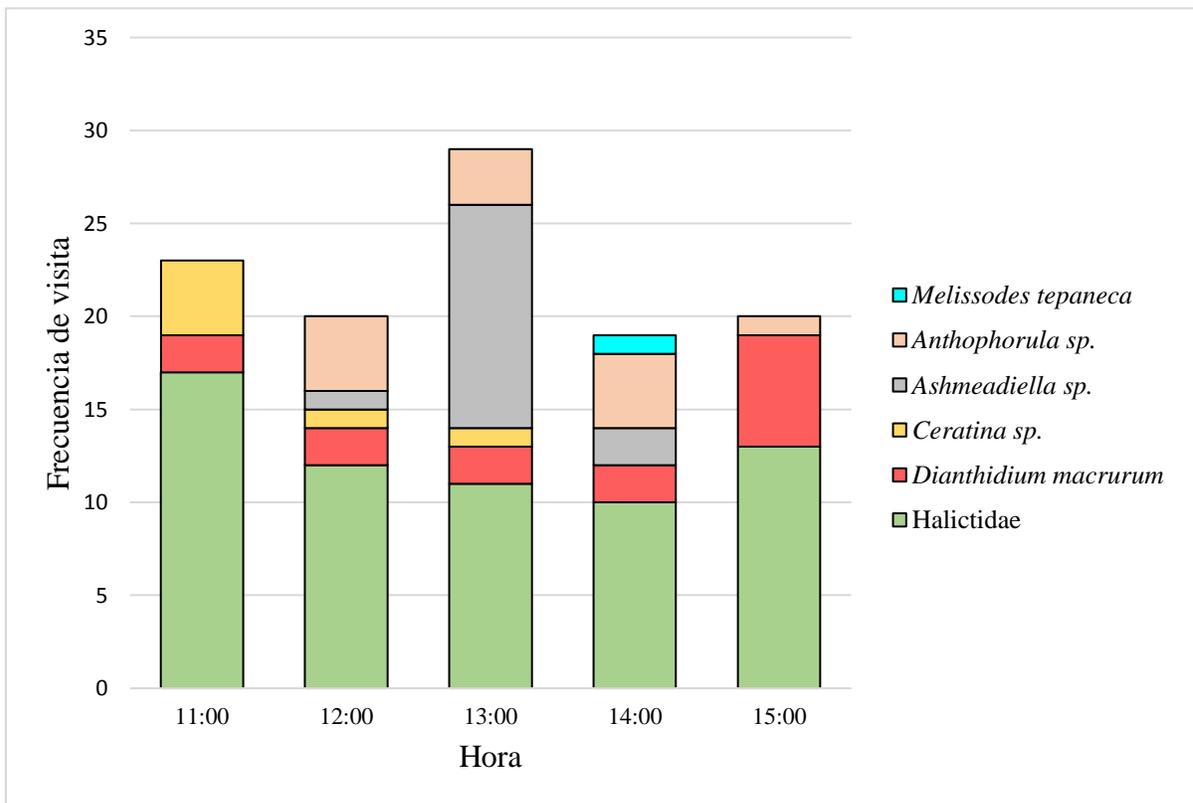
Los visitantes florales documentados fueron cinco especies de abejas que pertenecen a los géneros *Ceratina*, *Diantidium*, *Melissodes*, *Anthophorula*, *Ashmeadiella*, y más de cinco morfoespecies de la familia Halictidae, las cuales no han sido identificadas a niveles taxonómicos más finos (Fig. 18). En 2016 se tuvieron cinco horas y media por día de observación, mientras que en 2017 fueron cuatro horas con cuarenta minutos de observación efectiva. En un par de ocasiones se registró la presencia de hormigas, avispa y mariposas, que no mantuvieron interacción con los verticilos sexuales y tampoco se le observó consumiendo néctar. Por último, en dos ocasiones se observó una especie de coleóptero consumiendo partes florales, principalmente estambres. Ninguno de los organismos anteriores fue capturado ni identificado.



**Fig. 18.** Visitantes florales de *Coryphantha elephantidens*. **a.** *Melissodes tepaneca*; **b.** *Anthophorula* sp. **c.** *Ceratina* sp.; **d.** *Dianthidium macrurum*; **e.** *Ashmeadiella* sp.; **f.** Ejemplar de la familia Halictidae.

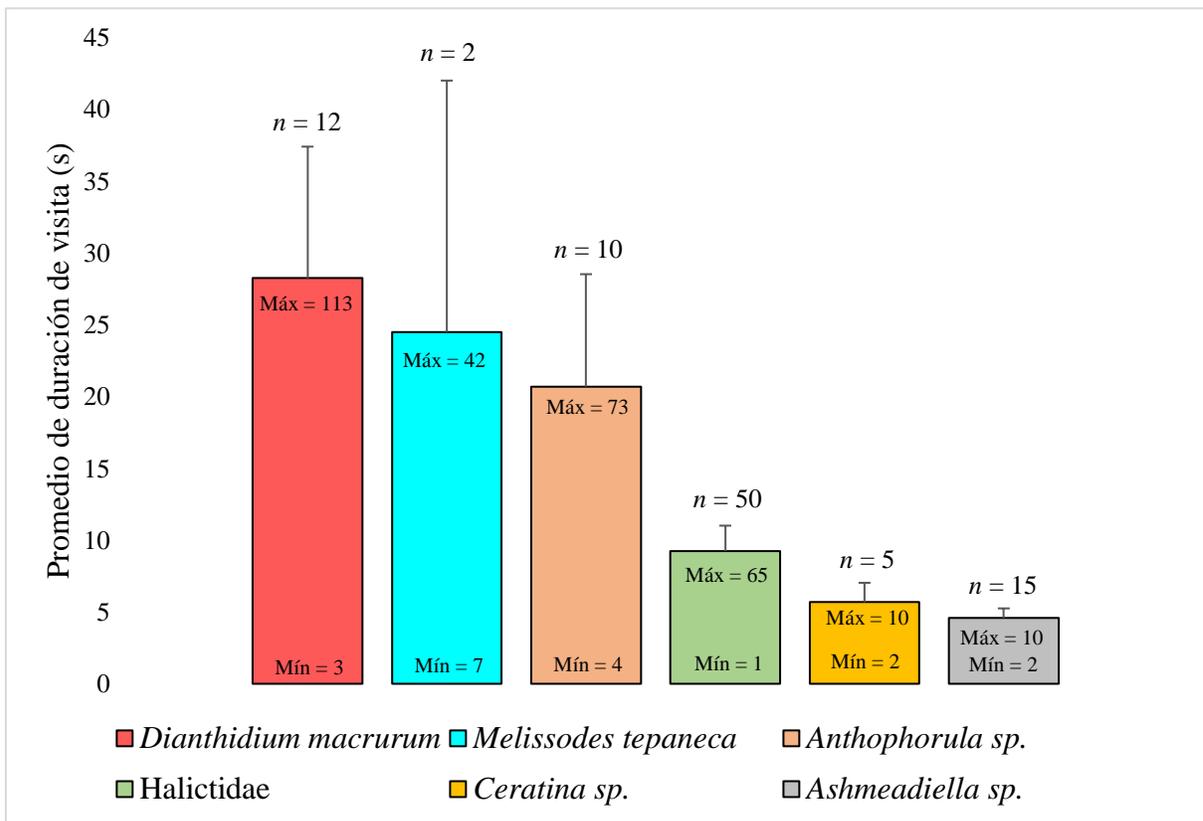
A las 13 h se presentó la mayor cantidad de visitas florales en *C. elephantidens*; adicionalmente, se observa dominancia de la familia Halictidae en la frecuencia de visitas registradas (50 visitas); por otro lado, la especie *Melissodes tepaneca* sólo presentó dos registros (Fig. 19).

Durante el muestreo realizado en el año 2017, fue posible observar que las visitas florales fueron considerablemente menos frecuentes en flores que carecían de polen (femeninas), en comparación con las registradas en flores hermafroditas; sin embargo, no es posible determinar una tendencia debido a la falta de más observaciones.



**Fig. 19.** Frecuencia de visitas registradas por género en la flor de *Coryphantha elephantidens* ( $n = 40$  flores). Hay diferencias significativas en la frecuencia de visita de las seis especies a distintas horas del día ( $X^2 = 67.467$ ; g.l. = 50;  $p < 0.05$ ). Agosto 2016 y septiembre 2017, Quilamula, Morelos, México. 10 horas de observación.

La duración promedio de las visitas dentro de la flor, varía de acuerdo con la especie analizada (Fig. 20). *Dianthidium macrurum* presentó una duración promedio de 28.24 s dentro de la flor, siendo la que realizó visitas más largas, seguida por *Melissodes tepaneca* cuyas visitas son en promedio de 24.5 s, *Anthophorula* sp. registró un promedio de 20.69 s, los ejemplares de la familia Halictidae de 9.25 segundos, *Ceratina* sp. 5.68 segundos y el género en el que se observaron las visitas de menor duración fue *Ashmeadiella* sp. No fue posible analizar estadísticamente los datos, debido a que los tamaños de muestra no son iguales.



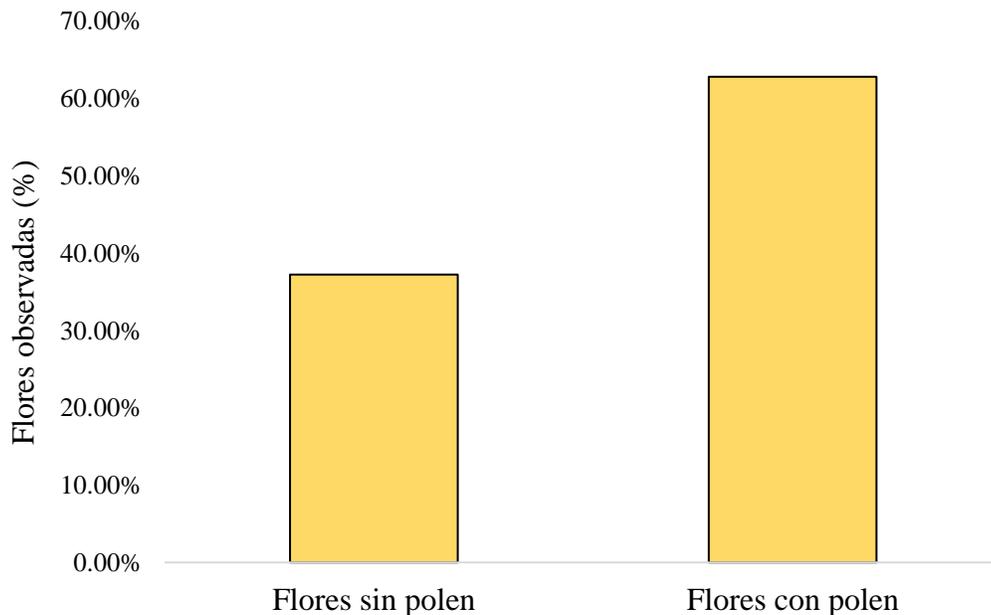
**Fig. 20.** Duración promedio de visita por género en flores de *Coryphantha elephantidens*.  
Septiembre 2017, Quilamula, Morelos, México.

En cuanto a la conducta de los visitantes florales, *D. macrurum* fue la especie en la que se observó mayor contacto de los estigmas, debido a que se posa sobre los mismos antes de recolectar polen y los toca al salir de la flor. *Melissodes tepaneca* fue observada, en menor medida, teniendo contacto con el estigma antes de recolectar polen, pero al ser individuos pequeños, el contacto en ocasiones es mínimo. El resto de los visitantes florales, presentan contacto casi exclusivo con los estambres, los cuales presentan tigmotaxis cuando son tocados por los insectos. La familia Halictidae y *Ceratina sp.*, entran directamente a colectar polen e incluso en busca de néctar en la base de la flor, tocando ocasionalmente el estigma al salir de la flor, propiciando que el polen sea depositado en el estigma de la misma flor. Por otro lado, *Anthophorula sp.* y *Ashmeadiella sp.* no fueron observadas teniendo contacto con el estigma en ningún momento.

#### 4.5 Sistema sexual

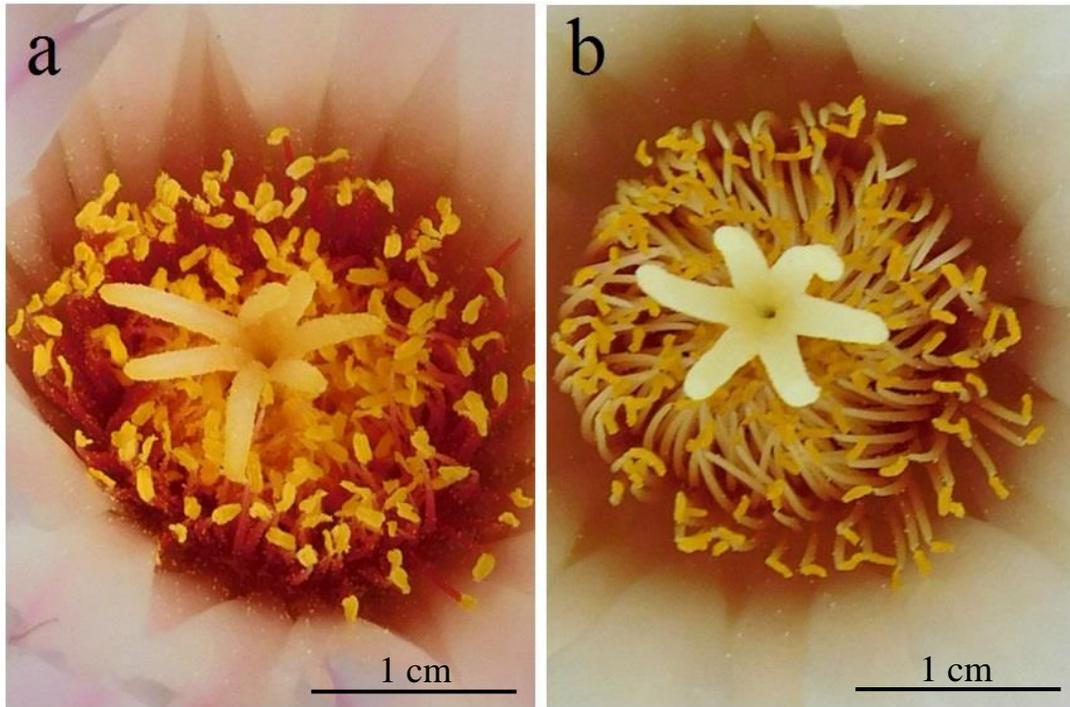
La mayoría de las especies de la familia Cactaceae se han registrado como hermafroditas; sin embargo, al realizar las observaciones como parte de la metodología anteriormente descrita, fue posible determinar la ausencia de polen en algunos individuos de la población. De las aproximadamente 94 plantas que formaron parte del muestro durante el año 2016, se registró que un 63% presenta flores sin polen (Fig. 21). No se registró la presencia de individuos con flores de ambos tipos, es decir, o tienen flores femeninas o hermafroditas, y parece ser una condición que se mantiene en el tiempo (2016-2017).

A lo largo del texto se han expuesto diversas fotografías en donde se observa que aun cuando no exista producción de polen, los estambres están presentes y con una morfología similar a las flores que sí producen polen (Fig. 22). La evidencia indica que la población de *C. elephantidens* en la localidad de Quilamula, presenta un sistema sexual funcionalmente ginodioco, y para descartar que se trata de un sistema hermafrodita, se requieren estudios de desarrollo floral y de viabilidad de gametos (Camacho-Velázquez *et al.*, 2016)



**Fig. 21.** Incidencia de la esterilidad masculina en *Coryphantha elephantidens* ( $n = 94$  plantas).

Agosto 2016, Quilamula, Morelos, México.



**Fig. 22.** Comparación de flores de *Coryphantha elephantidens*. **a.** Flores con polen en las anteras, **b.** Flores sin polen en las anteras. Septiembre 2016, Quilamula, Morelos, México. Fotos: Angélica Martínez.

## V. DISCUSIÓN

### 5.1 Morfología y fenología floral

*Coryphantha elephantidens* presenta variación en el color de las flores, hecho que ya que se ha reportado en otras poblaciones de la especie (Lüthy y Dicht, 2005). Otras especies del género donde ha sido observada variación del color en las flores son *C. poselgeriana* (Baker y Butterworth, 2013), *C. cornifera*, con flores blancas y rosas (Fuentes-Mayo, 2012) y *C. robustispina* en la que se han registrado flores amarillas y blancas en la misma población (Schmalzel *et al.*, 2004).

Tradicionalmente, el polimorfismo del color en las flores se ha explicado como respuesta a la selección de polinizadores, herbívoros, patógenos, factores ambientales o como producto de una mutación (Rauscher, 2008). La visión más clásica señala al polimorfismo del color como un mecanismo adaptativo en respuesta a diferentes afinidades hacia un polinizador (Clegg y Epperson, 1998), pues se ha documentado la preferencia del polinizador hacia un color floral específico (Stanton *et al.*, 1986; Gavini y Farji-Brener, 2015). Sin embargo, la presión de polinizadores y herbívoros podría no ser suficiente para explicar el mantenimiento de la variación del color floral en las poblaciones (Caruso *et al.*, 2010), debido a que una selección direccional implicaría la pérdida gradual de la diversidad de color. Más recientemente se ha encontrado que los factores abióticos juegan un papel importante, como presión de selección, en la variación del color de las flores. Es decir, el mantenimiento de un color, parece estar relacionado con la aptitud de éste ante las condiciones dominantes del medio, como lo son la precipitación, temperatura, altitud y radiación solar directa, así el color de las flores puede tener patrones geográficos y estar relacionado con las características climáticas (Arista *et al.*, 2013).

En el presente estudio no fue posible observar una tendencia que explique la variación en el color de las flores de *C. elephantidens* en Quilamula, Morelos; sin embargo al realizar el estudio en una sola localidad, las condiciones ambientales no son lo suficientemente variables para explicar el polimorfismo, por lo que futuras investigaciones podrían centrarse en la presión de selección por parte de los polinizadores o incluso, en la pérdida de pigmentación debido a mutaciones en la ruta de las antocianinas (Wessinger y Rausher, 2012).

En cuanto a la fenología floral, *C. elephantidens* se encuentra durante cerca de nueve meses en alguna fase reproductiva, la etapa más prolongada es la maduración del fruto, lo cual también ha sido encontrado en otras especies de cactus con tallos globosos (Fuentes-Mayo, 2012), formas de vida en las que se han descrito ciclos reproductivos mayores a cinco meses (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

La floración se presenta entre agosto y septiembre, mismos meses en los que se registran los máximos picos de precipitación en la zona (Dorado *et al.*, 2005), esta relación entre la precipitación y el inicio de la floración, ha sido documentada en otras especies de la familia como *Melocactus curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004), *Melocactus glaucescens* y *Melocactus paucispinus* (Colaço *et al.*, 2006). Se considera a la precipitación como la variable climática con mayor influencia en el comienzo y duración de la floración, sobre todo en ambientes con una estación seca marcada, así en bosques tropicales y desiertos la disponibilidad de agua afecta directamente los patrones fenológicos de las poblaciones (Borchert *et al.*, 2004).

El período de floración dentro de la familia Cactaceae es muy variado, en el caso de *C. elephantidens* se presentó durante el verano tal como se describe para el género (Bravo-Hollis, 1978), en primavera se ha registrado la floración de *Lophophora diffusa* (Briseño-Sánchez, 2016), en invierno la de *Mammillaria humboldtii* (Martínez-Ramos *et al.*, 2015) y en otoño las de *M. huitzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.*, 2013) y *Melocactus glaucescens* (Colaço *et al.*, 2006), por mencionar algunos ejemplos de especies con tallos globosos. *Coryphantha elephantidens* presenta un patrón de floración anual, es decir, solo un ciclo floral al año (Newstrom *et al.*, 1994), patrón frecuente en la familia como, por ejemplo, en *Micranthocereus flaviflorus* (Saleme-Aona *et al.*, 2006), *Stenocereus thurberi* (Bustamante y Búrquez, 2008), *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.*, 2013), *Mammillaria polythele* subsp. *polythele* y *Mammillaria uncinata* (Larios-Ulloa *et al.*, 2015). Con menor frecuencia se han reportado especies con un patrón subanual, en donde se presenta más de un ciclo floral por año, como *Melocactus paucispinus* (Colaço *et al.*, 2006) y *Pilocereus tuberculatus* (Rocha *et al.*, 2007). Por último, también hay especies con patrón continuo, que florecen durante todo el año, como es el caso de *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra, 2008) y *Astrophytum asterias* (Rocha-Domínguez, 1995).

El periodo de floración de *C. elephantidens* dura aproximadamente dos meses y medio, con algunos casos aislados de floración a finales del mes de octubre, la duración de este fenómeno ha sido relacionada con la disponibilidad de recursos, de polinizadores e incluso de herbívoros (Primack, 1985). El periodo de floración de *C. elephantidens* puede considerarse intermedio en términos de duración si se compara con el de otras especies de cactus globosos como *Ariocarpus fissuratus* (dos semanas, Martínez-Peralta, 2007) y *Mammillaria crucigera*, en el que la floración dura aproximadamente seis meses (Contreras y Valverde, 2002). Un evento de floración prolongado puede reducir el riesgo de fracaso reproductivo en la población, debido a que aumenta la probabilidad de reproducirse y permite tener un mayor control en la inversión de energía en flores y frutos, algunos

autores señalan que existe mayor probabilidad de que el periodo de floración sea prolongado si la especie cuenta con mecanismos de autoincompatibilidad genética (Bustamante y Búrquez, 2008).

La mayor parte de las flores estudiadas en especies de la familia Cactaceae sólo viven un día, como las de *Myrtillocactus schenckii* (Ortíz *et al.*, 2010), *Opuntia macrocentra* (Mandujano y Golubov, 2013), *Opuntia bradtiana* (Plascencia-López, 2003), *Mammillaria crinita* (Larios-Ulloa *et al.*, 2015), *Echinopsis chiloensis* (Ossa y Medel, 2011), entre otras. Sin embargo, también se han registrado especies con longevidades florales más prolongadas, como es el caso de *M. huitzilopochtli*, en la que algunas flores pueden abrir durante 25 días (Flores-Martínez *et al.*, 2013). De acuerdo con los estudios realizados en cactáceas, la longevidad floral es un carácter que puedes variar de manera intraespecífica; es decir, dentro de las poblaciones estudiadas se han registrado flores con longevidades diferentes, lo cual podría reflejar una adaptación a la variedad de condiciones ambientales en el ecosistema (Nooden, 2003; Mandujano *et al.*, 2010).

En el caso de *C. elephantidens* encontramos que el 30% de las flores estudiadas (Fig. 9) abrieron sólo un día, lo que podría ser explicado por una deposición suficiente de polen en el estigma durante la antesis, fenómeno que ha sido propuesto en *Mammillaria grahamii* (Bowers, 2002), especie en la que la polinización reduce la longevidad floral. El 60% de las flores restantes abrieron un segundo día, aumentando la probabilidad de ser fecundada. Adicionalmente, la prolongación de la actividad floral ha sido relacionada con el sistema sexual, pues se ha observado que las flores femeninas viven durante más tiempo en comparación con las hermafroditas, debido principalmente a la reasignación de los recursos, es decir, como no hay producción de polen, la flor tiene energía suficiente para abrir durante mayor tiempo (Primack, 1985). Lo anterior concuerda con observaciones registradas en el presente estudio, pues siete de las 20 flores observadas para describir la fenología floral, fueron femeninas y todas, excepto una, abrieron un segundo día. Por otro lado, la longevidad floral puede también estar relacionada con la producción de polen, el número de flores por planta, la tasa de visita de los polinizadores y el sistema de apareamiento, dado que las flores más longevas se han descrito en poblaciones donde sucede la xenogamia (Ashman y Schoen, 1996). Adicionalmente, la mayor apertura del perianto coincidió con la temperatura más alta del día, tal como se ha encontrado en estudios fenológicos de otras cactáceas (Ossa y Mendel, 2011; Valverde *et al.*, 2015).

La relación positiva entre el diámetro de las plantas y el número de flores ha sido encontrada anteriormente en *C. elephantidens* (Martínez-Peralta *et al.*, 2016) y en otras especies del género, por ejemplo *C. robbinsorum* y *C. werdermannii* (Schmalzel *et al.*, 1995; Portilla-Alonso, 2007). Dentro

de la familia Cactaceae, se considera que conforme aumenta el tamaño en los individuos, mayor es su capacidad reproductiva (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), debido principalmente a que presentan más volumen para almacenar agua y nutrientes (Bustamante y Búrquez, 2008), ambos recursos necesarios para el desarrollo y mantenimiento de las flores, adicionalmente se ha propuesto que la limitación de meristemas, el genotipo, y las restricciones del desarrollo también juegan un papel importante en el desarrollo de flores, sobre todo en cactus globosos cuyos individuos son de tamaños pequeños (McIntosh, 2002).

Los costos de la reproducción incluyen el mantenimiento de las flores reproductivamente funcionales, lo cual puede verse incrementado si la longevidad floral es mayor a un día, por la producción de polen y néctar, la respiración y la transpiración de grandes cantidades de agua por parte de las estructuras florales (Obeso, 2002); esto último resulta particularmente limitante para la producción de flores en zonas áridas o en ambientes donde el agua es un recurso escaso (Martínez-Peralta, 2007).

En este estudio no fue posible llevar a cabo la cuantificación de néctar, debido a la baja densidad floral en la localidad de Quilamula; sin embargo, el estudio de esta recompensa floral podría revelar datos interesantes acerca de los costos energéticos y la polinización, por lo que queda abierta la posibilidad a nuevas investigaciones.

## **5.2 Sistema de apareamiento**

El sistema de apareamiento de *C. elephantidens* es xenógamo facultativo según la relación polen/óvulos (P/O), es decir, que ocurre preferentemente la entrecruza, sin embargo, en caso de que la entrecruza no suceda puede haber autocruza (Cruden, 1977).

Debido a que el rango entre una categoría reproductiva y otra es muy amplio, se han considerado xenógamas facultativas un buen número de especies de la familia Cactaceae: *M. curvispinus* (P/O = 400) (Nassar *et al.*, 2004), *Cereus horrispinus* (P/O = 691) (Nassar *et al.*, 1997), *L. diffusa* (P/O = 715.43) (Strong y Williamson, 2007), *Echinocereus enneacanthus* (P/O = 771) (Breckenridge y Miller, 1982), *Echinocereus stramineus* (P/O = 809) (Breckenridge y Miller, 1982), *Echinocactus platyacanthus* (P/O = 883) (Jiménez-Sierra, 2008), *Stenocereus griseus* (P/O = 1016) (Nassar *et al.*, 1997), *Ariocarpus fissuratus* (P/O = 1371.02) (Martínez-Peralta, 2007) y *Opuntia bradtiana* (P/O = 2490) (Plasencia-López, 2003). Algunos de los factores que influyen en la relación P/O son la gran producción de polen con fines de atracción y recompensa a visitantes florales, el tamaño

de los granos de polen, la duración de la receptividad del estigma y área del mismo y el tipo de transporte de polen (Cruden, 2000).

Aun cuando el cálculo de P/O es un método comúnmente utilizado para determinar el sistema de apareamiento en angiospermas, se ha puesto en duda la capacidad que tiene para brindar un resultado certero (Preston, 1986). En el caso de *C. elephantidens* el resultado obtenido no concuerda con lo encontrado mediante el OCI y las polinizaciones controladas, ya que en estas últimas dos estimaciones es claro que la especie sólo puede reproducirse por entrecruza (Fig. 15). En consecuencia, los resultados de este estudio apoyan la idea de que la relación P/O permite solo una aproximación al sistema de apareamiento, la cual debe ser respaldada con otro tipo de evidencia, tal como se ha señalado por otros autores (Preston, 1986; Erbar y Langlotz, 2005).

Por otro lado, los resultados del índice de entrecruza de Cruden indican que el sistema de apareamiento de *C. elephantidens* es xenógamo, es decir, que sólo ocurre entrecruza (Cruden, 1977). Entre las características florales exploradas para determinar el sistema de apareamiento se encuentra la dicogamia, mecanismo que se ha descrito en especies de la familia Cactaceae, en la mayoría de las ocasiones se trata de protandria, es decir, la dehiscencia de las anteras se presenta antes que la receptividad del estigma. En *Ferocactus histrix* (del Castillo, 1994) y *E. enneacanthus* (Breckenridge y Miller, 1982) esta maduración se encuentra separada por horas, tal como en *C. elephantidens* (Fig. 13).

A pesar de que hasta el segundo día de vida fue posible observar la receptividad del estigma, es probable que esta no sea totalmente nula durante el primer día de vida o incluso que se presente en los últimos instantes de éste (Faegri y Pjil, 2013); para determinar con exactitud la dinámica de este fenómeno, pueden realizarse otros métodos, como el uso de peróxido de hidrógeno en el estigma (McFarland *et al.*, 1989) o la observación de la germinación del tubo polínico a través del microscopio de fluorescencia (Martin, 1959).

En contraste, la separación espacial de los verticilos sexuales (hercogamia) es un mecanismo común en la familia, por ejemplo: *Mammillaria pectinifera* (Valverde *et al.*, 2015), *Stenocactus arrigens* (Reyes-Tovar, 2016), *Opuntia cantabrigiensis* (Hernández-Peña, 2016) y *A. fissuratus* (Martínez-Peralta, 2007). Tanto la hercogamia, como la dicogamia, son mecanismos que disminuyen la probabilidad de autocruza y son comúnmente encontrados en especies autoincompatibles (Richards, 1986). Por último, el tamaño de las flores mayor a 6 mm indicaría que es apta para el recibimiento de visitantes florales, permitiendo así la polinización (Cruden, 1977). Este tipo de sistema de

apareamiento, según el OCI, también ha sido encontrado en *E. stramineus* (Breckenridge y Miller, 1982) y *M. humboldtii* (Martínez-Ramos *et al.*, 2015).

### 5.3 Sistema de cruza

La mayoría de las especies de la familia Cactaceae se han reportado como xenógamas (Mandujano *et al.*, 2010) y de acuerdo con los resultados obtenidos, *C. elephantidens* no es la excepción pues presenta un sistema de cruza por entrecruza; adicionalmente, se ha registrado que en especies perennes longevas, tal como lo son las cactáceas con forma de vida globosa, la tendencia evolutiva es hacia la entrecruza (Martínez-Peralta, 2007). La xenogamia obligada brinda ventajas a nivel poblacional, por ejemplo, la posibilidad de producir variación genética en la población, lo cual puede permitir una adaptación constante ante un ambiente fluctuante. Por otro lado, este sistema también tiene desventajas, ya que la producción de semillas es totalmente dependiente de los agentes polinizadores, en este caso de las abejas nativas, teniendo así la necesidad de producir un número mayor de gametos masculinos, lo que implica un alto gasto energético (Crow, 1994); sin embargo como se discutirá más adelante, en la población de *C. elephantidens* estudiada, la tendencia es totalmente diferente, ya que se presenta una pérdida de gametos masculinos.

Como se señaló en los resultados, el porcentaje de frutos formados por entrecruza fue del 62%, que corresponde a 17 de las 27 flores polinizadas y de estos sólo 10 maduraron; mientras que en el tratamiento control, se formaron 19 de 27, es decir, el 70%, de los que sólo fueron recolectados maduros 12. Así, en términos generales el número de frutos no formados o abortados, fue de 32%. Lo anterior podría atribuirse a la falta de recursos necesarios en la planta madre (p. ej. agua y nutrientes) para el desarrollo de frutos y semillas (Bowers, 1996).

Por otro lado, la falta de producción de frutos en el tratamiento de autocruza refleja una posible autoincompatibilidad genética, que a diferencia de la hercogamia y dicogamia, estrategias que reducen la probabilidad de autocruza, evita por completo la autofecundación debido a que el reconocimiento genético es un proceso muy eficaz (de Nettancourt, 1997). Dentro de la subfamilia Cactoideae se han estudiado alrededor de 38 géneros en cuestiones reproductivas y de estos, sólo el 13% son autocompatibles, es decir, la mayor parte de las especies pertenecientes a este grupo presentan mecanismos de autoincompatibilidad genética (Strong y Williamson, 2007), por ejemplo: *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Johnson, 1992), *Stenocereus eruca* (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004), *A. asterias* (Strong y Williamson, 2007) y especies del género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta *et al.*, 2014)

El número de semillas por fruto no fue significativamente diferente entre los tratamientos control y de entrecruza, lo que podría indicar una polinización de calidad por parte de las abejas; sin embargo, esto debe ser comprobado con tratamientos de suplementación de polen, no sólo para conocer la eficiencia de la polinización sino también para definir si existe limitación de polen en la población, es decir, si la cantidad de gametos masculinos producidos es suficiente para polinizar los óvulos de la población (Martínez-Peralta y Mandujano 2016). En este estudio, el promedio de semillas encontradas fue de 62 por fruto, que es mayor a lo anteriormente registrado para *C. elephantidens*, 42 semillas por fruto (García-Cristino, 2014). Además, este número concuerda con la tendencia de que las especies con tallos globosos dentro de la familia Cactaceae, producen menos de 100 semillas por fruto (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

En promedio se generan 87 óvulos por flor y 69 semillas por fruto, por lo que la proporción de óvulos que se desarrollaron para formar una semilla fue de 0.80, que se considera alta si se compara con otras especies como *O. cantabrigiensis* (0.58, Hernández-Peña, 2016). El número de semillas formadas depende de diversos factores, como la eficiencia en la polinización, los recursos de la planta e incluso el espacio puede ser una limitante estructural (Gigon *et al.*, 2000)

La germinación es uno de los aspectos más comúnmente estudiados dentro del género *Coryphantha*, y suelen obtenerse porcentajes de germinación desde muy altos, como en *C. poselgeriana*, especie en la que se registró un 100% (González-Cortes, 2015) y en *C. pycnacantha* donde se obtuvo 96% (Ventura, 2012), hasta muy bajos como es el caso de *C. erecta* que logró sólo de 4-22% (Quijas-Mosqueda, 2005). Estudios previos muestra una alta germinación en *C. elephantidens* (92%, García-Cristino, 2014); en el presente estudio el máximo porcentaje de germinación fue de 83%, aunque los resultados coinciden, el porcentaje de germinación encontrado pudo haber sido más bajo debido a características propias de la población estudiada, o a que las cajas de Petri presentaron contaminación, ya que el proceso no fue realizado en condiciones asépticas. La germinación también se presentó en las semillas que fueron sometidas durante un mes a condiciones de oscuridad, este resultado resultó contrario a lo esperado, pues de acuerdo con estudios previos, las cactáceas con forma de vida globosa presentan fotoblastimo positivo, es decir, las semillas solo germinan en presencia de luz, tal como *E. platyacanthus*, *Ferocactus recurvus*, *F. robustus* y *F. flavovirens* (Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Sin embargo, en *C. elephantidens* la germinación es fotoblástica indiferente y entre las consecuencias ecológicas que presenta este fenómeno está la incapacidad de formar bancos de semillas (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

## 5.4 Visitantes florales

Según las características florales antes descritas en *C. elephantidens*, presenta un síndrome de polinización por melitofilia, lo cual concuerda con lo observado en campo. Las abejas son uno de los grupos mayormente reportados como visitantes florales de cactáceas, por ejemplo: *M. schenckii* (Ortíz *et al.*, 2010), *P. tuberculatus* (Rocha *et al.*, 2007), *O. macrocentra* (Mandujano y Golubov. 2013) y *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996). Las abejas también destacan entre los visitantes florales de la mayoría de las especies con forma de vida globosa y que tienen flores diurnas de simetría radial (Mandujano *et al.*, 2010), como: *Mammillaria gaumeri* (Giovanetti *et al.*, 2007), *Turbincarpus horripilus* (Matías-Palafox, 2007) y *A. fissuratus* (Martínez-Peralta, 2007).

De los visitantes florales encontrados, *Dianthidium macrurum* y *Melissodes tepaneca* fueron las especies que aterrizaron en el estigma antes de interactuar con las anteras, lo cual sugiere que están depositando polen proveniente de otras plantas, promoviendo así la entrecruza. Es por ello que estas dos especies podrían ser consideradas como las polinizadoras más eficientes de *C. elephantidens*, debido a que son abejas de tamaño grande (Fig. 18). Especies del género *Melissodes* se han encontrado en *O. bradtiana*, en la cual también se posan en el estigma (Plascencia-López, 2003), *O. polyacantha* y *O. phaeacantha*, donde se ha considerado un polinizador eficiente (Osborn *et al.*, 1988). Por otro lado, *Dianthidium* se ha observado como visitante floral de *M. pectinifera*, sin embargo, no fue descrita su conducta (Valverde *et al.*, 2015). A pesar de considerarse polinizadores eficientes por su conducta, mostraron poca frecuencia de aparición, particularmente *M. tepaneca* (Fig. 19), pero es interesante resaltar que fueron las dos especies que registraron las visitas más largas (Fig. 20).

Por otro lado, las especies agrupadas en la familia Halictidae fueron las que presentaron una mayor frecuencia de visita en la flor de *C. elephantidens*; sin embargo, sus visitas son de corta duración y no registran contacto con los verticilos sexuales (Fig. 20). Algunas especies de esta familia se han documentado visitando flores de *Coryphantha radians* (Briseño-Sánchez, 2016), *Opuntia microdasys* (Ramírez-Freire *et al.*, 2012) y algunas especies del género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). Por su parte, *Ceratina* sp. no fue muy frecuente como visitante floral y la duración de sus visitas es corta. Este género se ha registrado anteriormente en otras especies de cactus con forma de vida globosa, tal como *C. cornifera* (Fuentes-Mayo, 2012), *M. curvispinus* (Nassar *et al.*, 2004), *M. pectinifera* (Valverde *et al.*, 2015) y *M. gaumeri* (Giovanetti *et al.*, 2007).

*Ashmeadiella* sp. es un género que se considera medianamente oligolético en cactáceas (del Castillo, 1994), se ha descrito en diversas especies, *E. erectocentrus* var. *acunensis* (Johnson, 1992)

y *Ferocactus cylindraceus* (McIntosh, 2005), por mencionar algunas, es considerado un género de abejas saqueador de polen y debido a su reducido tamaño sale de la flor sin tocar el estigma (del Castillo y González-Espinosa, 1988). Por su parte, *Anthophorula* sp. no es comúnmente reportada como visitante floral en cactáceas y tal como se observó en esta especie, no es una polinizadora eficiente, al no registrarse en ninguna ocasión contacto con el estigma.

Durante la observación de visitantes florales realizada en el año 2017, se presentó una tendencia de las abejas nativas a visitar de manera más frecuente a flores hermafroditas (24 visitas en cuatro horas,  $n = 6$  flores), en comparación con la visita registrada en flores femeninas (9 visitas en cuatro horas,  $n = 6$  flores); este es un fenómeno que ha sido documentado anteriormente en poblaciones con flores unisexuales (Delph, 1996) y en poblaciones ginodioicas (Williams *et al.*, 2000). Sin embargo, en la mayoría de las especies estudiadas previamente con sistema ginodioico, se ha encontrado que las flores hermafroditas son significativamente más grandes que las femeninas, característica que ha permitido justificar la preferencia de los polinizadores por las flores hermafroditas (Díaz y Cocucci, 2003); sin embargo, las flores en *C. elephantidens* no parecen mostrar diferencias de tamaño entre sexos, por lo que la preferencia por parte de las abejas hacia las flores hermafroditas, podría explicarse por la presencia de polen, que es una recompensa ampliamente buscada por estos insectos (Nicholls y Hempel de Ibarra, 2016).

Por otro lado, a pesar de la gran abundancia de *Apis mellifera* en la zona, esta abeja no tiene ninguna interacción con la flor de *C. elephantidens*. Se ha observado que *A. mellifera* desplaza a las abejas nativas, dejando incluso hábitats desprovistos de polinizadores, por un fenómeno conocido como exclusión competitiva (Valido *et al.*, 2014). La ausencia de *A. mellifera* en flores de *C. elephantidens* podría deberse al fenómeno conocido como constancia floral, según el cual las abejas visitan un sólo tipo de flor durante la búsqueda de alimento, aun cuando este morfo floral no brinde las mejores recompensas (Amaya-Márquez, 2009). Debido a que la memoria de estos insectos es limitada, suelen enfocarse en el primer morfo floral que visitan (Chittka *et al.*, 1999; Grüter y Ratnieks, 2011) y como en el paisaje las flores más abundantes eran de especies herbáceas, es probable que por esta razón *A. mellifera* no visitara la flor de *C. elephantidens*. Sin embargo, en este trabajo no podemos descartar la posibilidad de que esta especie prefiera otras flores porque brinden recompensas mayores (Grüter *et al.*, 2011). Debido a que la conservación de los polinizadores de *C. elephantidens* es indispensable para la reproducción sexual de la especie, es notable señalar que sólo es visitada por abejas nativas.

Por último, durante las observaciones fue posible detectar la presencia de tigmotaxis en los estambres, lo que significa que son sensibles al contacto y en respuesta presenta movimiento, curvándose siempre hacia el estilo. Tradicionalmente la tigmotaxis se ha relacionado con el éxito reproductivo en términos de un transporte efectivo de polen, y es común en especies xenógamas (Mig-Xun y Jing-Yu, 2012). El movimiento de los estambres permite que a cualquier organismo que visite la flor, se le adhiera una gran cantidad de polen; los estambres al curvarse hacia el estilo “obligan” al visitante a bajar para coleccionar polen o néctar, logrando así cubrirlo de polen, lo que asegura el transporte de este y con ello la polinización (Schlindweind y Wittmann, 1997). La tigmotaxis se ha reportado en *O. microdays* (Piña-Ruiz, 2007 y *O. polyacantha* (Cota-Sánchez *et al.*, 2013).

### **5.5 Sistema sexual**

La mayor parte de las angiospermas tienen un sistema sexual hermafrodita, es decir, sus flores presentan ambos verticilos sexuales y éstos son funcionales, y la familia Cactaceae no es la excepción (Anderson, 2001), aunque sí se han registrado algunas especies con sexos separados o en las que sólo uno de los dos verticilos es funcional (Mandujano *et al.*, 2010). En la mayoría de los casos, las descripciones de la morfología floral no son suficientes para caracterizar un tipo de sistema en específico, debido a que se requieren estudios sobre el funcionamiento de los verticilos sexuales en un gran número de individuos de la población.

Como se expuso anteriormente, las observaciones realizadas sugieren que *C. elephantidens* presenta un sistema sexual funcionalmente ginodioico (Figs. 21 y 22), pues se observaron dos morfos florales, hermafroditas y funcionalmente femeninos, en este último se presenta la formación de una flor con morfología hermafrodita, sin embargo el verticilo sexual masculino no es funcional, pues carece de producción de polen (Dellaporta y Calderon-Urrea, 1993). Este sistema es poco común en las angiospermas, al grado de que se considera que aproximadamente el 6% de las especies de angiospermas la presentan y el 38% de las familias tiene al menos una especie que expresa este sistema sexual (Renner y Ricklefs, 1995). Sin embargo, de acuerdo con una revisión realizada en 2014 los géneros reportados con este sistema sexual son sólo el 2%, repartidos en 81 familias, lo que corresponde, aproximadamente al 18% de todas las familias, así la variación en los porcentajes de ginodioecia depende de la jerarquía taxonómica a la que se realice el estudio y de la actualidad del estudio, ya que constantemente se reportan más especies con este tipo de sistema sexual (Dufay *et al.*, 2014).

Dentro de la familia Cactaceae se han descrito especies dioicas, esto es, donde los sexos se encuentran totalmente separados, como en *Echinocereus coccineus* (Hoffman, 1992), *Pereskia portulacifolia*, *P. zinniflora* y *P. quisqueyana* (Leuenberger, 1986). En otras como, es el caso de *Opuntia stenopetala*, los sexos se encuentran separados pero las flores presentan ambos verticilos sexuales, aun cuando uno de los dos se encuentra totalmente atrofiado, a este sistema se le conoce como funcionalmente dioico (Orozco-Arroyo, 2002).

Por otro lado, el sistema funcionalmente ginodioico ya se ha registrado en otras especies en las que todas las flores en la población contienen ambos verticilos sexuales, pero en una porción de éstas no hay producción de polen. En la subfamilia Opuntioideae se ha registrado en por lo menos dos especies. En *Opuntia sanfelipensis* las observaciones indican esterilidad masculina en la especie (Rebman, 1998), al igual que en *O. quimilo*, en la que se ha observado ginodioicismo (Díaz y Cocucci, 2003).

En la subfamilia Cactoideae, la ginodioecia se ha registrado en *Mammillaria dioica* en la cual actualmente se cuenta con estudios embriológicos, en una población ubicada en Baja California Sur, que respaldan la presencia de este sistema sexual (Sánchez-Carbajal, 2007), en *Mammillaria blossfeldiana* donde se ha observado la ausencia de producción de polen en algunas flores y en un aumento en el número de lóbulos del estigma (Rebman, 2001), y en *Pachycereus pringlei* y *Opuntia robusta*, donde también se han descrito poblaciones dioicas y trioicas (Fleming *et al.*, 1998; del Castillo y Trujillo, 2009). En términos evolutivos, la ginodioecia es considerada un estado estable intermedio entre el hermafroditismo y la dioecia (Dufay *et al.*, 2014) y se sabe que ha evolucionado en todas las familias de manera independiente, por lo que se considera como una transición evolutiva (Renner y Ricklefs, 1995).

El mantenimiento de flores femeninas en la población requiere que éstas posean alguna ventaja en comparación con las flores hermafroditas. Algunos estudios han encontrado que las semillas obtenidas de individuos femeninos son más viables que aquellas producidas por plantas hermafroditas (Spigler y Ashman, 2012), adicionalmente se plantea que las plantas femeninas producen un mayor número de flores (Shykoff *et al.*, 2003). Este sistema sexual no sólo tiene efectos en el éxito reproductivo a nivel individual, sino también poblacional, pues el rendimiento reproductivo de las flores femeninas depende de la producción de polen por parte de las hermafroditas, ya que estas últimas funcionan como donadoras de polen; así, se espera que cuanto más abundantes sean las plantas femeninas, mayor será la limitación de polen, además si las hermafroditas son autoincompatibles están

expuestas a experimentar, al igual que las femeninas, la limitación por polen (Asikainen y Mutikainen, 2005; Case y Ashman, 2009).

De acuerdo con los estudios realizados anteriormente en sistemas unisexuales o con flores en donde un verticilo sexual se encuentra atrofiado, la ausencia de autofecundación y/o limitación de polen en las poblaciones, aumenta directamente la probabilidad del establecimiento de un mutante (femenino y/o masculino), es decir, si las flores hermafroditas no tienen la capacidad de reproducirse por autocruza o el éxito de esta reproducción es poco, entonces las flores femeninas tendrán una ventaja, ya que teóricamente son más fértiles (del Castillo y Trujillo-Argueta, 2009; Williams *et al.*, 2000). En *C. elephantidens* la presencia de mecanismos como la hercogamia, dicogamia y posiblemente autoincompatibilidad genética, evitan por completo la autofecundación de los individuos hermafroditas, lo que podría aumentar la adecuación y abundancia de las flores femeninas. Sin embargo, la producción de polen se ve disminuida debido a la alta esterilidad masculina (40%,  $n = 92$ ), tal vez limitando el éxito reproductivo de la población en general (Asikainen y Mutikainen, 2005). Por lo que sería interesante, en futuras investigaciones comparar el éxito reproductivo de las plantas femeninas y plantas hermafroditas, así como la limitación por polen en la población.

## VI. CONCLUSIONES

- La floración en *C. elephantidens* presenta un patrón anual, durante los meses de agosto y septiembre.
- Las flores tienen anthesis diurna y una gran variación del color dentro de la población, la longevidad floral es de uno a dos días.
- El sistema de apareamiento de acuerdo con la relación P/O es xenógamo facultativo, mientras que según el OCI es xenógamo obligado.
- El sistema de cruce es por entrecruza obligada, lo que indica una posible autoincompatibilidad genética en la especie. En promedio se producen 60-61 semillas por fruto en los tratamientos realizados, similar a otras cactáceas globosas, la germinación fue del 83% a los 30 días del establecimiento en condiciones de luz, mientras que, en el mismo periodo, germinó el 63% de las semillas que no recibieron estímulo lumínico. Las semillas son fotoblásticas indiferentes.
- Los visitantes florales son las abejas nativas, *Ceratina* sp., *Diantidium macrurum*., *Melissodes tepaneca*, *Anthophorula* sp., *Ashmeadiella* sp., y más de cinco morfoespecies de la familia Halictidae.
- El sistema sexual es funcionalmente ginodioico, encontrándose en la población flores hermafroditas y femeninas.
- Las flores femeninas, presentan estambres con morfología normal, pero sin producción de polen, por lo que existe esterilidad masculina a nivel producción de gametos.

## LITERATURA CITADA

Ackerman, D. 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution* 222: 167-185.

Amaya-Méndez, M. 2009. Floral constancy in bees: a revision of theories and a comparison with other pollinators. *Revista Colombiana de Entomología* 35(2): 206-216.

Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press. Portland, Oregon. 777 p.

Arias-Montes, S., Gama, S., Guzmán, U. y B. Vázquez. 2012. Cactaceae. En: *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, vol. 95. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 235pp.

Arias-Montes, S. y Flores-Rivas, J. 2013. La familia Cactaceae. En: Márquez-Guzmán G., Collazo, M., Orozco, A. y S. Vázquez (eds.). *Biología de Angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 492-504 pp.

Arista, M., Talavera, M., Berjano, R. y P. L. Ortiz. 2013. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of color polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology* 101(6): 1613-1622.

Ashman, T. L. y D. J. Schoen. Floral longevity: fitness consequences and resource costs. En: Lloyd, D. G. y S. C. Barret. 1996. *Floral biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. 112-139 pp.

Asikainen, E. y P. Mutikainen. 2005. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. *American Journal of Botany* 92(3): 487-494.

Baker, M. A. y C. A. Butterworth. 2013. Geographic distribution and taxonomic circumscription of populations within *Coryphantha* section *robustispina* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 100(5): 984-997.

Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Volumen III. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 791 pp.

Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las Cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 791 pp.

Breckenridge, F. G. y J. M. Miller. 1982. Pollination biology, distribution, and chemotaxonomy of the *Echinocereus enneacanthus* complex (Cactaceae). *Systematic Botany* 7(4): 365-378.

Briseño-Sánchez, M. I. 2016. Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México. 92 pp.

- Brown, A. H. D. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En: Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. y B. S. Weir. (eds.). *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, MA. 143-162 pp.
- Booth, B., Murphy, S. y C. Swanton. 2010. *Invasive plant ecology in natural and agricultural systems*. 2a. edición. CAB International, Cambridge. 214 pp.
- Borchert, R., Meyer, S. A., Felger, R. S. y L. Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rica and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13: 409-425.
- Bowers, J. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* 29: 201-206.
- Boyle, T. H. 1997. The genetics of self-incompatibility in the genus *Schlumbergera* (Cactaceae). *Journal of Heredity* 88: 209-214.
- Boyle, T. H. 2003. Identification of self-incompatibility groups in *Hatiora* and *Schlumbergera* (Cactaceae). *Plant Reproduction* 16: 151-155.
- Buergess, K. H. 1991. *Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Busch, J. W. y D. J. Schoen. 2008. The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. *Trends in Plant Science* 13(3): 128-136.
- Bustamante, E. y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the Organ Pipe Cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102: 1019-1030.
- Calow, P. 1998. *Encyclopedia of Ecology and Environmental Management*. Blackwell Science, Oxford. 832 pp.
- Camacho-Velázquez, A., Rios-Carrasco, S. y S. Vázquez-Santana. 2016. Biología reproductiva de la subfamilia Cactoideae (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 61(4): 100-127
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. y P. Dávila. 1999. Reproductive Biology and the Process of Domestication of the Columnar Cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86(4): 534-542.
- Chittka, L., Thomson, J. D. y N. M. Waser. 1999. Flower Constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution. *Naturwissenschaften* 86(8): 361-377.
- Clarke, I. y H. Lee. 2003. *Name that Flower: The identification of Flowering Plants*. 2a. edición. Melbourne University Publishing. Victoria, Australia. 299 pp.
- Clark-Tapia, R. y F. Molina-Freaner. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* 247: 155-164.
- Colaço, M. A., Fonseca, R. B., Lambert, S. M., Costa, C. B., Machado, C. G. y E. Borba. 2006. Biología reproductiva de *Melocactus glaucescens* Buining y Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen y

- R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 239-249.
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.
- Cota-Sánchez, J. H., Almeida, O., Falconer, D. J., Choi, H. J. y L. Bevan. 2013. Intriguing thigmonastic (sensitive) stamens in the Plains Prickly Pear *Opuntia polyacantha* (Cactaceae). *Flora* 208: 381-389
- Crane, P. R., Friis, E. M. y K. R. Pedersen. 1994. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Crow, J. F. 1994. Advantages of sexual reproduction. *Developmental genetics* 15(3): 205-213
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-Ovule Ratios: A conservative Indicator of Breeding Systems in Flowering Plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden, R. W. 2000. Pollen grains: why so many?. *Plant Systematics and Evolution* 222: 143-165.
- Cruz-Durán, R. y U. Rosas-López. 2013. La flor. En: Márquez-Guzmán G., Collazo, M., Orozco, A. y S. Vázquez (eds.). *Biología de Angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 44-59 pp.
- De Nettancourt, D. 1997. Incompatibility in angiosperms. *Plant Reproduction* 10: 185-199.
- Del Castillo, R. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 39: 36-42
- Delevoryas, T. 1979. *Diversificación vegetal*. Compañía Editorial Continental. Bogotá, Colombia. 196 pp.
- Dellaporta, S. L. y A. Calderon-Urrea. 1993. Sex Determination in Flowering Plants. *The Plant Cell* 5: 1241-1251.
- Delph, L. F. 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. En: Lloyd, D. G. y S. C. H. Barrett. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman and Hall. Nueva York, USA. 217-237 pp.
- De Nettancourt, D. 1977. Incompatibility in angiosperms. *Sexual Plant Reproduction* 10:185-199.
- Díaz, L. y A. A. Cocucci. 2003. Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology* 5: 531-5393.
- Díaz, O. 2013. Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* “peyote” (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, México. 158 pp.
- Dicht, R. F. y A. D. Lüthy. 2005. *Coryphantha: Cacti of Mexico and Southern USA*. Springer. Berlin, New York. 205 pp.

- Dorado, O., B. Maldonado, D. Arias, S. Ramírez, E. Leyva y D. Valenzuela. 2005. Programa de conservación y manejo: Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 204 pp.
- Dufay, M., Champelovier, P., Käfer, J., Henry, J. P., Mousset, S. y G. A. B. Marais. 2014. An angiosperm-wide analysis of the gynodioecy-dioecy pathway. *Annals of Botany* 114(3): 539-548.
- Erbar, C. y M. Langlotz. 2005. Pollen to ovule ratios: standard or variation-a compilation. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 126: 71-132.
- Faegri, K. y V. D. Pjil. 2013. Principles of pollination ecology. Pergamon Press. Toronto, Canadá. 256 pp.
- Fleming, T. 2006. Reproductive consequences of early flowering in organ pipe Cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of Plant Sciences* 167(3): 473-481.
- Fleming, T. y J. Kress. 2013. *The ornaments of life: coevolution and conservation in the tropics*. University of Chicago Press, USA. 616 pp.
- Flores-Martínez, A., G. Manzanero, J. Golubov, M. Mandujano. 2013. Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli* una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91(3): 349-356.
- Fuentes-Mayo, V. 2012. Atributos demográficos y biología reproductiva de *Coryphanta cornifera* y *Stenocactus antractuosus* con fines de conservación. Tesis de maestría. Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Edo. De México, México. 105 pp.
- Gan, X., Cao, L., Zhang, X. y H. Li. 2013. Floral biology, breeding system and pollination ecology of an endangered tree *Tetracentron sinense* Oliv. (Trochodendraceae). *Botanical Studies* 54: 2-9.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Editorial Larios, México. 150 pp.
- García-Cristino, R. 2014. Germinación y crecimiento plantular de *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. 52 pp.
- Gavini, S. S. y A. G. Farji-Brener. 2015. La importancia del color: morfos florales, tasa de visita y éxito reproductivo en el arbusto *Sarothamnus scoparius*. *Ecología Austral* 25: 204-211.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Boston, M. A. 294 pp.
- Gigon, A., Langenauer, R., Meier, C. y B. Nievegelt. 200. Blue lists of threatened species with stabilized or increasing abundance: a new instrument for conservation. *Conservation Biology* 14: 402-413.
- Giovanetti, M., Cervera, J. y J. Andrade. 2007. Pollinators of an Endemic and Endangered species, *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), in its natural habitat (coastal dune) and in a botanical garden. *Madroño* 54: 286-292.

- Gniech, M. 2015. *Reproductive Diversity of Plants: An Evolutionary Perspective and Genetic Basis*. Springer. Piracicaba, Brasil. 95 pp.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *Botanical Review* 69: 203-233.
- González-Cortes, A. 2015. Germinación *in vitro* de dieciocho especies de cactáceas endémicas de Desierto Chihuahuense. Tesis en Manejo Sustentable de Recursos Naturales de Zonas Áridas y Semiáridas. Universidad Autónoma Agraria: Antonio Narro. Saltillo, Coahuila. México. 96 p.
- Grüter, C. y F. L. Ratnieks. 2011. Flower constancy in insect pollinator. *Communicative & Integrative Biology* 4(6): 633-636.
- Grüter, C., Moore, H., Firmin, N., Helanterä, H. y F. L. Ratnieks. 2011. Flower constancy in honey bee workers (*Apis mellifera*) depends on ecologically realistic rewards. *Journal of Experimental Biology* 214: 1397-1402.
- Guevara, E. y V., Jiménez. 2006. *La reproducción de las plantas*. Editorial Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 89 pp.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. y G. Fox. 2002. *The ecology of plants*. Sinauer Associates. Massachusetts. 523 pp.
- Guzmán, U. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 201 pp.
- Hernández-Peña, R. 2016. Biología reproductiva de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae) en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 74 p.
- Holsinger, K. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:7037-7042.
- INEGI, 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tlaquiltenango, Morelos. 9 pp.
- Jaramillo, J. 2006. *La flor y otros órganos derivados*. Editorial Universidad de Caldas. Manizales, Colombia. 191 pp.
- Jiménez-Sierra, C. L. 2008. Estudios sobre la biología y demografía de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 147 pp.
- Johnson, R. A. 1992. Pollination and reproductive ecology of Acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 153(3): 400-408.
- Kearns, C. A. y D. W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado. Colorado, USA. 583 pp.

- Larios-Ulloa, M., Loza-Cornejo, S., Ramos, B., Arreola-Nava, H., Espinosa, A. M. y L. Hernández. 2015. Biología reproductiva de tres especies de *Mammillaria* Haw. (Cactaceae) endémicas del cerro “la mesa redonda”, Jalisco, México. EDIÇÃO ESPECIAL CACTACEAE. VOLUME 9(2): 147-154.
- Lloyd, D. G. y S. C. Barret. 1996. *Floral biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman and Hall. Nueva York, USA. 410 p.
- Lüthy, A. y R. F. Dicht. 2005. The *Coryphantha elephantidens* group. *Cactus and Succulent Journal* 77(3): 121-126.
- MacAdam, J. 2008. Reproduction in flowering plants. En: MacAdam, J. 2009. *Structure and Function of Plants*. Editorial Wiley-Blackwell. Iowa, USA. Pp. 89-105.
- Mandujano, M. C., Montaña, C. y L. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany* 83: 63-70.
- Mandujano, M. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En: Eguiarte, L., V. Souza, X. Aguirre. 2007. *Ecología molecular*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, México. Pp. 215-244.
- Mandujano, M., Carrillo, I., Martínez-Peralta, C. y J. Golubov. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. En: Ramawat, K. 2010. *Desert Plants. Biology and Biotechnology*. Springer. Berlin. Heidelberg, DE. Pp. 197-230.
- Mandujano, M. C. y J. Golubov. 2013. Reproductive Ecology of *Opuntia macrocentra* (Cactaceae) in the Northern Chihuahuan Desert. *The American Midland Naturalist Journal* 169: 274-285.
- Mandujano, M., L. Plasencia, G. Aguilar, G. Jiménez, A. Galicia, M. Rojas, C. Martínez-Peralta. 2014. Sistema sexual de *Opuntia tormentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 59(4): 100-120.
- Martín, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Techniques* 34: 125-128.
- Martínez-Peralta, C. 2007. Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 79 p.
- Martínez-Peralta, C. y M. C., Mandujano. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57(4): 114-127.
- Martínez-Peralta, C. y M. C. Mandujano. 2016. Pollen limitation in rare cactus with synchronous mass flowerings. *Haseltonia* 22: 2-8.
- Martínez-Peralta, C., Márquez-Guzmán, J. y M. C. Mandujano. 2014. How common is self-incompatibility across species of the herkogamous genus *Ariocarpus*?. *American Journal of Botany* 101(3): 530-538.

- Martínez-Peralta, C., Rosas-Echeverría, M. V., Platas-Neri, D. A y K. M., Aguilar-Montes. 2016. Estructura poblacional y patrón de distribución espacial de *Coryphantha elephantidens* en un sitio de selva baja caducifolia de Morelos, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 62(2): 48-63.
- Martínez-Ramos, M., Arroyo-Cosultchi, G., Golubov, J. y M. C. Mandujano. 2015. Fenología y sistema de apareamiento de *Mammillaria humboldtii*: una especie en peligro de extinción. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 30(3): 80-90.
- Matías-Palafox, M. L. 2007. Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác. John y Riha (Cactaceae). Tesis de Maestría en Biología. Unidad Iztapalapa. Universidad Autónoma Metropolitana, México. 130p.
- Mauseth, J. D. 2011. *Botany: An introduction to Plant Biology*. Jones & Bartlett Publishers. India. 672 pp.
- McCall, A. e Irwin, R. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9(12): 1351-1365.
- McDonald, C. y G. McPherson. 2005. Pollination of Pima Pineapple Cactus (*Coryphantha scheeri* var. *robustispina*): Does Pollen Flow Limit Abundance of this Endangered Species?. En: Gottfried, G., G. Brooke, E. Lane, E. Carleton. 2005. Connecting mountain islands and desert seas: biodiversity and management of the Madrean Archipelago II. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station: 529-532.
- McFarland, J. D., Kevan, P. G. y M. A. Lane. 2989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany* 67(1): 24-28.
- McIntosh, M. E. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 162:273-288.
- Méndez, M., Durán, R., Dorantes, A., Dzib, G., Simá, L., Simá, P. y R. Orellana. 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments* 62: 363-376.
- Ming-Xun, R. y T. Jing-Yu. 2012. Up and down: stamen movements in *Ruta graveolens* (Rutaceae) enhance both outcrossing and delayed selfing. *Annals of Botany* 110(5): 1017-1025.
- Mondragón, c. y B. Bordelón. 2002. Presencia de apomixis en cruces de nopales mexicanos y su identificación molecular preliminar. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25(3): 252-275
- Montañana-Palacios, D. M. 2009. Respuesta poblacional de *Coryphantha werdermanni* a diferentes intensidades de disturbio antropogénico en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 51 pp.
- Nassar, J. M., Ramírez, N. y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84(7): 918-927.

- Nassar, J. y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248: 31-44
- Negrón-Ortiz, V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low?. *Sex Plant Reproduction* 11: 208-212.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. y H. G. Baker. 1994. A New Classification for Plant Phenology Bases on Flowering Patters in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Nicholls, E. y N. Hempel de Ibarra. 2017. Assessment of pollen rewards by foraging bees. *Functional Ecology* 31: 76-87.
- Nooden, L. D. 2003. *Plant cell death processes*. Elsevier Academic Press. Nueva York, USA. 392 pp.
- Obeso, J. R. 2002. The cost of reproduction in plant. *New Phytologist* 155(3): 321-348.
- Ollerton, J., Winfree, R. y S. Tarrant. 2011. How many flowering plant are pollinated by animals?. *Oikos* 120:321-326.
- Orozco-Arroyo, G. y S. Vázquez-Santana. 2013. Sistemas de reproducción sexual. En: Márquez-Guzmán G., Collazo, M., Orozco, A. y S. Vázquez (eds.). 2013. *Biología de Angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 158-168 pp.
- Ortega-Baes, P., Sühring, S., Sajama, J., Sotola, E., Alonso-Pedano, M., Bravo, S. y H. Godínez-Alvarez. 2016. Diversity and Conservation in the Cactus Family. En: Ramawat, K. *Desert Plants*. Springer, Berlin-Heidelberg. Pp. 157-173.
- Osborn, M. M., Kevan, P. G. y M. A. Lane. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution* 159: 85-94
- Ortíz, F., Stoner, K. E., Pérez-Negrón, E. y A. Casas. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valler, México. *Journal of Arid Environments* 74: 897-904.
- Ossa, C. G. y R. Medel. 2011. Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrinch y G. D. Rowley (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Botánica* 68(2): 213-219.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E. y A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 90(4): 593-602.
- Percival, M. 2013. *Floral Biology*. Editorial Pergamon Press. Gran Bretaña. 260 pp.
- Pérez-Tejada, C. D. y J. R. Pérez-Ishiwara. 2013. La biología de la polinización. En: Márquez-Guzmán G., Collazo, M., Orozco, A. y S. Vázquez (eds.). *Biología de Angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 101-109 pp.

- Pimienta-Barrios, E y R. del Castillo. 2002. Reproductive biology. En: Nobel, P. 2002. *Cacti. Biology and Uses*. University of California Press, Berkeley. 280 pp.
- Piña, H. H. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura. Instituto Politécnico Nacional, México.
- Piña, H. 2007. Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense. Tesis de Doctorado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México. 110 pp.
- Piña, H., Montaña, C. y Mandujano M. C. 2010. *Olycella* aff. *junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments* 74 (8): 918-923.
- Plascencia-López, L. M. T. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 57 p.
- Portilla-Alonso, R. M. 2007. Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii* (Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 67 p.
- Preston, R. E. 1986. Pollen-Ovule Ratios in the Cruciferae. *American Journal of Botany* 73(12): 1732-1740.
- Primack, R. B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology, and Systematics* 16: 15-37
- Quijas-Mosqueda, J. 2005. Aspectos comparativos de tres especies de cactáceas, *Echinocactus grusonii*, *Coryphantha erecta* y *Echinocactus platyacanthus* desde su germinación hasta su trasplante. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. 59 p.
- Raghavan, V. 1997. Reproductive Biology of Angiosperms: Retrospect and Prospect. En: Raghavan, V. 1997. *Molecular embryology of Flowering Plants*. Cambridge University Press. Nueva York, USA. Pp. 1-17.
- Raguso, R., Hazel, C., Buchmann, S. y G. Nabhan. 2003. Trumpet flowers of the Sonoran desert: floral biology of *Peniocereus* Cacti and Sacred Datura. *International Journal of Plant sciences* 164(6): 877-892.
- Ramírez-Freire, L., Alanís-Flores, G. J., Ayala-Barajas, R., Quiroz-Martínez, H. y C. G. Velazco-Macías. 2012. Las abejas del género *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae) del estado de Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 63-72
- Rausher, M. D. 2008. Evolutionary transitions in floral color. *International Journal Plant Sciences* 169(1): 7-21
- Raven, P. 2013. *Biology of plants*. 8ª. Edición. Editorial Freeman. New York, USA. 686 pp.

- Reyes-Tovar, J. M. 2016. Biología floral y síndrome de polinización en *Stenocactus arrigens* (Link) A. Berger ex A. W. Hill. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 55 p.
- Richards, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin. London, UK. 529 pp.
- Rocha-Domínguez, L. 1995. Estudio poblacional del “falso peyote” *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem. en una fracción del matorral espinoso tamaulipeco en Villagrán, Tamaulipas. Tesis de Maestría en Ciencias Forestales. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. 124 p.
- Rocha, E. A., Machado, I. C. y D. C. Zappi. 2007. Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles y Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya* 25: 125-128.
- Rojas-Aréchiga, M., Orozco-Segovia, A. y C. Vázquez-Yanes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti, from the Zapotitlan Valley in Puebla, Mexico. *Journal of Arid Enviroments* 36: 571-578.
- Rojas-Aréchiga, M., Golubov, J., Romero, O. y M. C. Mandujano. 2008. Efecto de la luz y la temperatura en la germinación de dos especies de cactáceas en CITES I. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 53(1): 51-57.
- Rojas-Aréchiga, M. y A. I. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46(4): 76-82.
- Roller, P. S. 1968. Distribution, growth, and reproduction of Pima pineapple cactus (*Coryphantha sheeri* Kuntz var. *robustispina* Schott). Tesis licenciatura en recursos naturales. Universidad de Arizona., USA. 87 pp.
- Rosado, M. 2001. *Polinizadores y biodiversidad*. Observatorio de agentes polinizadores. 16 pp.
- Sahley, C. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83(10): 1329-1336.
- Saleme-Aona, L. Y., Machado, M., Pansarin, E. R., Cardoso de Castro, C., Zappi, D. y M. do C. Amaral. 2006. Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereae, Cactoideae) endemic to the “campos ruprestres”. *Bradleya* 24: 39-52.
- Schierup, M. H., Vekemans, X. y F. B. Christiansen. 1997. Evolutionary dynamics of sporophytic self-incompatibility alleles in plants. *Genetics* 147(2): 835-846
- Schlindwein, C. y D. Wittmann. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favor oligolectis pollinators. *Plant Systematics and Evolution* 204: 179-193.
- Schmalzel, R. J., Reichenbacher, F. W. y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42(3): 332-348.
- Schmalzel, R. J., Nixon, R. T., Best, A. L. y J. A. Tress Jr. 2004. Morphometric variation in *Coryphantha robustispina* (Cactaceae). *Systematic Botany* 29(3): 553-568.

- Shivanna, R. y R., Tandon. 2014. Pollination ecology. En: *Reproductive Ecology of Flowering Plants: A Manual*. Editorial Springer. Bengaluru, India. Pp: 63-96.
- Schlindwein, C y D. Wittmann. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Systematics and Evolution* 204: 179-193.
- Silva, N. F. y D. R. Goring. 2001. Review: Mechanisms of self-incompatibility in flowering plants. *Cellular and Molecular Life Sciences* 58: 1988-2007
- Sprengel, K. C. 1793. Discovery of the secret of nature in the structure and fertilization of flowers. En: Lloyd, D. G. y S. Barret (eds.). *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal Pollinated Plants*. Chapman & Hall, Nueva York. pp: 3-43.
- Stanton, M. L., Snow, A. A. y S. N. Handel. 1986. Floral Evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *American Association for the Advancement of Science* 232: 1625-1627.
- Starr, C., Taggart, R., Evers, C. y L. Starr. 2015. *Biology: The Unity and Diversity of Life*. Catorceava edición, Cengage Learning. Boston, USA. 1040 pp.
- Strong, A. W. y P. S. Williamson. 2007. Breeding systems of *Astrophytum asterias*: an Endangered Cactus. *The Southwestern Naturalist* 52(3): 341-346.
- Tcherkez, G. 2004. *Flowers: Evolution of the Floral Architecture of Angiosperms*. Science Publishers. New Hampshire, USA. Pp. 14-30
- Teixido, A. y F. Valladares. 2012. Florivoría frente a polinización. *Quercus*. 313:35-39.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C. y P. Jordano. 2014. Impacto de la introducción de la abja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas* 23(3): 58-66.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, Ma. Del C. y A. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley Mexico. *American Journal of Botany* 84(4): 452-455.
- Valverde, P., Jiménez-Sierra, C., López-Ortega, G., Zavala-Hurtado, J., Rivas-Arancibia, S., Rendón-Aguilar, B., Pérez-Hernández, M., Cornejo-Romero, A. y H. Carrillo-Ruiz. 2015. Floral morphometry, anthesis, and pollination success of *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a rare and threatened endemic species of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 166: 29-32.
- Ventura, F. E. 2012. Generación de brotes de *Coryphantha pycnantha* (Mart.) Lem. (Cactaceae) a partir de tallo de plántulas germinadas *in vitro*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. 44 p.
- Viana, M., Ortega, P., Saravia, M., Badano, E. y B. Schlumpberger. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 49(1): 279-285.

- Walter, H. 2010. Floral biology of *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Cactaceae): Evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora* 205: 757-763
- Wessinger, C. A. y M. D. Rausher. 2012. Lessons from flower colour evolution on targets of selection. *Journal of Experimental Botany* 63(19): 5741-5749.
- Williams, C. F., Kuchenreuther, M. A. y A. Drew. 2000. Floral dimorphism, pollination, and self-fertilization in gynodioecious *Geranium richardsonii* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 87(5): 661-669.
- Willmer, P. 2011. Types of flowers visitors: syndromes, constancy, and effectiveness. En: *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press. New Jersey, USA.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. En: L. Real (eds.). *Pollination Biology*. Academic Press. New York.