



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Determinación de la eficiencia de los polinizadores de
Opuntia cantabrigiensis Lynch (Cactaceae) en una
población de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

LUCY GÓMEZ VITE



DIRECTOR DE TESIS:

**DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO
SÁNCHEZ**

Ciudad Universitaria, CD. MX 2019



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.

Datos del alumno

Gómez

Vite

Lucy

5514261369

Universidad Nacional Autónoma de México

Faculta de Ciencias

Biología

308015836

2. Datos del tutor

Dra

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

3. Datos del sinodal 1

Dra

Concepción

Martínez

Peralta

4. Datos del sinodal 2

Dr

Ismael Alejandro

Hinojosa

Díaz

5. Datos del sinodal 3

M en C

Iván Israel

Castellanos

Vargas

6. Datos del sinodal 4

M en C

Juan Carlos

Flores

Vázquez

7. Datos del trabajo escrito

Determinación de la eficiencia de los polinizadores de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae) en una población de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Tesis Profesional.

59p

2019

AGRADECIMIENTOS OFICIALES

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por la dirección de este trabajo y su apoyo brindado. Al laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por prestar sus instalaciones.

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

Al taller de “Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos” de la Facultad de Ciencias, UNAM, donde se realizó la tesis bajo la asesoría de los profesores que allí.

Agradezco la disposición y el tiempo que brindaron, M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez, M. en C. María Rosa Mancilla Ramírez, Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños y Mariana Hernández quienes me guiaron y apoyaron en el análisis estadístico.

A Yolanda de Jesús Romero, Jorge Jiménez e Hypatia Gómez Vite quienes me ayudaron en el trabajo de campo y recolección de datos.

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

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

Al M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong y a la M. en C. Aldanelly Galicia Pérez de por guiarme en las técnicas de microscopia de epifluorescencia.

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

A los miembros del jurado asignado para la revisión de este trabajo Dra. Concepción Martínez Peralta, Dr. Ismael Hinojosa Díaz, M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez, M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por ser mi segunda casa.

A Meli, por sus consejos y apoyo, que me permitieron crecer en lo personal y en lo académico.

A mis padres Lucia Vite y José Gómez por siempre apoyarme de todo este tiempo, enseñarme a luchar por mis sueños y sobre todo por brindarme su cariño cuando más lo necesito.

A mis hermanas Hypatia y Sac Nichte por siempre darme porras e impulsarme a enfrentar los obstáculos que se presenten.

A mis amigos Vane, Giovanna, Natalia, Yola y Mau por su amistad, paciencia, consejos y risas a lo largo de todo este proceso.

A mis profesores que me iniciaron en la investigación de la ecología de la polinización Coni y Juan Carlos, por compartir su conocimiento, consejos y risas.

A todos mis compañeros de campo y amigos: Yola, Mariana, Jorge, Bere, Alda, Mariana Cano, Rebeca, Sandino y Esteban.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Polinización	2
1.2 Síndromes de polinización	5
1.3 Eficiencia de un polinizador.....	8
1.4 Generalización y especialización en la polinización	10
1.5 Las abejas como polinizadores.....	12
1.6 Diversidad de abejas en México.....	14
1.7 Género <i>Opuntia</i>	14
II.OBJETIVOS E HIPÓTESIS	16
Objetivos particulares	16
Hipótesis.....	17
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
3.1 Descripción de la especie	17
3.2 Descripción del área de estudio	18
3.3 Trabajo de campo.....	19
3.4.1 Estimación de la carga polínica en el estigma de <i>Opuntia cantabrigiensis</i>	21
3.4.2 Estimación de la carga polínica de los polinizadores.	22
IV. RESULTADOS	23
4.1 Polinizadores	23
4.2 Frecuencias de visita	26
4.3 Producción de frutos y semillas	28
4.4 Carga polínica en el estigma.....	29
4.5 Carga polínica de los polinizadores	34
V. DISCUSIÓN.....	37
5.1 Polinizadores	37
5.2 Frecuencias de visita	38
5.3 Producción de frutos y semillas	40
5.4 Carga polínica en el estigma.....	44
5.5 Carga polínica en el polinizador	46
VI. CONCLUSIONES	48
Anexos	50
BIBLIOGRAFÍA	55

Gómez-Vite L. 2019. Determinación de la eficiencia de los polinizadores de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae) en una población de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM.

RESUMEN

Opuntia es un género muy diversificado en Cactaceae, las especies del grupo tienen flores diurnas y polinización por himenópteros. Sin embargo, los estudios sobre las interacciones específicas entre *Opuntia* y sus polinizadores son escasos. El objetivo fue determinar a los polinizadores eficientes de *Opuntia cantabrigiensis*, en una población en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. La especie presenta un sistema reproductivo xenógamo obligado, por lo que depende de la acción de los polinizadores para poder producir frutos y semillas. Posterior a la identificación de polinizadores y conocer la frecuencia de sus visitas, se realizaron experimentos de visita única de un polinizador a flores vírgenes ($n = 120$ flores) para evaluar: la carga polínica depositada en el estigma, el tiempo de manejo y el éxito de la polinización en función de la formación de frutos y semillas. Los polinizadores de *O. cantabrigiensis* son abejas (nueve géneros diferentes pertenecientes a cuatro familias). La mayor frecuencia de visitas fue de *Macrotera* sp., *Diadasia* sp. y *Lithurgus* sp. y con alta frecuencia de visitas entre 12:00 y 13:00 h., hubo una correlación positiva entre el número de visitas de los polinizadores a una flor y el número de semillas producidas ($\rho = 0.9012$, $P < 0.0001$, $R^2=0.7902$). La producción de frutos en visita única en promedio fue $1.66 (\pm 1.15 \text{ E.E})$ frutos, con un promedio de $103.28 (\pm 96.28 \text{ E.E})$ semillas por fruto). El mayor éxito en la polinización mediante visita única fue provisto por: *Diadasia* sp., *Megachile* sp. y *Macrotera* sp. ($\bar{x} = 1.66 \pm 1.15$ frutos, $\bar{x} = 103.28 \pm 96.28 \text{ E.E}$ semillas por fruto). Cada género de polinizador transportó una cantidad diferente de polen al estigma ($\chi^2 = 9889$, $P < 0.0001$, $\bar{x} = 1103.93 \pm 1188.08 \text{ E.E}$), las abejas que depositaron una mayor

cantidad de polen en el estigma fueron: *Lithurgus* sp., *Diadasia* sp. y *Apis mellifera*. De igual forma cada género de polinizador transportó una cantidad diferente de granos de polen en sus cuerpos ($\chi^2=1332.7287$, $gl=7$, $P < 0.0001$), los polinizadores que transportan una mayor cantidad de polen alrededor de sus cuerpos fueron: *Diadasia* sp., *Lithurgus* sp. y *Apis mellifera*. Las abejas solitarias son los polinizadores más eficientes para *O. cantabrigiensis* los datos que encontramos corrobora que ambos géneros son considerados afines y que han coevolucionado con *Opuntia* por su preferencia alimenticia.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Polinización

Las angiospermas o plantas con flores forman un grupo monofilético originado en el periodo Cretácico temprano, es considerado el más exitoso del reino *Plantae* con aproximadamente 200000 especies actuales, presentes en la mayoría de los ecosistemas (Martínez, 2013).

Desde sus orígenes, las angiospermas tuvieron un incremento en diversificación filogenética acompañada de una diversificación morfológica y funcional, derivando en una tendencia a la especialización así como en una eficiencia reproductiva. Es en esta parte del proceso donde se involucran la organización espacial y funcional de los órganos de la flor por medio de diferentes estrategias de polinización y dispersión de las semillas (Magallon, 2013).

Las angiospermas pueden presentar diferentes tipos de reproducción, clonal, asexual y sexual. En la reproducción sexual interviene la unión de los dos gametos, el masculino y el femenino, para formar un organismo diploide. En este sentido, la polinización se define

como la transferencia del polen (gameto masculino) desde las anteras hasta las superficie receptora femenina, que es el estigma de la flor (Ollerton, 1999). Las angiospermas son organismos sésiles, por lo que los polinizadores les ayudan como vehículo para el transporte del polen (Quezada y Ayala, 2010).

En ese contexto, la ecología de la polinización es el área de estudio que abarca todos los procesos ecológicos participantes en la reproducción de una planta, desde la producción de las flores hasta la fecundación de los óvulos y su desarrollo en frutos y semillas (Murcia, 2002).

La fertilización de las angiospermas se caracteriza por una doble fecundación. El polen se produce a partir de células madre y en el momento de su liberación contiene dos células haploides, la célula germinal o generatriz y la célula vegetativa, en ocasiones pueden liberarse en forma bicelular o tricelular dependiendo de si lleva a cabo la división de la célula generatriz dentro del grano de polen o en el tubo polínico liberando los núcleos espermáticos. El núcleo espermático se une con una ovocélula, formando un cigoto diploide, mientras que el núcleo espermático asociado al núcleo de la célula vegetativa se une a los núcleos polares de la célula central para la formación del endospermo (Mc Cauley, *et al.* 2013). En las angiospermas, la gran mayoría de las especies se forma de individuos que producen flores hermafroditas, con anteras y pistilos funcionales (Richards, 1986). En estos casos en que un mismo individuo presenta flores hermafroditas, existen ciertos mecanismos para evitar la autofecundación, ya que ésta puede causar que la diversidad genética disminuya y además origine depresión por endogamia. Los mecanismos para evitar la autofecundación pueden ser barreras morfológicas, como dicogamia y hercogamia, así como genéticas, los sistemas de autoincompatibilidad. En las plantas con

autoincompatibilidad genética, la autofecundación, y en consecuencia la endogamia, se evitan por el locus *S*, que impide la reproducción entre individuos que comparten alelos de autoincompatibilidad (Nettancourt, 1997; Mandujano, 2010). Dependiendo del alelo que tenga el grano de polen, éste se comportará de dos formas: en la primera, el grano de polen en el estigma germinará los tubos polínicos y se llevará a cabo la fecundación, en la segunda, cuando el grano de polen presente el alelo *S*, se detecta como incompatible, lo que inhibirá el crecimiento del tubo polínico a lo largo del estigma o estilo (Lovett y Doust 1988; Franklin-Tong y Franklin 2003; McClure y Franklin-Tong 2006; Mandujano 2010). Hay dos clases principales de sistemas de autoincompatibilidad a nivel genético (SI con sus siglas en inglés), el gametofítico (GSI) y el esporofítico (SSI) (Franklin-Tong y Franklin, 2003; Mandujano, 2010). El sistema de autoincompatibilidad gametofítico (GSI) es denominado de esta forma porque el fenotipo de incompatibilidad del polen se determina por genotipo (haploide) del gametofito (Franklin-Tong y Franklin 2003). Si el grano de polen lleva consigo un gen de autoincompatibilidad que resulta idéntico a alguno de los dos alelos de los loci correspondientes en el estigma y estilo, entonces la entrada del polen se hace imposible (Raven 2005), mientras que con el sistema de autoincompatibilidad esporofítico (SSI) se exhibe el fenotipo para la incompatibilidad dado por el genotipo de su padre diploide (Franklin-Tong y Franklin, 2003). Se registraron sistemas de autoincompatibilidad en cactáceas, en especies como *O. microdasys* con un sistema de autoincompatibilidad de tipo gametofítico. En las especies el género *Ariocarpus* se registró un sistema de autoincompatibilidad de tipo gametofítico parcial, como probable estrategia ante el tamaño pequeño de la población o una limitación de polen (Martínez *et al.*, 2014).

Por otro lado, las flores también recurren a barreras morfológicas para evitar la entrecruza, tal es el caso de la hercogamia, donde hay un desfase espacial entre los órganos sexuales de la flor con las anteras separadas del estigma. Algunas especies dentro del género *Opuntia* presentan hercogamia como *O. bradtiana* (López, 2003), u *O. cantabrigiensis* (Hernández, 2016). La dicogamia, por su parte, es un desfase temporal donde puede ser liberado el polen antes de que el estigma esté receptivo. Ambos arreglos florales pueden presentarse de diferentes maneras dentro de una especie (Wyatt, 1983; Dafni, 1992).

1.2 Síndromes de polinización

Las interacciones entre la planta y sus polinizadores han atraído el interés de los naturalistas desde hace más de dos siglos, por lo que la ecología de la polinización ha sido ampliamente utilizada para estudiar el papel de la selección natural como principal motor o fuerza evolutiva desde los trabajos iniciales de Darwin (1862, 1877, 1878) (Gómez, 2002). En este sentido, los síndromes de polinización se definen como un conjunto de rasgos florales, que incluyen las recompensas como polen, néctar, resinas, aceites o perfumes, asociados con la atracción y la utilización de un grupo específico de animales como polinizadores (Charles *et al.*, 2004).

Los síndromes de polinización pueden ser de dos tipos, abióticos y bióticos. La polinización abiótica tiene lugar por la acción del viento (anemofilia) o del agua (hidrofilia) en plantas usualmente monoicas (Murcia, 2002). Dentro de los vectores bióticos que pueden transportar los granos de polen se encuentra una variedad considerable de animales. En términos del número de especies que polinizan, los vectores más importantes son, en orden decreciente: abejas, aves, escarabajos, polillas, murciélagos y mariposas (Bawa *et al.*,

1985; Ramírez 1989; Kress y Beach 1994). Entre los animales los insectos son los polinizadores más importantes y de estos los más comunes son las abejas con el síndrome de melitofilia, (Faegri y van der Pijil, 1979; Fenster *et al.*, 2004). Derivado de estudios recientes, se estima que el 87.5% de todas las angiospermas tienen flores que son visitadas por los animales para obtener el néctar, polen u otros recursos (Ollerton *et al.*, 2011). Estos animales, de acuerdo con su forrajeo, pueden variar a lo largo de una gama que va desde los visitantes florales, hasta los polinizadores altamente eficientes (Grooss y Mackay 1998; Irwin *et al.*, 2001). Ejemplos de los síndromes de polinización bióticos: cantarofilia, que se presenta en *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) (Núñez y Rojas, 2008); miofilia, presente en *Stelis hymenantha* (Orchidaceae) (Albores, y Sosa, 2006); esfingofilia, presente en *Pachira quinata* (Malvaceae) (Ramírez *et al.*, 2015); melitofilia, presente en el género *Ariocarpus*, así como en muchas especies de la familia Cactaceae (Martínez y Mandujano, 2010); falenofilia, presente en *Angraecum sesquipedale* (Orchidaceae) (Wasserthal, 2013); psycofilia, presente en *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) (Valois *et al.*, 2009); ornitofilia, presente en *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) (Morales *et al.*, 2012); y quiropterofilia, presente en *Agave difformis* (Agavaceae) (Trejo *et al.*, 2015).

Ahora bien, los sistemas de polinización evolucionan rápidamente en respuesta a presiones selectivas producidas por los polinizadores (Ollerton 1996). Suelen ser sistemas adecuados para la medición de la selección natural. Se considera que los polinizadores que están cercanos filogenéticamente podrán ejercer una presión selectiva similar mostrando patrones de preferencia semejantes, por lo tanto flores polinizadas por insectos parecidos también compartirán rasgos similares (Gómez, 2002).

A partir del estudio de las características florales, es posible inferir los principales polinizadores de una determinada especie vegetal (Gómez, 2002). Es importante tomar en cuenta que los síndromes de polinización fueron propuestos como categorías que reúnen a las plantas de acuerdo a sus características florales y a sus polinizadores más frecuentes o efectivos; sin embargo, los síndromes no necesariamente indican que sólo existe un tipo de polinizador, ya que hay muchos factores que intervienen en las interacciones entre los animales y las plantas. Los síndromes son construcciones tipológicas que se han utilizado para organizar las angiospermas en relación con sus polinizadores por la categorización de flores según rasgos florales compartidos, tales como forma, color, olor y tamaño (Faegri y van der Pijl, 1979; Proctor *et al.*, 1996).

Cabe señalar que en ocasiones las relaciones entre las flores y los polinizadores pueden llegar a ser tanto ecológica como filogenéticamente mucho más complejas de lo que aparenta la predicción dada por el síndrome de polinización (Waser *et al.*, 1996; Armbruster *et al.*, 1997; Ollerton y Díaz, 1999; Lamborn y Ollerton, 2000; Mayfield *et al.*, 2001; Herrera *et al.* 2002; Armbruster, 2002). Por ejemplo, no son pocas las especies de insectos que parasitan especies que también polinizan, como es el caso de muchas especies de higueras de la familia Moraceae, donde el sistema consiste en que parte de las semillas en desarrollo es consumida por las larvas de las avispas de los higos (Agaonidae), lo que constituye la recompensa de la avispa adulta que poliniza el higo dejando a su progenie dentro (Ollerton, 1999).

1.3 Eficiencia de un polinizador

Muchas plantas con flores son polinizadas por una amplia gama taxonómica de polinizadores, cada uno de los cuales proporcionará una calidad diferente de servicio en la mayoría de los casos (Waser *et al.*, 1996; Olleton *et al.*, 2007). Stebbins (1970) propuso que los atributos florales responderán al polinizador que les reditúe una mayor adecuación. El principio del polinizador más eficiente postula que la selección natural favorecerá aquellos rasgos morfológicos, fisiológicos o ecológicos de las plantas que atraen a los polinizadores más eficientes (Faegri y van der Pijl, 1979). De acuerdo con dicho principio, puede llegar a darse una especialización adaptativa mediada por polinizadores, ya que algunas especies de plantas pueden ser polinizadas por un grupo reducido de agentes (Johnson y Steiner, 2000).

Los polinizadores eficientes pueden ser definidos como aquellas especies que producen un mayor número de semillas por visita, mientras que los polinizadores ineficientes son los que producen relativamente pocas o ninguna de las semillas por visita (Andrew *et al.*, 2008). La eficiencia ha sido estudiada por diversos investigadores mediante diferentes variables que incluyen: 1) la remoción del polen de una flor, 2) la deposición del polen en el estigma, 3) la producción de frutos o semillas (Motten *et al.*, 1981; Young 1988; Inouye *et al.*, 1994), y 4) la frecuencia de visitas (Lindsey 1984; Young 1988; Olsen 1997; Andrew ,2008). La efectividad de los polinizadores está moldeada por las características morfológicas y ecológicas de las especies polinizadoras así como de las flores ya que dependiendo del tamaño, conducta de forrajeo de los visitantes, estos podrán realizar presiones de selección por su recurso, o la recompensa que les otorga la planta. Por lo que, la eficiencia de un polinizador está estrechamente relacionada con la biología floral de la planta que poliniza (Guimar, *et al.*, 2005)

Por ejemplo Grant y Grant (1979) mencionan que el fruit set de especies que son visitadas por abejas solitarias es más alto. De igual forma Mandujano *et al.* (2013) encontraron que los polinizadores más eficientes de *O. macrocentra* son abejas solitarias del género *Diadasia*. Por otra parte Grant *et al.* (1979) mencionan que el tamaño así como el comportamiento intrafloral (si tocan o no los órganos reproductores) de las abejas está relacionado con la efectividad de la de la polinización ya que hay abejas que por su tamaño como el género *Perdita* o *Dialictus* pueden visitar la flor por polen pero no tener contacto con el estigma.

La comprensión de los mecanismos que provocan la variación en la eficiencia de la polinización por parte de los diferentes visitantes es importante para abordar cuestiones sobre la ecología y la evolución de la reproducción de las plantas (Shemske y Horvitz 1984; Ivey *et al.*, 2003), así como la conservación de la biodiversidad.

Existen pocos trabajos sobre la eficiencia de los polinizadores en cactáceas, entre ellos están los siguientes: Osborn *et al.* (1988) buscaron los polinizadores más eficientes de *Opuntia polyacantha* Haw y *Opuntia phaeacantha* Engelm registrando la frecuencia de visita, número de frutos y semillas producidas, y realizando el conteo del polen que una abeja puede transportar, encontrando que los géneros *Diadasia*, *Lithurge*, *Melisodes*, *Bombus*, *Agapostemon* y *Megachile* fueron los más eficientes, estos géneros coinciden en presentar abejas de tamaño mediano a grande.

McIntosh (2005) buscó el polinizador más eficiente de dos especies, *Ferocactus cylindraceus* Engelm y *Ferocactus wislizeni* Engelm de igual forma midió la frecuencia de

visita, realizó experimentos de visita única midiendo la producción de frutos y semillas por cada polinizador, y encontró que el polinizador más eficiente es *Diadasia rinconis*.

Blair y Williamson (2008) encontraron que los polinizadores más eficientes de *Astrophytum asterias* fueron abejas de la especie *Diadasia rinconis*, de igual forma realizaron la medición de frecuencia de visita y experimentos de visita única para conocer el número de frutos y semillas producidos por cada polinizador.

Maldonado *et al.* (2013) encontraron que los polinizadores más eficientes de *Opuntia sulphurea* fueron los géneros de abejas *Centris* y *Anthidium*, las variables que evaluaron fueron la frecuencia de visita, conteos de polen depositado en el estigma, y realizaron experimentos de visita única para conocer el número de frutos y semillas.

1.4 Generalización y especialización en la polinización

Las interacciones que hay entre planta y polinizador abarcan un espectro que va desde los especialistas obligados, donde una sola especie de polinizador transporta el polen a una especie de planta, a generalistas facultativos, en la que las flores pueden ser polinizadas por una amplia gama de polinizadores no necesariamente relacionados taxonómicamente y que pueden llegar a ser incluso visitantes florales de otras especies (Ollerton *et al.*, 2007).

Es importante señalar que las interacciones planta-polinizador pueden evolucionar a lo largo del tiempo en un continuo cambio de la generalización a la especialización ecológica, reflejándose en consecuencias genotípicas y fenotípicas en los organismos (Ollerton *et al.*, 2007). Sin embargo se deben considerar diferentes factores ecológicos entre los que destacan la distribución espacial de las poblaciones tanto de plantas como de polinizadores,

la fluctuación temporal de los polinizadores más importantes y la preferencia por los rasgos florales por parte de los polinizadores (Gómez, 2002)

Algunos autores proponen poder definir una planta como generalista o especialista, con base en las características fenotípicas que repercuten en las interacciones planta-polinizador. En los últimos años el debate que se ha dado por parte de los autores Fenster (2004), Armbruster, (2006) y Ollerton *et al.* (2007), ha llevado a un entendimiento de ciertos términos ya que hay diferentes formas en que se puede definir una especie de planta, ya sea generalista o especialista, a continuación se describirán los más relevantes. El término que define a una planta como generalista o especialista funcional se construye con base en la diversidad de sus polinizadores a un nivel taxonómico superior (Ollerton *et al.*, 2007), en el grupo al que pertenecen los polinizadores, tomando en cuenta las características a grandes rasgos de los animales. Este término nos permite tener un panorama general donde una especie especialista funcional podría ser aquella cuyos polinizadores pertenecen a un grupo de animales específicos, por ejemplo una especie únicamente polinizada por abejas.

El término de una especie generalista o especialista ecológica se refiere al número de especies de polinizadores efectivos que tiene una planta (Ollerton *et al.*, 2007), en este caso es importante la identidad de las especies de los polinizadores, se consideran, por ejemplo, el número de especies diferentes de polinizadores que hay, a qué género pertenecen, familia y orden.

Por ejemplo, en el género *Agave* las plantas requieren la visita de polinizadores para su reproducción sexual, son visitadas principalmente por murciélagos, así como algunos

colibríes, aves pecheras e insectos (Coro, 2009). Por lo tanto, el género *Agave* sería una especie generalista ecológica y generalista funcional.

Por otro lado, Armbruster (2006) propone el término de especialización evolutiva, que se refiere principalmente a que existen especies de plantas que a lo largo de su historia evolutiva llevan una tendencia a la especialización; por ejemplo, la especie *Aspidistra elatior* (Asparagaceae), que es polinizada únicamente por crustáceos anfípodos del género *Platorchestia* (Kato, 1995).

1.5 Las abejas como polinizadores

Las abejas se alimentan de polen y néctar, en búsqueda de su alimento visitan una gran cantidad de flores al día, dando como efecto la polinización (Guimar, 2005). Se considera que las abejas son el principal grupo de insectos polinizadores de las plantas con flores (Ayala *et al.*, 1996, Michener 1996). Las abejas pertenecen al orden Apiformes, a la superfamilia Apoidea, el grupo es muy diverso y cuenta con más de 20000 especies que dependen de polen de las angiospermas como una fuente de proteína (Mickley *et al.*, 2000). Se estima que cerca de 73% de las especies vegetales cultivadas en el mundo y más de 75% de la vegetación mundial son polinizadas por abejas (Coro, 2009).

Las abejas muestran diferentes comportamientos en la búsqueda de sus recursos y de acuerdo a la recolecta de los recursos, las abejas se pueden clasificar en oligoléticas y poliléticas. Las abejas que son oligoléticas son aquellas que visitan pocas especies de plantas con flor para recolectar el polen (Michener, 2000), las plantas que son visitadas por este tipo de abejas presentan una cercanía filogenética (Ayala y Griswold, 2005). Las abejas que pueden tener un amplio rango de especies de angiospermas de las cuales recolectan el recurso del polen o néctar, son denominadas poliléticas (Michener, 2000).

En abejas sociales tanto los zánganos como las hembras de las abejas pueden consumir néctar y las hembras obreras recolectan polen para las larvas (Raven, 2005). Las especies oligolécticas son solitarias y alimentan a sus larvas con polen de sólo algunas especies vegetales que pertenecen al mismo género o familia, pueden llegar a mostrar adaptaciones morfológicas así como de comportamiento para recoger el polen en las flores de manera más eficiente en comparación a especies polilécticas (Schlindwen, 2004). Las especies oligolécticas se asocian más comúnmente con plantas de las familias Onagraceae, Cactaceae, Malvaceae, Pontederiaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Apiaceae, Iridaceae, Loasaceae, Oxalidaceae y Solanaceae. En monocotiledóneas sólo se presentan en las familias Pontederiaceae e Iridaceae (Schlindwen, 2004). Se ha reportado una gran riqueza de especies oligolécticas en zonas xéricas de América, donde suelen predominar en cactáceas (Michener, 2000). En el género *Opuntia* y otras cactáceas se ha documentado polinización por abejas oligolécticas de los géneros *Diadasia*, *Lithurgus*, *Megachile* y *Macrotera* (Michener *et al.*, 1994; McIntosh *et al.* 2005; Blair y Williamson, 2008; Mandujano *et al.*, 2014).

Ya que el comportamiento del forrajeo de las abejas polinizadoras está íntimamente relacionado con la disponibilidad del recurso alimenticio proporcionado por la planta, las abejas pueden presentar sincronías de su ciclo de vida con la temporada de floración de la planta, como es el caso de las abejas adultas de *Macrotera pipiyolin*, que emergen y su período activo coincide con la floración de *Opuntia excelsa* (Rodríguez y Ayala, 2010). Las consecuencias ecológicas y evolutivas de la sincronía entre la planta y el polinizador se ven reflejados en los patrones actuales de la riqueza, abundancia y biomasa de las abejas oligolécticas (Mickley *et al.*, 2000).

Ante abundantes cantidades de polen, el comportamiento de las abejas oligoléticas ha mostrado que son capaces de localizar y explorar los recursos florales más eficientemente que especies poliléticas (Schlindwen, 2004). Este comportamiento puede ser un factor muy influyente en la diversidad de cada grupo.

1.6 Diversidad de abejas en México

La familia Apoidea incluye más de 20,000 especies de abejas que se distribuyen en 7 familias; en México se encuentran 6 familias, con 144 géneros y cerca de 2000 especies (Ayala, 1996; Michener, 2000). Actualmente nuestro país cuenta con una de las faunas de abejas con mayor diversidad a nivel mundial, sin embargo se encuentra amenazada debido al deterioro ambiental (Quezada y Ayala, 2010).

Las abejas se pueden clasificar en sociales, eusociales y solitarias, la mayoría de las abejas son solitarias y realizan sus nidos en el suelo. A pesar que la mayoría de las abejas nativas en México son solitarias, hay algunas sociales como las abejas sin aguijón, Meliponinos, las cuales viven en zonas tropicales (Quezada y Ayala, 2010).

1.7 Género *Opuntia*

Uno de los grupos más diversificados entre las angiospermas es la familia Cactaceae, que incluye entre 100 y 150 géneros (Arias y Flores, 2013). La familia *Cactaceae* tradicionalmente se divide en tres subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae. Aproximadamente existen 1500 especies, de las cuales el 68% se distribuye en México y de éstas, el 45% son endémicas de las zonas áridas (Bravo-Hollis, 1978). México es el centro de diversificación más importante con 669 especies y 244 subespecies (Reyes *et al.*, 2006). Las zonas áridas de México albergan una diversidad amplia principalmente de los géneros *Echinocereus*, *Ferocactus*, *Mamillaria* y *Opuntia*, mientras que en las zonas cálidas secas

están principalmente los géneros *Pachycereus*, *Pilosocereus* y *Stenocereus* (Arias y Flores, 2013).

Los miembros de la subfamilia *Opuntioideae* son plantas arborescentes, arbustivas o rastreras, con tallos de forma cilíndrica, claviforme, globosas redondeadas, con presencia de areolas circulares, presentan tricomas, cerdas y espinas más o menos largas, las cuales pueden ser removidas fácilmente (Bravo, 1978). La subfamilia incluye de 14 a 16 géneros que se distribuye por todo el continente americano (Arias y Flores, 2013). Otras características que comparten son: la morfología de los estomas, la morfología de la semilla, los granos de polen porados, las drusas de oxalato de calcio en la epidermis, entre otras (Gibson y Nobel, 1986).

Dentro de la familia *Cactaceae*, el género más diverso es *Opuntia* y se encuentra ampliamente distribuido en el continente americano (Sánchez *et al.*, 2016). Presenta una distribución en regiones semiáridas, bosques mésicos, pastizales y bosques tropicales (Starmer *et al.*, 2003).

Las flores son solitarias diurnas, con un tubo ausente o reducido (Arias y Flores, 2013). Tienen una simetría actinomorfa, con una forma campanulada, con una longitud que va de 1.5 cm a 8 cm; su diámetro de 2.5 cm a 8 cm. El color del perianto también es variable teniendo desde blanco hasta el rojo oscuro o magenta. El desarrollo de las flores de los géneros de esta subfamilia inicia por una yema axilar, la cual tiene una diferenciación de tres zonas meristemáticas (Bravo-Hollis, 1978). El fruto puede ser seco, carnoso o

prolífero. Las semillas son de color negro, discoideas, con arilo duro, globosas. El embrión es curvo con cotiledones grandes y perisperma bien desarrollado (Anderson, 2001).

Las especies de este género son fuertemente relacionadas con la polinización de abejas de los géneros *Diadasia*, *Lithurgus*, *Megachile* y *Macrotera*, y se ha sugerido un proceso de coevolución con algunos de ellos en especial el género *Diadasia* (Michener *et al.*, 1994; McIntosh *et al.* 2005; Reyes *et al.*, 2006; Mandujano *et al.*, 2014).

Opuntia presenta gradaciones entre sistemas exogámicos hacia autogamia (del Castillo, 1999). Es conocida la dependencia de los polinizadores para poder llevar a cabo la polinización cruzada del género (Valiente *et al.*, 1996), sin embargo es un género del que se tiene poca información sobre la mayoría de sus visitantes florales (Sánchez *et al.*, 2016).

II.OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general del trabajo es identificar el o los polinizador(es) más eficientes de *Opuntia cantabrigiensis* en el Jardín Botánico de Cadereyta, Querétaro.

Objetivos particulares

- Identificar a los polinizadores de *O. cantabrigiensis*.
- Conocer la conducta de los polinizadores en el proceso de polinización, determinando la frecuencia de visita y el tiempo de manejo de la flor.
- Conocer la carga polínica que transportan los polinizadores de *O. cantabrigiensis*.

- Conocer la carga polínica depositada por los polinizadores en el estigma de *O. cantabrigiensis*.

Hipótesis

Dada la diferencia morfológica, conductual, así como de preferencia alimenticia, algunos polinizadores serán más eficientes que otros, lo cual se verá reflejado en la cantidad de frutos y semillas producidos por la planta.

- Se observarán como polinizadores a diferentes especies de abejas.
- Las abejas oligoléticas del género *Opuntia* serán más eficientes, por tener una preferencia alimenticia.
- Las abejas que tengan un mayor tamaño tienen mayor superficie de contacto por lo que transportarán un mayor número de polen al estigma de la flor.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Descripción de la especie

Opuntia cantabrigiensis es una cactácea con hábitos arbustivos con una altura de 1 a 2 m, con cladodios de forma circular hasta obovada con una longitud de 12 a 20 cm y de color verde azulado con areolas de gran tamaño con fieltro obscuro; presenta de 3 a 6 espinas de tipo acicular con una longitud de 1.5 a 5 cm de color amarillo y la base rojiza (Figura 1); las glóquidas son numerosas y de color amarillo. Las flores presentan un color amarillento con toques rojizos en la parte central, están ubicadas de forma solitaria en el tallo (Bravo-Hollis, 1978), los lóbulos del estigma son verde intenso y la floración tiene una duración de 5 a 6 semanas iniciando en el mes de abril (Hernández, 2016; Galicia *et al.* Datos no publicados).

El fruto es globoso de color púrpura con un diámetro de 4 cm y la pulpa de color carmesí. Las semillas son de color café y tienen un diámetro de 4 mm (Bravo-Hollis, 1978).



Figura 1. Flor de *Opuntia cantabrigiensis*, visitada por una abeja del género *Augochlorella* en floración del 2015 de la población ubicada en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro. Foto: Gómez- Vite L.

3.2 Descripción del área de estudio

El trabajo se realizó en el área de conservación *in situ* del Jardín Botánico Regional de Cadereyta (JBRC) "Ing. Manuel González de Cosío" el cual es una institución dedicada al estudio, conservación y aprovechamiento de la flora mexicana. La zona se encuentra en la parte sur del Desierto Chihuahuense, pertenece a la provincia florística de la Zona Árida Queretano-Hidalguense (Rzedowski 2006), conocida como semidesierto queretano.

El JBRC se localiza al Sureste de la ciudad de Cadereyta de Montes, Qro., entre las coordenadas geográficas 20° 41' 15.8" N y 99° 48' 17.7"O, a una altitud de 2046 m s.n.m. La vegetación natural corresponde a un matorral xerófilo crasicaule; el clima es de tipo BS1

kw (w), semi-seco templado con lluvias en verano, con suelo de origen volcánico. La temperatura anual es de 12° a 19°C y la precipitación promedio es de cerca de 550 mm al año (INEGI, 2000).

3.3 Trabajo de campo

El estudio se hizo durante floración de *O. cantabrigiensis* en los meses de abril a mayo de 2015 y 2016. Para conocer a los polinizadores de *O. cantabrigiensis* y determinar al polinizador más efectivo se realizaron los siguientes dos grandes grupos de flores:

a) *Primer grupo (control positivo y control negativo)*

El control positivo consistió en un grupo de 25 flores (de 15 plantas distintas) completamente disponibles a los polinizadores, tomando en cuenta a los polinizadores como aquellos animales que tenían contacto con el estigma de la flor y descendían a la cámara nectarial tocando las anteras, permitiendo la transferencia de polen a otras flores. Se observaron 20 minutos de cada hora con un total de ocho intervalos al día y un total de 4000 minutos, desde la apertura hasta el cierre de la flor (9:00 a 16:00 h) para registrar a los diferentes visitantes florales como aquellos animales que llegaron a la flor pero no interactuaron con los órganos sexuales y polinizadores quienes aterrizaban en el estigma de la flor y descendían hasta la cámara nectarial tocando las anteras, permitiendo la transferencia de polen a otras flores, se midió la frecuencia y el tiempo de manejo de cada polinizador. Se capturaron a los polinizadores con cámaras de acetato de etilo para montarlos e identificarlos. Posterior al cierre de la flor se volvió a cubrir con una bolsa de tul para la evaluación de la formación de frutos y semillas. En el mes de agosto de ambos

años se recolectaron los frutos. Tras recolectar los frutos se evaluó la cantidad de semillas, con el objetivo de relacionarlas con el número de visitas totales.

Para el control negativo se cubrieron 30 flores (de 15 plantas distintas) antes de la antesis con bolsas de tul para excluirlas y evitar cualquier visita de polinizadores, de igual forma se evaluó si se produjeron frutos y semillas.

La frecuencia de los polinizadores se evaluó por medio de una tabla de contingencia y una prueba de residuos ajustados; la producción de semillas se analizó a través de una correlación no paramétrica con coeficiente de Spearman (Everitt, 1977) realizado con el programa JMP v.10 (SAS Institute).

b) *Segundo grupo (experimentos de visita única para carga polínica en el estigma y experimentos de visita única para carga polínica del polinizador)*

La carga polínica depositada en el estigma de la flor se determinó por medio de experimentos de visita única excluyendo a 32 flores con una bolsa de tul y dejándolas disponibles a sólo una visita de cada polinizador en las horas de máxima frecuencia de visitas y máxima receptividad estigmática (de 11:00 a 14:00 h.), tras la polinización se volvió a encerrar la flor para asegurar solo la visita de un polinizador. Después de 24 h se colectó la flor para fijarla en FAA (10:50:5:35 formalina, 95% de etanol, ácido acético y agua destilada) y realizar el conteo de polen depositado en el estigma y el conteo de polen que empieza la germinación del tubo polínico en los lóbulos del estigma por medio de microscopia de epifluorescencia (López, *et al.* 1998; Martínez, *et al.* 2014).

Para conocer la carga polínica del polinizador se realizaron experimentos de visita única encerrando 40 flores antes de la antesis y dejándolas disponibles en las horas de máxima

frecuencia y máxima receptividad estigmática (de 11:00 a 14:00 h), tras la polinización se volvieron a encerrar las flores para asegurar que solo un polinizador las visitara y se evaluó la formación de frutos y semillas. Los polinizadores únicos fueron capturados con cámara de acetato de etilo y se colocaron en tubos Eppendorf de 1 ml para realizar el conteo de carga polínica en el polinizador por medio de cámara de Neubauer.

3.4.1 Estimación de la carga polínica en el estigma de *Opuntia cantabrigiensis*

De acuerdo con el método de López *et al.* (1998), se colectaron los pistilos de las flores sometidas a visita única y se colocaron en FAA (10:50:5:35 formalina, 95% de etanol, ácido acético y agua destilada) 24 h después de la polinización. Posteriormente, se lavaron los pistilos con agua destilada para eliminar el FAA y emlandecerlos con 1N NaOH colocándolos en una autoclave hasta llevarlos a una temperatura de 135°C, posteriormente al estar emlandecidos se eliminó el NaOH con agua destilada. Los estigmas fueron teñidos con anilina azul 1% (w/v) en una solución 0.1 N K₃PO₄, fueron sumergidos durante 24 h en la oscuridad a 4°C. Se realizaron montajes temporales de squash de los estigmas para observar la cantidad de granos de polen depositados en el estigma y cuantos granos de polen empezaron a germinar el tubo polínico en el estigma, a través de microscopia de epifluorescencia (López, *et al.* 1998; Martínez, *et al.* 2014).

El número de granos de polen depositados en el estigma por cada polinizador se analizó a través de un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de tipo Poisson con función de enlace *log* (Crawley, 1993), con el programa JMP v.10 (SAS Institute). Mientras que el polen que empezó a germinar el tubo polínico se analizó a través de un

modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de tipo binomial con función de enlace *logit* (Crawley, 1993), con el programa JMP v.10 (SAS Institute).

3.4.2 Estimación de la carga polínica de los polinizadores

Los polinizadores se capturaron con cámaras letales de acetato de etilo al 10% con el fin de inmovilizarlos; posteriormente se colocaron en tubos eppendorf con 1 ml de alcohol al 96% para poder obtener la carga polínica de los polinizadores en suspensión. En laboratorio se centrifugó cada tubo a 10000 rpm durante 30 s para quitarle la mayor parte del polen adherido al cuerpo de cada abeja, al finalizar se quitó la abeja de cada tubo dejando el polen decantado y el alcohol. Posteriormente se obtuvo una alícuota de 1 μ L del volumen total con una pipeta Pasteur para realizar el conteo de granos de polen mediante una cámara de Neubauer, por cada muestra se efectuaron 10 repeticiones. Se contaron todos los granos de polen encontrados dentro de la cuadrícula de la cámara de Neubauer ya que teniendo las medidas específicas de la cámara con la que se trabajó se pudo calcular el volumen de la cuadrícula y para obtener la cantidad total de polen encontrado en el tubo de 1 mL (Mandujano, método no publicado).

Se utilizó la siguiente fórmula para calcular el volumen correspondiente a la cuadrícula:

$$V = \text{área} \times \text{altura}$$

El número de granos de polen que transporta cada género de polinizador, se analizó por medio de un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de tipo Poisson con función de enlace *log* (Crawley, 1993), con el programa JMP v.10 (SAS Institute).

IV. RESULTADOS

4.1 Polinizadores

Las flores fueron observadas desde la apertura hasta el cierre (9:00 a 16:00 h), fueron visitadas principalmente por abejas, además de algunos coleópteros. Se observó que los polinizadores de *O. cantabrigiensis* son abejas de cuatro familias: Andrenidae, Halictidae, Megachilidae, Apidae y se registraron nueve géneros diferentes (Cuadro 1, Figura 2). Las abejas fueron identificadas por un especialista del orden Apoidea, Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz del Instituto de Biología de la UNAM.

Cuadro 1. Polinizadores de *Opuntia cantabrigiensis*. Abejas observadas en las temporadas de floración de 2015 y 2016 de la población silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

Familia	Género
Andrenidae	<i>Macrotera</i>
Halictidae	<i>Augochlorella</i> <i>Augochloropsis</i> <i>Lasioglossum</i>
Megachilidae	<i>Megachile</i> <i>Lithurgus</i>
Apidae	<i>Diadasia</i> <i>Ceratina</i> <i>Apis</i>

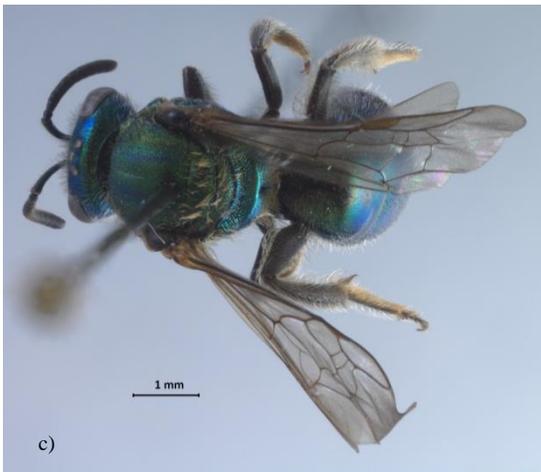




Figura 2. Abejas polinizadoras de *Opuntia cantabrigiensis*: a) *Macrotera* sp., b) *Augchlorella* sp., c) *Augchloropsis* sp., d) *Lasioglossum* sp., e) *Megachile* sp. f) *Lithurgus* sp., g) *Diadasia* sp., h) *Ceratina* sp., i) *Apis mellifera*.

Fotos: Gómez -Vite L.

4.2 Frecuencias de visita

Las observaciones de visitantes florales se realizaron en el grupo de control positivo en la floración de 2015 (las dos primeras semanas de abril así como la última de abril y primera de mayo) con una $n = 25$, y un total de 66.66 horas de observación. Las frecuencias observadas de los diferentes polinizadores a lo largo de la apertura floral mostraron una mayor cantidad de visitas de 12:00 a 13:00 h.

Se registraron 355 visitas de los polinizadores de *O. cantabrigiensis*. La familia con mayor frecuencia fue Andrenidae con el 58.87% de las visitas, seguida de la familia Apidae con el 28.73% de las visitas, después encontramos a la familia Halictidae con sólo el 7.32% de las visitas y finalmente a la familia Megachilidae con el 5.07% de las visitas. Los géneros que presentaron mayor frecuencia fueron *Macrotera*, *Megachile* y *Diadasia*. La tabla de contingencia entre los números de visitas y las frecuencias de cada género de abeja a lo largo del horario de la exposición floral (Cuadro 2) mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 550.991$, $g.l = 42$, $P = 0.05$). En la prueba de residuos estandarizados los valores mayores a 1.96 indican una frecuencia mayor a la esperada por azar mientras que los valores menores a -1.96 muestran una frecuencia menor a lo esperado (Everitt, 1977). La prueba muestra varios valores mayores a 1.96 corroborando que existen más visitas que las esperadas por azar de varios géneros de los polinizadores y que su actividad es heterogénea a lo largo del día, mientras que los valores menores a -1.96 indican menos visitas que las esperadas por el azar; los géneros con mayor frecuencia de visitas fueron *Macrotera* con 209 visitas y *Diadasia* con 80 vistas, mientras que el género con una menor frecuencia de visitas fue *Ceratina* con sólo 1 visita (Figura 3).

Cuadro 2. Frecuencia de los polinizadores de *Opuntia cantabrigiensis*. Observaciones en las temporadas de floración de 2015 con horas de observación de la población silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

Género	Horario								Total
	09:00-09:20	10:00-10:20	11:00-11:20	12:00-12:20	13:00-13:20	14:00-14:20	15:00-15:20	16:00-16:20	
<i>Macrotera</i>	0	8	16	70	87	25	3	0	209
<i>Augochlorella</i>	0	3	4	0	0	0	0	0	19
<i>Lasioglossum</i>	0	14	2	3	0	0	0	0	19
<i>Ceratina</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Megachile</i>	0	0	0	9	0	0	0	0	9
<i>Lithurgus</i>	0	3	2	4	0	0	0	0	9
<i>Diadasia</i>	0	10	27	9	14	17	3	0	80
<i>Apis</i>	0	8	5	4	1	3	0	0	21
	0	46	56	199	102	45	7	0	355

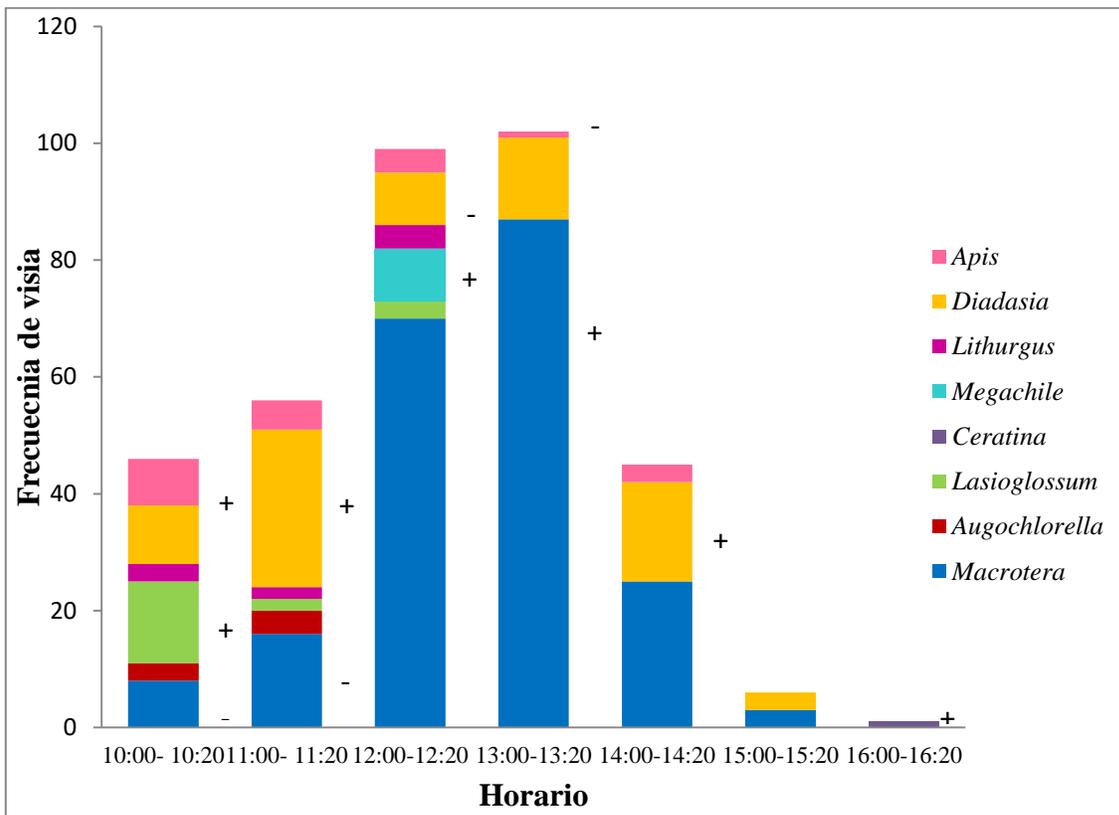


Figura 3. Frecuencias absolutas de los polinizadores de *Opuntia cantabrigiensis* a lo largo del horario de observación desde las 9:00 a las 16:00 h, ($n = 25$) en abril y mayo de 2015, la prueba de residuos ajustados mostró las frecuencias mayores a las esperadas por azar (+) que son estadísticamente significativas.

4.3 Producción de frutos y semillas

En el caso del control positivo donde las flores estuvieron disponibles a todos los polinizadores desde la antesis hasta el cierre de la flor, se obtuvo una mayor cantidad de frutos y semillas comparada con los frutos producidos por visita única donde se produjo una cantidad baja de frutos (Cuadro3). Cabe señalar que dentro de los experimentos de visita única sólo cinco de los nueve géneros de abejas polinizadoras pudieron producir frutos y semillas (Cuadro 4).

Cuadro 3. Producción de frutos de acuerdo con el número de visitas florales de polinizadores en *Opuntia cantabrigiensis*. Comparación de la producción de frutos de varias visitas y experimentos de visitas únicas, recolectados en julio de 2015 y 2016 en la población del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

	Repeticiones	Frutos	% Frutos
Control positivo			
(Varias visitas)	25	22	88
Visita única	40	7	17.5
Control negativo			
(Ninguna visita)	26	0	0

Cuadro 4. Producción de frutos en los experimentos de visita única en *Opuntia cantabrigiensis*. Número de ensayos de visitas únicas ($n = 40$) en las floraciones de 2015 y 2016 de la población del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

Género	Número de ensayos	de Número de Frutos	de % Frutos producidos
<i>Diadasia</i>	10	3	30
<i>Lithurgus</i>	1	1	100
<i>Megachile</i>	5	1	20
<i>Augochlorella</i>	9	1	11.11
<i>Macrotera</i>	8	1	12.5
<i>Lasioglossum</i>	6	0	0
<i>Ceratina</i>	1	0	0
	40	7	

Para saber si existe una relación entre el número de visitas y la producción de semillas se realizó una correlación no paramétrica de Spearman (Figura 4), encontrando que a mayor número de visitas en una flor hay una mayor producción de número de semillas en el fruto ($\rho = 0.9012$, $P < 0.0001$, $R^2=0.7902$), con un promedio de vistas de polinizadores al día de 14.2 (± 3.07 EE), y una producción de semillas de 132.13 (± 15.81 EE).

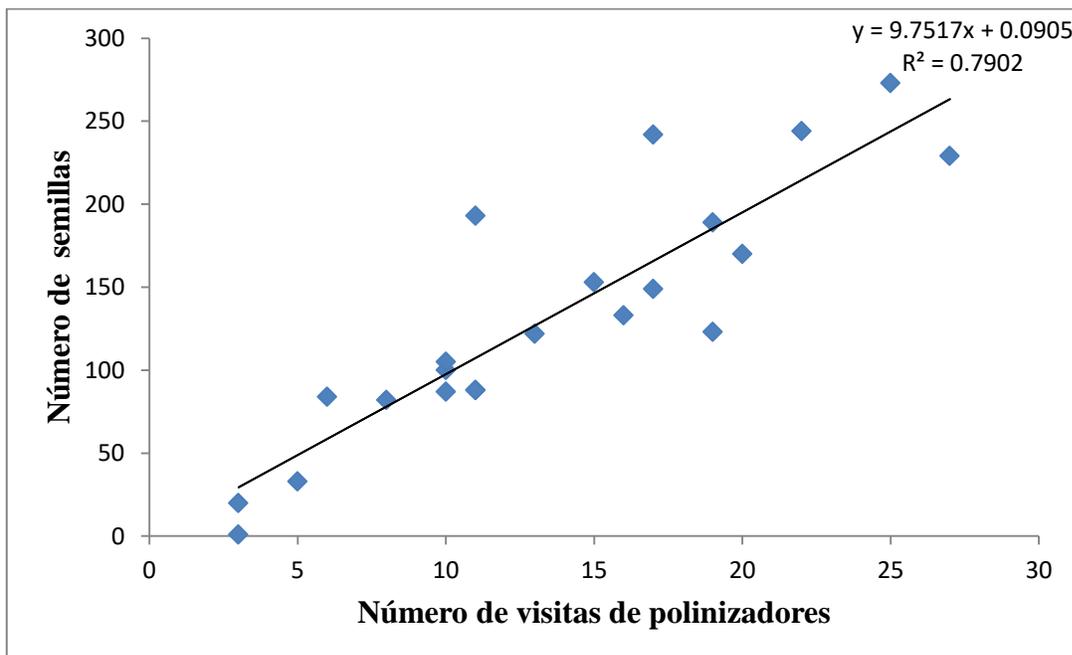


Figura 4. Correlación del número de semillas producidas por fruto de acuerdo al número de visitas de los diferentes polinizadores ($\rho = 0.9012$, $P < 0.0001$, $R^2=0.7902$). Los diferentes polinizadores fueron (*Macrotera* sp., *Augchlorella* sp., *Augchloropsis* sp., *Lasioglossum* sp., *Megachile* sp., *Lithurgus* sp., *Diadasia* sp., *Ceratina* sp., y *Apis mellifera*) en controles positivos de *Opuntia cantabrigiensis*. Frutos recolectados ($n = 22$) en 2015 en la población silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

4.4 Carga polínica en el estigma

A partir de los experimentos de visita única se pudo realizar el conteo de granos de polen que fueron depositados por cada uno de los géneros de abejas sobre el estigma de la flor de

O. cantabrigiensis, encontrando que las abejas pueden depositar 1103.93 (± 210.02 EE) granos de polen en el estigma de la flor. Además, obtuvo la cantidad de granos de polen que empezaron a germinar el tubo polínico en los lóbulos del estigma a 24 h de la polinización (Cuadro 5).

Cuadro 5. Cantidad de polen depositado y de polen germinado en el estigma de *Opuntia cantabrigiensis* por los diferentes géneros de abejas polinizadoras. Experimento de visita única ($n = 32$) realizados en abril y mayo de 2015 en la población silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

Género	Número de ensayos de visita única	Promedio de granos de polen depositados (\pm E.E.)	Promedio de granos de polen germinado (\pm E.E.)	Porcentaje de granos de polen germinado (%)
<i>Macrotera</i>	11	898.72(330.35)	110.18 (62.09)	12.26
<i>Diadasia</i>	2	3865(145)	605.5 (98.5)	15.66
<i>Ceratina</i>	3	817 (385.69)	115.33(54.31)	14.11
<i>Megachile</i>	8	931.75 (370.64)	266 (115.13)	28.54
<i>Lithurgus</i>	5	1164.4 (554.28)	144 (63.79)	9.79
<i>Apis</i>	3	661 (173.27)	148.33 (64.92)	22.44

El modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución de tipo Poisson con función *log* usado para evaluar la variación del número de granos de polen que fueron depositados en el estigma de la flor por los diferentes géneros de abejas, muestra que existe una diferencia significativa entre el género de abeja y los granos de polen que deposita en el estigma de la flor ($\chi^2 = 9889.5791$, $gl = 5$, $P < 0.0001$). Posteriormente se realizó una prueba de

contrastes donde se formaron diferentes grupos (Cuadro 6, Figura 6). El grupo A que transportó mayor cantidad de polen *Diadasia*, seguido del grupo B donde se encontraron a los géneros *Lithurgus* y *Megachile* los cuales son abejas de tamaño mediano y que transportaron una cantidad de polen alta, el grupo C lo conformaron los géneros *Ceratina* y *Macrotera* que son abejas de tamaño pequeño y finalmente el grupo D conformado por el género *Apis*, que fue el que transportó una menor cantidad de polen.

Cuadro 6. Pruebas de contrastes para la carga polínica depositada en estigma de *Opuntia cantabrigiensis*.

Género	X²	Probabilidad de X²
Grupo A vs. B, C y D	9404.2297	0
Grupo B vs. A, C y D	91.7784	9.69e-22
Grupo C vs. A, B Y D	950.117	1.25103e-208
Grupo D vs. A, B y C	906.4917	3.80717e-199

Para evaluar la variación de la proporción de granos de polen que lograron germinar su tubo polínico en el estigma respecto a la cantidad total de polen depositada por los diferentes géneros de abejas se realizó un modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución de tipo *binomial* con función *logit*, encontrando que sí presenta diferencias significativas dependiendo de la abeja que polinizó a la flor ($\chi^2 = 940.6106$, $gl = 5$, $P < 0.0001$). Posteriormente se realizó una prueba de contrastes en donde se observó la formación de grupos (Cuadro 7, Figura 6). El grupo **a** lo conformó nuevamente *Diadasia*, seguido del grupo **b** donde se encontró a *Megachile* el grupo **c** lo conformaron los géneros *Apis* y *Lithurgus*, y finalmente el grupo **d** conformado por *Ceratina* y *Macrotera*.

Cuadro 7. Pruebas de contrastes para la carga polínica que empezó a germinar tubos polínicos en estigma de *Opuntia cantabrigiensis*.

Género	X^2	Probabilidad de X^2
Grupo A vs. B, C y D	8.2670	0.0040
Grupo B vs. A, C y D	91.7784	9.69e-22
Grupo C vs. A, B Y D	950.117	1.25103e-208
Grupo D vs. A, B y C	906.4917	3.80717e-199

De igual forma el género que aportó mayor cantidad de polen que pudo germinar fue el género *Diadasia*, mientras que el género que aportó menor cantidad de polen germinado fue el género *Macrotera*.

Al comparar la cantidad de polen total transportado y la cantidad de polen que logro germinar observamos que no todo el polen que transporta un polinizador tiene la calidad (especificidad o viabilidad) necesaria, puede ocurrir que un abeja lleve una alta cantidad de polen en su cuerpo pero solo una fracción del polen que deposite pueda germinar exitosamente.

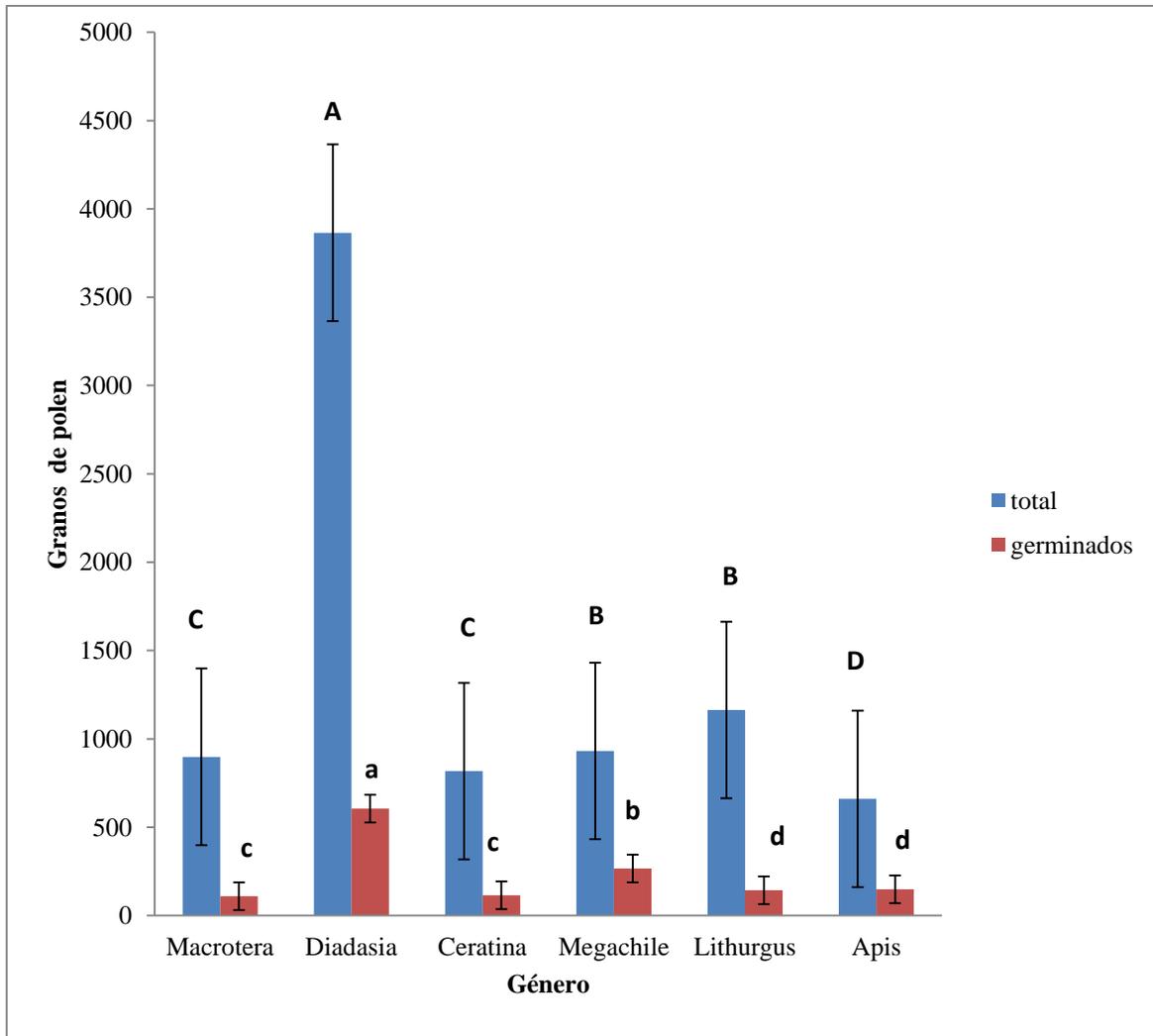


Figura 6. Carga polínica depositada en el estigma de *Opuntia cantabrigiensis* en experimentos de visita única del polinizador ($n = 32$), realizados en abril y mayo de 2015 en la población del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.; la barra de color azul muestra el promedio de la cantidad de polen total depositado por los diferentes géneros (*Macrotera*, *Diadasia*, *Ceratina*, *Megachile*, *Lithurgus* y *Apis*) y la barra roja muestra el promedio granos de polen germinados en el estigma.

4.5 Carga polínica de los polinizadores

El polen transportado por las diferentes abejas polinizadoras de *O. cantabrigiensis* se calculó a través de diferentes promedios de los granos de polen remanente siendo todo el polen que no fue consumido por las abejas y que se encontró en los cuerpos de las abejas (Cuadro 8), encontrando que una abeja puede transportar en promedio 34.38 (± 7.98 EE). Las cargas de polen se analizaron a través de un modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución de tipo *Poisson* con función *log*, observando que sí hay diferencias significativas en la cantidad de polen que transportan los cuerpos de los diferentes polinizadores de *O. cantabrigiensis* ($\chi^2 = 1332.7287$, $gl = 7$, $P < 0.0001$). Posteriormente se realizó una prueba de contrastes, y resultó que las abejas se segregan en cuatro principales grupos (Figura 7). El grupo A lo conformó el género de abeja que tiene una mayor cantidad de sedas y que transportó mayor cantidad de polen (*Diadasia*), seguido del grupo B donde se encontraron a los géneros *Lithurgus* y *Apis* los cuales son abejas de tamaño mediano y que transportaron una cantidad de polen alta, el grupo C lo conformaron los géneros *Megachile*, *Augochlorella* y *Macrotera* que son abejas de tamaño pequeño y que transportaron una cantidad intermedia de polen, y finalmente el grupo D conformado por los géneros *Ceratina* y *Lasioglossum*, que fueron las abejas que transportaron una menor cantidad de polen (Figura 7, Cuadros 8 y 9).

Cuadro 8. Carga (cantidad) de polen transportada por los diferentes géneros (*Diadasia*, *Lithurgus*, *Apis*, *Megachile*, *Augochlorella*, *Macrotera*, *Ceratina* y *Lasioglossum*) ($n = 78$) en abril y mayo de 2015 y de 2016 en una población del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Qro.

Género	No. de individuos	Promedio de granos de polen contados en cámara de Neubauer (\pm E.E.)
<i>Diadasia</i>	14	474.14 (7.43)
<i>Lithurgus</i>	7	296.42 (4.28)
<i>Apis</i>	5	250 (6.83)
<i>Megachile</i>	13	82.23 (3.82)
<i>Augochlorella</i>	14	40.64 (1.50)
<i>Macrotera</i>	12	40.25 (2.43)
<i>Ceratina</i>	4	11 (0.24)
<i>Lasioglossum</i>	9	15.22

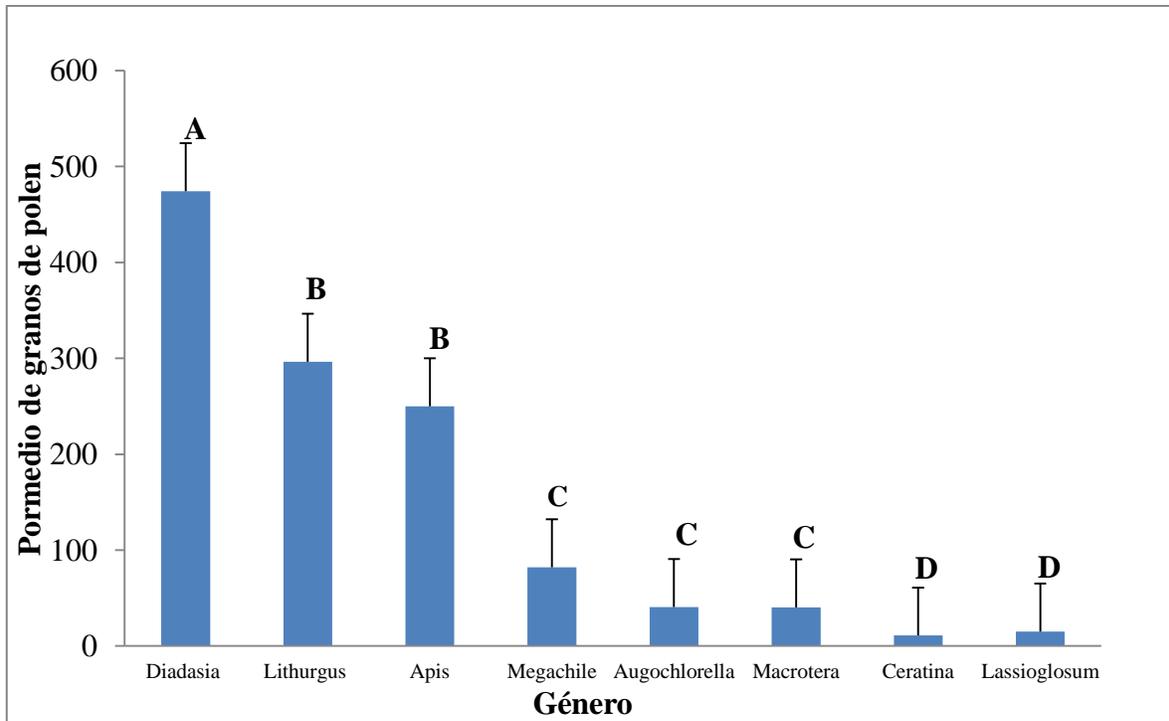


Figura 7. Cargas polínicas transportadas por los diferentes polinizadores de *Opuntia cantabrigiensis* 34.38 (± 7.98 EE), en experimento de visita única ($n = 78$) realizados en abril y mayo del 2015 y 2016 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes; se muestra el promedio y error estándar de la cantidad de polen total que los diferentes géneros de abejas transportan.

Cuadro 9. Pruebas de contrastes para la carga polínica de los polinizadores de *Opuntia cantabrigiensis*.

Género	X^2	Probabilidad de X^2
Grupo A vs. B, C y D	923.9569	6.0804e-203
Grupo B vs. A, C y D	239.3916	5.337806e-54
Grupo C vs. A, B Y D	17.7060	0.000025781
Grupo D vs. A, B y C	69.1141	9.292617e-17

V. DISCUSIÓN

5.1 Polinizadores

Se encontró que *O. cantabrigiensis* es visitada por himenópteros y coleópteros. Los coleópteros son frecuentemente atraídos por las flores del género *Opuntia*, sin embargo no tienen contacto con las estructuras reproductivas por lo que solo se consideran visitantes florales (Del Castillo, 1999). Por esta razón solamente se evaluó la eficiencia de polinización de las abejas, quienes actuaron como polinizadores. *Opuntia cantabrigiensis* es polinizada por abejas de los géneros *Macrotera*, *Augochlorella*, *Augochloropsis*, *Lasioglossum*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Diadasia*, *Ceratina* y *Apis*. Los géneros de los polinizadores de *O. cantabrigiensis* han sido reportados como visitantes florales o polinizadores de otras especies del género *Opuntia* principalmente a los polinizadores de los géneros *Diadasia*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Macrotera* (Reyes *et al.*, 2006; Mandujano *et al.*, 2014; Sánchez, *et al.*, 2016) (véase la Cuadro de anexos). Algunas de las características de estos polinizadores se pueden observar en anexos 1.

El hecho de ser polinizada por abejas corrobora lo que describe Hernández (2016) ya que menciona que la especie presenta melitofilia como síndrome de polinización, dicho síndrome se presenta en el género *Opuntia* (Mandujano *et al.*, 2010). Aunque algunos autores proponen que hay una tendencia evolutiva del género *Opuntia* hacia un cambio en el sistema de polinización ya que existen algunas especies que presentan polinización por aves como *O. stenopetala* que la visitan colibríes, otros ejemplos son *O. echios* y *O. helleri* que son especies polinizadas por pinzones (Grand and Hurd, 1979; Del Castillo, 1999). Sin embargo, estos estudios solamente registran visitantes florales, pero no hacen la evaluación de la eficiencia de las aves como polinizadoras (Grand and Hurd, 1979; Del Castillo, 1999).

Además, se ha observado que las especies de *Opuntia* visitadas por colibríes son polinizadas por abejas (Mandujano *et al.*, 2014).

Ollerton (2007) señala que hay una amplia gama en las interacciones que una planta mantiene con sus polinizadores las cuales abarcan desde las plantas que son especialistas obligadas hasta los generalistas facultativos. Con base en las definiciones que el autor plantea y los resultados sobre los polinizadores de *O. cantabrigiensis* se concluye que la interacción con sus polinizadores es de tipo especialista funcional debido a que todos sus polinizadores son únicamente abejas. Sin embargo, concluimos que es una especie generalista ecológica ya que sus polinizadores son abejas de nueve diferentes géneros pertenecientes a cuatro familias.

5.2 Frecuencias de visita

Los polinizadores, al igual que la flor de *O. cantabrigiensis*, presentan hábitos diurnos. Los diferentes polinizadores de *O. cantabrigiensis* visitaron las flores desde su apertura hasta el cierre en diferentes frecuencias, aunque la mayor cantidad de visitas se registró en el horario de 12:00 a 13:00 h. De la misma manera, en el trabajo de Hernández (2016) el intervalo de mayor frecuencia de visitas fue de 11:30 a 13:30 h, lo cual coincide con el pico de mayor receptividad del estigma, así como la dehiscencia de las anteras y la apertura del perianto. La cantidad de visitas en estos horarios probablemente tiene relación con la cantidad de néctar producido y la cantidad de polen disponible para los polinizadores como lo menciona Mandujano *et al.* (2014) con respecto a la producción de néctar en *O. tomentosa* y su relación con la cantidad de polinizadores, en donde el pico de producción de

néctar ocurre a las 12:00 h y el de la mayor frecuencia de visitas esta entre las 10:00 y 14:00 h, similar a lo encontrado en este trabajo.

Los diferentes géneros de abejas mostraron un comportamiento contrastante entre sí a lo largo del día ya que algunas tuvieron una mayor frecuencia de visita como los géneros *Macrotera* y *Diadasia* con 268 y 119 visitas respectivamente; mientras que los géneros con menos visitas fueron *Ceratina* y *Augochlorella*. Considerando lo anterior, por la cantidad de visitas, los géneros *Macrotera* y *Diadasia* pueden ser considerados como eficientes con respecto a la frecuencia de visita. De igual forma, en el trabajo de Hernández (2016) el visitante floral con una mayor frecuencia de *O. cantabrigiensis* fue una abeja de talla mediana del género *Diadasia*.

De acuerdo a nuestros resultados diferentes polinizadores tuvieron frecuencias más altas que las esperadas por el azar y *Opuntia cantabrigiensis* tiene una frecuencia de visitantes alta en comparación con otras especies de cactaceas como *Mammillaria huitzilopochtli* que presentan una baja frecuencia de polinizadores y usa una estrategia alargando su longevidad floral para poder atraer más polinizadores y asegurar la reproducción sexual (Flores *et al.*, 2013).

Algunos de los polinizadores de *O. cantabrigiensis* están presentes en otras especies de *Opuntia*, sin embargo las frecuencias de visita son diferentes. En *O. rastrera* los polinizadores que comparten son de los géneros *Diadasia* y *Lithurgus* (Mandujano, *et al.* 1996), siendo *Diadasia* la que visita con mayor frecuencia al nopal rastrero. En *O. microdasys* el polinizador principal fue *Diadasia rinconis* (Piña, 2007). En *O. tomentosa* los polinizadores que comparten y que tienen más frecuencia de visitas fueron de los

géneros *Megachile* y *Lasioglossum* (Mandujano, *et al.* 2014). En *O. streptacanta* los polinizadores más frecuentes y que comparten fueron los siguientes: *Lasioglossum* ($n = 55$), *Diadasia* ($n = 66$) y *Lithurgus* ($n = 81$) (Munguia, 2016). En *O. heliabravoana* los polinizadores que comparten son de los géneros con sus respectivas abundancias *Macrotera* ($n = 533$), *Lithurgus* ($n = 172$), *Diadasia* ($n = 171$), *Lasioglossum* ($n = 53$), *Ceratina* ($n = 12$) y *Apis* ($n = 109$)(Sánchez *et al.* 2016) (véase la cuadro de anexos 2) .

En otras cactáceas como *Astrophytum asterias* también se presentan abejas como *Diadasia* ($n = 10$) y *Macrotera* ($n = 41$) siendo el polinizador más frecuente. En *Ferocactus cylindraceus* y *F. wislizeni* uno de sus polinizadores principales es *Diadasia* ($n = 307$).

5.3 Producción de frutos y semillas

En los controles positivos, donde las flores tuvieron un mayor número de visitas, se obtuvo la mayor producción de frutos con el 88% mientras que en los experimentos de visita única se obtuvo un 17.5% de frutos, por lo que se puede decir que *O. cantabrigiensis* necesita más de una visita para asegurar la producción del fruto, ya que quizás la cantidad de polen transmitido en las visitas únicas no fue suficiente, por lo que el fruto fue abortado.

Tanto en los grupos controles y de experimentos de visita única hubo una pérdida de frutos por herbívora en los niveles de botones, flores y frutos como lo menciona Hernández (2016), por lo que una parte de la pérdida de frutos pudo haber sido por la depredación de coleópteros, hormigas o aves en diferentes estadios de la flor. Se ha encontrado que la depredación de flores reduce el fruit set como en el caso de *O. macrocentra* (Mandujano, 2013). Cardenas (2019) describe como principales florívoros de *O. cantabrigiensis* a

roedores (Rodentia) y a *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) la cual es una plaga del género *Opuntia*.

Esto no fue evaluado en este trabajo, pero puede existir un grado de subestimación en la capacidad polinizadora de las especies, sobre todo en las que el tamaño de muestra en los ensayos del experimento de visita única es muy bajo, como en los géneros *Lithurgus*, *Ceratina*, *Megachile* y *Lasioglossum* (Cuadro 4), por lo que no se puede concluir cuál es su eficiencia en la producción de frutos y semillas.

La especie de estudio presenta una floración de cinco a seis semanas empezando en el mes de abril y finalizando en el mes de mayo. La floración traslapa con la floración de otras especies como son *O. robusta*, *O. streptacantha* y *O. tomentosa* (Hernández, 2016). Por ello, se sabe que entre especies coexistentes de *Opuntia* se comparten ciertos polinizadores (Munguía, 2016). La floración coincidente hace que los polinizadores compartidos acarreen polen heteroespecífico al estigma de *O. cantabrigensis*, activando mecanismos de autoincompatibilidad, sin dejar que se lleve a cabo una polinización exitosa y por lo tanto puede disminuir el éxito reproductivo, como en el estudio de Martínez-Ramos (2016) dónde propone interferencia reproductiva por parte de *O. streptacantha* ya que aumentaba la posibilidad que *O. tomentosa* recibiera polen heteroespecífico derivando en una disminución del éxito reproductivo con una menor producción de fruit y seed set, o la posible producción de semillas híbridas abortivas.

Con respecto a la producción de semillas se encontró que hay una relación positiva entre el número visitas y el número de semillas producidas, es decir, a una mayor cantidad de visitas hay una mayor producción de semillas, por lo tanto al aumentar la frecuencia de

visitas aumenta la probabilidad de que el polen sea transportado y depositado en el estigma de la flor.

En las flores que no tuvieron ninguna visita (controles negativos), no hubo producción de frutos, confirmando que *O. cantabrigiensis* necesita un vector de polinización para su reproducción ya que presenta un sistema de apareamiento xenogámo obligado tal como lo describió Hernández (2016), por lo que esta especie no produce frutos por autocruza o autopolinización a diferencia de otras especies de *Opuntia*, como *O. tomentosa* que puede producir frutos por autopolinización (Galicía, 2013). Hay pocos registros de autoincompatibilidad en el género *Opuntia*, por ejemplo, *O. microdasys* presenta esta característica (Piña, 2007).

Con respecto a la producción de frutos en los experimentos de visita única se produjo el 17.5% de frutos del total, debido a que el tamaño de muestra fue pequeño no se pudo realizar ninguna prueba estadística para corroborar los datos por lo que se quedaron a nivel observacional, se discuten los valores absolutos (Cuadro 4). Los géneros de polinizadores que produjeron frutos fueron los siguientes *Diadasia*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Augochlorella* y *Macrotera*. Los géneros *Diadasia* y *Lithurgus*, produjeron un mayor porcentaje de frutos (30% y 100%, respectivamente), estos dos géneros de abejas presentan características morfológicas relevantes como son la gran cantidad de sedas y quetas a lo largo del cuerpo, la presencia de escopas en sus extremidades en el caso de *Diadasia* y en la parte ventral en caso de *Lithurgus* y un tamaño de mediano a grande, por lo que suelen ser un vector de transporte de polen eficiente (Michener, *et al.* 1994); sin embargo con el género *Lithurgus* solo se pudo realizar un experimento de visita única el cual produjo fruto (100%). Los siguientes géneros fueron *Megachile* y *Macrotera* con el 20% y 12.5% de producción de

frutos, ambos géneros suelen ser de tamaño pequeño a mediano con una ligera cantidad de sedas y quetas, en caso de *Macrotera* son abejas que presentan escopas con pelos simples (Ayala, 1988), ambos géneros tuvieron una frecuencia alta, principalmente el género *Macrotera*, el cual tuvo la frecuencia más alta. Del mismo modo en el trabajo de Blair y Williamson (2008) encontraron que en *Astrophytum asterias* la especie de abeja *M. lobata* era el polinizador más frecuente pero no era el polinizador más efectivo por su bajo número de frutos producidos, a diferencia que la especie *Diadasia rinconis* quien fue el polinizador más eficiente pero poco frecuente.

Tres de los géneros que produjeron frutos, *Diadasia*, *Lithurgus* y *Macrotera* son abejas oligoléticas especialistas del género *Opuntia* (Ayala 1988; Sánchez, 2016). Las abejas oligoléticas pueden llegar a mostrar adaptaciones morfológicas así como de comportamiento para recoger el polen en las flores de manera más eficiente en comparación a especies poliléticas (Schlindwen, 2004). Como adaptaciones morfológicas encontramos presencia de escopas, o de comportamiento sincronización de ciclo de vida como *Macrotera pipiyolin*, que emergen y su período activo coincide con la floración de *Opuntia excelsa* (Rodríguez y Ayala, 2010).

Al comparar la cantidad de frutos producidos por visitas únicas, los polinizadores más eficientes para transportar la carga polínica adecuada para producir frutos por visita única fueron los géneros *Diadasia*, *Megachile* y *Lithurgus*.

A pesar de que se hayan producido pocos frutos de visita única, se puede decir que especies de estos géneros (*Diadasia*, *Megachile* y *Lithurgus*) son polinizadores eficientes, porque un polinizador realizando sólo una visita es capaz de transportar el polen necesario para la

formación de un fruto de *O. cantabrigiensis*, que es una fracción que aporta a la adecuación de la población.

Para trabajos futuros sería recomendable realizar más repeticiones en el experimento de visita única para cada polinizador.

5.4 Carga polínica en el estigma

La eficiencia de polinizador, depende de las especies visitantes, su frecuencia y fidelidad, así como de la cantidad y calidad de polen que transportan (Gómez, 2002). Al realizar el conteo polínico por medio de epifluorescencia, se encontró que cada género de polinizador transportó una cantidad diferente de polen al estigma. Las abejas que depositaron una mayor cantidad de polen en el estigma fueron *Diadasia* que aportó una mayor número de granos de polen seguido por *Lithurgus* y el tercer género que transporta una mayor cantidad de polen fue *Megachile*. Los tres géneros contienen abejas medianas a grandes, lo que permite tener una mayor superficie de transporte de polen. Otra característica a contemplar es que el género *Diadasia* presenta escopas y una cantidad abundante de sedas y quetas, así como *Lithurgus* (Ayala, 1988), mientras que el género *Megachile* presenta bandas de pelo en la parte abdominal (Michener, *et al* 1994). Al tener una cantidad considerable de tegumento alrededor de sus cuerpos o en partes abdominales aumenta la posibilidad de que el polen que transporten las abejas en sus sedas y quetas tenga un contacto con el estigma y se peguen dando lugar a una polinización efectiva. Las características anatómicas entre las diferentes especies de polinizadores son muy importantes en la determinación de la variación en la cantidad de polen que porta cada polinizador (Freitas, 1997).

Al realizar la comparación entre la cantidad de granos de polen transportado al estigma y la cantidad de granos de polen que germinaron su tubo polínico en el estigma se encontró que

los géneros con un porcentaje mayor de polen germinado fueron los géneros *Megachile* con el 28.54%, seguido por *Apis* 22.44% que a pesar de ser el género que en comparación a los otros dos transportó menor cantidad de polen al estigma, el polen que transportó germinó una cantidad considerable, y *Diadasia* con el 15%.

En el trabajo de Maldonado *et al.* (2013), se realizaron experimentos de visitas únicas por cada polinizador de *O. sulphurea* y midieron cuantos granos de polen fueron depositados y cuantos tubos polínicos germinaron en el estigma, encontrando que los polinizadores más eficientes para transportar polen al estigma de *O. sulphurea* fueron *Anthidium* sp., *Svastrides zebra* y *Centris brethesi*, también la mayor cantidad de polen que germinó en el estigma fue transportado por *Anthidium* sp., *Bombus apifex* y *Centris brethesi*, dichos géneros coinciden en ser abejas de un tamaño de mediano a grande, con presencia de pilosidad en sus cuerpos, principalmente *Bombus apifex* y en el caso del género *Centris* presentan escopas (Michener, *et al.* 1994; Monzon, 2015).

Como antes mencionado *O. cantabrigiensis* es una especie autoincompatible por lo que se podría presentar dos escenarios el primero en el que el polen que se depositó sea del mismo individuo o que sea polen heteroespecífico,

Con la deposición de polen heteroespecífico hay dos opciones la primera es que el polen heteroespecífico sea incompatible y el segundo es disminuir el área receptiva del estigma por interferencia en mecanismos fisiológicos, en ambos casos reduce el éxito del polen compatible (Levin y Anderson 1970; Williams y Adam, 2010).

Recordemos que los polinizadores abejas oligoléticas (en este trabajo los géneros *Diadasia*, *Macrotera* y *Lithurgus*), pueden transportar una mayor cantidad de polen

coespecífico (Maldonado, *et al.* 2013). El género *Diadasia* son abejas oligoléticas, por lo que pueden llevar una mayor cantidad de polen coespecífico. Sin embargo el género *Macrotera*, a pesar de ser oligolética y el género con mayor frecuencia de visitas, solo tuvo un 12.25% de granos de polen germinados en el estigma; contrastando tenemos a *A. mellifera* que son abejas poliléticas, sin embargo fueron de las presentaron una cantidad significativa de polen que germinó en el estigma. En ocasiones que las abejas sean oligoléticas no siempre significa que sean un polinizador eficiente por ejemplo el género *Macrotera* son abejas pequeñas que pueden o no tener contacto con el estigma (Grand y Hurd, 1979).

Por lo tanto, la características morfológicas (tamaño y pilosidad) acompañado de la oligolética aumentan las posibilidades de transportar polen conoespecífico al estigma, permitiendo a los géneros *Megachile* y *Diadasia*, ser más eficientes en el transporte de polen al estigma y que el polen transportado germine para llevar a cabo la polinización de *O. cantabrigiensis*.

Una recomendación para trabajos futuros es aumentar el tamaño de muestra para cada género, principalmente para los polinizadores poco frecuentes. Cabe señalar que para los géneros *Augochlorella* y *Lasioglossum* no se lograron experimentos de visita única para hacer el conteo de polen en el estigma, porque son géneros con una frecuencia de visita relativamente baja.

5.5 Carga polínica en el polinizador

Se encontró que la carga polínica que transportan los polinizadores sobre sus cuerpos es diferente entre cada género. La cantidad de granos de polen en los cuerpos de las abejas no solo varía en la cantidad que transporta cada especie, también entre las diferentes áreas de

los cuerpos de las abejas y por lo regular el polen se queda en la parte del cuerpo donde fue colectado originalmente (Freitas, 1997). Los géneros que transportan una mayor cantidad de polen son: *Diadasia*, *Lithurgus* y *Apis mellifera*. Estos géneros presentan abejas de tamaño mediano a grande con una cantidad abundante de pilosidad, lo que les da una ventaja sobre las abejas pequeñas con poco pilosidad, ambas características representan una mayor superficie de adherencia de polen. Los géneros *Diadasia* y *Lithurgus* son géneros que presentan escopas donde pueden acumular una mayor cantidad de polen y ambos géneros son oligoléticos del género *Opuntia* (Ayala, 1988; Michener, *et al.* 1994). Además *Diadasia* y *Lithurgus* se han considerado grupos con una dinámica evolutiva en común con el género *Opuntia* (Sipes y Wolf, 2001).

Con respecto a la cantidad de polen transportado al estigma estos dos géneros de abejas fueron los que transportaron una alta cantidad de polen. Otro polinizador que tuvo un gran aporte fue *Apis mellifera* que transporta una cantidad alta de polen al estigma y además una gran cantidad de este polen empezó a germinar.

A medida que aumenta del número de granos de polen transportados por un insecto polinizador es más probable que transfieran una cantidad suficiente de polen viable hasta el estigma de un flor y de esta manera se lleve a cabo una polinización eficiente (Freitas, 1997).

Los géneros con menor cantidad de polen en sus cuerpos fueron los géneros *Lasioglossum* ($\bar{x}= 15.22 \pm 0.58$ EE) y el género *Ceratina* ($\bar{x}= 11 \pm 0.24$ EE). Ambos son géneros de abejas poliléticas, con un tamaño de pequeño a mediano con cuerpos con pocas sedas y quietas a lo largo de su cuerpo y cuerpos lisos, por lo que transportan una cantidad menor en

comparación con los otros polinizadores o no transportan polen, a pesar que *Ceratina* tiene presencia de escopas donde transportar polen, por lo regular es para consumo del animal (Michener, *et al.* 1994); ambos géneros presentaron una frecuencia de visita baja, de hecho *Ceratina* fue el polinizador menos frecuente..

Por lo tanto, los géneros más eficientes para transportar una alta cantidad de polen son los géneros *Diadasia*, *Lithurgus* y *Apis mellifera*. Dentro del género *Opuntia* uno de los factores críticos en la polinización es el contacto estigmático efectivo (Del Castillo, 1999), y la deposición de polen de calidad. Al observar todas las medidas generales que se midieron para evaluar la eficiencia de los polinizadores de *O. cantabrigiensis*, se encontró que las características morfológicas como el tamaño así como cantidad de sedas y quetas que tiene una abeja son muy importantes para su eficiencia como polinizadores (Grant, *et al.* 1979, Del Castillo 1999), la frecuencia de visita de cada polinizador y por último la preferencia alimenticia siendo poliléticas u oligoléticas (Guimar, 2005). En este estudio se encontró que los polinizadores más eficientes son *Diadasia* y *Lithurgus* ambos oligoléticos del género *Opuntia* y otras cactaceas.

VI. CONCLUSIONES

- Los polinizadores de *O. cantabrigiensis* son abejas de nueve géneros diferentes. Por tanto, se sostiene a la melitofilia como síndrome de polinización, al igual que en otras especies de *Opuntia*.
- *Diadasia* y *Lithurgus* se pueden considerar como géneros de los polinizadores efectivos para *O. cantabrigiensis*.

- En función de la carga polínica depositada por los polinizadores en el estigma de *O. cantabrigiensis*, se observó que *Diadasia* fue el género que aporta una mayor cantidad de polen en el estigma seguido por *Lithurgus* y *Megachile*.
- *Diadasia* es el género de abejas solitarias que transporta una mayor cantidad de polen al estigma de *O. cantabrigiensis* seguido por *Lithurgus* y *A. mellifera*.
- La germinación de tubo polínico más alta fue la carga polínica depositada por el género *Diadasia* y en proporción con el total de la carga depositada fue *Megachile*.
- Los géneros *Macrotera* y *Diadasia* presentan una mayor frecuencia al recolectar sus recompensas en el horario de 11:00 -14:00 h, mostrando un hábito diurno, al igual que la flor de *O. cantabrigiensis*.
- Se aceptó la hipótesis de encontrar que los polinizadores de *O. cantabrigiensis* son abejas.
- De acuerdo con nuestros resultados se acepta la hipótesis que los polinizadores más eficientes para *O. cantabrigiensis* son abejas oligolécticas del género *Opuntia*.
- De acuerdo con nuestros resultados se aceptó la hipótesis que a mayor tamaño de cuerpo de la abeja mayor cantidad de polen transportan al estigma.

Anexos

Anexos 1. Características generales de los polinizadores

Familia	Género	Tamaño	Características generales	Estructuras especializadas	Preferencias alimenticias	Hábito social
Apidae	<i>Diadasia</i>	Grande	Metasoma con bandas de sedas y quetas pálidas o cubierto con pubescencia	Escopas	Abejas oligolécticas de familias Cactaceae, Malvaceae, Anagraceae y Ateraceae (Compositae)	Solitarias
	<i>Ceratina</i>	Pequeño a mediano	Cuerpo delgado mayormente liso con color metálico azulado con dorado	Escopa en tibia posterior y reducida o ausente en fémur y trocánter posterior de la hembra	Polilécticas	Solitarias
	<i>Apis</i>	Mediano	Originarias de Europa, coloración bandas negras y ámbar en el metasoma, y presenta ojos pilosos	Corbículas	Polilécticas	Sociales
Megachilidae	<i>Megachile</i>	Pequeño a grande	Dientes para cortar hojas y presenta bandas de pubescencia pálida en terguitos		Polilécticas	Solitarias
	<i>Lithurgus</i>	Mediano a grande	Pubescencia puede ser muy o poco abundante	Escopas ventrales en las hembras	Oligolécticas	Solitarias
Halictidae	<i>Augochlorella</i>	Pequeño	Colores verde azulado metálico o cobrizo			Eusociales
	<i>Augochloropsis</i>	Pequeño a mediano	Cuerpo alargado con colores verde amarillento o azulado brillante, muy parecido a <i>Augochlorella</i>			
	<i>Lasioglossum</i>	Pequeño a mediano	Cuerpo alargado color oscuro o verde mate en parte dorsal y lateral presenta parches de tegumento	Escopas en fémur	Polilécticas	Social
Andrenidae	<i>Macrotera</i>	Diminuto a pequeño	Cuerpo con tórax color negro y metasoma rojizo o color pardo	Escopas con pelos largos y simples sobre tibia posterior	oligoléctica	Solitaria

Anexo 2. Trabajos en el género *Opuntia*.

Especie de <i>Opuntia</i>	Polinizadores	Frecuencia /abundancia	Autores
<i>O. lindhermeri</i>	<i>Diadasia rinconis</i> COCKERELL <i>Melissodes tristis</i> COCKERELL <i>Ceratina dupla</i> SAY <i>Xylocopa virginica texana</i> CRESSO <i>Apis mellifera</i> LINN <i>Lithurge gibbosus</i> (SMITH) <i>Megachile amica</i> CRESSON <i>Agapostemon texanus</i> CAESSON <i>Dialictus pilosus</i> (SMITH) <i>Perdita texana</i> (CRESSON)		Grant V., Grant V., y Hurd P. 1979.
<i>O. polyacantha</i> HAW. y <i>Opuntia phaeacantha</i> ENGELM.	<i>Agapostemon coloradinus</i> (VACHAL) <i>Agapostemon texanus</i> CRESSON <i>Ashmeadiella opuntiae</i> (COCKERELL) <i>Bombus pensylvanicus</i> (DEGEER) <i>Diadasia australis</i> <i>Diadasia diminuta</i> (CRESSON) <i>Diadasia rinconis</i> (COCKERELL) <i>Halictus confusus</i> SMITH <i>Lithurge apicalis</i> (CRESSON) <i>Megachile casadae</i> COCKERELL <i>Megachile concinna</i> SMITH <i>Megachile dentitarsus</i> SLADEN <i>Megachile montivaga</i> CRESSON		Osborn M., Kevan, P. y M. Lane. 1988

	<i>Melissodes</i> sp. LATRIELLE <i>Augochlorella striata</i> (PROVANCHER)		
	<i>Diadasia</i> sp. <i>Melissodes</i> sp. <i>Caliopsis</i> sp. <i>Perdita</i> sp. <i>Ashmeadiella</i> sp.	552 25 92	Plasencia López Lucia María Teresa, 2003
<i>O. microdasys</i> (LEHM)	<i>Diadasia rinconis</i>		Piña Ruiz Humberto, 2007
<i>O. sulphurea</i>	<i>Trichoturgus laticeps</i> <i>Augochloropsis</i> sp. <i>Centris brethesi</i> <i>Arhysosage bifasciata</i> <i>Anthidium</i> sp. <i>Bombus opifex</i> <i>Xilocopa atamisquensis</i> <i>Svatrides zebra</i> <i>Dialictus</i> sp.	2 10 3 2 1 4 1 1 3	Maldonado María B., Lomáscolo Silvia B. y Vázquez Diego P., 2013
<i>O. tomentosa</i> SALM- DYCK	<i>Megachile</i> sp. <i>Lasioglossum</i> sp. <i>Bombus</i> sp	570 aproximadamente en las especies medianas 6 aprox.	Mandujano María C., Plasencia L. Lucía, Aguilar M. Gisela, Jiménez G. Graciela, Galicia P. Aldanelly, Rojas A. Mariana y Martínez P. Concepción, 2014
<i>O. macrocentra</i>	<i>Diadasia aff rinconis</i> <i>Melissodes</i> sp Indefinido de Antophoride		Mandujano María C., Golubov J. y Huenneke L. 2013.

<i>O. heliabravoana</i>	<i>Agapostemon leonculus</i>	42	Sánchez E. Karina, Ignacio Castellanos, Mendoza C. Luis, 2016
	<i>Agapostemon</i> sp.	1	
	<i>Apis mellifera</i>	109	
	<i>Bombus</i> sp.	34	
	<i>Ceratina</i> sp.	12	
	<i>Diadasia diminuta</i>	4	
	<i>Diadasia</i> sp.	167	
	<i>Lasioglossum</i> sp.	1	
	<i>Lasioglossum</i> sp.	1	
	<i>Lasioglossum</i> sp.	3	
	<i>Lasioglossum</i> sp.	46	
	<i>Lasioglossum</i> sp.	1	
	<i>Lasioglossum</i> sp.	1	
	<i>Lithurgus littoralis</i>	172	
	<i>Macrotera sinaloana</i>	448	
<i>Macrotera bicolor</i>	85		
<i>O. streptacanta</i>	<i>Macrotera</i> sp.	35	Munguia Soto Esteban Omar, 2016
	<i>Bombus pensylvanicus</i>	18	
	<i>Diadasia rinconis</i>	66	
	<i>Melissodes</i> sp	28	
	<i>Augochlora</i> sp.	22	
	<i>Augochlorella</i> sp.	6	
	<i>Ceratina</i> sp.	9	
	<i>Ceratina</i> sp.	9	
	<i>Lasioglossum (Dialictus)</i>	55	
	<i>Ashmeadiella opuntiae</i>	16	
<i>Lithurgus planifrons</i>	30		

	<i>Lithurgus littoralis</i>	51	
--	-----------------------------	----	--

BIBLIOGRAFÍA

- Albores O. y V. Sosa . 2006. Polinización de dos especies simpátricas de *Stelis* (Pleurothallidinae, Orchidaceae). *Acta Botánica Mexicana* 74: 155-168.
- Ambruster, W. 1997. Exaptations link the evolution of plant herbivore and plant pollinator interactions a phylogenetic inquiry. *Ecology*. 78:1661-1674.
- Ambruster, W. 2002. Can indirect selection and genetic context contribute to trait diversification? A transition probability study of blossom colour evolution in two genera. *Journal of Evolutionary Biology*. 15: 468-486.
- Anderson, E. 2001. The cactus family. Timber Press. Portland, EUA.
- Arias, S. y J. Flore. 2013. La familia Cactaceae Tema XIV Vegetación y flora de México. Cap IV. En: Márquez J., Collazo M., Martínez M., Orozco A. y Vázquez S. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias, UNAM. México
- Ayala, R., Griswold, T. y D. Yanega. 1996. Apoidea (Hymenoptera) En: *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Editores Llorente, J. García, A. y González, E.:423-443.
- Ayala, R. y T. Griswold. 2005. Nueva especie de abeja del género *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) de México. *Folia Entomol. Mex.*, 44 (Supl. 1): 139-145.
- Blair, A. y P. Williamson. 2008. Effectiveness and Importance of Pollinators to the Star Cactus (*Astrophytum asterias*). *TheSouthwesternNaturalist*. 53(4);423-430.
- Bohart, G. 1957. Pollination of alfalfa and red clover. *Annual Review of Entomology* 2: 355-380.
- Bravo, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol 1. UNAM, México 293-294.
- Coro, A. 2009. La crisis de los polinizadores. *CONABIO. Biodiversitas* 85:1-5.
- Crawley, M. 1993. *GLM for ecologist*. Blackwell Scientific Publications, Oxord.UK.
- Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology: A practical approach*. Oxford University Prees, UK.
- Cardenas, D. 2019. Florivoría en *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae), en Cadereyta de Montes, Querétaro. (Tesis de maestría) Universidad Nacional Autónoma de México.
- Del Castillo, R. 1999. Exploración preliminar sobre sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. Memoria VIII Congreso Nacional y VI Internacional sobre conocimiento y aprovechamiento del nopal.
- Everitt, B. 1997. *The analysis of contingency tables Monographs of Statistics and applied probability* Chapman and Hall.
- Faegri, K. y L. van der Pijil. 1971. *The principles of pollination ecology*. Pregamon Prees, UK.
- Fenster, C., Ambruster, S., Wilson, P., Dudash, M. y J. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.
- Flores, A., Manzanero, G., Golubov J., y M. Mandujano. 2013. *Biología Floral de Mammillaria huitzilopochtli* una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91(3): 349-356.
- Franklin, T. y F. Franklin. 2003. The different mechanisms of gametophytic self-incompatibility. *Philos Trans R Soc Lond B* 358:1025–1032.

- Freitas, B. 1997. Number and distribution of cashew (*Anacardium occidentale*) pollen grains on the bodies of its pollinators, *Apis mellifera* and *Centris tarsata*. *Journal of Apicultural Research*. 36:15-22.
- Galicia, A. 2013. Estudios sobre los sistemas de autoincompatibilidad presentes en *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae). Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. México
- Gibson, A. y P.Nobel. 1886. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. 286.
- Gómez, J. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 74:105- 116.
- Grant, V., Grant, K. y P. Hurd Jr. 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution*. 132; 313-320.
- Gross, C. y D. Mackay. 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melostoma affine* (Melostomataceae). *Biological Conservation* 86, 169–178.
- Guimar, N. 2005. Abejas silvestres y polinización. *Manejo integrado de plagas y Agroecología* 75:7-20.
- Hernández, R. 2016. Biología reproductiva de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae) en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México (Tesis de licenciatura) Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hostetler, N. y M. McIntyre. 2001. Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. *Basic Appl. Ecol.* 2:209-2018
- INEGI.2000. Cuaderno Estadístico Municipal Cadereyta de Montes, Querétaro de Arteaga.
- Irwin, R., Brody, A. y N. Waser. 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations and communities *Oecologia* 129:161-168.
- Ivey, C., Martínez, P. y R. Wyatt. 2003. Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed. *Asclepia incarnata* (Apocynaceae) *American Journal of Botany* 90:214-225
- Johnson, S. y K. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *TREE*. 15(4):140-14.
- Kato, M. 1995. The aspidistra and the amphipod. *Nature* 377:293.
- Kress, W. y J. Beach.1994. Flowering plant reproductive systems. *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, USA. 161-182.
- Lamborn, E. y J. Ollerton. 2000. Experimental assessment of the functional morphology of inflorescences of *Daucus carota* (Apiaceae): Testing the 'fly catcher effect'. *Functional Ecology* 14(4):445-454.
- Lindsey, A. 1984. Reproductive biology of Apiaceae: I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. *American Journal of Botany* 71:375–387.
- Márquez, J., Wong, R., Pérez, M., López, L. y G. Munguía. 1998. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. *Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. México*.
- Levin D. y W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *The American Naturalist*. 104: 455-467
- Lovett, J. 1989. Plant Reproductive strategies and resource allocation. *TREE*. 4: 230- 234.
- Magallon, S. 2013. ¿Cómo eran las angiospermas ancestrales? Tema XII Origen de las angiospermas, Cap. III. En: Márquez J., Collazo M., Martínez M., Orozco A. y Vázquez S. (Eds). *Biología de angiospermas. Facultad de ciencias, UNAM. México*.

- Maldonado, M., Silvia B. y D. Vázquez. 2013. The Importance of Pollinator Generalization and Abundance for the Reproductive Success of a Generalist Plant. *PLoS ONE* 8(10)
- Mandujano M., Carrillo, I., Martínez, C. y J. Golubov. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. En: Ramawat KG, ed. *Desert Plants: Biology and Biotechnology*. Berlin: Springer-Verlag, 197-203.
- Mandujano M., Golubov J. y L. Huenneke. 2013. Reproductive Ecology of *Opuntia macrocentra* (Cactaceae) in the northern Chihuahuan Desert. *American Midland Naturalist*. 169:274–285.
- Mandujano, M., Plasencia, L., Aguilar, G., Jiménez, G., Galicia, A., Rojas, M y C. Martínez. 2014. Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 59:100-120.
- Martínez, M. 2013. Las angiospermas innovadoras del reino Plantae. Tema I El mundo de las angiospermas. Cap. II. En: Márquez J., Collazo M., Martínez M., Orozco A. y Vázquez S. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias, UNAM. México.
- Martínez C. y M. Mandujano. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheiweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57(4)114-127.
- Martínez, C. Márquez, J y M. Mandujano. 2014. How common is self- incompatibility across species the herkogamous Genus *Ariocarpus*? *American Journal of Botany* 101(3): 530-538.
- Martínez, M. 2016. Flujo de polen de *Opuntia tomentosa* Salm-Dick en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Taller de Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mayfield, M., Waser, N. y M. Price. 2001. Exploring the “most effective pollinator principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88: 591-596.
- Mc Cauley, R., Jiménez, K., y J. Márquez. 2013. Doble fecundación. Tema IV Procesos reproductivos. Cap. V. En: Márquez J., Collazo M., Martínez M., Orozco A. y Vázquez S. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias, UNAM. México.
- McIntosh, M. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1–13.
- McIntosh, M. 2005. Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology*. 19: 727-734.
- Michener, C., Mc Ginlen, R. y B. Danforth. 1994. *The Bee Genera of North and Central America* (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press. Washington and London. 209.
- Minckley, R., Cane, J. y L. Kevin. 2000. Origins and Ecological Consequences of Pollen Specialization among Desert Bees. *Proceedings: Biological Sciences*. 267: 265-271.
- Monzon, V. 2015. Guía de abejas nativas de la Región del Maule-Chile. Universidad Católica de Maule. 37 páginas.
- Motten, A., Campabell, D., Alexander, D. y H. Miller. 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology* 62: 1278–1287.

- Murcia C. 2002. Ecología de la polinización. En: Guariguata M. y Kattan G. Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Costa Rica: LUR Ed. 493-530.
- Munguia, E. 2016. Facilitación en la polinización por abejas generalistas y especialistas de cactáceas del semi-desierto queretano. (Tesis de maestría) Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa México.
- Núñez A. y R. Rojas. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia* 30(1):101-125. 2008.
- Ollerton, J. 1999. The evolution of pollinator-plant relationships within the Arthropods. *Evolution and Phylogeny of Arthropoda*. *Bol S.E.A.* 26: 753-758.
- Ollerton, J. y A. Díaz. 1999. Evidence for stabilizing selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Aracaceae): the influence of phylogeny on adaptation. *Oecologia*. 119: 340-348.
- Ollerton, J., Killick, A., Lamborn, E. Watts, S. y M. Whiston. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *International Association for Plant Taxonomy (IAPT)*. 56 (3): 717-728.
- Ollerton, J., Winfree, R. y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 12: 321-326.
- Olsen, K. 1997. Pollination effectiveness and pollinator importance in a population of *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceae). *Oecologia* 109: 114-121.
- Ortega, P., Saravia, M., Sühring, S., Godínez, H. y M. Zamar. 2010. Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (Cactaceae): the role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant Biology* 13: 33-40.
- Osborn M., Kevan, P. y M. Lane. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*. 159: 85-94.
- Parra, G. 2005. Abejas silvestres y polinización. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica)* 75: 7-20.
- Piña, H. 2007. Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense. (Tesis de doctorado) Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz México.
- Plasencia, L. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas Coahuila (Tesis de licenciatura) Universidad Nacional Autónoma de México.
- Proctor, M., Yeo, P. y A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Portland, OR Timber.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guayana Venezolana. *Biotropica* 21: 319-330.
- Ramírez N., Nassai, J. Salas, G., Briceño, H., Valera, L. y V. Garay. 2015. Reconsideración de la biología floral y polinización de *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alverson (Malvaceae: Bombacoideae) *Acta Botánica. Venezolana*. 38 (1): 19-37.
- Raven P. 2005. *Biology of Plants*. W. H. Freeman. 686 páginas.
- Reyes, J. y A. Valiente. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *J. Environ.* 64: 549-585.
- Richards, A. 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen and Unwin, UK.

- Rodríguez, B. y R. Ayala. 2010. Historia natural de *Macrotera pipiyolin* (Hymenoptera: Andrenidae) en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Revista mexicana de biodiversidad*. 81:87-96.
- Sánchez, K., Castellanos, I. y L. Mendoza. 2016. Abejas visitantes de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biologicas* 18(1):27-34.
- Schemske, D. y C. Horvitz. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225:519–521.
- Schlindwein, C. 2004. Are oligolectic bees always the most effective pollinators? En: Freitas, B. y Pereira, J. (eds.). *Solitary bees. Conservation, rearing and management for pollination*. Imprenta Universitaria Fortaleza 231-240.
- Sipes, S. y P. Wolf. 2001. Phylogenetic relationships within *Diadasia*, a group of specialist bees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19(1):144-156.
- Starmer, W., Schmedick, R. y M. Lachance. 2003. The origin of the cactus. *FEMS Yeast Research* 3(4):441-448.
- Stebbins, L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:307-326.
- Trejo, R., Scheinvar, E. y L. Eguiarte. 2015. ¿Quién poliniza realmente a los agaves? Diversidad de los visitantes florales en tres especies de *Agave* (Agavoideae: Aparagaceae) *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 358–369.
- Vázquez, E., Sánchez, E. y B. Maruri. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 61: 12-28.
- Waser, N., Chittka, L. Price, M., Williams, N. y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043- 1060.
- Williams, G. y P. Adam. 2010. *The Flowering of Australia's Rainforests: A plant and Pollination Miscellany*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia. 69-73.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. *Pollination Biology*. Academic Prees, USA. 51-95.
- Young, H. 1988. Differential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Ecology* 69:832–844.