



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto del dioicismo en la fenología y la biología
reproductiva de *Opuntia robusta* J. C. Wendl. (Cactaceae),
en 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 :

Mariana Paola Bravo Correa



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

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



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

Bravo

Correa

Mariana

Paola

314004013

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

1. Datos del tutor

Dra.

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

2. Datos del sinodal 1

Dr.

Ángel Salvador

Arias

Montes

3. Datos del sinodal 2

Dra.

Sonia

Vázquez

Santana

4. Datos del sinodal 3

M. en C.

Jessica Magdalena

Reyes

Tovar

5. Datos del sinodal 4

M. en C.

Iván Israel

Castellanos

Vargas

6. Datos del trabajo escrito

Efecto del dioicismo en la fenología y la biología reproductiva de *Opuntia robusta*
J.C. Wendl. (Cactaceae), en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Tesis profesional

90 p

2021

“Mucha gente pequeña, en lugares pequeños, haciendo cosas
pequeñas, puede cambiar el mundo”

- **Eduardo Galeano**

Agradecimientos oficiales

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por ser la directora de este trabajo.

Este proyecto de investigación se realizó con el financiamiento del proyecto CONACyT 221362 “Estrategias reproductivas en cactáceas, facilitación o interferencia”, al apoyo para ayudantes de investigador nacional nivel III o emérito del CONACyT, 2020 y el presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM, brindados por la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Al taller de “Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos” de la Facultad de Ciencias, UNAM, y a todos los profesores que lo conforman, al Dr. Zenón Cano Santana, a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, al M. en C. Juan Carlos Flores, a la M. en C. Rosa Mancilla Ramírez, al Dr. Jordan Golubov, al Dr. Johnattan Hernández Cumplido, a la Dra. Nadia Santini, a la M. en C. Luisa Granados, al M. en C. Iván Castellanos Vargas, a la M. en C. Irene Pisanty, a la M. en C. María Isabel Briseño Sánchez, M. en C. José Antonio Aranda Pineda, al M. en B. Esteban Omar Munguía Soto, a la M. en C. Luisa Granados Hernández, a la Dra. Nadia Santini y a la Dra. Julia Carabias Lillo.

Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad, del Instituto de Ecología de la UNAM, por proporcionar instalaciones y medios para la elaboración de este trabajo.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga por su apoyo en la logística de campo, en el préstamo de material y a la Lic. Anabel Domínguez Reyes por su ayuda en el laboratorio y en mis experimentos.

Por su apoyo en este trabajo de investigación al M. en B. Esteban Omar Munguía Soto, al M. en C. José Antonio Aranda Pineda, al M. en C. Sandino Guerrero, a la M. en C. Linda Mariana Martínez Ramos, a la M. en C. Diana Cárdenas Ramos, a la M. en C. María Isabel Briseño Sánchez, a la M. en C. Jessica Magdalena Reyes Tovar, a la Biol. Berenice Morales Medina, al Biol. Gerardo Manzanarez Villasana y a la M. en C. Sandra López Grether por su apoyo en el trabajo y la logística de las prácticas de campo.

Al personal del Jardín Botánico de Cadereyta, en especial a la Biol. Beatriz Maruri Aguilar y al Ing. Emiliano Sánchez, por su apoyo y las facilidades brindadas para la elaboración de los experimentos y muestreos.

A mis sinodales por la revisión y aportaciones a este trabajo; Dr. Ángel Salvador Arias Montes, Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, M. en C. Jessica Magdalena Reyes Tovar y al M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas

Agradecimientos personales

A la luz, la adoración y pilar de mi vida, mi mami. Gracias por estar presente en todo momento a lo largo de mi vida, este logro es para ti y para la hermana más genial, inteligente y bella de la vida, Fer. Las dos mujeres más asombrosas de mi existencia. Las amo con todo mi ser y me hacen ser la persona más afortunada del mundo.

A mi amor y compañero de vida durante estos ocho años, Emilio. Mi vida, no me imagino esto sin ti, gracias por todo tu apoyo emocional y académico, por ir a campo conmigo, por tus vibras, tu cariño y amor durante este proceso. Te amo mucho. Vamos a lograr más. Un cachito de esto es tuyo.

A mis tías Yiyo (Lidia), Graciela (Chela), Pera y Ana, no lo hubiera logrado sin su ayuda, son la luz de mi vida ustedes y sus risas, su humor y su energía tan deslumbrante, gracias por todo su cariño, por todo su amor y apoyo. A mis tíos Poli (Gustavo), Alfredo y Roberto, los quiero mucho, gracias por todo su apoyo y por compartir alegría a mi vida.

A mi abuelito Raúl y mis abuelitas Lucía, Luisa y Matilde, me hubiera encantado que estuvieran compartiendo esto conmigo, los extraño, los amo y todos los días hacen falta.

A Pablo, papá, un beso hasta donde quiera que estés.

A mis primos y primas que le dan felicidad, risas y diversión a mi vida, las y los amo mucho: Christopher, Mate (Julián), Moncha (Monse, sobre todo a ti por alegrar mis días), a Karen, David (Avispón), Sofi, Andy, Aurora y Luis Ángel (ojalá que ustedes dos algún día lean esto y sepan que me impulsaron para lograrlo, un cachito de mi corazón es de ustedes), a Gus, Raúl y Adrián. Los amo mucho, chicos/as, gracias porque hemos crecido juntos, los momentos que hemos compartido son invaluable.

A Manteconcha, Snoopy y Frigga, por ser los perritos más hermosos e increíbles del mundo. Gracias por desvelarse conmigo.

A mis tíos Bene, Ady y a mi primo Beny, gracias por su cariño y apoyo en los últimos momentos para la elaboración de mi tesis, son muy importantes para mí, los quiero muchísimo.

A las morras más increíbles de la Facultad de Ciencias, no sé qué habría sido de mis últimos semestres de carrera sin ustedes: a Vane (Zarzosa, en especial a ti), Vero, Sarah, Anita, Aurora, Itzelita (Piña), Tania, Vane (Mandujano), Camila (Rincón), Ángela, Jimenita, Samantha, Liz, María (More), Miriam (Aquino), Ariadna, Cinthya, Karen y Natt (Abasolo). Gracias por darme valor, por empoderarme, por llenarme de aprendizajes, experiencias y brindarme amistades tan bellas y maravillosas. Las quiero, las amo y las adoro con toda mi existencia, son un sol brillante, sé que van a ser (y son) biólogas asombrosas. Gracias por todo. Saber que cuento con ustedes me hace invencible. Y especialmente mi Dani por ser mi mejor amiga, por estar toda la carrera presente, por ser una persona asombrosa, inteligente, por nuestros desayunos llenos de chisme y promociones de chilaquiles. Te amo infinitamente, prometo estar en primera fila en todos tus logros, no lo habría logrado sin ti.

A mis mejores amigos: A Jaime por ser el mejor amigo molecular de la vida y mi biblioteca de referencias de los Simpson y Bob Esponja, y por hacerme reír siempre, a Carlitos y Luna, me alegraban todos los días, los amo mucho a los tres.

A Alexis, por apoyarme, por nuestros chismes que daban vida y por compartir datos de reptiles y curiosidades sobre hongos, te quiero demasiado.

A las mejores amigas que el CCH Sur me dio: a Marlene, Yadira, Ana, Aura, Cielo y Angie. Las amo muchísimo, que la vida nos permita estar juntas por muchos años más. Gracias... Marlene (la mejor matemática de la F. de Ciencias): gracias por todo tu cariño, por tu apoyo, por tus consejos, pláticas y los días llenos de café, no tienes idea de lo que representas para mí, ni lo que significaste para la elaboración de mi tesis y para culminar la carrera. Te amo mucho.

A Meli, gracias por permitirme y concederme el gran y bonito honor trabajar contigo, gracias por encaminarme e instruirme estos años, por acercarme a las plantas más bonitas del mundo (los cactus). Ojalá me permitas seguir trabajando contigo por muchos muchos años más. Te quiero mucho. En verdad gracias.

A Jordan por integrarme en el equipo y hacernos sentir en confianza, también por ayudarme en campo y por cotorrearnos siempre.

Gracias a “Los Tomentosos del Semidesierto”, gracias a Linda, Dianis, Isa, Bere, Jess, Cristina y Sandra por ayudarme a hacer mis muestreos y por ser mis guías en las primeras prácticas de campo, son las mejores, las tqm. Gracias a Omar, Manu (Manuel), Mariana Cano, Yuz (Yucel), Katy (gracias por tu amistad y por siempre llenarme de buena vibra) y Jazz (te quiero mucho, gracias por tu amistad) por su apoyo y ayuda en los experimentos de este trabajo y por quedarnos ciegos contando óvulos. Gracias a Pepillo (José Antonio), Esteban, Chema (José María), Sandino y Jerry (a ti por ser un gran amigo, y el mejor y más genial exlíder y compañero pa’ dirigir el seminario), gracias por hacer de las prácticas de campo experiencias tan bonitas, únicas y especiales, llenas de memes y stickers, los quiero mucho. Les quiero dar las gracias a todos y todas ustedes porque fueron parte esencial en este trabajo, los aprecio mucho, gracias por su apoyo, enseñanzas y compañía. No lo hubiera logrado sin ustedes.

Gracias a las mejores compañeras de cubículo: Rachel y Marianita, me alegraban los días en el laboratorio, las quiero mucho.

Al profe Héctor Gilberto por sus palabras de apoyo compartidos en los pasillos de la facultad y por siempre regalarme una sonrisa y datos sobre bacterias y genomas. Lo aprecio mucho.

A Adita (Adaluz) por todas las pláticas y apoyo que hemos compartido. Te adoro.

A las personas que vayan a leer este trabajo, espero que les sea de gran utilidad y que lo disfruten.

Gracias por consultarlo.

Índice

Resumen	8
I. Introducción	9
1.1 Reproducción y sexualidad en las angiospermas	9
1.2 Fenología y biología floral de las cactáceas	16
1.3 Polinización y factores que la determinan en las cactáceas	22
II. Objetivos	25
III. Hipótesis	26
IV. Materiales y métodos	27
4.1 Área de estudio	27
4.2 Descripción de la especie	28
4.3 Fenología reproductiva	30
4.4 Morfometría floral	34
4.5 Producción de néctar	35
4.6 Sistema de apareamiento	36
4.7 Visitantes florales	37
V. Resultados	39
5.1 Fenología reproductiva	39
5.2 Morfometría floral y comparación de los parámetros morfométricos entre sexos	44
5.3 Producción de néctar	51
5.4 Sistema de apareamiento	52
5.5 Visitantes florales	55
VI. Discusión	60
6.1 Efecto del dioicismo sobre la fenología reproductiva	60
6.2 Respuesta de la morfometría floral ante el dioicismo	64
6.3 Efecto del dioicismo sobre la producción de néctar	67
6.4 El sistema de apareamiento ¿refleja el dioicismo?	68
6.5 El efecto del dioicismo en los visitantes florales	72
VII. Conclusiones	76
Literatura citada	77
Anexos	88

Bravo-Correa, M. P. 2021. Efecto del dioicismo en la fenología y la biología reproductiva de *Opuntia robusta* J. C. Wendl. (Cactaceae), en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 90 pp.

RESUMEN

La fenología y la biología reproductiva tratan de identificar los patrones de crecimiento, así como describir y analizar el funcionamiento y la producción de las estructuras reproductivas, recompensas florales y de los mecanismos de polinización. En el presente trabajo se estudió el efecto del dioicismo en la fenología reproductiva de *Opuntia robusta* (Cactaceae). A partir de censos mensuales de enero a diciembre del 2019 se identificaron las diferentes fenofases de las estructuras reproductivas y se comparó si su producción tiene sincronía entre los diferentes sexos. La biología reproductiva se analizó a partir de la identificación de visitantes florales, la cuantificación de las recompensas florales (néctar), la viabilidad del polen, la descripción del sistema de apareamiento y por determinación del grado de dimorfismo sexual en flores de los diferentes sexos, en una población del municipio de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Los parámetros morfométricos que diferencian a las flores de cada sexo se determinaron a partir de un análisis numérico de componentes principales que corroboró la presencia de dos grupos, uno por sexo. Las flores femeninas son más grandes y cuentan con estigmas desarrollados, anteras estériles y son las únicas con óvulos, por su parte, las flores masculinas son más pequeñas, presentan estigmas reducidos, estilos más largos y anteras con polen con alta viabilidad (91.8%). La floración para ambos sexos es primaveral, y las plantas masculinas son las que la inician. Ambos sexos presentaron un alto valor de sincronía reproductiva (índice de Mahoro, $S_i= 0.7422$) aunque a nivel poblacional las plantas masculinas son más sincrónicas (índice de Marquis, $S= 0.716$) que las femeninas (índice de Marquis $S= 0.582$). En todas las flores se detectó producción de néctar, pero las flores femeninas producen significativamente una mayor cantidad de esta recompensa ($t= 3.33$, $g.l.= 40.37$, $p < 0.001$). La relación polen-óvulo ($P/O= 2096.23$) fue baja para una especie dioica y similar al de especies hermafroditas. Los registros de visitantes florales mostraron visitas de 13 morfoespecies diferentes, de las cuales solo 10 participan en el flujo polínico entre sexos, y nueve son de la superfamilia Apoidea, sugiriendo que el síndrome de polinización es melitofilia. La búsqueda y recolecta de polen fue una conducta persistente en las abejas y fue independientemente del sexo de la flor, por lo que el sistema dioico de *O. robusta* sugiere una polinización por engaño mediada por mimetismo sexual floral.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Reproducción y sexualidad en las Angiospermas

Las angiospermas forman el grupo más diverso dentro del reino Plantae con aproximadamente 260, 000 especies clasificadas en la división Magnoliophyta y la flor es uno de las sinapomorfías que caracteriza a este grupo (Renner y Ricklefs, 1995; Martínez, 2013; Villaseñor y Ortiz, 2014). La flor es la estructura en donde se desarrollan los órganos sexuales de las angiospermas, lo cual le confiere beneficios reproductivos a este grupo (Martínez, 2013).

Los sistemas reproductivos consisten en la forma en cómo los órganos sexuales se expresan y distribuyen ya sea de manera morfológica, espacial o temporal en las flores, y pueden ser determinados en diferentes niveles: flor, individuo, población y hasta especie (Lloyd, 1979; Barrett, 2002; Orozco y Vázquez; 2013 Martínez y Frago 2014). La expresión sexual de los diferentes sistemas reproductivos ha generado polimorfismos florales, a partir de la disposición de los órganos reproductivos, ya que a partir de estos se presentan variaciones entre los diferentes sexos de una planta por la presencia o ausencia, total o parcial, de las diferentes estructuras florales (Darwin, 1877; Ferrero, 2009; Orozco y Vázquez, 2013). Estos arreglos, en la disposición de los órganos reproductivos influyen en la frecuencia con la que se unen los gametos para formar un cigoto de aquellos individuos que están o no emparentados. Por ejemplo, las especies hermafroditas cuando son autocompatibles o carecen de hercogamia (separación de las estructuras reproductivas de forma espacial) y dicogamia (separación de las estructuras reproductivas de forma temporal) pueden aumentar la tasa de autofecundación y en consecuencia la endogamia (Lloyd, 1979; Lloyd y Webb, 1986). En contraste, la fecundación cruzada es promovida por la morfología

floral que es especializada y/o cuando hay incremento de la cantidad de polen (Lloyd, 1979; Martínez y Fragoso, 2014).

Los sistemas de reproducción en las plantas implican aspectos morfológicos, anatómicos y fisiológicos (Neal y Anderson, 2005), el conocimiento de estos sistemas proporciona comprensión sobre la complejidad de la diversidad de estos organismos (Briggs y Walters, 1997).

El hermafroditismo es el sistema reproductivo predominante en las plantas con flor (aproximadamente 70% de las especies totales lo presentan) y es considerado el más eficiente (Renner y Ricklefs, 1995). Este sistema se caracteriza por la presencia conjunta del gineceo y el androceo, se expresa a nivel de flor (flores bisexuales), ya sea a nivel individuo (individuos con flores bisexuales) o población (poblaciones formadas con individuos con flores bisexuales) (Orozco y Vázquez, 2013). La evidencia sugiere que el hermafroditismo es la condición original en las angiospermas, y a partir de él se originó la unisexualidad, la cual ha evolucionado varias veces de forma independiente (ej. Darwin, 1877; Charlesworth, 1993; 2002; Weiblen, 2000). Por ejemplo, este sistema lo presentan especies del género *Oenothera* (Onagraceae), como *O. biennis*, una especie hermafrodita con flores de color amarillo y de anthesis nocturna (Jiarui *et al.* 2007), las flores pueden autofecundarse, ya sea por la deposición de polen en el gineceo de la misma flor (autogamia) o entre diferentes flores del mismo individuo (geitonogamia) (Lloyd 1979; Brown, 1990; Barrett 2002; Orozco y Vázquez, 2013).

El sistema monoico se caracteriza por la presencia de flores femeninas y masculinas en un mismo individuo (Orozco y Vázquez, 2013), como el caso de *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae), con flores unisexuales de ambos sexos en un solo tallo (Martínez, 2013). Se ha propuesto que a partir del sistema monoico se pudo dar origen a los sistemas dioicos, que

es cuando los individuos se especializan en la producción de flores de un solo sexo (Orozco y Vázquez, 2013). De este sistema se derivan tres más: el ginomonoico, caracterizado por individuos con flores bisexuales y flores femeninas, el andromonoico se caracteriza por individuos con flores bisexuales y flores masculinas, y el trimonoico se caracteriza por la presencia de flores hermafroditas, femeninas y masculinas en un mismo individuo (Lloyd, 1979; Barrett 2002; Orozco y Vázquez, 2013; Martínez y Fragoso 2014). Una especie con sistema trimonoico es *Phalacrocarpum oppositifolium* subsp. *oppositifolium* (Asteraceae), que presenta los tres tipos florales en una sola planta (inflorescencia) y este sistema lo presenta a nivel especie (Torices, 2009).

El sistema reproductivo dioico representa la máxima separación de las funciones sexuales, se caracteriza por dos tipos de individuos presentes en una población: individuos masculinos con flores unisexuales masculinas, e individuos femeninos, con flores unisexuales femeninas (Orozco y Vázquez, 2013) dada la separación de los sexos en dos tipos de arreglos florales es considerado un mecanismo para evitar la autopolinización (Barrett y Hough, 2012; Orozco y Vázquez, 2013). Un ejemplo es *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae), es originaria de Brasil, y se presenta dimorfismo floral entre ambos sexos, representado en las flores de los diferentes sexos a nivel especie o a nivel poblacional, ocasionado por la expresión total o parcial de los órganos reproductivos como resultado de la esterilidad de la otra función sexual, por ejemplo, las flores unisexuales femeninas presentan óvulos viables, mientras que las plantas masculinas pueden no presentar óvulos o si los presentan son estériles (Del Castillo y González-Espinosa, 1988; Ashman, 2000; Lenzy y Orth, 2004). En las especies dioicas cuyas flores presentan reminiscencias de la función sexual contraria, las flores estaminadas presentan un estigma atrofiado con poco o nulo desarrollo de sus lóbulos, estambres alargados y estilos atrofiados o poco desarrollados

(Lenzi y Orth, 2004; Pacini *et al.*, 2014), mientras que las flores pistiladas presentan estambres cortos o atrofiados, el estigma es alargado y con lóbulos bien diferenciados, la cámara ovárica está bien desarrollada, y presentan diferencias en el tamaño y desarrollo del filamento en los estambres (Ashman, 2000; Lenzi y Orth, 2004; Pacini *et al.*, 2014). Por un lado se considera que este sistema es exitoso ya que favorece el entrecruzamiento y la diversidad genética dentro de las poblaciones y esto permite la permanencia de la población vegetal ante dificultades ambientales, además este sistema favorece las interacciones con otros organismos por la disponibilidad de recursos (recompensas florales) a la hora del intercambio de polen (Ashman, 2000; Karron *et al.*, 2012). Pero por otro lado, se considera un sistema poco favorable o exitoso en las angiospermas ya que requiere forzosamente de la polinización cruzada para la unión de los gametos (Orozco y Vázquez, 2013), además aproximadamente 7% de las especies lo presentan y no es un sistema que asegure un incremento en la variabilidad genética de las poblaciones, ya que elude los efectos deletéreos de la depresión por endogamia por la polinización cruzada obligatoria (Charlesworth, 1993; 2002; Weiblen, 2000; Orozco y Vázquez, 2013). De este sistema se pueden derivar dos más, como son el androdioico, que se caracteriza por la presencia de individuos unisexuales masculinos e individuos hermafroditas con flores bisexuales, y el sistema ginodioico, este se caracteriza por la presencia de individuos unisexuales femeninos e individuos hermafroditas (Orozco y Vázquez, 2013).

El ginodioicismo lo reportó Cuevas y colaboradores (2008) para *Kallstroemia grandiflora* (Zygophyllaceae), observando polimorfismo en la coloración entre los dos tipos de individuos presentes en sus poblaciones, las flores unisexuales femeninas son de color rosa, además presentaban atrofia y esterilidad de la función masculina, mientras que las flores bisexuales son de color anaranjado, y éstas, a diferencia de las flores femeninas, recibieron

más vistas de visitantes florales y eran autocompatibles. Finalmente, el sistema reproductivo trioico se caracteriza por poblaciones con la presencia de individuos con flores masculinas, flores femeninas y flores hermafroditas, todos están representados en proporciones similares o iguales (Orozco y Vázquez, 2013). Del Castillo y Argueta (2009) y Del Castillo y González-Espinosa (1988) reportaron la ocurrencia del trioicismo en diferentes poblaciones de *Opuntia robusta*, en estas poblaciones hay individuos unisexuales femeninos con flores pistiladas, individuos unisexuales masculinos con flores estaminadas e individuos hermafroditas con flores bisexuales. En poblaciones dioicas de *Opuntia robusta*, los individuos unisexuales presentan estructuras residuales y estériles del sexo contrario (Del Castillo y Argueta, 2009; Del Castillo y González-Espinosa, 1988).

La reproducción en las angiospermas puede ser de tipo sexual, asexual y/o clonal; permite el mantenimiento de las poblaciones, así como establecimiento y colonización de nuevos hábitats (Mandujano, 2007; Martínez y Fragoso 2014). La reproducción sexual es la más común en las angiospermas, en ella están implicados los procesos de meiosis y fecundación, puede ser uniparental o biparental y requiere de factores bióticos y abióticos para que se lleve a cabo, en este tipo de reproducción los atributos florales favorecen el entrecruzamiento en las plantas (Lloyd 1979; Barrett, 2002; Orozco y Vázquez, 2013; Martínez y Fragoso 2014). En la reproducción sexual los sistemas de cruce determinan la forma en la que se transmiten los genes a la próxima generación, y dependen de polinizadores y de las capacidades intrínsecas de las plantas para generar y desplazar gametos, esto resulta importante para la persistencia de las poblaciones en ambientes que son inestables o cambiantes (Wyatt, 1983; Brown, 1990; Mandujano *et al.*, 2010). Existen diversos sistemas de cruzamiento pero los principales son (Brown, 1990):

- **Entrecruza:** la fecundación del gameto femenino (ovocélula) es por un gameto masculino (grano de polen) de una planta genéticamente distinta (Brown, 1990; Lloyd y Schoen, 1992). Es la transferencia de polen de una planta a otra, se promueve así la variabilidad genética de la progenie de la población, ya que el polen de diferentes flores puede llegar a los estigmas de otros individuos (Mandujano *et al.*, 2010).
- **Autocruza:** ocurre cuando el polen de una flor es depositado en la misma flor o en una flor de la misma planta (geitonogamia), es decir, en flores hermafroditas con poca hercogamia o autoincompatibles, ya que esto va a incrementar la interferencia entre el polen y el estigma (Lloyd, 1979).
- **Sistemas mixtos:** este sistema combina los dos sistemas anteriores y es frecuente en plantas monoicas y hermafroditas (Brown, 1990). Las especies del género *Opuntia* por lo general presentan sistemas mixtos (Mandujano *et al.*, 2010).

La reproducción asexual o apomixis, y la clonalidad son formas reproductivas que no implican meiosis ni fecundación, por lo tanto, son uniparentales (Mandujano 2007; McCauley, 2013; Martínez y Fragoso, 2014), y agrupan la agamosperma y reproducción vegetativa, estos procesos generan descendencia genéticamente idéntica a la planta madre (McCauley, 2013; Martínez y Fragoso 2014).

La clonalidad es la formación de nuevos individuos que son genéticamente idénticos a la planta madre y son potencialmente independientes a partir de estructuras preexistentes (como ramets) (Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011) ocurre en alrededor del 70% de las familias de plantas vasculares y es una estrategia ampliamente diversificada, (Mandujano, 2007) que implica la formación de un clon ya sea de forma natural o artificial y se propaga

por algún tipo de tejido vegetativo como tubérculos, yemas adventicias, rizomas, estolones, entre otros, sin involucrar la formación de semillas (McCauley, 2013).

La agamosperma involucra la producción de semillas, que no son resultado de procesos sexuales, éstas se forman por diferentes procesos como la apomixis gametofítica o la embrionía adventicia (McCauley, 2013). La producción de semillas, sexuales o por agamosperma, genera la posibilidad del alejamiento de la planta madre y que el embrión permanezca en estado de latencia durante cierto periodo (McCauley, 2013; Martínez y Fragoso, 2014). Además las semillas longevas pueden formar bancos y persistir en el tiempo, las semillas de muchas especies de cactáceas son un claro ejemplo con potencial para formar bancos de semillas transitorios y permanentes (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

La mayoría de las plantas combinan diferentes tipos de reproducción; la reproducción sexual con alguno de los tipos de reproducción asexual (Mandujano, 2007; McCauley, 2013). Como ventaja a estas combinaciones es posible generar nuevos individuos de forma independiente a la fecundación y la clonalidad puede contribuir reclutando a los individuos, pero esto dependerá de la planta (Mandujano, 2007; McCauley, 2013).

El género *Opuntia* se caracteriza por presentar diferentes formas de reproducción. La reproducción sexual representa ventajas para las especies del género ya que permite la recombinación genética y la formación de individuos únicos, aunque es considerada la más compleja, ya que involucra la presencia de los órganos reproductivos y su interacción con elementos del ambiente (sean bióticos o abióticos), y la etapa de plántulas es la más vulnerable ya que en esta se pierden más individuos (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). La reproducción clonal en el género *Opuntia* ocurre por rizomas, como en *Opuntia pachyrrhiza* y *Opuntia megarhiza*, o por estolones, como en *Opuntia polyacantha* y todas las especies pueden propagarse por el enraizamiento de tallos o pencas (Mandujano *et al.*, 2001; Reyes-

Agüero *et al.*, 2006). Por lo tanto todas las especies son capaces de reproducirse de manera clonal, lo que explica entonces que el éxito de estas cactáceas se debe a la combinación de sus formas de reproducción (Mandujano *et al.*, 2001; Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

1.2. Fenología y biología floral de las cactáceas

La fenología reproductiva es el estudio de las fases reproductivas de un organismo y cómo estas fases son afectadas por los factores bióticos y abióticos de su hábitat (Begon *et al.*, 1999; Talora y Morellato, 2000; Vélchez y Rocha 2004; Wolkovich y Cleland, 2011). Una fase reproductiva consta de la producción de un tipo de estructura reproductiva, la cual presenta un organismo o especie durante cierto periodo de tiempo, cada una de estas se denomina fenofase. En las angiospermas las fenofases serían la presencia de botones florales, de flores, frutos, entre otros; sus variaciones y la etapa consta del intervalo de tiempo o etapa de crecimiento en el cual ocurren las diferentes fases reproductivas sucesivas (Rondón, 1994; Talora y Morellato, 2000; Mantovani *et al.*, 2003; De Cara, 2006). El conjunto de las fases y etapas llevan a la formación de patrones fenológicos, y se diferencian por la frecuencia de ocurrencia (número de veces que ocurre cierto evento en un año), tiempo de ocurrencia (fecha de inicio y periodo en el que hay mayor actividad), sincronía (grado de coincidencia de las fases fenológicas, ya sea del individuo o de las poblaciones) y la duración del evento (tiempo que tarda la fase fenológica) (Rathcke y Lacey, 1985; Rondón, 1994; Begon *et al.*, 1999).

En las plantas, la fenología se encarga de estudiar los aspectos vegetativos y la frecuencia temporal de las fases de floración y la fructificación durante su ciclo de vida (Mantovani *et al.* 2003; Schwatrz, 2003; Preuhsler *et al.*, 2006). La floración abarca desde la formación de botones, desarrollo, antesis y fecundación, y posterior a la floración, la formación de frutos hasta su maduración y dispersión (Méndez y Díaz, 2001).

En la fructificación ocurren tres etapas: iniciación, crecimiento y maduración, esta fenofase es un evento vital y crítico en el ciclo de vida de las plantas, ya que a partir de este proceso se dispersan las semillas (Rathcke y Lacey, 1985), y esto a su vez, influirá en las oportunidades de la germinación, en el establecimiento de las plántulas y en la supervivencia de los individuos (Rathcke y Lacey, 1985; Van Schaik *et al.*, 1993; Lacey, 1996; Parachnowitsch y Caruso, 2008). Los patrones de este proceso van a ser modulados por factores ambientales como la temperatura y el fotoperiodo (Van Schaik *et al.*, 1993; Kudo, 1993; Lacey, 1996; Donohue *et al.* 2005; Walk *et al.*, 2011).

Los estudios fenológicos en las plantas permiten comprender sus procesos vegetativos y reproductivos, los factores que influyen en la producción de estructuras que forman las plantas, y también las interacciones con otros organismos, como los herbívoros y los polinizadores (Justiniano y Fredericksen, 2000; Mantovani *et al.*, 2003).

La floración y fructificación en las plantas depende de variables ambientales, de los recursos disponibles y de factores genéticos intrínsecos de las especies (Chailakhyan, 1968). La respuesta fenológica en las plantas responde a señales térmicas (temperaturas altas o bajas), de humedad (precipitación) o fotoperiodo (horas de luz recibidas) que marcan el inicio de la floración, ya que hay fuertes correlaciones entre la naturaleza fisiológica y ecológica de plantas, como las anuales, con la distribución y variación de diferentes componentes ambientales en las estaciones (Mulroy y Rundel, 1977). El tamaño de la planta puede estar relacionado con la capacidad de asignar recursos a las diferentes funciones reproductivas, ya que generalmente esto se relaciona con el inicio, duración y producción de las flores (Munguía-Rosas y Sosa, 2010), como en el desierto de Sonora, en el cual la capacidad reproductiva y el crecimiento de las plantas anuales va a estar limitado por dos factores del ambiente, el nitrógeno del suelo y la precipitación (Smith *et al.*, 2012).

A partir del número de flores producidas, el tiempo de duración de la floración y de fructificación, Gentry (1974) identificó cuatro tipos de patrones fenológicos:

- **Estado estable:** se presentan flores la mayor parte del año, y las presentan en pequeñas cantidades.
- **Cornucopia:** ocurre una alta producción de muchas flores en varias semanas al año.
- **Floración masiva o “big bang”:** se presenta alta sincronización en la producción de flores, esto se realiza a nivel individual y poblacional. Los periodos de floración son cortos.
- **Floración múltiple:** muchos periodos de floración, estos son cortos y están distribuidos a lo largo del año.

Un ejemplo de patrón fenológico de tipo estable es *Echinocactus platyacanthus*, esta cactácea presenta flores por más de cinco meses al año, las tiene en pequeñas cantidades y es de tipo asincrónica (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Gentry (1974) encontró que varias especies de la familia Bignoniaceae que coexistían en una región cercana a los trópicos, presentaban secuencia estacional en sus periodos de floración y las especies a nivel poblacional presentaban altos valores en su sincronía reproductiva, además de que la floración por especie duró varias semanas. Esta se consideró como una estrategia fenológica asociada con una secuencia estacional de la floración entre diferentes especies y se relacionó con baja disponibilidad de polinizadores (Gentry, 1974).

Las especies del género *Ariocarpus* se caracterizan por presentar una alta sincronía en su periodo de floración a nivel planta y a nivel población, además de que esta fenofase presenta una duración de menos de una semana, las especies del género son un ejemplo de floración masiva o “big bang” (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). Y esta floración se puede explicar en términos adaptativos como en *Habranthus concolor* y *Habranthus aff.*

concolor que presentan patrones de floración de tipo big bang, ya que dependen de la disponibilidad y cantidad de recursos, y al igual, coinciden e incrementan su crecimiento en la temporada de lluvias, *H. cancolor* requiere de valores de humedad más altos que *H. aff. concolor* (Damián-Domínguez *et al.*, 2009).

Lophophora diffusa (Cactaceae) presenta un patrón fenológico de floración múltiple, este cactácea presenta de cuatro a cinco picos florares al año, además de que esta fenofase puede presentarse en 10 meses y con variaciones en la duración por floración y duran pocas semanas (Briseño-Sánchez, 2019).

Pilosocereus leucocephalus es una cactácea columnar que presenta una floración anual de tipo asincrónica durante la temporada más cálida del año. Munguía-Rosas y Sosa (2010), determinaron que la floración de esta planta está estrechamente relacionada con dos factores, su tamaño y la temperatura del medio, y al ser asincrónica va a presentar diferentes pulsos de floración, con variaciones en la cantidad de flores producidas en cada pulso durante la duración de esta fenofase.

La fenología en las plantas dioicas se caracteriza por presentar diferencias en el inicio de sus periodos reproductivos, en esto influye el gasto energético que invierte cada sexo en la producción de estructuras reproductivas; las plantas femeninas suelen producir menos flores que las plantas masculinas, ya que además formarán frutos invirtiendo más energía en la reproducción (Purrington y Schmitt, 1998; Abe, 2001; Espírito-Santo *et al.*, 2003). Por lo general, se ha propuesto que esto ocurre debido a una alta proporción de polen producido para la fecundación cruzada, y parte de este se pierde durante el proceso de polinización, por ello una alta cantidad de machos incrementa la cantidad de polen disponible y con ello se favorece la probabilidad de polinización exitosa (Purrington y Schmitt, 1998; Espírito-Santo *et al.*, 2003). Las plantas masculinas se caracterizan por ser las que inician el periodo

reproductivo con una baja producción de botones y flores (Cipollini y Whigham, 1964; Espírito-Santo *et al.*, 2003), e incrementa cuando inicia la floración de las plantas femeninas. Por lo general coinciden los picos de máxima producción de flores entre ambos sexos, que favorecen la sincronía reproductiva la reproducción de la especie (Carrillo-Sánchez, 1964; Espírito-Santo *et al.*, 2003). Por lo tanto para asegurar la formación de nueva progenie se espera que haya una alta sincronía reproductiva en la floración de ambos sexos (Carrillo-Sánchez, 1964; Espírito-Santo *et al.*, 2003). Por ejemplo, en *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) se describió que la población estudiada por Espírito-Santo y colaboradores (2003) estaba sesgada a individuos masculinos y hubo diferencias en el inicio de la floración entre ambos sexos, el periodo reproductivo inició con son las plantas masculinas y los picos florales de ambos sexos coincidieron.

Las flores son brotes cortos y especializados que se desarrollan a partir de meristemas localizados en el ápice de una rama o en las axilas de las hojas, son estructuras de crecimiento determinado con hojas modificadas (antófilas), algunas de ellas, dan lugar a estructuras reproductoras de tipo sexual que culminan en la formación de semillas. La importancia de estas hojas modificadas radica en los fenómenos de polinización, ya que aseguran la reproducción sexual en las angiospermas (Cronquist, 1982; Cruz y Rosas, 2012; Martínez y Fragoso 2014). La biología floral es un área de estudio de las angiospermas que permite el conocimiento de las características funcionales y morfológicas de las flores; incluyendo la producción y diferencias en el desarrollo de estructuras como los gametos. Además describe el efecto que presentan las características y variaciones morfológicas de las flores estudia las interacciones con diferentes organismos para determinar los posibles factores influyentes en diferentes procesos, como los polinizadores en la producción de semillas identificando sus comportamientos, el tipo de polinizador y el tiempo que invierte en las flores (Flores-

Martínez *et al.*, 2013; Mandujano *et al.*, 2010; Martínez, 2013), y cómo esto influye en el éxito reproductivo de las plantas (Loyd, 1980). Dentro de la biología floral se analiza la expresión sexual que evalúa las características florales como son la longevidad, morfología, tamaño, color, visitantes florales y las estrategias poblacionales que benefician el éxito reproductivo, como son las diferencias en la proporción de sexos para incrementar la variabilidad genética o asegurar la formación de nueva progenie (Maynard-Smith y Price, 1973). De igual modo se estudian los mecanismos de fecundación de las plantas a través de los sistemas de cruce y apareamiento. La clasificación de estos sistemas fue propuesta por Cruden (1977) y parte de las características morfométricas florales (outcrossing index OCI) y la relación polen óvulo (P/O). Con base en la suma de estas características se establecieron cinco sistemas de apareamiento: cleistógamo, autógamo facultativo, autógamo obligado, xenógamo facultativo y xenógamo obligado, las características florales que se utilizaron para establecer las categorías del sistema de apareamiento fue el número de granos de polen y el número de óvulos, con la relación P/O se determinó cuantos granos de polen le correspondían a cada óvulo (Tabla 1), y a partir de esto se evaluó la estrategia reproductiva en la transferencia de polen que le favorecía a las plantas (Cruden, 1977; Loyd y Schoen 1992).

Tabla 1. Sistemas de apareamiento de acuerdo con ecálculo de la relación P/O (Cruden, 1977)

Sistema de apareamiento	Relación P/O (promedios)
Cleistógamo	4.7 : 1
Autógamo	27.7 : 1
Autógamo facultativo	168.5 : 1
Xenógamo facultativo	796.6 : 1
Xenógamo obligado	5859.2 : 1

1.3. Polinización y factores que la determinan en las cactáceas

La polinización es la transferencia del polen de la antera de una flor al estigma de esta u otra flor distinta, en donde los granos de polen van a germinar emitiendo al tubo polínico para transportar los gametos masculinos hasta la ovocélula (gameto femenino), la cual está dentro del saco embrionario, ubicado dentro del óvulo, y así realizar la fecundación (Martínez y Fragoso, 2014). La mayoría de las angiospermas requieren de visitantes florares para transferir sus gametos (polen) entre diferentes individuos y lograr su reproducción, desarrollando diferentes características, estrategias e interacciones con distintos visitantes a lo largo de la evolución (Campbell *et al.*, 1997; Golubov y Mandujano, 2009).

Las plantas son mayormente organismos sésiles en su etapa adulta, al alcanzar la madurez reproductiva necesitan de la transferencia de gametos a partir factores que coadyuven para poder reproducirse, por lo tanto, las flores requieren de vectores abióticos (viento, gravedad o agua) o bióticos (animales), estos últimos son los más importantes y diversos, el grupo más destacado es el de los insectos, por su amplia diversidad (Wyatt, 1983; Thompson, 1994; Golubov y Mandujano, 2009; Martínez y Fragoso 2014).

Las plantas con flor han desarrollado atributos como son el color, tamaño, olor y forma, mismas que se encuentran asociadas a recursos como polen, néctar y aceites, los cuales incrementan la capacidad de atracción hacia animales que pueden fungir como polinizadores (Faegri y van der Pijl 1979; Kearns *et al.*, 1998; Martínez y Fragoso, 2014). Se ha propuesto la existencia de una relación estrecha entre las características de la flor y las de los polinizadores, definiendo diversos síndromes de polinización (Faegri y van der Pijl, 1979). Así, los animales asocian ciertos atributos florales a la presencia de algún beneficio o recurso, proporcionando el aumento de probabilidades de que se visiten flores similares y se favorezca la polinización cruzada (Faegri y van der Pijl 1979; Golubov y Mandujano, 2009;

Domínguez y Pérez, 2013). Dependiendo de las características del recurso, así como de la flor, es el tipo de polinizador que se atraerá, por ejemplo, la alimentación de animales con un metabolismo que es activo como los colibríes, el néctar de la flor suele ser nutritivo y rico en azúcares (Kearns *et al.*, 1998; Martínez y Fragoso, 2014).

El tipo de polinización biótica o abiótica está relacionado con las características florales de las plantas (Faegeri y van der Pijl, 1979; Wyatt, 1983; Thompson, 1994). Sin embargo, el síndrome floral no implica que cada tipo de flor tenga un sólo grupo especializado de polinizadores (Waser *et al.*, 1996; Waser, 2006), sino que provee un marco de referencia e hipótesis para organizar y evaluar los efectos de diversos tipos de polinizador en relación con los atributos florales (Wyatt, 1983), por ejemplo (Ruiz-Zapata y Xena, 1997):

- La ornitofilia (polinización por las aves), está asociada a flores rojas diurnas zigomórficas, con gran cantidad de néctar y poca cantidad de polen.
- La miofila (polinización por moscas) está asociada a flores diurnas de coloraciones poco llamativas o moradas actinomorfas, olores fétidos y con poca cantidad de polen.
- La quiropterofilia (polinización por murciélagos) está asociada a flores nocturnas zigomórficas o actinomorfas de coloración blanca o poco llamativas con abundante néctar y polen.

En muchos de los casos la polinización es generalista, ya que muchos grupos funcionales visitan al mismo tipo de flor (Waser *et al.*, 1996; Waser, 2006), como en algunos agaves que tienen una inflorescencia de tipo espigada, se presupone que presentan un sistema de polinización de tipo nocturno, ya que las flores producen néctar a partir de las 18 h hasta las 8 h del día siguiente, también tienen estigmas con receptividad al polen por varios días y en la inflorescencia las flores maduran en diferentes tiempos, dado este amplio periodo de

receptividad estas plantas reciben una gran cantidad de visitantes florales (Trejo-Salazar *et al.*, 2015). Para *Agave difformis*, *A. garciae-mendozae* y *A. striata*, se registraron tres grupos de visitantes florales diferentes; murciélagos, colibríes y abejas, siendo los primeros considerados como polinizadores potenciales por su comportamiento en las flores y por su horario de visita (Trejo-Salazar *et al.*, 2015). Esto también ocurre con algunas cactáceas columnares, como *Cipocereus minensis*, esta cactácea tiene flores de gran tamaño de color crema, son de anthesis nocturna y son visitadas por polinizadores nocturnos (murciélagos) y también diurnos (abejas solitarias y colibríes), pero forma una mayor cantidad de frutos y de mejor calidad cuando es polinizada por murciélagos (Bustamante y Búrquez, 2005). La polinización de *Stenocereus thurberi* es efectiva para polinizadores diversos, diurnos y nocturnos, en poblaciones norteñas es realizada por los murciélagos en comparación con aquellas poblaciones sureñas que son polinizadas por abejas y colibríes (Bustamante *et al.*, 2010; Martins *et al.*, 2016). Ambos ejemplos muestran que existe más de un grupo funcional que puede visitar y polinizar a las flores de diferentes plantas.

El género *Opuntia* presenta una estrecha relación con las abejas (melitofilia) como sus polinizadores principales (Grant *et al.*, 1979; Mandujano *et al.*, 2010), se ha descrito que los tépalos y el estigma lobulado y grande funcionan como pista de aterrizaje y despegue para las abejas, además las flores son generalmente diurnas, pueden reflejar la luz de tipo ultravioleta, producen néctar muy concentrado y polen abundante, lo cual funciona como atractivos y recompensas para este grupo de insectos (Mandujano *et al.*, 1996).

II. OBJETIVOS

El objetivo general del presente trabajo consiste en determinar el efecto del dioicismo en la expresión de atributos inherentes a la biología reproductiva de *Opuntia robusta* J. C. Wendl. (Cactaceae) en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Los objetivos particulares que se abordarán en este trabajo y que se derivan del anterior son los siguientes:

- Describir la fenología de las plantas femeninas y masculinas de *Opuntia robusta* a partir de la identificación de sus fenofases y la sincronía reproductiva.
- Estimar la proporción sexual de *O. robusta* durante la temporada reproductiva correspondiente al año 2019.
- Analizar la existencia dimorfismo sexual entre las flores femeninas y masculinas de *O. robusta* a partir de la descripción de sus parámetros morfológicos, y de la producción de recompensas florales (néctar y polen).
- Describir el sistema de apareamiento de *O. robusta* a partir de la viabilidad del polen y el cálculo de la relación polen-óvulo.
- Identificar a los visitantes florales y polinizadores potenciales de *O. robusta* de acuerdo con su frecuencia y preferencia de visita entre flores femeninas y masculinas utilizando una red de interacciones, para inferir el síndrome de polinización.

III. HIPÓTESIS

Las hipótesis biológicas que se abordarán en el presente trabajo son:

- Si las plantas de *O. robusta* tienen floración diurna, además ésta se extiende por un mes y la producción de flores masculinas y femeninas inicia al mismo tiempo, entonces para asegurar su éxito reproductivo las plantas serán sincrónicas.
- Si la población de *O. robusta* se compone de plantas unisexuales, entonces se encontrarán diferencias en la morfología de las flores y en la producción de recompensas entre ambos sexos.
- Si *O. robusta* solamente produce nueva progenie por el mecanismo de entrecruza, entonces la relación polen-óvulo será alta en la población de estudio
- Si el síndrome de polinización que predomina en Cactaceae es la melitofilia, entonces los visitantes florales serán las mismas especies de abejas entre ambos sexos de *O. robusta*.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio

El área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta (JBRC) “Ing. Manuel González de Cosío” (Fig. 1) se encuentra localizada al Sureste de la ciudad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México, entre las coordenadas geográficas 20° 41' 15.8" N y 99° 48' 17.7"O, a una altitud de 2046 msnm. La vegetación natural del sitio corresponde a un matorral xerófilo, en el cual coexisten cuatro especies del género *Opuntia* (*O. streptacantha*, *O. tomentosa*, *O. cantabrigiensis* y *O. robusta*), de las cuales *O. robusta* es la única especie dioica, las demás son hermafroditas. El clima es de tipo BS1 kw (w) (semi-seco templado con lluvias en verano). La temperatura anual es de 16.7°C, la temperatura máxima es de 38°C y la precipitación promedio es de cerca de 550 mm al año (Bravo-Hollis, 1978; Caballero, 2002; CONCyTEQ, 2008). Esta área pertenece a la Secretaría de Educación del Gobierno del estado y está adscrito al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro (CONCyTEQ). El JBRC fue fundado el 25 de abril de 1991 con el fin de dedicar un área al estudio, aprovechamiento y conservación de la flora mexicana de la zona del semidesierto de Querétaro (CONCyTEQ, 2008).



Figura 1. Área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta (JBRC)
Foto: Mariana Paola Bravo Correa

4.2. Descripción de la especie

Opuntia robusta J.C. Wendland es una cactácea arbustiva dioica que mide de uno a dos metros de altura, presenta ramas de aproximadamente 1.5 m en un tronco que está más o menos bien definido (Bravo-Hollis, 1978). Sus cladodios son de redondos a oblongos y en algunas ocasiones son ovalados, son muy gruesos de una coloración verde azulada clara, miden de 15 a 40 cm de longitud y 1.5 a 2.5 cm de espesor. Las espinas del tallo son vigorosas y se encuentran de dos a 12 por areola, cada una llega a medir hasta cinco centímetros. Presentan diferencias puntuales dependiendo del sexo; las plantas femeninas desarrollan su periodo de floración en marzo y sus flores presentan anteras de color blanco y sin polen, tienen un estigma desarrollado de tipo lobular y estilo pequeño, el ovario es de tamaño normal. Por su parte, las plantas masculinas comienzan su periodo de floración en febrero,

las flores presentan un estigma atrofiado, un estilo más largo que el de las flores femeninas, con un ovario reducido y vacío, o con pocos y pequeños óvulos atrofiados (Bravo-Hollis, 1978; Fig. 2 a-d).



Figura 2. a. *Opuntia robusta*, planta femenina con frutos inmaduros en desarrollo; b. Flor femenina; c. Fruto masculino (el fruto se seca y no contiene semillas) y tépalos seco d. Flor masculina de *Opuntia robusta*

Fotos: Mariana Paola Bravo Correa



Figura 2 e. Ilustración de flores de ambos sexos disectadas longitudinalmente con ejemplo de sus respectivos estambres *Opuntia robusta*.

Ilustración: Mariana Paola Bravo Correa (Mapa)

Técnica: Lápices de madera

4.3. Fenología reproductiva

El estudio de fenología reproductiva de *O. robusta* se realizó durante el periodo de enero a diciembre del 2019. En el área de estudio se seleccionaron todas las plantas identificadas como *O. robusta* ($n = 245$ individuos), las cuales fueron marcadas con etiquetas de aluminio para facilitar su identificación y localización. Las plantas fueron georreferenciadas y mapeadas usando un sistema de coordenadas polares. Cada planta fue sexada durante la floración. Los conteos de las estructuras reproductivas se realizaron mensualmente y en el periodo activo de la fenofase de floración estos se realizaron semanalmente, durante las visitas se registró la totalidad de estructuras reproductivas presentes en cada uno de los

individuos. Se registraron tres fenofases (botones, flores y frutos), y de los tres se derivaron cuatro más a partir de las características de las estructuras reproductivas:

- **Botones:** se registró desde que fueron visibles hasta la preantesis de la flor (Fig. 3a).
- **Flores abiertas (antesis):** se registró cuando el perianto de la flor estaba abierto (Fig. 3b).
- **Flores cerradas (posantesis):** se registró cuando el perianto de la flor estaba compactado y presentó un cambio de coloración de amarillo claro a amarillo intenso, y la textura se volvía pegajosa. Esta fenofase se utilizó sólo para identificar el tiempo de vida de las flores (Fig. 3c).
- **Fruto inmaduro:** se registró cuando el pericarpelo perdía el perianto o este se secaba y ya estaba cicatrizado el ombligo (concavidad en el ápice del fruto) (Fig. 3d).
- **Fruto maduro:** se registró cuando el pericarpelo presentaba un cambio de coloración de verde azulado a morado-rojizo intenso (en plantas femeninas) (Fig. 3e).
- **Fruto abortado:** se registró cuando el pericarpelo presentaba un cambio de coloración de verde azulado a amarillo y se colapsaba, esto sucede en los frutos de plantas masculinas y en algunos casos en femeninas (Fig. 3f).

La sincronía reproductiva entre ambos sexos se estimó con el índice de Mahoro (2002):

$$S_i = \frac{1}{2} \left(2 - \sum_{i=1}^n |y_{i,y} - \Psi_{i,j}| \right)$$

donde S_i es el grado de sincronía reproductiva entre dos sexos de una especie, $y_{i,y}$ es la proporción de flores abiertas del sexo A desde el censo ($j=1$) hasta el censo j y $\Psi_{i,j}$ es el total de flores abiertas del sexo B (Mahoro, 2002).

La sincronía de floración para cada sexo de *O. robusta* se estimó mediante el índice de Marquis (1988):

$$S = \sum_{t=0}^n \frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t} \times P_t$$

donde S es el grado de sincronía para cada sexo que va desde 0 a 1, siendo 1 sincronía perfecta o completa, y 0 asincronía, X_t es el número de flores abiertas en el tiempo t , $\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t}$ es la proporción de flores en el tiempo t con respecto al total de flores, p_t es la proporción de individuos con flores y n es el número de censos realizados durante el muestreo.

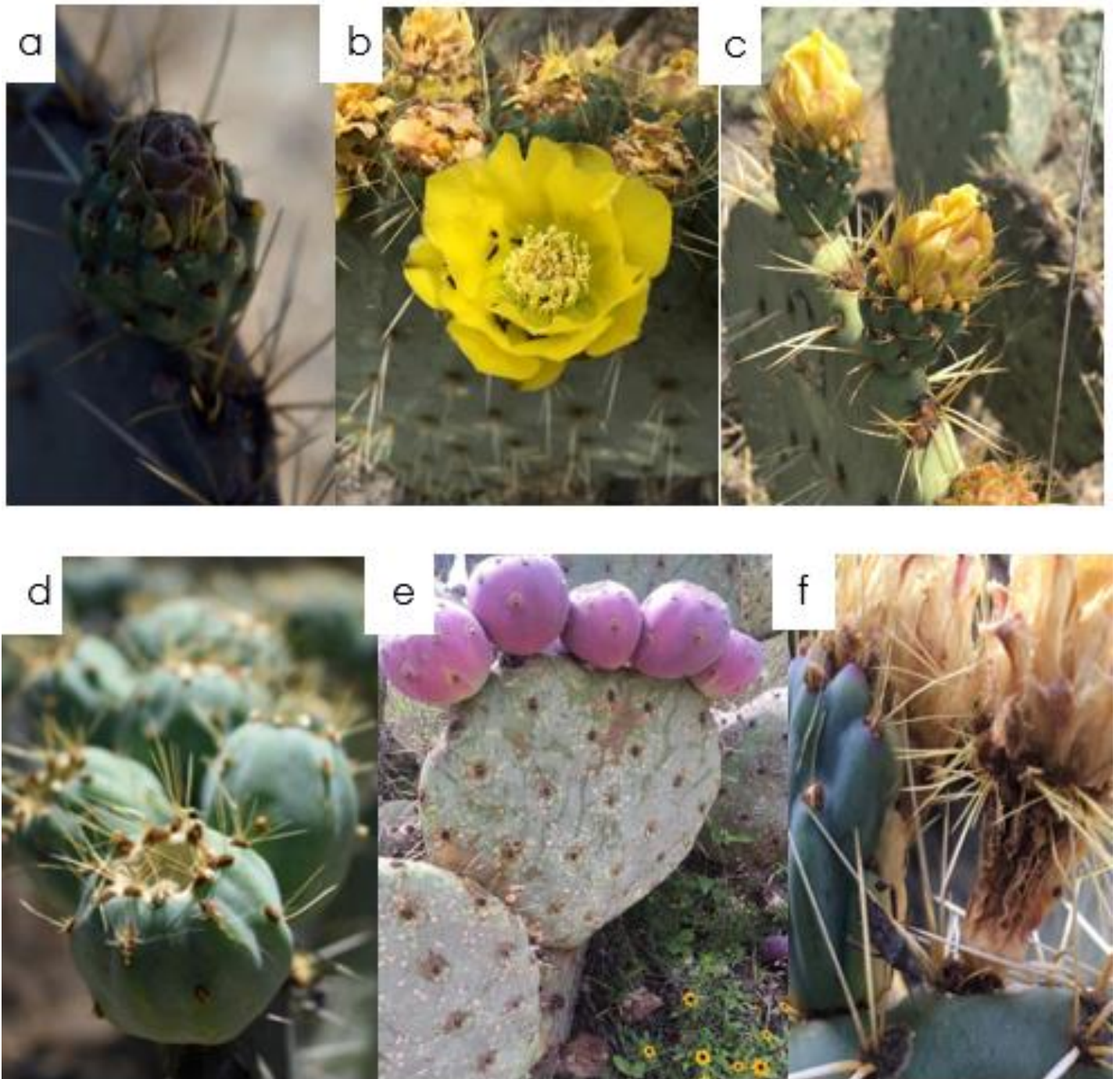


Figura 3. Fenofases de *Opuntia robusta* **a.** Botón; **b.** Flor abierta; **c.** Flor cerrada; **d.** Fruto inmaduro; **e.** Fruto maduro; **f.** Fruto abortado
Fotos: Mariana Paola Bravo Correa

4.4 Morfometría floral

La morfometría floral se determinó a partir de una muestra obtenida de 30 individuos femeninos y 30 individuos masculinos; de cada planta se colectó una muestra de una a cinco flores, dependiendo de la disponibilidad de flores de cada individuo. Las flores se fijaron FAA (formaldehído, ácido acético glacial, etanol y agua destilada, en proporciones 2:1:10:7) (López *et al.* 2005).

Los parámetros florales medidos con vernier digital (marca Truper) fueron la altura de la flor (mm), diámetro del perianto (mm), diámetro del pericarpelo (mm), longitud del estigma (mm), diámetro polar y ecuatorial de la cámara ovárica (mm), distancia entre antera y estigma (mm) y altura del estambre más alto (mm) (Fig. 4; Mandujano *et al.*, 2010). Los parámetros obtenidos por conteos fueron el número de lóbulos del estigma, número de anteras y número de óvulos de la cámara ovárica (Fig. 4; Mandujano *et al.*, 2010). Posteriormente, se calculó la media y el error estándar para cada uno de los parámetros por sexo con el programa Excel 2013, después se compararon los parámetros entre ambos sexos utilizando pruebas de *t* para muestras independientes para los parámetros que involucraron mediciones (Devore, 2008). Se realizó un GLM con distribución Poisson para la comparación de los parámetros obtenidos mediante conteos, la normalidad de los datos se analizó mediante una prueba de Shapiro y los datos que no presentaron comportamiento fueron estandarizados para su posterior análisis (Crawley, 1993). Los datos se analizaron con el lenguaje estadístico R versión 3.6.1 (R Development Core Team, 2019).

Finalmente, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para determinar cuáles de los parámetros morfométricos medidos describían a cada uno de los sexos (Cuadras, 1981), y con esto determinar el posible dimorfismo sexual en las flores, los datos se analizaron usando R versión 3.6.1 (R Development Core Team, 2019).

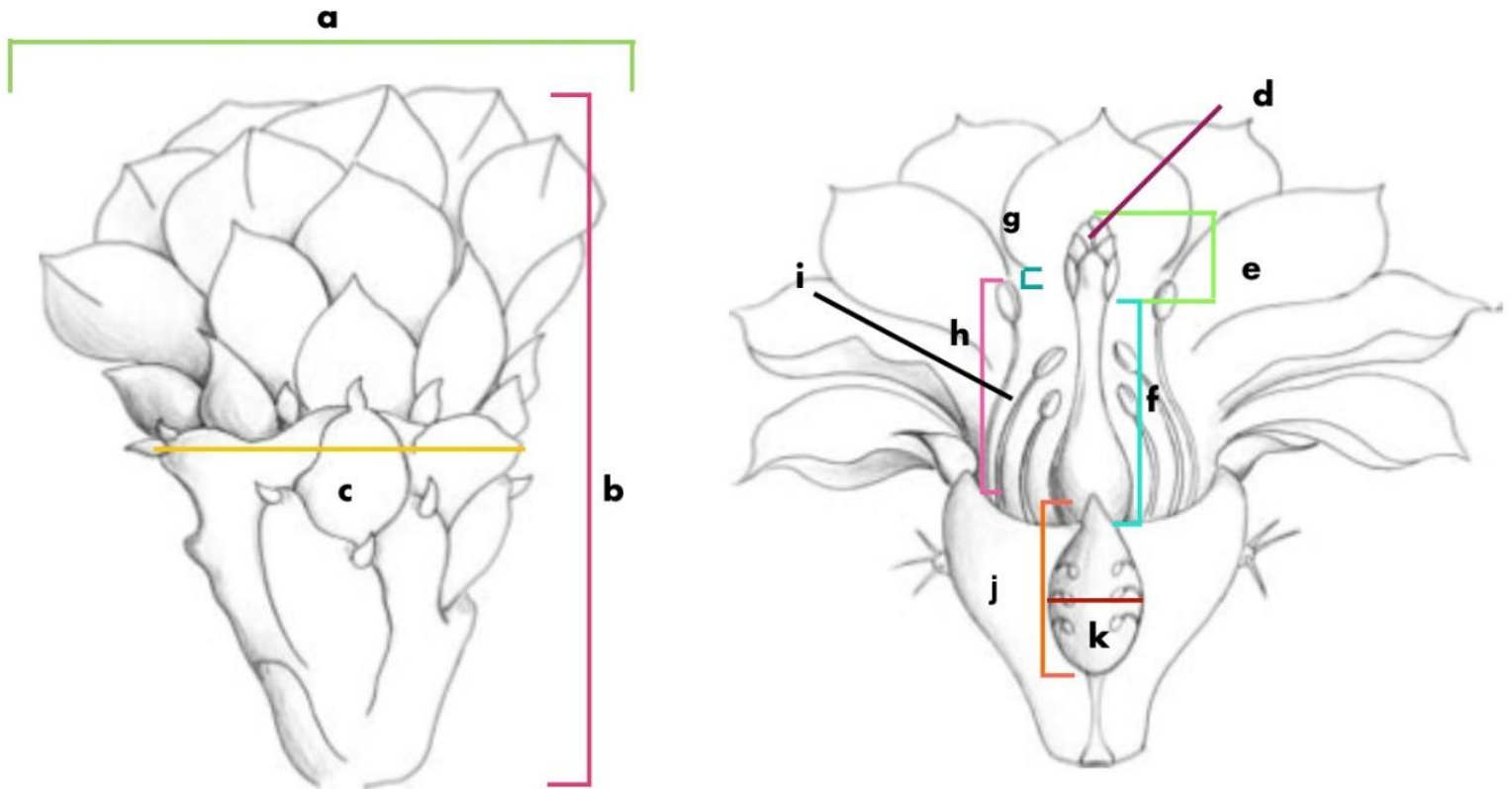


Figura 4. Parámetros morfométricos medidos en las flores de *Opuntia robusta* **a.** Diámetro del perianto (mm); **b.** Altura de la flor (mm); **c.** Diámetro del pericarpelo (mm); **d.** Número de lóbulos del estigma **e.** Longitud del estigma (mm); **f.** Altura del estilo (mm); **g.** Distancia mínima entre anteras y estigma (mm); **h.** Altura del estambre más alto (mm); **i.** Número de estambres (mm); **j.** Diámetro polar de la cámara ovárica (mm); **k.** Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica (Modificado de Mandujano *et al.*, 2010)

4.5. Producción de néctar

La producción de néctar se determinó embolsando de uno a cuatro botones por planta a una muestra de 20 plantas diferentes por sexo. Cuando las flores estuvieron en antesis se extrajo el néctar con tubos capilares graduados en volumen de 1 μ l a 15 μ l, la cantidad extraída en la columna del capilar se midió con un vernier digital (mm) y posteriormente, a partir de una ecuación [1] se determinaron los microlitros extraídos en cada toma de cada flor, las extracciones se realizaron cada dos horas desde el momento de la antesis floral hasta su senescencia, con el fin de determinar la cantidad de néctar total producido durante el ciclo

floral (Kearns e Ynouye, 1993). De estos datos se obtuvo el promedio y el error estándar con el programa Excel 2013, para la cantidad de néctar total por hora para las flores de los diferentes sexos. Con una prueba de t para variables independientes se determinó si había diferencias en cuanto a la cantidad de néctar producido por sexo (Devore, 2008), estos datos se analizaron con el paquete R versión 3.6.1 (R Development Core Team, 2019).

Volumen del néctar (μL) =

$$\frac{\text{Volumen del microtubo } (\mu\text{L}) \times \text{columna de néctar en microtubo } (mm)}{\text{Medida del microtubo } (mm)}$$

[1]

4.6. Sistema de apareamiento

4.6.1. Relación polen-óvulo

El cálculo de la relación P/O (Cruden, 1977) se determinó a partir de una muestra de flores obtenida de 30 individuos femeninos (tres a cinco flores por individuo) y 30 individuos masculinos (una a cinco flores por individuo), en ambos casos la colecta de flores estuvo sujeta a su disponibilidad.

La determinación de granos de polen se realizó por disolución. Se colectó una antera de cada flor previas a la dehiscencia ($n=55$) y se colocó en un tubo Eppendorf, a esto se le añadió 0.5 ml de agua y se homogenizó con un agitador de vórtex. De esta solución se tomaron 100 μl que se colocaron en un portaobjetos, la muestra se observó a 40 \times con el microscopio estereoscópico para la contabilización de granos de polen, el resultado se multiplicó por cinco (factor de disolución) y el resultado obtenido fue multiplicado por el número total de anteras presentes en la flor (Mandujano *et al.* 1996).

El número de óvulos se obtuvo disectando las flores ($n=76$) de forma longitudinal con un bisturí, con pinzas de disección se extrajeron los óvulos presentes en la cámara ovárica para su posterior conteo en un microscopio estereoscópico (Mandujano *et al.* 1996) El seed set se obtuvo a partir de una muestra de 65 frutos, y se determinó cuantos óvulos pasaron a semilla usando el promedio de óvulos por flor (Kearns e Inouye, 1993). De ambos procedimientos se obtuvo el promedio y el error estándar (Devore, 2008) con el programa Excel 2013.

4.6.2. Viabilidad del polen

La viabilidad de polen se determinó con la prueba de tinción de Alexander (López *et al.* 2005). Durante la antesis se tomó polen de las flores de 30 individuos masculinos diferentes, de cada uno se tomaron de una a tres muestras de polen (cada muestra correspondía a una flor diferente, dependiendo de la disponibilidad de flores). Cada muestra de polen se colocó en un portaobjetos junto con una gota del reactivo de Alexander, posteriormente se cubrió con un cubreobjetos y se pasó por la flama de una lámpara de etanol durante tres segundos, se dejó reposar por un minuto y posteriormente la muestra se observó con un microscopio óptico a $10\times$ y $40\times$. El citoplasma del polen teñido de color morado o fucsia se consideró polen viable (la exina se tiñe de color verde), mientras que el citoplasma no teñido, pero con exina teñida de color verde o azul a polen inviable.

4.7. Visitantes florales

Los visitantes florales se identificaron a partir de observaciones en 20 a 25 flores abiertas de individuos femeninos y de 20 a 25 flores de individuos masculinos. Cada observación duró 15 min por 15 min de descanso desde la antesis hasta su senescencia de la flor, en total cada

flor fue observada en promedio por hora 30 min y por 4.5 horas al día. Considerando la información previa acerca de su longevidad floral, las flores de cada sexo fueron observadas en promedio durante 90 a 112.5 horas (Mandujano *et al.* 1996). Se realizó la observación de los diferentes visitantes que llegaban a las flores de *O. robusta*, se registró el número de visitas y fueron identificadas con la ayuda de un especialista de la UAM Xochimilco, M. en B. Esteban Omar Munguía Soto, y con la ayuda de la aplicación Naturalista. Con los datos obtenidos se calcularon las frecuencias de visita por género y las diferencias de visita por género entre sexos se analizaron con un GLM con distribución Poisson (Crawley, 1993; Devore, 2008), y para identificar las diferencias de los visitantes y el horario de visita por sexo y entre sexos se analizaron los datos con una prueba de χ^2 con tablas de contingencia y una prueba de residuos ajustados (Martínez-Peralta, 2007) los datos se analizaron con el paquete R versión 3.6.1 (R Development Core Team,2019). Para comparar la frecuencia de visita de los diferentes visitantes florales entre los diferentes sexos se realizó una red de interacción con el paquete Bipartite (Dormann *et al.*, 2008) y se tomaron dos parámetros de esta red: el anidamiento, mide el ordenamiento de la red clasificando a las especies involucradas como generalistas o especialistas, este parámetro toma valor entre 0 (red sin anidamiento/especies generalistas) y 100 (anidamiento perfecto/especies especialistas) (Jordano *et al.*, 2009) y la modularidad, esta describe el grado de interacción entre la especie vegetal y los visitantes florales y toma valores entre 0 (nula modularidad) y 1 (alta modularidad) (Olesen *et al.*, 2007), estos parámetros y la red se analizaron con el paquete R versión 3.6.1 (R Development Core Team,2019).

V. RESULTADOS

5.1. Fenología reproductiva

De los 245 individuos censados de *O. robusta* sólo 79 fueron reproductivos, de los cuales 33 (42%) fueron femeninos y 46 (58%) fueron masculinos, estableciendo una relación de 1.39 individuos masculinos por cada individuo femenino (1.39:1). El periodo reproductivo de esta población comenzó en marzo y finalizó en julio del 2019. La floración a nivel poblacional fue primaveral, con un pico máximo de producción a mediados de marzo, con una duración aproximada de cinco a ocho semanas, y el declive de estas estructuras ocurrió a mediados del mes de abril, y de manera aislada se dio la producción de dos flores en agosto (en plantas masculinas). La fructificación también fue primaveral, a mediados de abril se observó la mayor producción de frutos y su maduración ocurrió a mediados de junio, lo que indica que los frutos tardan aproximadamente ocho semanas en madurar (Fig. 5a y b).

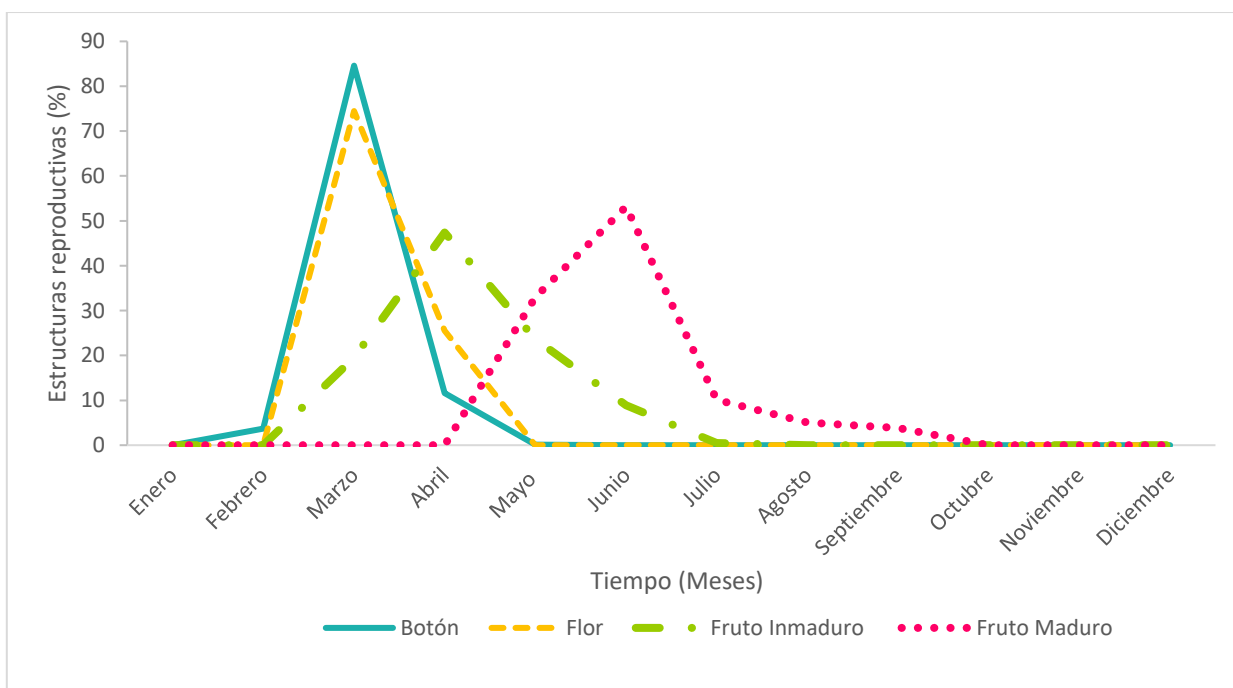


Figura 5. a) Fenología reproductiva de *Opuntia robusta* durante el periodo reproductivo de enero a diciembre del año 2019.

El periodo de floración de las plantas masculinas ocurrió de febrero a mayo, presentando un pico en marzo (Fig. 5b). Los pericarpelos permanecieron en las plantas aproximadamente cuatro semanas después de que se cerraron las flores, pasado este tiempo se deshidrataron y colapsaron (fruto abortado).

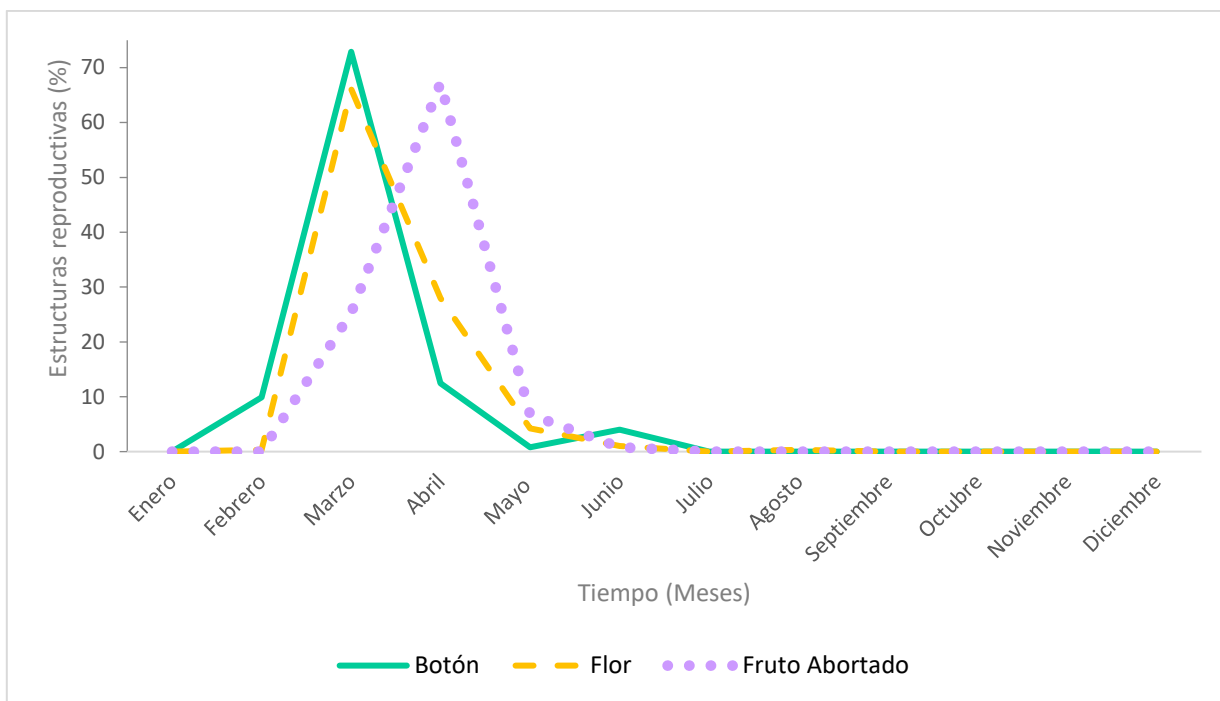


Figura 5. b) Fenología reproductiva de las plantas masculinas de *Opuntia robusta* ($n= 46$). Botones (línea continua) ($n= 3062$), flores ($n= 591$) y frutos abortados ($n= 2185$). Datos de la temporada reproductiva de enero a diciembre del 2019.

Por otro lado, las plantas femeninas presentaron su pico de floración a mediados de marzo y finalizó hacia la tercera semana de abril, lo que indica que este periodo dura aproximadamente cinco semanas. La formación de los frutos inició a mediados de abril y el pico de su maduración ocurrió a mediados de junio, por lo que la maduración de los frutos tarda aproximadamente ocho semanas (Fig. 5c)

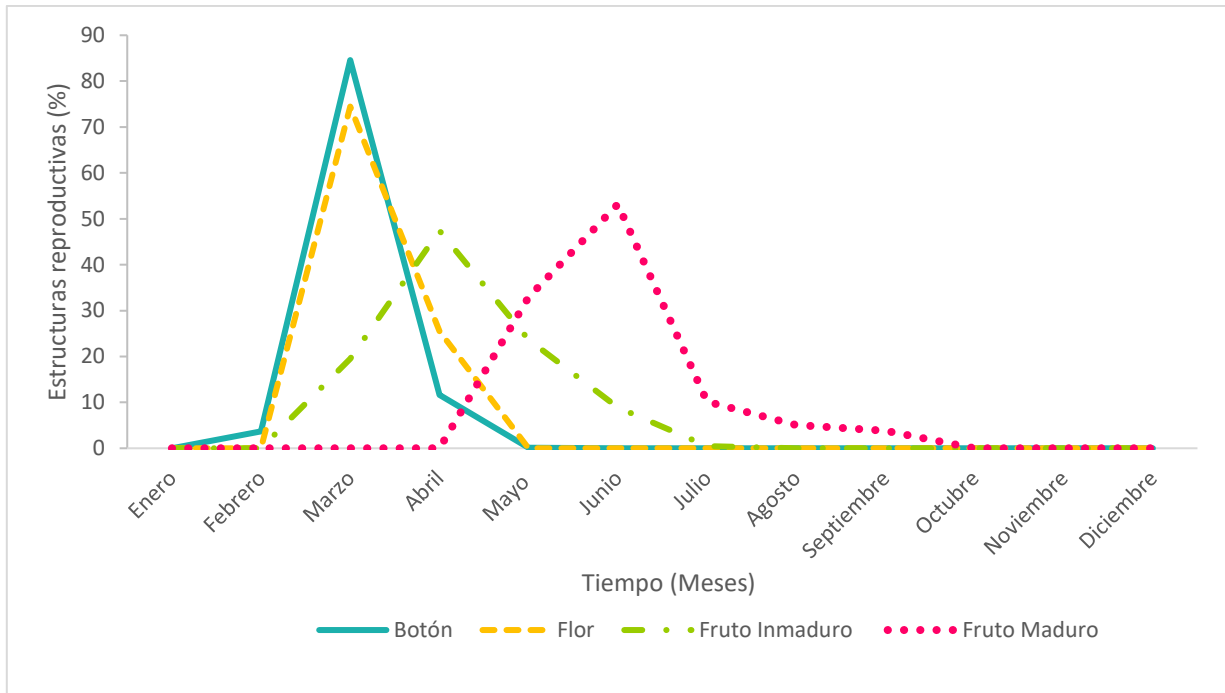


Figura 5. c) Fenología de las plantas femeninas de *Opuntia robusta* ($n= 33$). Líneas: Botones ($n= 928$), flores ($n= 197$), frutos inmaduros ($n= 1812$) y frutos maduros ($n= 83$). Datos de la temporada reproductiva de enero a diciembre del 2019

En el registro de la fenología se contabilizaron 197 flores femeninas y 591 flores masculinas, lo que indica que la proporción sexual a nivel flor está sesgada a masculinas, ya que por cada flor femenina se producen 3.04 flores masculinas. La frecuencia de producción de flores entre ambos sexos difirió significativamente ($\chi^2= 208.5$, $g.l.=1$, $p< 0.001$), esta fenofase fue más extensa y abundante en las plantas masculinas.

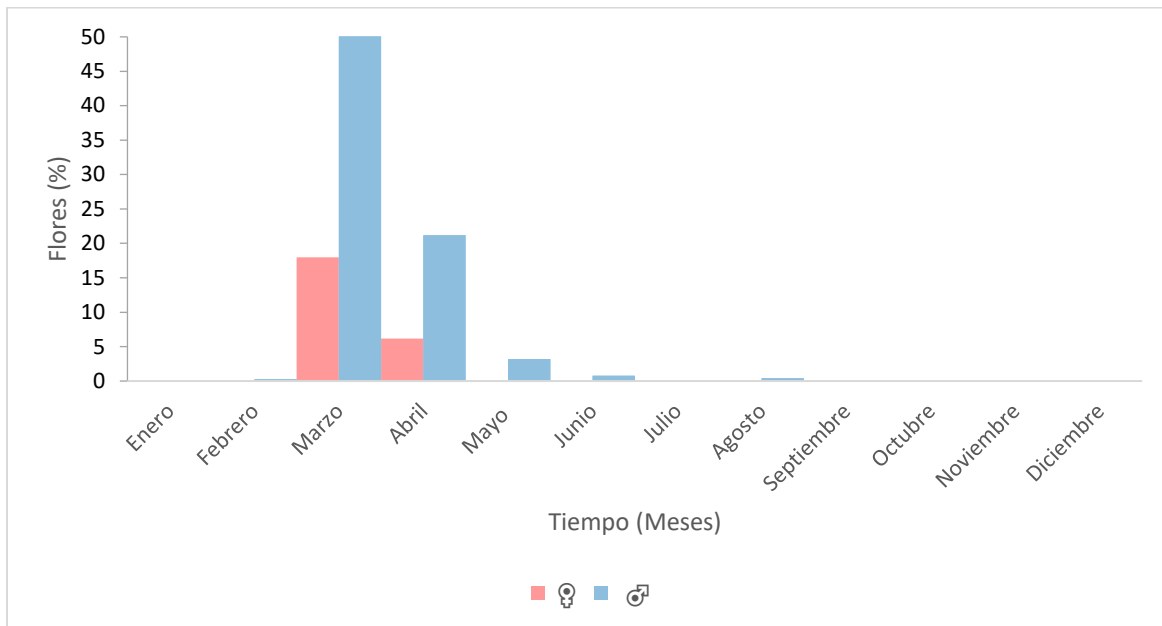


Figura 6. Frecuencia relativa acumulada de la producción de flores de *Opuntia robusta* entre plantas femeninas ($n= 33$) y plantas masculinas ($n= 46$). Datos de la temporada reproductiva de enero a diciembre del 2019.

La fructificación difiere significativamente entre ambos sexos ($\chi^2 = 590.6$, $g.l.=1$, $p < 0.001$), son las plantas femeninas las que producen una mayor cantidad de frutos, y además la duración de esta fenofase en este sexo, abarcó desde el mes de marzo hasta el mes de agosto (Fig. 6), mientras que para las plantas masculinas el desarrollo de frutos se detiene en la fenofase de fruto abortado, la cual abarcó desde el mes de marzo hasta el mes de junio. La iniciación de frutos ocurrió al mismo tiempo para ambos sexos, esto se debe a que en las plantas masculinas el periodo de vida de los pericarpelos desde el momento en el que se cierra el perianto es de aproximadamente un mes y en las plantas femeninas estos se forman cuatro semanas después de que cierra el perianto, y para ambos sexos la fructificación inicial coincidió en los meses de marzo a junio (Fig. 5a).

5.1.1. Sincronía reproductiva

De acuerdo con el índice de Mahoro (2002), la sincronía floral entre los sexos fue $S_i = 0.7422$, lo que indica una sincronía reproductiva alta entre los individuos femeninos y masculinos en la población estudiada.

El valor de sincronía floral junto con el patrón de floración nos indica que es de tipo cornucopia, la cual se caracteriza por una gran producción de flores durante pocas semanas al año y con alta sincronía reproductiva.

Por otro lado, de acuerdo con el índice de Marquis (1988) la sincronía floral para las plantas femeninas fue de $S = 0.582$, lo que indica que las plantas femeninas presentan una sincronía media dentro de la población, mientras que, la sincronía floral para las plantas masculinas fue mayor ($S = 0.716$).

5.2. Morfometría floral y comparación de parámetros morfométricos entre sexos

De los 12 parámetros morfométricos considerados (Tabla 2), dos no mostraron diferencias significativas entre sexos; diámetro del perianto (Fig. 7) y diámetro del pericarpelo (Fig. 7), por lo que se sostiene que estos parámetros no distinguen a las flores entre los dos sexos de *O. robusta*. Los nueve parámetros morfométricos restantes mostraron diferencias significativas como la altura de la flor indicando que las flores femeninas fueron más grandes que las flores masculinas (Fig. 2e y 8, Tabla 2), la longitud del estigma (Fig. 8) la distancia entre las anteras y el estigma (Fig. 8), el estigma de las flores femeninas presentó un mayor tamaño que el de las masculinas y las anteras tuvieron una mayor distancia con respecto del estigma en comparación con las flores masculinas (Tabla 2 y 3), número de lóbulos del estigma (Fig. 2e y 8) los estigmas de las flores femeninas en promedio presentaron más lóbulos que los de las flores masculinas (Tabla 2), la longitud (altura) del estilo (Fig. 7) esta estructura fue más alta en las flores masculinas que en las femeninas (Tabla 2), el diámetro polar y el diámetro ecuatorial de la cámara ovárica (Fig. 7) en promedio estos dos parámetros fueron mayores en las flores femeninas que en las masculinas (Tabla 2), la altura del estambre más alto (Fig.7) los estambres de las flores masculinas fueron en promedio más altos que los de las flores femeninas (Tabla 2), y número de estambres (Fig. 8), las flores masculinas presentaron en promedio más estambres que las flores femeninas (Tabla 2). En cuanto a los óvulos, las flores femeninas fueron las únicas que los presentaron (Fig. 2e). Por lo tanto, este sería un parámetro exclusivo a las flores femeninas de *O. robusta* (Fig. 9a y b). Las diferencias mostradas en los valores de estos parámetros indican que la morfología floral permite diferenciar los dos morfos florales de *O. robusta* (Fig. 2e).

Tabla 2. La morfometría floral de las flores femeninas de *Opuntia robusta* se determinó en una muestra de 77 flores obtenida de 30 individuos diferentes (columnas rosas), mientras que la morfometría floral de las flores masculinas se determinó de una muestra de 91 flores obtenida de 30 individuos diferentes (columnas azules). e.e. = error estándar. Los parámetros en negritas son los que presentan diferencias significativas.

Parámetro	$\bar{x} \pm$ e.e.	Intervalo (min. - máx.)	$\bar{x} \pm$ e.e.	Intervalo (min. - máx.)	Comparación entre sexos
**Altura de la flor (mm)	55.25 \pm 1.85	34.29 - 92.63	48.16 \pm 0.724	30.52-62.6	($t= 4.84, g.l.= 172 p< 0.001$)
Diámetro del perianto (mm)	35.11 \pm 0.99	20.23 - 45.87	34.4 \pm 0.72	19.45-50.18	($t= 0.19, g.l.= 172, p= 0.849$)
Diámetro del pericarpelo (mm)	25.30 \pm 0.76	17.68 -49.19	23.39 \pm 0.343	13.45-32.93	($t= 2.51, g.l.= 172, p= 0.013$)
**Longitud del estigma (mm)	6.91 \pm 0.24	1.8 - 10.26	2.43 \pm 0.133	0-5.31	($t= 17.63, g.l.= 172 p< 0.001$)
**Número de lóbulos	10.18 \pm 0.29	6 – 12	0.723 \pm 0.15	0-6	($\chi^2=843.81, g.l.= 172 p< 0.001$)
**Altura del estilo (mm)	14.61 \pm 0.34	10.26 - 23.13	18.48 \pm 0.372	5.82-23.75	($t= 9.67, g.l.= 172 p< 0.001$)
**Diámetro polar de cámara ovárica (mm)	11.43 \pm 0.63	3.94 - 26.43	1.7 \pm 0.22	0-6.58	($t= 16.88, g.l.= 172 p< 0.001$)
**Diámetro ecuatorial de cámara ovárica (mm)	7.28 \pm 0.27	3.57 - 10.92	1.16 \pm 0.16	0-7.07	($t= 20.93, g.l.= 172 p< 0.001$)
**Distancia entre antera y estigma(mm)	1.47 \pm 0.18	0 - 6.03	0.78 \pm 0.15	0-6.76	($t= 3.43, g.l.= 172, p< 0.001$)
**Altura de estambres (mm)	9.31 \pm 0.31	5.6 - 18.73	12.75 \pm 0.36	0.91-22.21	($t= 8.80, g.l.= 172 p< 0.001$)
**Número de estambres	270.92 \pm 9.55	112 – 435	447.48 \pm 12.95	145-686	($\chi^2= 65.15, g.l.= 172 p< 0.001$)
Número de óvulos	512.33 \pm 36.38	127 – 957	0	0	-

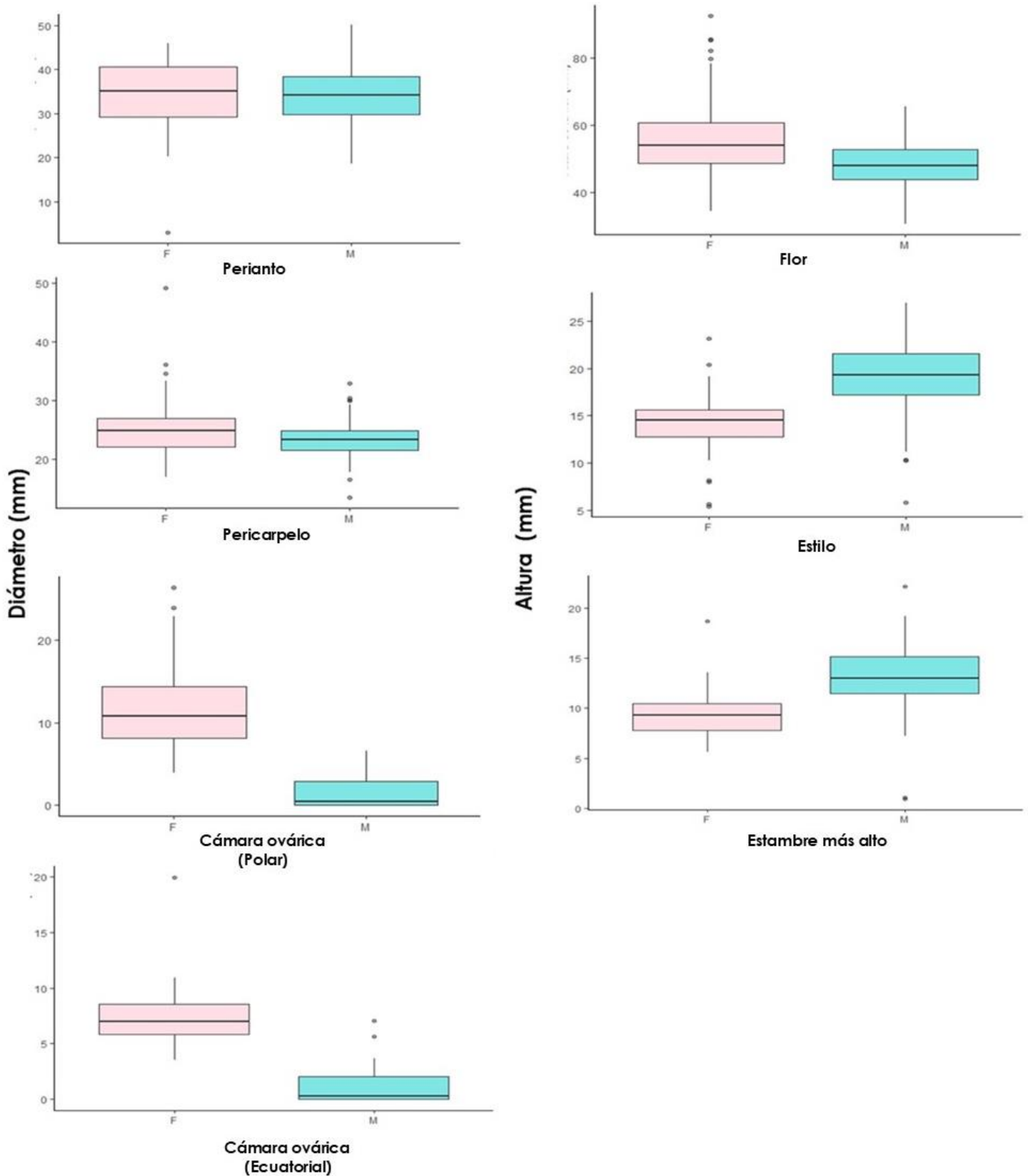


Figura 7. Distribución de diferentes parámetros morfométricos entre las flores femeninas y masculinas de *Opuntia robusta*, donde F (cajas rosas) corresponden a las medidas de las flores femeninas y M (cajas azules) corresponden a las medidas de las flores masculinas

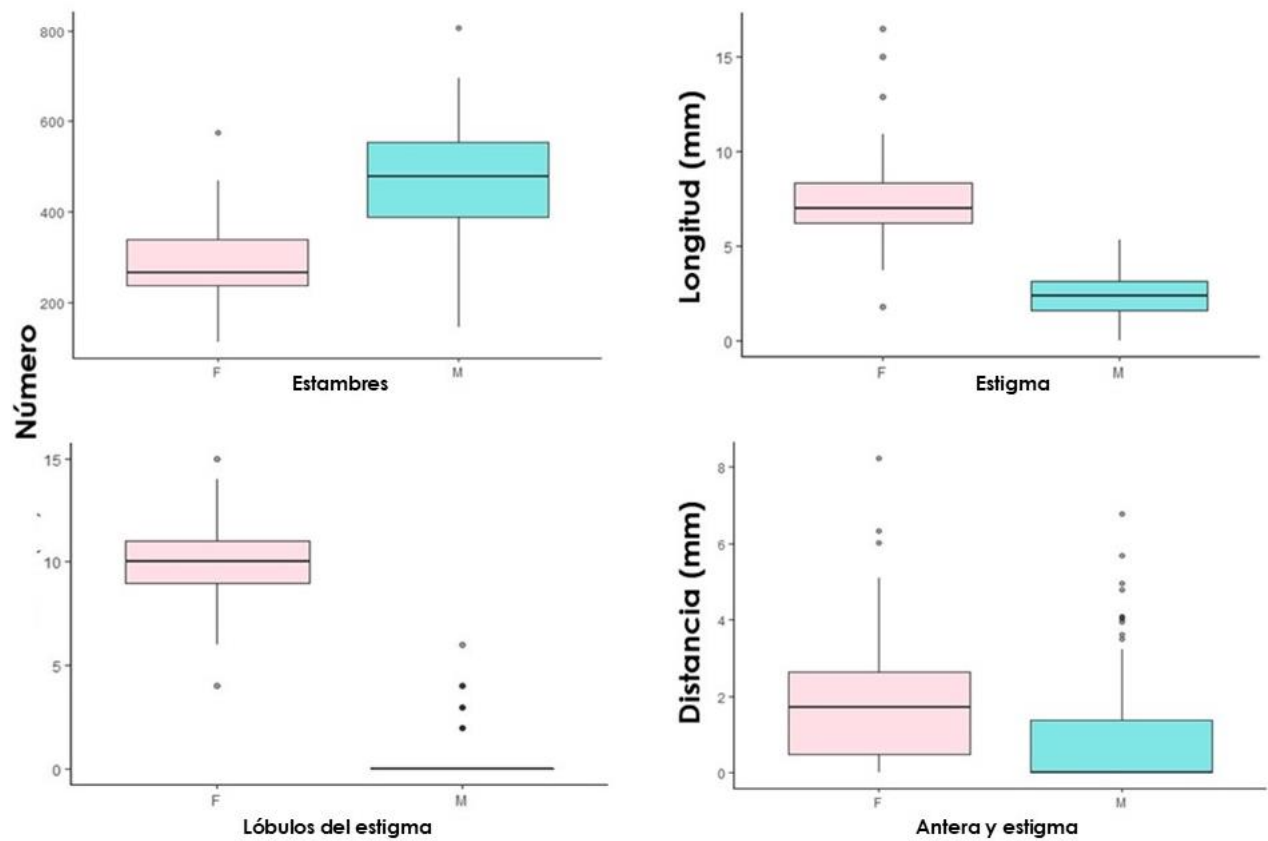


Figura 8. Distribución diferentes parámetros morfométricos entre las flores femeninas y masculinas de *Opuntia robusta*, donde F (cajas rosas) corresponden a las medidas de las flores femeninas y M (cajas azules) corresponden a las medidas de las flores masculinas

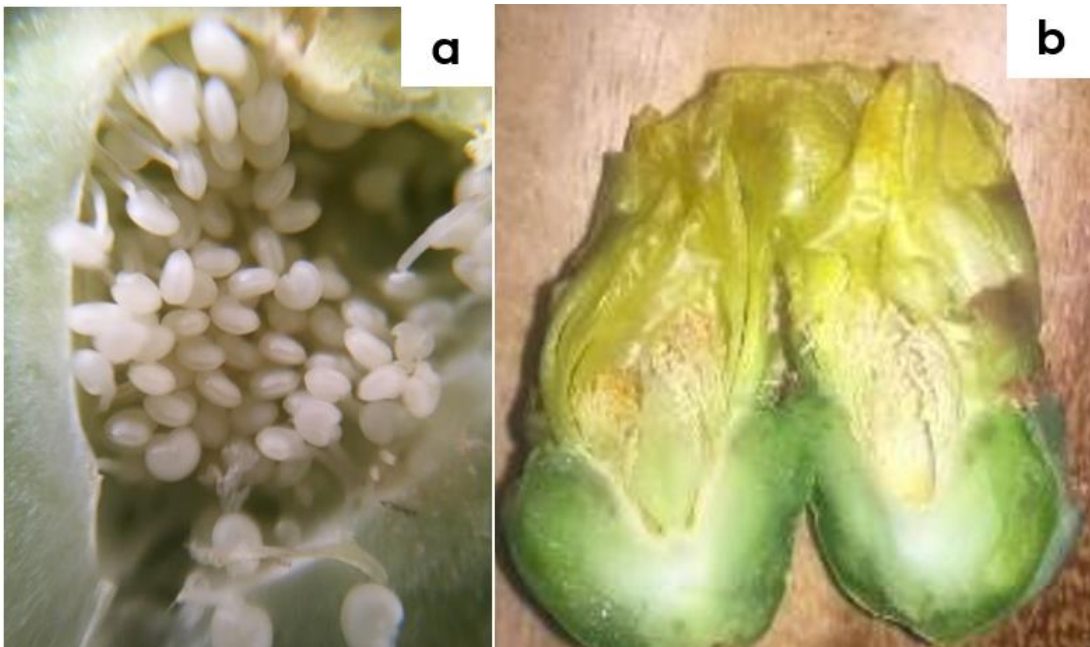


Figura 9. a. Corte longitudinal de ovario de flor femenina, se muestra la cámara ovárica con óvulos. **b.** Corte longitudinal de una flor masculina, esta no presentaba cámara ovárica.

Fotos: Mariana Paola Bravo Correa

El análisis de componentes principales (PCA) agrupó al 46.1% de la varianza mayor en el primer componente y 17.3% de la mayor varianza en el segundo componente. El PCA indicó la formación de dos grupos diferentes (un grupo por sexo) y en cada uno se señalan los parámetros morfométricos medidos que describen a las flores de cada sexo. Los parámetros que caracterizan o definen a las flores femeninas son la mayor distancia entre las anteras y el estigma, número de óvulos, longitud del estigma, altura de la flor, diámetro del perianto y del pericarpelo, número de lóbulos del estigma y su longitud, diámetro ecuatorial y polar de la cámara ovárica, mientras que en a las flores masculinas son la mayor altura del estilo, altura y el número de los estambres (Fig. 10, 11, y Tabla 3).

Tabla 3. Parámetros morfométricos de las flores femeninas y masculinas de *Opuntia robusta* que explican de forma agrupada aproximadamente el 73% de la variación de las flores de acuerdo con el análisis de componentes principales

Parámetro morfométrico	Variación explicada (%)
Altura de la flor	45.97
Diámetro del perianto	17.76
Diámetro del pericarpelo	8.78

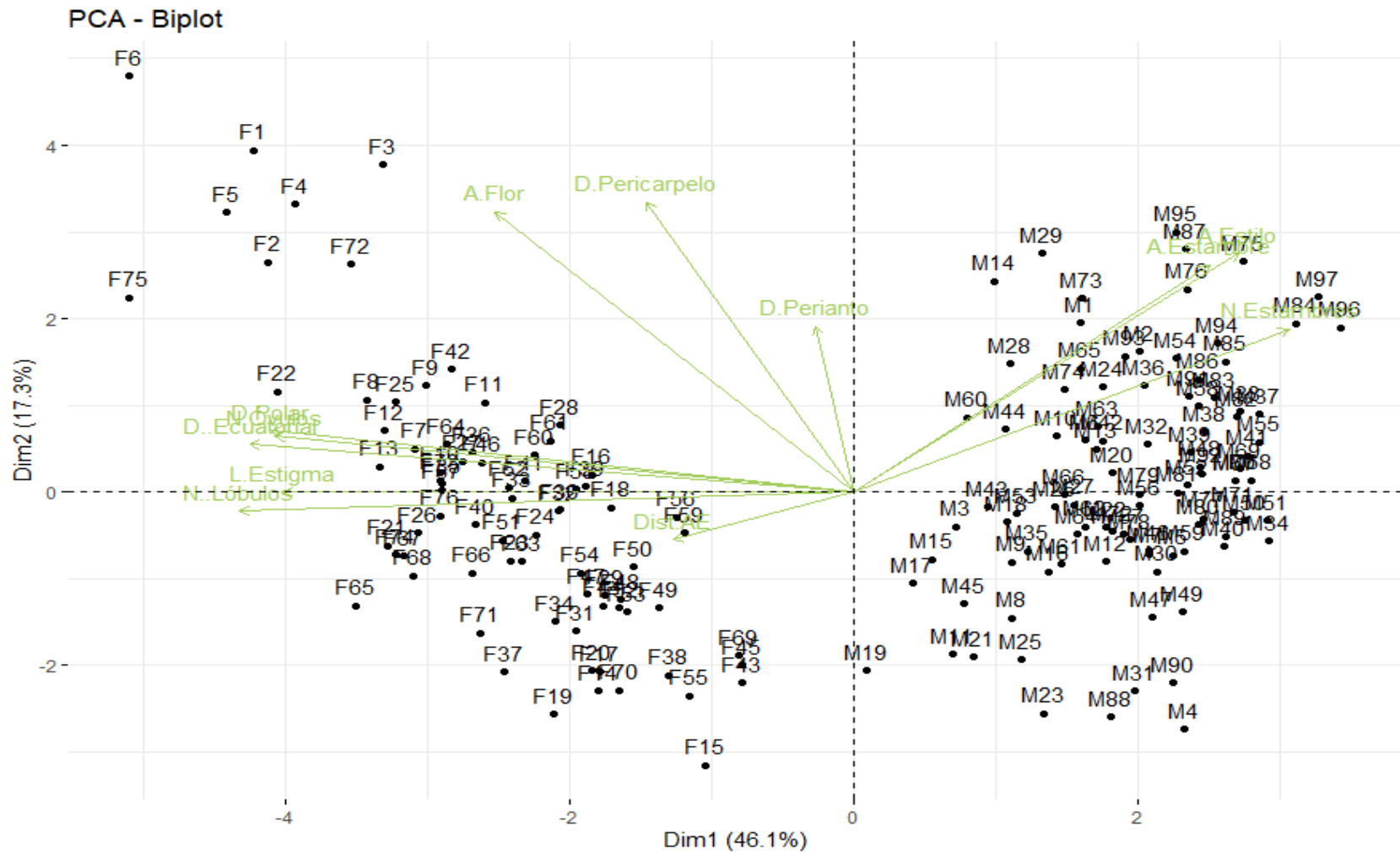


Figura 10. Análisis de componentes principales de los parámetros morfométricos que describen a las flores de los diferentes sexos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. A. Flor (altura de la flor); D. Perianto (diámetro del perianto); D. Pericarpelo (diámetro del pericarpelo); L. Estigma (longitud del estigma); N. Lóbulos (número de lóbulos del estigma); A. Estilo (altura del estilo); D. Polar (diámetro polar de la cámara ovárica); D. Ecuatorial (diámetro ecuatorial de la cámara ovárica); Distancia AE (distancia entre anteras y estigma); Al. Estambre (altura del estambre más largo); N. Estambres (número de estambres); N. Óvulos (número de óvulos).

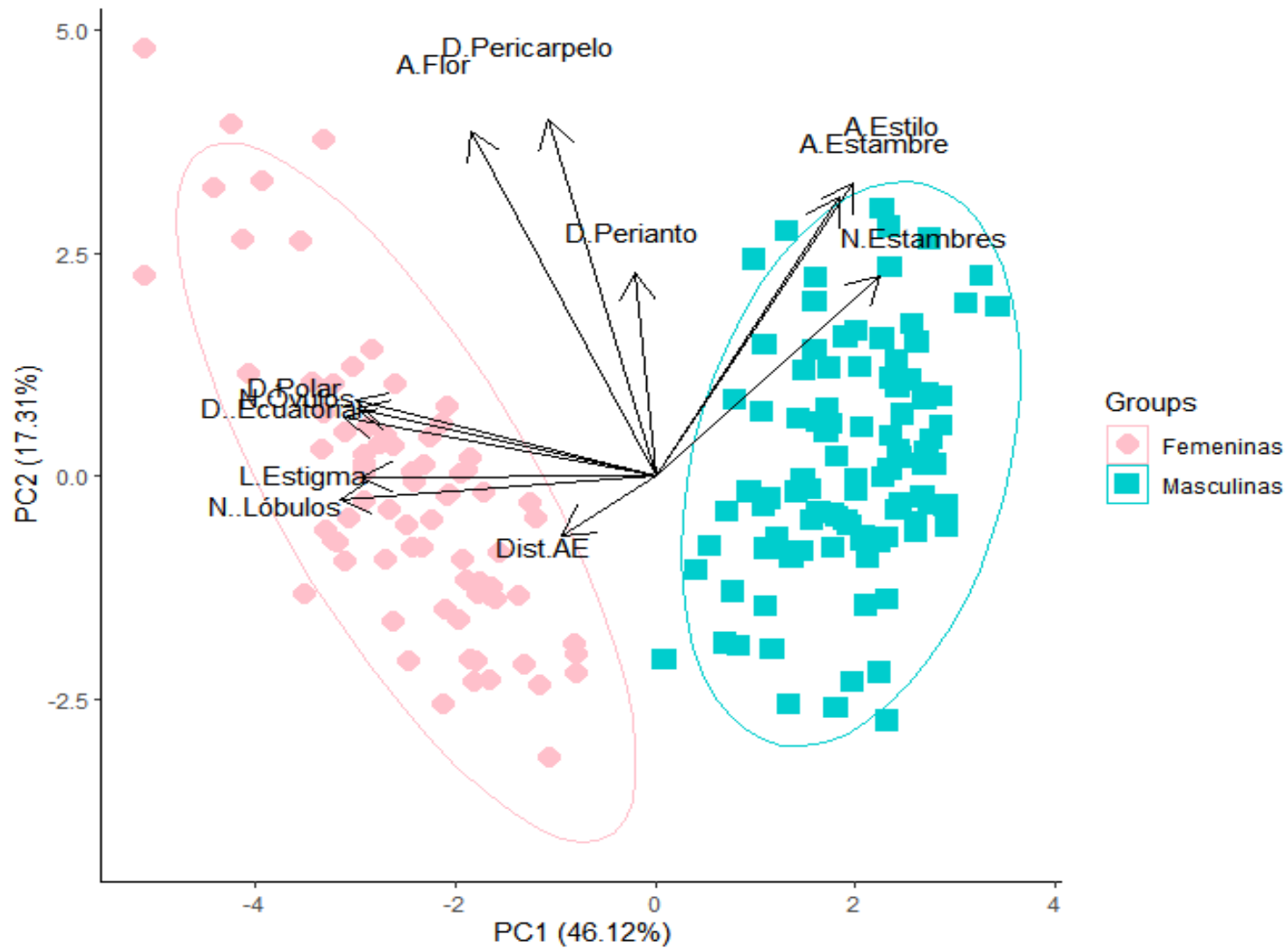


Figura 11. Análisis de componentes principales: grupos formados por las flores entre los diferentes sexos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. A. Flor (altura de la flor); D. Perianto (diámetro del perianto); D. Pericarpelo (diámetro del pericarpelo); L. Estigma (longitud del estigma); N. Lóbulos (número de lóbulos del estigma); A. Estilo (altura del estilo); D. Polar (diámetro polar de la cámara ovárica); D. Ecuatorial (diámetro ecuatorial de la cámara ovárica); Distancia AE (distancia entre anteras y estigma); Al. Estambre (altura del estambre más largo); N. Estambres (número de estambres); N. Óvulos (número de óvulos).

5.3. Producción de néctar

En cuanto a la producción de néctar se mostraron diferencias significativas en la cantidad total de esta recompensa durante su ciclo floral entre las flores de los diferentes sexos de *O. robusta* ($t= 3.33$, $g.l.= 40.37$, $p< 0.001$) (Fig. 12), son las flores femeninas las que producen una mayor cantidad (Tabla 4). Las flores produjeron néctar desde su antesis (10 h) y es en este en el único horario en el que las flores masculinas producen más que las femeninas (Tabla 4), y dejaron de producirlo dos horas antes de su senescencia o cierre (16 h), y el pico de producción de esta recompensa para ambos sexos es a las 12 h (Tabla 3).

Tabla 4. Cantidad promedio de néctar producido por sexo durante el ciclo floral de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, 2019 y 2020.

Sexo/Horario	10:00	12:00	14:00	16:00
Femeninas	1.39±0.21 µl	3.56±0.45 µl	1.67±0.27 µl	0.19±0.03 µl
Masculinas	1.43±0.16 µl	1.47±0.19 µl	0.48±0.07 µl	0.10±0.04 µl

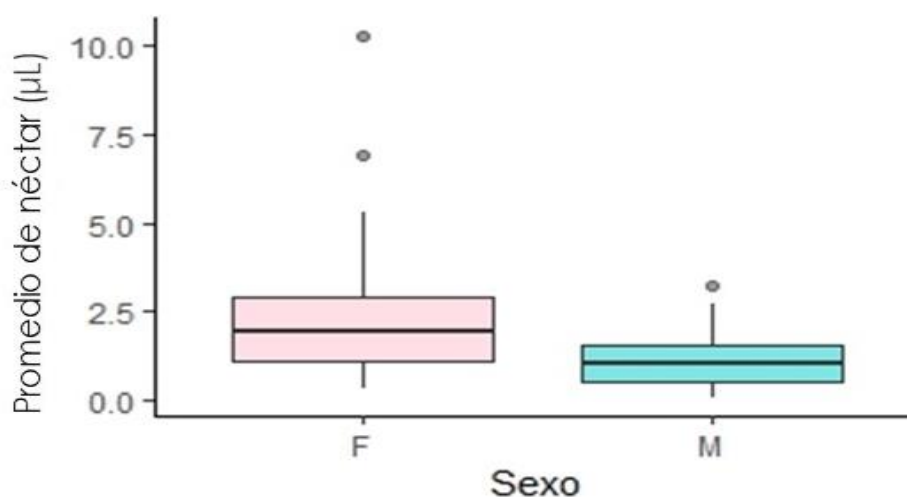


Figura 12. Comparación entre las cantidades (µL) de néctar total producido por las flores femeninas y masculinas de *Opuntia robusta*. F: néctar producido por las flores femeninas (µL); M: néctar producido por las flores masculinas (µL).

5.4. Sistema de apareamiento

5.4.1. Relación polen/óvulo

En promedio cada flor femenina produjo 471.82 (e.e ± 26.76) óvulos ($n= 76$), y las flores masculinas ($n= 55$) en promedio produjeron 989 064 (e.e $\pm 119 395$) granos de polen. Por lo tanto, la relación polen/óvulo (P/O) fue de 2096.2 (e.e $\pm 119 395$), el valor P/O estimado en esta población se encuentra muy por debajo del valor para un sistema de apareamiento xenógamo y es mayor a uno xenógamo facultativo de la clasificación propuesta por Cruden (1977). El P/O de *O. robusta* fue dos veces menor al de una especie xenógama, y está sugiriendo que los individuos pueden generar progenie a través del entrecruzamiento y si no tuvieran mecanismos para evitar la autofecundación, es decir que se trata de una especie dioica, podrían formar progenie por autocruza (Tabla 5). Sin embargo se recalculó este valor en la asignación de granos de polen por óvulo, ya que hay un excedente de flores masculinas contra las femeninas, estableciéndose una relación de 3.04:1 flores, en esta relación a cada óvulo le corresponden 6372.55 (e.e $\pm 119 395$) granos de polen (Tabla 6).

Tabla 5. Características florales utilizadas para la determinación del sistema de apareamiento y el cálculo de la relación polen-óvulo de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, 2019 y 2020. e.e.= error estándar.

Característica floral	$\bar{x} \pm e.e.$	Intervalo (min. - máx.)
Óvulos por flor	471.82 \pm 26.76	127 – 957
Granos de polen por flor	989 063.9 \pm 119 395	203 000 – 4 708 845
Relación polen/óvulo	2096.2 \pm 119 395	-

Se encontraron diferencias significativas ($\chi^2=1524$, $g.l.=18$, $p < 0.001$) en la cantidad de granos de polen producidos entre las flores de los individuos masculinos ($n= 19$) (Tabla 7, Anexos) y en cuanto a los óvulos no se encontraron diferencias significativas ($\chi^2=200.97$, $g.l.=18$, $p= 0.033$) en la cantidad de óvulos producidos entre las flores de los individuos femeninos ($n= 19$) (Tabla 7, Anexos).

Tabla 6. Características florales utilizadas para la determinación del rango de producción de óvulos y granos de polen a nivel flor de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. 2019 y 2020. e.e. = error estándar.

Característica floral	$\bar{x} \pm e.e.$	Intervalo (min. - máx.)
Óvulos por flor	471.82 \pm 26.94	127 – 957
Granos de polen por flor	989 064 \pm 66 227.8	203 000 – 4 708 845
Granos de polen por tres flores	3006754.25 \pm 156 528	203 000 – 4 708 845
Relación polen/óvulo	6372.55 \pm 119 395	

Tabla 7. Características florales utilizadas para la determinación del rango de producción de óvulos y granos de polen entre las flores de los individuos de ambos sexos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. 2019 y 2020. e.e = error estándar.

Característica floral	$\bar{x} \pm e.e.$	Intervalo (min. - máx.)
Óvulos por flor	464 \pm 51	233 – 897
Granos de polen por flor	1023667 \pm 178562	267267 – 2820483

La producción de semillas en promedio fue de 300.94 (e.e. ± 14.71) esto indica que en promedio sólo el 57.58% de los óvulos es fecundado y se convierten en semillas. En cuanto a la formación de semillas entre los frutos las plantas femeninas ($n= 16$) no se encontraron

diferencias significativas ($\chi^2 = 96.27$, $g.l. = 15$, $p = 0.05$), en promedio el número de semillas formadas entre frutos fue de 306.94 (e.e. ± 22.38) (Tabla 8, Anexos).

Tabla 8. Promedio de semillas producidas entre los frutos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. 2019. e.e. = error estándar.

Característica	$\bar{x} \pm e.e.$	Intervalo (min. - máx.)
Semillas por fruto	306.94 \pm 22.38	132 – 484

5.4.2. Viabilidad del polen

El porcentaje de viabilidad de los granos de polen de *O. robusta* evaluado con la técnica de tinción de Alexander fue de 91.8% (e.e. ± 1.04) (Fig. 13), es decir, de los 989 064 granos de polen que en promedio tiene una flor masculina aproximadamente 907 762.8 son viables, y de los 2096.2 granos de polen que le corresponden a cada óvulo, sólo 1 924 son viables (Tabla 5).



Figura 13. Granos de polen de *Opuntia robusta* teñidos con reactivo de Alexander observados en un microscopio óptico a 10 \times . Granos de polen de con citoplasma de coloración morada-rojiza y exina en verde indican polen viable mientras la coloración azul o verde indica polen inviable, ya que solo se tiñe la exina, no el citoplasma.

Foto: Mariana Paola Bravo Correa.

5.5. Visitantes florales

En total se registraron 13 morfoespecies como visitantes florales entre ambos morfos sexuales de *O. robusta*. De las 13 especies visitantes, nueve pertenecían a la superfamilia Apoidea: *Apis mellifera*, *Ashmeadiella opuntiae*, *Augochlora* sp., *Augochlorella* sp., *Bombus* sp., *Ceratina* sp., *Diadasia* sp., *Lasioglossum* sp. y *Melissodes* sp. Se observaron especies de escarabajos: *Euphoria basalis*, y otra morfoespecie perteneciente al orden Coleoptera que no pudo ser identificada a mayor detalle; también se observaron una especie de lepidoptero y una especie de colibrí perteneciente a la familia Trochilidae (presente sólo en flores femeninas) (Fig. 14 y 15).

La frecuencia absoluta de visitas entre ambos sexos de las plantas de *O. robusta* tuvo diferencias significativas ($\chi^2 = 1823$, *g.l.* = 12 $p < 0.001$). El promedio de visitas por flor fue de 44.75 visitas, particularmente las flores masculinas ($n = 22$) recibieron un total de 1,219 visitas, lo que indica que en promedio cada flor fue visitada 55.4 ± 3.34 veces, mientras que las flores femeninas ($n = 22$) recibieron un total de 750 visitas, lo que indica que cada flor en promedio fue visitada 34.1 ± 3.82 veces. Al realizar la comparación se observó que las flores masculinas recibieron más visitas y dos visitantes más que las flores femeninas, como el visitante del orden Lepidoptera y el coleóptero *Euphoria basalis* (Fig. 14 y 15) y entre ambos sexos cada flor recibió aproximadamente 44.75 ± 2.98 visitas.

Las flores de *O. robusta* recibieron visitas desde el inicio de su apertura (10:00-10:30 h), y presentaron una mayor actividad entre las 11:30 y las 12:30 h (Fig. 14), la actividad de visita disminuyó conforme avanzaba la tarde.

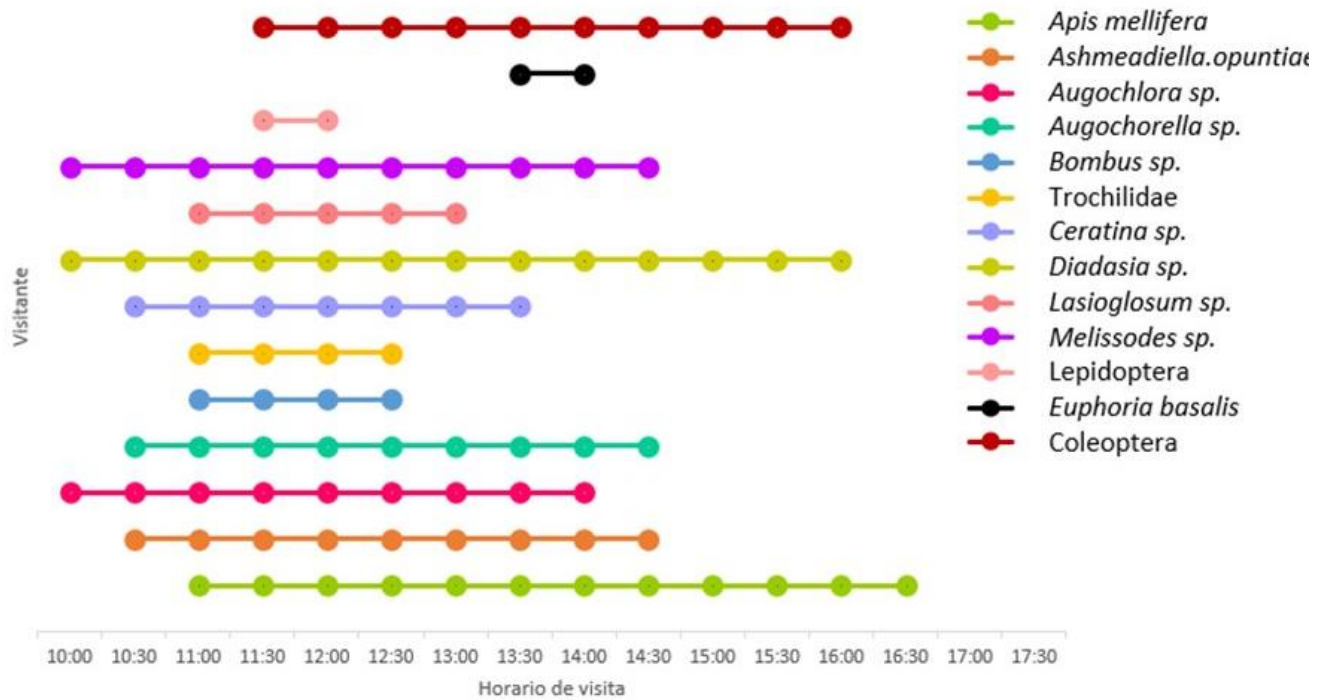


Figura 14. Horario de presencia de los diferentes visitantes florales en las flores de ambos sexos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Datos de las temporadas reproductivas del 2019 y 2020.

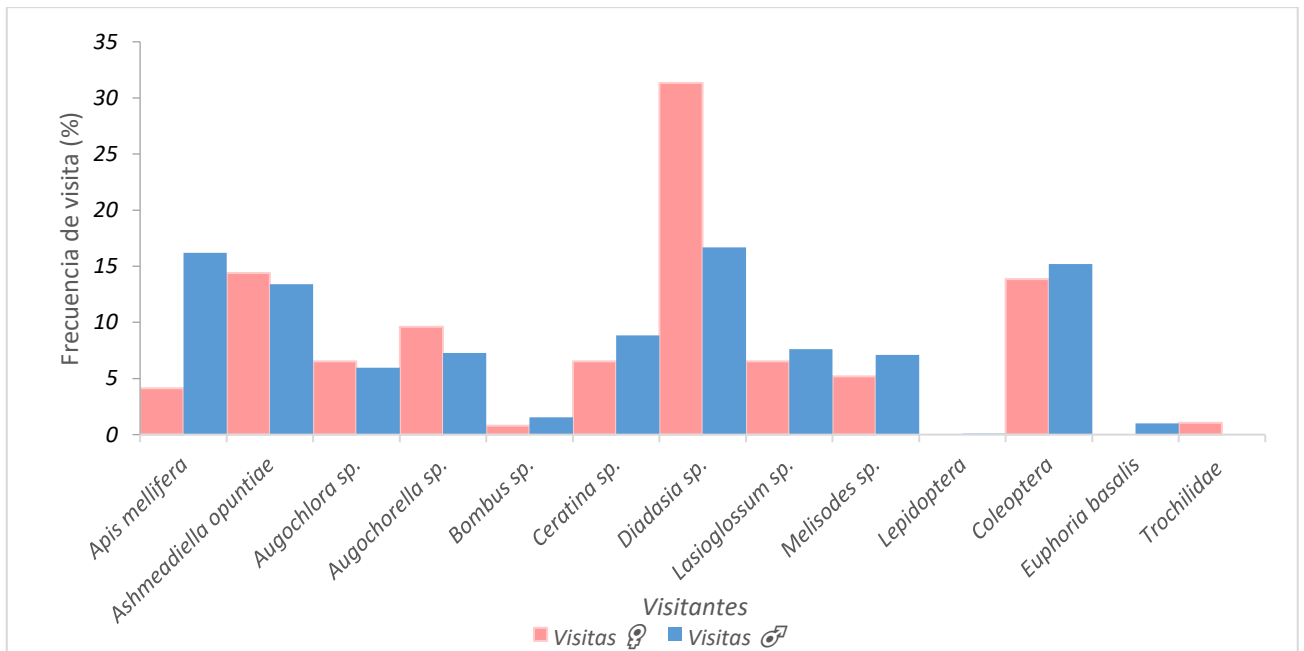


Figura 15. Frecuencia absoluta de visitas de los diferentes visitantes florales entre plantas femeninas y plantas masculinas de *Opuntia robusta*.

De acuerdo con el análisis de las tablas de contingencia se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de visitas de los distintos visitantes florales a lo largo del día en las flores masculinas ($\chi^2= 101.87$, $g.l.= 88$ $p < 0.001$) y en las flores femeninas ($\chi^2= 101.87$, $g.l.=80$ $p < 0.001$). En las flores de ambos sexos se determinó con los residuos ajustados las frecuencias significativas de valor positivo y negativo ($|R| > z= 1.96$), en las flores masculinas se mostraron diferencias significativamente menores ($p < 0.0001$) a lo esperado en la frecuencia de visitas de *Apis mellifera* de las 10:00 h a 12:00 h, *Augochlorella* sp. de las 12:00 a 14:00 h, *Ceratina* sp. a las 14:00 h, *Diadasia* sp. a las 13:00 h, *Lasioglossum* a las 10:00 h y 14:00 h, *Melissodes* sp. a las 13:00 h y en los individuos pertenecientes al orden Coleoptera a las 13:00 h. Los visitantes en los que se mostraron diferencias significativamente mayores en la frecuencia de visitas ($p < 0.0001$) fueron *Apis mellifera* de las 13:00 a las 15:00 h, *Augochlora* sp. 11:00 h, *Bombus* sp. a las 12:00 h, *Melissodes* sp. a las 10:00 h, los individuos del orden Coleoptera a las 10:00 h y en *Euphoria basalis* a las 14:00 h. En el caso de las flores femeninas los visitantes florales que mostraron diferencias significativamente menores en la frecuencia de visitas ($p < 0.0001$) fueron *Ashmeadiella opuntiae* a las 14:00 h, *Augochlorella* sp. a las 13:00 h, *Diadasia* sp. a las 11:00 h, y los organismos del orden Coleoptera a las 11:00 h, y los organismos del orden Coleoptera a las 11:00 h. mientras que los visitantes que mostraron diferencias significativamente mayores ($p < 0.0001$) fueron *Apis mellifera* a las 13:00 h, *Ashmeadiella opuntiae* a las 12:00 h, *Augochlorella* sp. a las 11:00 h, *Bombus* sp. a las 10:00 h, *Ceratina* sp. a las 10:00 h, *Diadasia* sp. a las 12:00 h y los organismos del orden Coleoptera a las 14:00 a 18:00 h.

La red de interacciones tuvo un valor de anidamiento NODF= 37.74 ($p < 0.001$) y un valor de modularidad de $M = 0.0923$ ($p < 0.001$), gráficamente señala que los visitantes que presentaron una mayor frecuencia de visitas para las flores de ambos sexos de *O. robusta* fue *Diadasia* sp., *Ashmeadiella opuntiae*. y los individuos del orden Coleoptera (Fig. 16), y la modularidad indicó que los visitantes florales más importantes para las plantas masculinas son *Apis mellifera*, *Bombus* sp., *Ceratina* sp. *Lasioglossum* sp., *Melissodes* sp., el visitante perteneciente al orden Lepidoptera, el escarabajo *Euphoria basalis* y los organismos pertenecientes al orden Coleoptera aún no identificados. Mientras que los visitantes florales más importantes para las flores femeninas son *Ashmeadiella opuntiae*., *Augochlora* sp., *Augochlorella* sp., *Ceratina* sp., *Diadasia* sp. y la especie de colibrí.

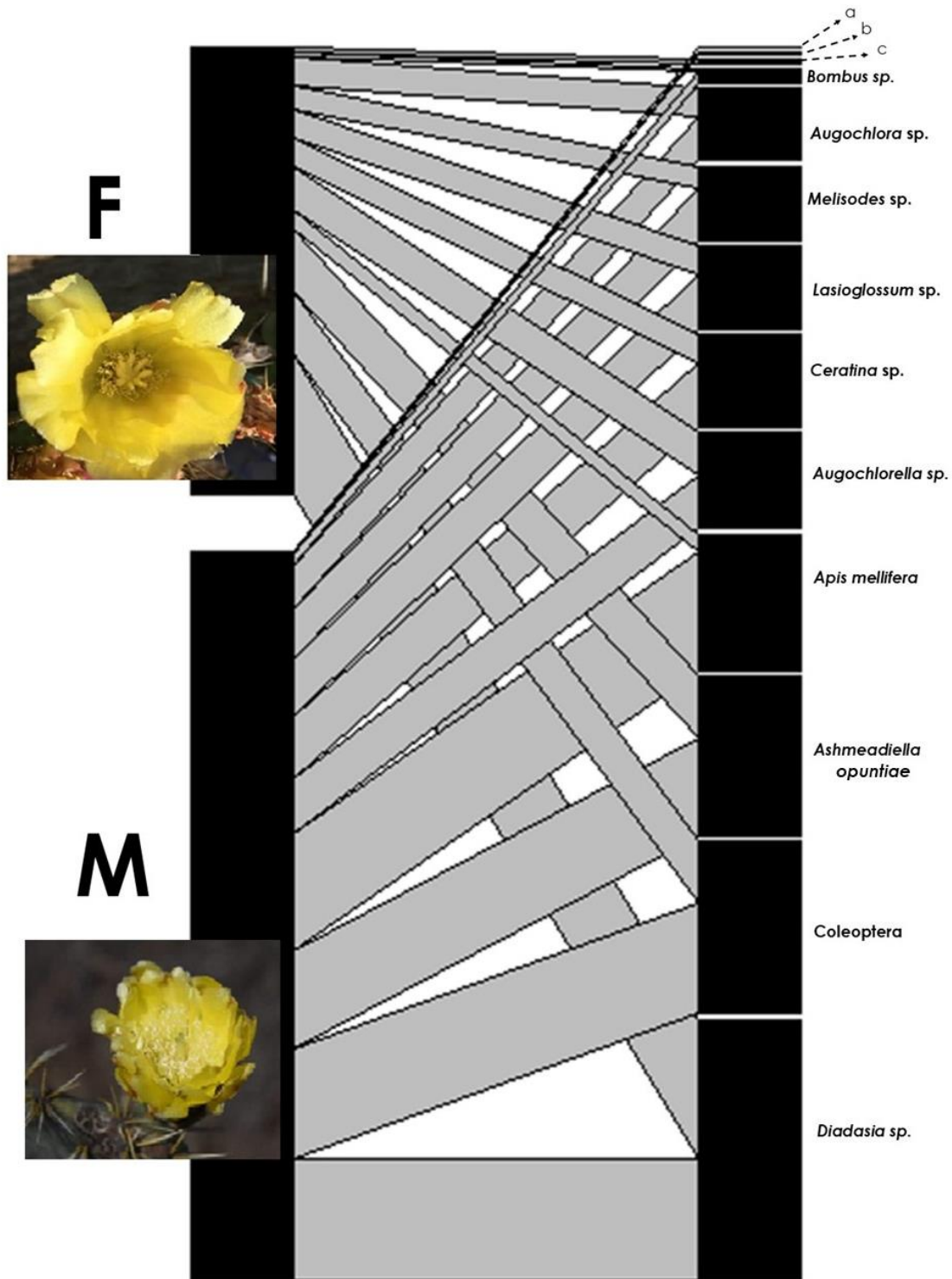


Figura 16. Red bipartita que muestra la interacción de los diferentes visitantes florales con las flores de los diferentes sexos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Donde es a: Trochilidae; b: Lepidoptera; c: *Euphoria basalis*. F: flores femeninas y M: flores masculinas.

VI. DISCUSIÓN

6.1 Efecto del dioicismo sobre la fenología reproductiva

Las plantas presentan una gran variación en sus sistemas de reproducción, y las cactáceas no son la excepción, la mayoría son hermafroditas (Orozco y Vázquez, 2013). No obstante, varias especies de angiospermas tienen funciones sexuales separadas a nivel de la flor, de la planta o de la población. En particular el dioicismo (i.e., plantas con flores femeninas y plantas con flores masculinas) es un sistema que se presenta en varias familias de forma independiente, lo cual se presupone como una adaptación (Barret y Hough, 2012; Orozco y Vázquez, 2013). En el *Opuntia* se han reportado tres especies con este sistema reproductivo, estas son *O. stenopetala*, *O. robusta* y *O. quitensis* (Del Castillo y Argueta, 2009). El sistema trioico se presenta en la cactácea columnar *Pachycereus pringlei* y *O. robusta*, o el sistema ginodioico, en *Coryphantha elephantidens* (Martínez, 2018; Martínez-Peralta y Martínez-Zavala, 2021) y *O. quimilo* (Díaz y Cocucci, 2003). La unisexualidad al parecer evolucionó de forma independiente varias veces dentro de la familia de los cactus, asemejándose a la condición que presentaban otras angiospermas (Mandujano *et al.*, 2010). Algunas teorías han tratado de explicar el origen de tal diversidad, esto a partir del hecho de que las plantas son sésiles, modulares, cosexuales y que, en el caso de las cactáceas dependen de vectores bióticos y de parejas compatibles para la reproducción exitosa (Mandujano *et al.*, 2010).

La duración e inicio de los periodos reproductivos de las cactáceas presentan diferentes variaciones entre sus fenofases como estrategias que les permiten incrementar sus probabilidades de éxito reproductivo (Mandujano *et al.* 2010), algunas cactáceas tienen periodos de floración menores a una semana, como las especies del género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012), o pueden presentar múltiples periodos de floración y fructificación a lo largo del año como *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.*,

2007), o periodos puntuales como en *Astrophytum ornatum* con dos periodos de floración y dos de fructificación (Zepeda *et al.*, 2017). También se han reportado periodos de floración muy amplios como *Stenocereus griseus*, este dura entre ocho y 12 meses, además presenta periodos de fructificación asincrónicos (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). En particular, para el género *Opuntia* existen variaciones en los periodos de floración de sus especies y se caracterizan por ser de larga duración (Reyes-Agüero *et al.*, 2006), *O. joconostle* florece por más de 20 semanas al año (Sánchez *et al.*, 1991), *O. stricta* florece por dos meses (Gimeno y Vilá, 2002), mientras que *O. olmeca* y *O. microdasys* florecen por un mes (Pérez-Cristiano *et al.*, 2002; Piña *et al.*, 2019).

El periodo de reproducción de *O. robusta* considerando ambos sexos se extendió por aproximadamente cinco meses, su floración fue primaveral y esta fenofase duró de seis a ocho semanas, es decir de mes y medio a dos meses, y se encuentra dentro del intervalo de tiempo y la estacionalidad de otras especies del género como *O. stricta* (Gimeno y Vilá, 2002) y *O. microdasys* (Pérez-Cristiano *et al.* 2002; Piña *et al.*, 2019), esta fenofase comenzó en la segunda semana de marzo y finalizó entre la segunda semana de mayo, este coincide con el reportado por Martínez-Ramos (2019). La floración suele estar asociada al incremento de la precipitación (9 a 20 mm) y temperatura (17.4°-19.6°C) (CONCYTEQ, 2008; Merkel, 2019), ya que los meses previos a esta fenofase registran la temperatura y precipitación promedio más bajas del año (CONCYTEQ, 2019). La floración de las plantas femeninas presentó una duración de cuatro a seis semanas, además la duración de esta fenofase es similar de las otras especies del género *Opuntia* que coexisten en el área de estudio; *O. cantabrigiensis*, *O. tomentosa* y *O. streptachantha* (Hernández-Peña, 2016; Martínez-Ramos, 2019), si bien, la duración de esta fenofase entre especies es similar, su inicio es

asincrónico, lo cual puede explicarse como una posible estrategia para prevenir o disminuir la competencia por polinizadores (Vaughton y Ramsey, 1998; Ashman, 2000).

La sincronía en la floración se reportó para *Baccharis dracunculifolia* por Espírito-Santo y colaboradores (2003). La especie también es una planta dioica pero pertenece a la familia Asteraceae, y se caracteriza por presentar diferencias en sus periodos reproductivos entre ambos sexos, las plantas masculinas inician la floración a nivel poblacional y se observa un incremento en la producción de flores en este sexo cuando inicia la floración de las plantas femeninas. Esto es similar a lo que pasa con *O. robusta* en la población coinciden los picos de floración entre ambos sexos y son las plantas masculinas las que inician la floración, lo que concuerda con lo reportado para otras especies dioicas (Purington y Schmitt, 1998; Abe, 2001). Entonces el dioicismo en la fenología de los diferentes sexos va a tener efecto en la variación en la duración de las etapas reproductivas, específicamente iniciar con la floración de plantas masculinas que proveen recursos (polen y néctar) y continuar con la floración sincrónica entre sexos. La estrategia permite incrementar las probabilidades de fecundación de óvulos y posteriormente la formación de semillas, aumentando la disponibilidad de gametos masculinos a partir de dos mecanismos: mayor disponibilidad de individuos masculinos reproductivos contra los femeninos, y con mayor cantidad de flores masculinas disponibles (Ashman, 2000; Abe, 2001; Case y Barrett, 2004). Así, la fenología compensa la baja disponibilidad de flores femeninas aprovechando la presencia de flores en las plantas masculinas, traslapando la duración de la floración femenina durante la parte de la floración masculina más abundante o vigorosa, una estrategia que favorece la polinización por mimetismo sexual (Ashman, 2000; Case y Barrett, 2004).

El patrón fenológico de la floración de *O. robusta* fue de tipo cornucopia ya que presentó una alta sincronía entre la floración de ambos sexos, y es similar al registrado por

Gentry (1974) en varias especies de la familia Bignoniaceae que se encuentran en zonas cercanas a los trópicos, para las cuales se demostró la ocurrencia de una secuencia estacional de floración como una estrategia fenológica. Esto es similar a lo ya mencionado en las diferentes especies de *Opuntia* que coexisten en la misma área de estudio, los periodos de floración entre ellas son consecutivos ocurriendo uno tras otro entre las diferentes especies. Estos presentan la misma duración, y entre ellas a su vez requieren de las mismas condiciones climáticas, pero entre especies hay asincronía en la floración de tal manera que sus picos de floración son diferentes (Martínez-Ramos, 2019) y dependen de la atracción diferencial de los polinizadores como recurso inmediato y limitado (Gentry, 1974).

Debido a la asignación de recursos y la ganancia de aptitud física (Obeso, 2002), el desarrollo de las funciones femeninas resulta más costosa que el desarrollo de las funciones masculinas, por lo cual, si las femeninas se desarrollaran antes que las masculinas disminuiría la formación de progenie (Abe, 2001; Obeso, 2002; Del Castillo y Argueta, 2009). Es por eso, que los pericarpelos de las plantas masculinas son abortados cuatro semanas después de la senescencia floral, porque la función de estas estructuras es principalmente la producción de gametos masculinos, el ahorro en el desarrollo de frutos de la función masculina es por lo que se considera menos costosa que la función femenina (Abe, 2001; Espírito-Santo *et al.*, 2003; Del Castillo y Argueta, 2009). También, el que las plantas masculinas sean las primeras en florecer se describe como una estrategia fenológica ya que esto permite un reconocimiento de los polinizadores hacia la planta y a las recompensas que ofrecen, a su vez favorece que los visitantes florales visiten a las flores femeninas (Del Castillo y González-Espinoza, 1988; Espírito-Santo *et al.*, 2003).

La formación de frutos ocurrió cuatro semanas después del desprendimiento del resto floral del pericarpelo, esta fenofase solo se presentó en las plantas femeninas, y los frutos

tardaron en madurar aproximadamente ocho semanas. Cuando maduraron se presentó un cambio en la coloración del pericarpelo de verde azulado a púrpura intenso, y el tiempo de maduración de los frutos está dentro del rango descrito para el género *Opuntia* (Kuti, 1992).

6.2 Respuesta de la morfometría floral ante el dioicismo

Diversos autores han encontrado que a partir de las variaciones en los sistemas reproductivos se presentan diferencias morfológicas en las flores por la disposición de los órganos reproductivos (Darwin, 1877; Ferrero 2009). La variación morfológica parece ser una respuesta a la presión que ejercen los visitantes florales debido a sus diferentes requerimientos alimenticios, o como un mecanismo adaptativo. Por ejemplo *Coryphantha elephantidens* es una cactácea globosa con polimorfismo en la coloración entre las flores femeninas y hermafroditas (Martínez, 2018; Martínez-Peralta y Martínez-Zavala, 2021).

Particularmente, en *Opuntia* las flores son diurnas, por lo general son hermafroditas y tienen un periodo de floración de aproximadamente un mes, la mayoría de las especies presentan flores de color amarillo, aunque también hay especies con flores color rosa, blanco y anaranjado, y miden de cuatro hasta 10 cm de longitud (Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Mandujano *et al.*, 2010). El pericarpio rodea al ovario y el receptáculo contiene al perianto, al gineceo y al androceo (Mandujano *et al.*, 2010). El perianto está formado por piezas libres dispuestas en forma de espiral y tienen estambres intrusos y libres. En *Opuntia* solo hay cuatro especies que presentan sistemas reproductivos diferentes al hermafrodita (Reyes-Agüero *et al.*, 2006): *O. robusta*, *O. quitensis* y *O. stenopetala* son dioicas, y *O. quimilo* es ginodioica (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Aunque es interesante que la morfología floral a primera vista de estos nopales es de flores hermafroditas.

Las flores de *O. robusta* morfológicamente presentan de forma parcial y estéril la función sexual del otro sexo lo que podría considerarse como vestigios de una condición hermafrodita ancestral ya que se han registrado tres sistemas reproductivos para la especie de estudio, el hermafrodita, el trioico y el dioico (Bravo-Hollis, 1978; Castillo y González-Espinosa, 1988; Del Castillo y Reyes Argueta, 2009). El hermafroditismo en la familia Cactaceae se considera como una condición ancestral ya que *Pereskia*, el género más basal, presenta flores bisexuales (Sosa y Acosta, 1966; Bravo-Hollis, 1978; Castillo y González-Espinosa, 1988; Del Castillo y Reyes Argueta, 2009). *Opuntia robusta* tiene flores diurnas y su periodo de antesis es de aproximadamente ocho horas, distinto a lo reportado por Del Castillo y González-Espinosa (1988) quienes reportaron que el periodo de vida de las flores de esta cactácea es de dos días y tienen reapertura en el segundo día, esto ocurrió en una población trioica, lo cual indica que hay variaciones en el tiempo de vida de las flores dependiendo el sistema reproductivo. En la población de *Opuntia robusta* no se han observado plantas hermafroditas.

Las características que distinguen a las flores masculinas de la población analizada de *O. robusta* fueron la presencia de una gran cantidad de estambres y polen, estilos de mayor longitud que en las flores femeninas, al igual que la presencia de un estigma atrofiado, ausencia (o reducción) de la cámara ovárica y nula producción de óvulos. Estos resultados difieren con los reportados por Del Castillo y González-Espinosa (1988) en una población trioica de *O. robusta* ya que encontraron que algunas flores masculinas presentaban óvulos estériles en la cámara ovárica, lo que indica que se presentan variaciones en las características morfológicas en los sistemas reproductivos entre poblaciones. Para otras flores unisexuales masculinas de especies dioicas como *Schinus terebinthifolius* (Lenzi y Orth, 2004), o *Laurus nobilis* (Pacini *et al.*, 2014), se han reportado características morfológicas similares como

son la reducción de la cámara ovárica y el atrofiamiento del estigma, en lo único que difieren las flores de *O. robusta* es en el desarrollo y gran tamaño del estilo, pero al parecer el tamaño del estilo es una característica morfológica común en el género *Opuntia* ya que las flores masculinas de *O. stenopetala* también la presentan (Flores-Rentería *et al.* 2013).

Las flores femeninas de *O. robusta* se distinguen por ser más grandes que las masculinas, tienen mayor longitud, y además, tuvieron estigmas más largos con lóbulos bien desarrollados, presencia de menos estambres y con anteras estériles de color blanco y filamentos cortos, y no se observó producción de polen; las dimensiones de la cámara ovárica fueron mayores que en las flores masculinas y fueron las únicas que contienen óvulos. Las características morfológicas de las flores de *O. robusta* en la población estudiada son similares a las que se describen para las flores unisexuales femeninas de una población trioica de la misma especie, como lo reportó Del Castillo y González-Espinosa (1988). Para otras flores unisexuales femeninas de especies dioicas como *Schinus terebinthifolius* (Lenzi y Orth, 2004), o *Laurus nobilis* (Pacini *et al.*, 2014), se han reportado características morfológicas similares, como el desarrollo del estigma y la ausencia de polen en las anteras, pero a diferencia de lo descrito para flores unisexuales femeninas de otras especies dioicas las flores femeninas de *O. robusta* presentan desarrollado el filamento en sus estambres, esta característica también se presenta en flores femeninas de poblaciones trioicas de la misma especie (Del Castillo y González-Espinosa, 1988; Del Castillo y Trujillo-Argueta, 2009) y en las flores unisexuales femeninas de *O. stenopetala* (Flores-Rentería, 2013), o para *O. quimilo* en sus flores femeninas (Díaz y Cocucci, 2003), por lo cual podría ser una característica común en las flores unisexuales femeninas de diferentes especies del género *Opuntia*.

6.3 Efecto del dioicismo sobre la producción de néctar

Se encontraron diferencias significativas en cuanto a la producción de néctar entre las flores de los diferentes sexos de *O. robusta*, las flores femeninas produjeron más néctar que las flores masculinas a excepción del primer horario de extracción, que fue a las 10 h del día. Lo anterior coincide con lo reportado por Mendoza (2019) para la misma especie en la misma área de estudio. En otras plantas dioicas como dos especies de género *Silene*; *S. latifolia* (Gehring *et al.*, 2004) y *S. dioica* (Kay *et al.*, 1984), ocurre el mismo patrón al observado en este trabajo de producción de néctar de *O. robusta*. En general, el néctar suele ser es la única recompensa floral que las flores femeninas producen ya que sus anteras están vacías o estériles, y por lo tanto en el dioicismo, la producción de gran cantidad de néctar en las flores femeninas actúa compensando la ausencia de polen. El incremento del néctar como la única recompensa floral que producen es un mecanismo que incrementa la probabilidad de visita de las flores femeninas y la fecundación de sus óvulos (Bawa y Olper, 1975; Kay *et al.*, 1984; Ashman, 2000; Gehring *et al.*, 2004). Esto actúa como resultado de los polinizadores actuando como agentes selectivos, incluso hay plantas como *Jacarantia mexicana* la cual las únicas flores que producen néctar entre ambos sexos son las femeninas, esto se considera como un mecanismo de ahorro y optimización de energía dividiendo entre sexos 50% y 50% la producción de recompensas florales para asegurar la atracción de visitantes florales, y por consiguiente la fecundación de las flores (Aguirre *et al.* 2009). Asimismo, en *O. quimilo*, una de las tres cactáceas reportadas como ginodioicas, se encontró que las flores femeninas producen más néctar que las flores hermafroditas y este mecanismo favorece la polinización cruzada y presenta ventajas en el éxito reproductivo de las flores femeninas sobre las hermafroditas (Díaz y Cocucci, 2003).

Del Castillo y González-Espinosa (1988) reportaron en una población trioica de *O. robusta* valores similares en cuanto a la producción de esta recompensa, las flores hermafroditas producían más néctar que las unisexuales, pero en las flores unisexuales las femeninas producían más néctar que las masculinas.

De cualquier forma, queda por explorar por qué en algunas especies el néctar lo producen solamente las flores femeninas, mientras que en las *Opuntia* dioicas, lo producen las flores de ambos sexos; en el caso de *O. robusta* se observó una gran variación en el volumen, posiblemente en la calidad del néctar, entre flores y entre sexos. Posiblemente, la producción de néctar en todas las flores funcione como un atributo que impide que los polinizadores puedan distinguir entre el sexo de las flores, y por mimetismo sexual se mantiene un flujo constante entre ellas (Bawa, 1980, Dötterl *et al.*, 2014)

6.4 El sistema de apareamiento ¿refleja el efecto del dioicismo?

6.4.1 Relación polen-óvulo

Los diferentes cálculos de la relación polen-óvulo indicaron que el sistema de apareamiento de esta cactácea es de tipo xenógamo facultativo (Cruden, 1977), pero es compensado con el exceso de flores masculinas, en donde se demuestra que esta relación es del tipo xenógamo obligado. La xenogamia es común en otras especies del género *Opuntia* (Reyes-Agüero *et al.*, 2006) como *O. cantabrigiensis* (Hernández-Peña, 2016), *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996), *O. tomentosa* (Mandujano *et al.* 2014; Martínez-Ramos, 2019), *O. microdasys* (Piña *et al.*, 2007) y *O. phaeacantha* (Osborn *et al.*, 1988), e incluso es igual al reportado en diferentes poblaciones de la misma especie de estudio pero con sistema reproductivo trioico,

como lo reportaron Del Castillo y González-Espinosa (1988) y Del Castillo y Argueta (2009). En primer lugar, teóricamente el sistema de apareamiento de tipo xenógamo facultativo (Cruden, 1977) sugiere una especie capaz de generar progenie por entrecruza y por autocruza -en ausencia de mecanismos que eviten la autocruza-, pero al ser dioica si se esperaba que el sistema de apareamiento fuese xenógamo obligado a nivel de flor, ya que requiere de la transferencia de polen entre distintos individuos para llevar a cabo la fecundación (Cruden, 1977). La cantidad de anteras y polen por flor probablemente tenga restricciones filogenéticas, ya que la cantidad de polen producida por la especie de estudio es similar al de otras especies del género, como *O. cantabrigiensis*, esta planta produce 373 756.75 granos de polen por flor (Hernández-Peña, 2016), las restricciones filogenéticas se refieren a las condiciones que restringen el cambio evolutivo de las características o las limitaciones en la variabilidad fenotípica, de uno o varios individuos dentro de un grupo hacia condiciones más ventajosas, o condiciones equivalentes con otras de sus características morfológicas (Kochmer y Handel, 1986), en el género *Opuntia* todas las especies presentan sistema reproductivo hermafrodita, a excepción de cuatro especies *O. robusta* (dioico y trioico), *O. stenopetala* y *O. quitensis* (dioico), y *O. quimino* (ginodioico) (Bravo-Hollis, 1979; Reyes-Agüero *et al.*, 2006), por lo tanto, *O. robusta* solo puede generar progenie por entrecruza, pero por condiciones filogenéticas o por variaciones en su sistemas reproductivos, presentando dos sistemas diferentes a nivel de especie, están restringidos algunos caracteres morfológicos, incluso se ha reportado en orquídeas y otras especies de Angiospermas que la limitación de polen está influida por la morfología floral y por barreras filogenéticas impuestas por el grupo taxonómico (Larson y Barrett, 2000). Proponen que en diseños

florales especializados se invierte menos en la producción de polen ya que durante la asignación de energía a características morfológicas específicas se invierte menos en otros factores, y uno de ellos es esta recompensa floral (Larson y Barrett, 2000). Posiblemente en el caso de *O. robusta* que la diferenciación sexual forma diseños especializados entre los diferentes sexos de la especie estudiada, y junto con la carga genética impuesta por el grupo taxonómico (siendo la mayoría de especies hermafroditas), son ambos factores que expliquen la limitación en la producción de mayor cantidad de polen. Además se podrían considerar otros ejemplos para los niveles de sistemas de apareamiento dentro del índice de Cruden (1977), ya que este autor tomó como modelos a plantas herbáceas y algunas de estas asignan en promedio más de 5 000 granos de polen por óvulo (Cruden y Herman-Parker, 1977). Un denominador común en las especies dioicas es el exceso de flores masculinas o de plantas masculinas en las poblaciones (Bawa y Olper, 1975; Ashman, 2000; Abe, 2001; Case y Barrett, 2004), lo que evidentemente compensa el aparente déficit de polen por cada óvulo a nivel de flores.

6.4.2. Viabilidad del polen

Las tinciones de polen se realizaron en un tiempo no mayor a una hora posterior a su liberación, ya que conforme transcurre el tiempo el polen pierde fertilidad o se muere (Pacini *et al.*, 2014). El polen de *O. robusta* presentó un alto porcentaje de viabilidad (91.8%), y esto representa un mecanismo importante para asegurar la fecundación de los óvulos. Existe una relación en cuanto a la proporción del polen inviable con respecto al polen viable, ya que si la mayoría del polen que se deposita en el estigma es inviable reduce de forma considerable

la probabilidad de fecundación de los óvulos, repercutiendo en la progenie de la planta, por el contrario, si incrementa la cantidad de polen viable incrementa la probabilidad de la fecundación exitosa y disminuye la cantidad de óvulos abortados (Carrillo-Ángeles, 2006). Al igual que *O. robusta*, este patrón de un alto porcentaje de polen viable lo presentan otras plantas dioicas como *Laurus nobilis* (Pacini *et al.*, 2014), de este arbusto perenne se reportó más del 90% de polen viable, y *Opuntia stenopetala* (Flores-Rentería *et al.*, 2013), la cual mostró un 99% de viabilidad en diferentes muestras de polen teñidas con el método de tinción de Alexander (López *et al.*, 2005).

La viabilidad es un mecanismo que determina la fertilidad del polen, al ser dioica, *O. robusta* necesita forzosamente de la polinización cruzada y se ha reportado que la deposición de polen inviable puede incrementar el fenómeno de interferencia reproductiva y esto a su vez disminuye el éxito reproductivo, por lo que la alta viabilidad favorece la reproducción y la entrecruza disminuye la probabilidad de tener depresión por endogamia al estar en constante recombinación genética (Waser, 1993), este mecanismo representa una ventaja reproductiva para *O. robusta* ya que al ser plantas que se pueden reproducir de forma clonal la reproducción cruzada podría representar un mecanismo favorable para el incremento en la adecuación de la especie (Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Mandujano *et al.*, 2010). Incluso se ha determinado que la progenie formada por entrecruza al mostrar un mejor desempeño en diferentes condiciones ambientales podría determinar los rasgos o las características morfológicas de las flores para favorecer este tipo de fecundación (Darwin, 1876; Lloyd, 1979), entonces dadas las condiciones en la zona de estudio, como la coexistencia de las diferentes especies del mismo género, la presencia de secuencia estacional en los periodos reproductivos y los diferentes visitantes florales pudo favorecer la presencia de este sistema

reproductivo y el de apareamiento en *O. robusta*, y esto a su vez pudo influir en las características florales.

6.5 El efecto del dioicismo en los visitantes florales

La polinización de las cactáceas se caracteriza por ser de tipo zoofilia, diferentes cactáceas presentan asociaciones para transportar sus gametos a través de animales; desde murciélagos, hasta colibríes y abejas (Bustamante y Búrquez, 2005; Mandujano *et al.*, 2010; Trejo-Salazar *et al.*, 2015).

En *O. robusta* en este trabajo se registran 13 visitantes florales diferentes, de los cuales dos solo visitaron a las flores masculinas y uno solo a las flores femeninas, y los 10 restantes visitaron a las flores de ambos sexos, estos se van a encargar del flujo de polen entre ambos sexos. Se encontraron diferencias en la frecuencia de visitas entre plantas de diferente sexo, mostrando una preferencia, por las flores masculinas. La mayor frecuencia de visitas fue entre las 11:30 y las 12:30 h, se ha reportado que el incremento en la frecuencia de visitas en este horario está relacionado a la cantidad de luz del día, ya que este factor, junto con el incremento en la temperatura, aceleran la actividad de los insectos, ya que son organismos ectotermos (Schoonhoven *et al.*, 2005). Asimismo, en este horario hubo una mayor producción de néctar por las flores de ambos sexos, posterior a esta hora hubo disminución en la frecuencia de visitas, al igual que de la producción de néctar, por lo que se considera que hay una relación entre la frecuencia de visitas de los visitantes con la cantidad de néctar producido por las flores. Se encontró una relación similar con *O. cantabrigiensis* (Hernández-Peña, 2016) en cuanto a la mayor frecuencia de visitas a las flores de esa cactácea, y en *O. quimilo* (Díaz-Colucci, 2003) se encontró una correlación entre el horario de mayor producción de néctar y la mayor frecuencia de visitas, pero las flores de esta cactácea eran

visitadas principalmente por colibríes durante la tarde (cuando secretaban más néctar las flores femeninas y hermafroditas) y abejas (durante la mañana), en el caso de *O. robusta* el incremento en la producción de néctar en las flores femeninas puede ser un mecanismo para que las flores sean visitadas y por lo tanto asegurar la fecundación de sus óvulos (Díaz-Colucci, 2003).

Se ha reportado que las cactáceas de género *Opuntia* se caracteriza por ser visitadas principalmente por abejas y que su síndrome de polinización es melitofilia (Grant y Grant, 1979; Mandujano et al. 1996; Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Mandujano *et al.*, 2010), la mayoría de los visitantes de *O. robusta* pertenecían a la superfamilia Apoidea, (ocho especies de abejas y un abejorro); el visitante que mostró una mayor frecuencia de visitas para las flores de ambos sexos fueron las abejas del género *Diadasia*, se ha reportado que las abejas de este género se caracterizan por polinizar cactáceas, en especial nopales (Del Castillo y González-Espinosa, 1988; Munguía-Soto, 2017), estos visitantes suelen tener mayor contacto entre las anteras y el estigma de las flores de ambos sexos de *O. robusta* (obs. pers.), además su tamaño permite que haya contacto las regiones en donde se acumula el polen (abdomen y patas) con el estigma y las anteras al ingresar a la flor y posarse en sus estructuras reproductivas (Del Castillo y González-Espinosa, 1988). Este género y la especie *D. rinconis* se ha registrado como principal polinizador y/o visitante es especies del mismo género *Opuntia* como son *O. tomentosa* (Martínez-Ramos, 2016), *O. cantabrigiensis* (Cárdenas-Ramos, 2019) y *O. streptacantha* (Manzanarez, 2020), además estas especies se encuentran en la misma área de estudio, y también para poblaciones trioicas de *O. robusta* se han registrado abejas de este género (Del Castillo y Argueta, 2009). Además para la misma población estudiada de *O. robusta* en 2015 y 2016, De Jesús-Romero (2020) evaluó el efecto de los visitantes florales en la adecuación de la especie, se encontró que *D. rinconis* mostró mayores efectos positivos

en la reproducción de esta planta, ya que fue el visitante que generó una mayor producción de frutos, hubo una alta germinación de los tubos polínicos y además las semillas de los frutos formados por la polinización de estas abejas mostraron mejor calidad en sus semillas (esta se evaluó por su peso y tamaño).

En cuanto a los otros visitantes con menor frecuencia de visita en las flores masculinas, *Euphoria basalis* y el lepidóptero (esfíngido), es la primera vez que se reportan como visitantes para la especie, y el resto de las abejas; *Ashmeadiela opuntiae*, *Ceratina*, *Augochlorella*, *Lasioglossum*, *Melissodes* y *Augochlora*, se han registrado para otras especies del género que habitan en el área de estudio (Hernández-Peña, 2016; Martínez-Ramos, 2016; Cárdenas-Ramos, 2019; Manzanarez, 2020; Munguía-Soto, 2017) y para poblaciones trioicas de la misma especie (Del Castillo y González-Espinosa, 1988). Estas son abejas de menor tamaño y por esto pueden entrar y salir con facilidad de las flores sin tener contacto con ambos órganos reproductivos, entonces su eficiencia como polinizadores a partir de sus características morfológicas disminuye, y algunas de ellas tienen hábitos de robadores de polen y/o néctar, estos mecanismos de alimentación pueden explicar el por qué hay una mayor frecuencia de visitas a las flores masculinas que a las flores femeninas.

En cuanto al colibrí (Trochilidae), este solo visitó a las flores femeninas desde su anthesis hasta el horario de mayor producción de néctar, este visitante sólo ha sido reportado en las flores del morfo anaranjado de *O. streptacantha*, en la misma área de estudio (Manzanarez, 2020). La presencia de este visitante floral en las flores femeninas de *O. robusta* se puede explicar ya que era la única especie en floración en el momento de las visitas del colibrí a las flores (obs. pers.) y son las que producen una mayor cantidad de néctar.

En el caso de la red de interacción esta no mostró un patrón de anidamiento, el valor de NODF (nestedness measure base don overlap and decreasing fills) estaba por debajo del

valor medio, esto indica que no hay preferencia por parte de alguno de los visitantes florales hacia las flores de un sexo en particular, esto podría representar una ventaja, ya que, por ejemplo, si se muestra preferencia por parte de un visitante a las flores masculinas y este fuese el que presenta una mayor frecuencia de visitas hacia ese sexo repercutiría en la formación de progenie de la especie ya que no tendría contacto con las flores femeninas y habría polen desperdiciado, al ser una especie dioica el que no haya preferencia por algún sexo floral favorece la entrecruza y por lo tanto incrementan las probabilidades de formación de nueva progenie (Lenzi y Orth, 2004; Flores-Rentería *et al.*, 2013; Munguía-Soto, 2017).

Ya que la mayoría de los visitantes de *O. robusta* pertenecen a la superfamilia Apoidea y a partir de la morfología y comportamientos de su visitante más frecuente para ambos sexos (*Diadasia*) se determinó que su síndrome de polinización es melitofilia.

VII. CONCLUSIONES

El dioicismo tiene efectos en la fenología, morfología, producción de recompensas y visitantes florales. En conjunto, las características de la especie le confieren un alto éxito reproductivo con la formación de numerosas semillas. Las conclusiones a las que se llegó con la elaboración de esta investigación son las siguientes:

1. El periodo reproductivo de *O. robusta* duró aproximadamente cinco meses y la floración y la fructificación fueron primaverales. La población presentó una fenología de tipo cornucopia, inicia solamente con flores masculinas pero hubo coincidencia de picos de floración con una alta sincronía reproductiva entre ambos sexos, y para cada sexo, aunque las plantas masculinas fueron más sincrónicas que las plantas femeninas.

2. Las flores entre ambos sexos presentan dimorfismo floral, las flores femeninas se diferencian por la altura de la flor, distancia entre las anteras y estigma, número de lóbulos y longitud del estigma, diámetro polar y ecuatorial de la cámara ovárica, son las únicas que presentan óvulos y producen más néctar que las plantas masculinas. Mientras que las flores masculinas se distinguen por el número y altura de estambres y la altura de estilo y son las únicas que tienen polen. Mientras que los diámetros del perianto y el pericarpelo son similares entre las flores de ambos sexos.

3. El sistema de apareamiento de *O. robusta* es de tipo xenógamo y el 91.8% de su polen es viable. Se propone que el sistema de Cruden (1977) de P/O puede ajustarse para estimar este parámetro a nivel de flor, individuo o población.

4. El síndrome de polinización de *O. robusta* es melitofilia, hubo especies de visitantes florales que prefieren un solo sexo de flor, y el principal visitante floral para ambos sexos, el cual se propone como su polinizador más importante fueron las abejas del género *Diadasia*.

Literatura citada

- Abe, T. 2001. Flowering phenology, display size, and fruit set in an understory dioecious shrub, *Aucuba japonica* (Cornaceae). *American Journal of Botany* 88: 455-461.
- Aguirre, A., Vallejo-Marin, M., Piedra-Malagón, E., M., Cruz-Ortega, R., y Dirzo, R. 2009. Morphological variation in the flowers of *Jacaratia Mexicana* DC. (Caricaceae), a subdioecious tree. *Plant Biology* 11: 417-424.
- Ashman, T. L. 2000. Pollinator selectivity and its implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. *Ecology* 81: 2577-2591.
- Barrett, S. C., y Hough, J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of experimental botany* 64: 67-82
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3:237-284.
- Bawa, K. 1980. Mimicry of Male by Female Flowers and Intrasexual Competition for Pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34: 467-474
- Bawa, K.,S., y Opler, P., A . 1975. Dioecism in tropical trees. *Evolution* 29: 167–179.
- Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. 1999. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. *Barcelona: Omega*.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México: Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Briggs, D. y Walters, S.M. 1997. Plant variation and evolution, 3rd ed. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK.
- Briseño-Sánchez, M. I. 2019. Contribución de los eventos reproductivos y el crecimiento clonal en la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM
- Brown, A. H. D. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En: Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L. y Weir BS (eds) *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts, pp 143-162.
- Bustamante, E., y Burquez, A. 2005. Fenología y biología reproductiva de las cactáceas columnares. *Cactáceas y suculentas Mexicanas* 50: 68-68.
- Bustamante, E., Casas, A., y Burquez, A. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): Effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97: 2020-2030.

- Caballero, J. 2012. Jardines botánicos: contribución a la conservación vegetal de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Campbell, D.R., Waser, N.M. y Meléndez-Ackerman, E.J. 1997. Analyzing pollinator mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *American Naturalist* 149:295-315
- Cárdenas-Ramos, D. 2019. Florivoría en *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae), en Cadereyta de Montes, Querétaro. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM
- Carrillo-Ángeles, I. G. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: Consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM.
- Carrillo-Ángeles, I. G., y Mandujano, M. D. C. 2011. Patrones de distribución espacial en plantas clonales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 89: 1-18.
- Carrillo-Sánchez, J. 1964. Recolección y manejo de semillas forestales. Tesis Ing. Chapingo, México, Escuela Superior de Agricultura, 1964.
- Case, A.L., y Barrett, S.C. 2004. Floral biology of gender monomorphism and dimorphism in *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) in Western Australia. *International Journal of Plant Sciences*. 165: 289–301.
- Chailakhyan, M. 1968. Internal factors of plant flowering. *Annual Review of Plant Physiology*, 19: 1–36. doi: 10.1146/annurev.biochem.64.1.721
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators. *American Naturalist* 141:481–490
- Charlesworth, D. 2002. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity* 88: 94–101.
- Cipollini, M. L., y Whigham, D. F. 1994. Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 81: 65-75.
- CONCYTEQ. 2008. Jardín Botánico Regional de Cadereyta. Ing. Manuel González de Cosío. <http://www.concyteq.edu.mx/JB/historia.html>
- Crawley, M. 1993. GLIM for Ecologist. Oxford University Press. 379 p.
- Cronquist, A. 1982. Botánica Básica, Editorial Continental.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.

- Cruden, R. W., y Hermann-Parker, S. M. 1977. Temporal dioecism: an alternative to dioecism. *Evolution* 31: 863-866.
- Cruz, D. R., y Rosas, L. U. 2013. La flor: La flor. Márquez-Guzmán G.J., Collazo M., Orozco A., Martínez M.J., Orozco A. y Vázquez S. 2013. Biología de Angiospermas. UNAM. México.
- Cuadras, C., M. 1981. Métodos de Análisis Multivariante. Funibar. D. L. XII: 642.
- Cuevas, E., Parker, I. M., y Molina-Freaner, F. 2008. Variation in sex ratio, morph specific reproductive ecology and an experimental test of frequency dependence in the gynodioecious *Kallstroemia grandiflora* (Zygophyllaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1117-1124.
- Damián-Domínguez, M. X., Cano-Santana, Z. y Castellanos-Vargas, I. 2009. Fenología reproductiva de *Habranthus concolor* y *H. aff. concolor* (Amaryllidaceae) y su relación con la lluvia. Biodiversidad Del Pedregal de San Ángel. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica, México 319-328.
- Darwin, C. 1876. The effects of cross and self-fertilisation in the vegetable kingdom. Adamant Media. Boston, MA.
- Darwin, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London, UK. En: Castillo R. y Argueta S. 2009.
- De Cara, J.A. 2006. La observación fenológica en agrometeorología. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid, España. *Revista Ambiental* 53: 64-70.
- De Jesús-Romero, Y. 2020. Eficiencia de los polinizadores de *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae) en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. Inédito.
- Del Castillo, R. F., y Argueta, S. T. 2009. Reproductive implications of combined and separate sexes in a trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 96: 1148-1158.
- Del Castillo, R. F., y González-Espinoza, M. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia* 71:185-196.
- Devore, J. L. 2008. Probabilidad y estadística para ingenierías y ciencias. Cengage Learning Editores.
- Díaz, L., y Cocucci, A. A. 2003. Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology* 5: 531-539.

- Domínguez, C. y Pérez, I. J. 2013. Procesos reproductivos: La biología de la polinización. Márquez-Guzmán G.J., Collazo M., Orozco A., Martínez M.J., Orozco A. y Vázquez S. 2013. Biología de Angiospermas. UNAM. México.
- Donohue, K., Dom, L., Griffith, C., Kim, E.S., Aguilera, A., Polisetty, C.R. y Schmitt, J. 2005. Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. *Evolution*. 59: 740-757.
- Dormann, C., Gruber, B., y Fruend. 2008. Introducing the Bipartite Package: analyzing Ecological Networks. *R News* 8: 8-11
- Dötterl, S., Glück, U., Jürgens, A., Woodring, J., y Aas, G. 2014. Floral reward, advertisement and attractiveness to honey bees in dioecious *Salix caprea*. *PloS one* 9: e93421.
- Espírito-Santo, M., Madeira, B. G., Neves, F. S., Faria, M. L., Fagundes, M., y Fernandes, G. W. 2003. Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub. *Annals of Botany* 91: 13-19.
- Faegeri, K. y van der Pijl, L. 1979. The principles of Pollination Ecology. Pergamon, Oxford. UK.
- Ferrero, V. 2009. La ecología y evolución del polimorfismo floral en *Lithodora* (Boraginaceae). *Revista Ecosistemas* 18: 30-34.
- Flores-Martínez, A., Manzanero, M., Gladys, I., Golubov, J. y Mandujano, M. C. 2013. Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91: 349-356.
- Flores-Rentería, L., Orozco-Arroyo, G., Cruz-García, F., García-Campusano, F., Alfaro, I., y Vázquez-Santana, S. 2013. Programmed cell death promotes male sterility in the functional dioecious *Opuntia stenopetala* (Cactaceae). *Annals of botany*, 112: 789-800.
- Gehring, J. L., Scoby, J., Parsons, M., y Delph, L. F. 2004. Whole-plant investment in néctar is greater in males than in pollinated females in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1237-1252.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64-68.
- Gimeno, I. y Vilá, M. 2002. Recruitment of two *Opuntia* species invading abandoned olive groves. *Acta Ecologica* 23:239-246.
- Golubov, J., y Mandujano, M., C., 2009. ¿Por qué los polinizadores visitan a las flores? *Casa del tiempo* 21: 39-41.

- Grant, V., Grant, K. A., y Hurd, P. D. 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution* 132: 313-320.
- Grant, V., y Grant, K. A. 1979. Pollination of *Opuntia brasilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132: 321-325.
- Grant, V., y Grant, K. A. 1979. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Systematics and Evolution* 133: 29-37.
- Guzmán, U., Arias, S., y Dávila, P. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. UNAM, CONABIO, México, D.F.
- Hernández-Peña, R. 2016. Biología reproductiva de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae) en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis de licenciatura (Biología). UNAM.
- Jiarui, C., Hoch, C. P., y Wagner, W. 2007. *Oenothera* L. *Flora of China* 13: 423-426.
- Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M.C., y Eguiarte, L.E. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135: 278-292.
- Jordano, P., Vázquez, D., y Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Justiniano, M. J., y Fredericksen, T.S. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276–281.
- Karron, J., D., Ivey, C., T., Mitchell, R., J., Whitehead, M., R., Peakall, R., y Case, A., L. 2012. New perspectives on the evolution of plant mating systems. *Annals of Botany*, 109: 493-503.
- Kay, Q. O., y Lack, A.J., Bamber, F. C., y Davies, C. 1984. Differences between sexes in floral morphology, néctar production and insects visits in a dioecious species, *Selene dioica*. *New Phytologist* 98: 515-529.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. 1993. Techniques for Pollination Biologist. University Press of Colorado. EUA. 133-151pp.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., y Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83-112
- Kochmer, J., P., y Handel, S., N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological monographs*, 56: 303-325.

- Kudo, G. 1993. Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *The American Journal of Botany* 80: 1300-1304.
- Kuti, J. 1992. Growth and compositional changes during in the development of prickly pear fruit. *Journal of Horticulture Science* 67: 861-868.
- Lacey, E.P. 1996. Parental effects in *Plantago lanceolata* I.A growth chamber experiment to examine pre- and postzygotic temperature effects. *Evolution* 50: 865-878.
- Larson, B. M., y Barrett, S. C. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 503-520.
- Lenzi, M., y Orth, A. I. 2004. Fenología reproductiva, morfología e biología floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), em restinga da Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas* 17: 67-89.
- Lloyd, D. G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist* 113: 67-79.
- Lloyd, D. G., y Webb C. J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135-162.
- Lloyd, D.G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany* 17:595-606.
- Lloyd, D.G., y Schoen, D.J. 1992 Self- and cross-fertilization in plants I Functional Dimensions. *International Journal of Plant Science* 153: 358-369
- López, L., Márquez-Guzmán, J., y Munguía, G. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 178 p.
- Loyd, M., L. 1980. Crosswind kite power (for large-scale wind power production). *Journal of energy* 4: 106-111
- Mahoro, S. 2002. Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal Botany* 80: 82-92.
- Mandujano, M. C., Plasencia, L. C., Aguilar, M. G., Jiménez, G. G., Galicia-Pérez, A., Rojas-Aréchiga, M., y Martínez-Peralta, C. 2014 Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y succulentas mexicanas* 59:100-120.
- Mandujano, M.C., Carrillo-Ángeles I., Martínez-Peralta, C., y Golubov, J. 2010. Chapter 10 Reproductive biology of Cactaceae. En Ramawat KG, ed. Desert Plants – Biology an Biotechnology. Springer.

- Mandujano, M.C., Montaña, C. y Eguiarte, L.E. 1996. Reproductive Ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* 80:63-70.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344-359.
- Mantovani M., Ruschel A.R, Sedrez M., dos Reis, Puchalski A. y Nodari R.O. 2003. Fenología reproductiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. *Rev. Árvore* 27: 451-458.
- Manzanarez, G. 2020. Morfología y biología floral en los morfos florares de *Opuntia streptacantha* Lem. (Cactaceae), en Cadereyta de Montes, Querétaro. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. Inédito.
- Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Pieraricium*: causes and consequences. *Ecology* 69:1552-1565.
- Martínez, A. 2018. Biología floral de *Coryphantha elephantidens* Lemaire (Cactaceae) en Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de Licenciatura UNAM. D.F, México
- Martínez, M. J. 2013. El mundo de las angiospermas: Las angiospermas. Márquez-Guzmán G.J., Collazo M., Orozco A., Martínez M.J., Orozco A. y Vázquez S. 2013. Biología de Angiospermas. UNAM. México.
- Martínez, M. J., y Fragoso, M. I. 2014. Magnoliophyta. Valencia A. S., Cadena R. Y., Cruz D. R., Elías G. M., Eslava S. F., Espinosa M. S., Fragoso M. I., García G. M., Gines V. L., Guitiérrez, L., Ibarra M. A., Jiménez R. J., Martínez G. M., Muñíz D. M., Terrazas T. y Vázquez-Sánchez M. 2013. Introducción a las Embriofitas. UNAM, México.
- Martínez-Peralta C., y Mandujano M. C. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus scheidweileri* (Cactaceae). *Cactáceas y suculentas mexicanas* 57: 114-127.
- Martínez-Peralta, C., y Mandujano, M. C. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society* 138: 45-155.
- Martínez-Peralta y Martínez-Zavala, A. 2021). Flower biology of the cactus *Coryphantha elephantidens* in the tropical dry forest of Central Mexico. *Plant Species Biology*, 36: 102-113.
- Martínez-Ramos, L. 2016. Flujo de polen de *Opuntia tomentosa* Salm-Dick en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Martínez-Ramos, L. M. 2019. Flujo polínico intraespecífico y su efecto en el éxito reproductivo de *Opuntia tomentosa*. Tesis de maestría. Instituto de Ecología. UNAM.

- Martins, C., Oliveira, R., Mendonca-Filho, C. V., Lopes, L. T., Silveira, R. A., de Silva, J. A. P., ... y Antonini Y. 2016. Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae)—A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah. *Flora* 218: 62-67.
- Maynard-Smith, J., y Price, G. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1966. *Ecological Methods*. Methuen, London.
- McCauley, R. 2013. *Procesos reproductivos: Apomixis*. Márquez-Guzmán, G.J., Collazo M., Orozco A., Martínez, M.J., Orozco A. y Vázquez S. 2013. *Biología de Angiospermas*. UNAM. México.
- Méndez M., y Díaz, A. 2001. Flowering dynamics in *Arum talicum* (Araceae): Relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context on fruit initiation. *American Journal of Botany* 88: 1774-1780.
- Mendoza, R. C. 2019. *Biología reproductiva de Opuntia robusta* Wendl. en dos poblaciones del estado de Hidalgo. UNAM. México.
- Merkel, A. 2019. Climate-data. org. Datos climáticos mundiales. América del Norte-México-Queretaro-Cadereyta-de-montes (Internet).873787.
- Mulroy, T., y Rundel, P. 1977. Annual plants: adaptations to desert environments. *Bioscience* 27: 190-114.
- Munguía-Rosas, M. A., y Sosa, V. J. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology* 211: 191-201.
- Munguía-Soto, E. 2017. *Facilitación en la polinización por abejas generalistas y especialistas de cactáceas del semidesierto de Querétaro*. Tesis de Maestría. UAM
- Neal, P., y Anderson, G.J. 2005. Are “mating systems” “breeding systems” of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? or is it the other way around? *Plant Systematics and Evolution* 250: 173-185.
- Obeso, J. R. 2002. The cost of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321 – 348.
- Olesen, J., Bascompte, J., Dupont, Y., y Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:19891-19896.
- Orozco, G., y Vázquez, S. 2013. *Procesos reproductivos: Sistemas de reproducción sexual*. Márquez-Guzmán, G.J., Collazo M., Orozco, A., Martínez, M.J., Orozco, A. y Vázquez, S. 2013. *Biología de Angiospermas*. UNAM. México.

- Osborn, M. M., Kevan, P. G., y Lane, M. A. 1988. Pollination biology of *Opuntia polycantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution* 159:85-94.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E., y Valiente-Banuet, A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany*, 90: 593-602.
- Pacini, E., Sciannandrone, N., y Nepi, M. 2014. Floral biology of the dioecious species *Laurus nobilis* L. (Lauraceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 209: 153-163.
- Parachnowitsch, A. y Caruso C. M. 2008. Experimental evidence that a pre-dispersal seed predator, not pollinators, exerts selection on floral traits. *Ecology* 89: 1802-1810.
- Pérez-Crisanto, J., Reyes-Santiago, J., y Brachet-Ize, C. 2005. *Opuntia olmeca*, una nueva especie de la familia Cactaceae para el estado de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50: 89-95.
- Piña, H. H., Montaña, C., y Mandujano, M. D. C. 2007. Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology* 193:305-313.
- Purrington, C. B., y Schmitt, J. 1998. Consequences of sexually dimorphic timing of emergence and flowering in *Silene latifolia*. *Journal of Ecology* 86:397-404.
- Rathcke B. y Lacey E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of ecology and Systematics*, 16: 179-214.
- Renner, S. S., y Ricklefs, R. E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American journal of botany* 82:596-606.
- Reyes-Agüero, J. A., Aguirre, R.J., y Valiente-Banuet, A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *Journal of Arid Environments*, 64: 549-585.
- Rojas-Aréchiga, M., y Batis, A. I. 2001. Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46: 76-82.
- Rondón, J. 1994. Sinópsis de las principales metodologías aplicadas a los estudios fenológicos de los árboles tropicales. *Revista Forestal Latinoamericana* 14: 5-32
- Ruiz-Zapata, Y., y Xena, D. E. 1997. La morfología del polen de *Cleome* L. (Capparidaceae) en relación con su taxonomía y síndromes de polinización. *Acta Botánica Venezolánica* 20:67-80.
- Sánchez, V.G., Ortega, D.M., Granados, S.D., y Cruz, H.J. 1991. Fenología y crecimiento de *Opuntia joconostle* cv. Cuaresmero, en San Martín de las Pirámides. *Agrociencia* 1:77-91.

- Schoonhoven, L. M., Van-Loon, J. J., y Dicke, M. 2005. Insects and flowers: Mutualism par excellence. *Oxford University Press* 306-335
- Schwartz, M.D. 2003. Basic concepts and back-ground.
- Schwartz, M.D. 2013. Phenology: An Integrative Environmental Science. Academic Publishers. Second edition. Springer, New York. 620 pp
- Smith, S. D., Monson, R., y Anderson, J. E. 2012. Phreatophytes en Physiological ecology of North American desert plants. Springer Science & Business Media.
- Sosa, S.R., y Acosta, C.A. 1966. Poliploidía en *Opuntia* spp. *Agrociencia* 1:100-106.
- Talora, D.C., y Morellato, P.C. 2000. Fenología de especies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 23: 13-26.
- Thompson, J.N. 1994. The coevolutionary process. University of Chicago Press, Illinois, EUA.
- Torices, R. 2009. Evolución de los sistemas sexuales no hermafroditas en Asteraceae. *Revista Ecosistemas* 18:109-115.
- Trejo-Salazar, R. E., Scheinvar E., y Eguiarte, L. 2015. ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de Agave(Agavoideae: Asparagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 358-369.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., y Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vaughton, G., y Ramsey, M. 1998. Floral display, pollinator visitation and reproductive success in the dioecious perennial herb *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Oecologia*. 115: 93–101.
- Vílchez, B., y Rocha, O. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 1:1-14
- Villaseñor, J. L., y Ortiz, E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:134-142.
- Walk, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thomson, K., y Poschlod, P. 2011. Climate change and plant regeneration from seeds. *Global Change Biology* 17:2145-2161.
- Waser, N. M. 2006. Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. University of Chicago Press.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., y Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77:1043–1060.

- Weiblen, G., Oyama, R.K. y Donoghue, M.J. 2000. Phylogenetic análisis of diocey monocotyledons. *American Naturalist* 155: 46-58.
- Wolkovich, E. M., y Cleland, E. E. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 287-294.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions in the evolution of breeding systems. *Pollination Ecology* 51-95.
- Zepeda, V., Golubov, J., y Mandujano, M. C. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana* 35-49.

Anexos

I. Tabla de cantidades promedio de granos de polen producidos entre los individuos masculinos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. 2019 y 2020.

Planta	Promedio de granos de polen por planta	Error estándar
1	1157893.33	367379.43
2	575450	44718.4805
3	1246890	256110
4	400655	68417.3865
5	590953.75	100699.411
6	296400.667	7947.97755
7	382860	81540
8	782533.333	37608.746
9	482250	183750
10	847608	172615.081
11	267266.667	63269.301
12	849070	42140
13	1385290	586630
14	2820483.33	184745.74
15	445162.333	79910.6514
16	694261.667	132040.021
17	2737655	1030957.78
18	1319635	158035
19	2167352	945892

II. Tabla de cantidades promedio de óvulos producidos entre los individuos femeninos de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. 2019 y 2020.

Planta	Promedio óvulos por planta	Error estándar
1	879	61.3
2	874.3	45.7
3	823.3	53.2
4	614	169.7
5	401.7	144.9
6	696	18
7	690.3	48.5
8	281	13.9
9	261.7	5.5
10	377	121
11	323.6	35.1
12	329.7	47.4
13	289.3	6.6
14	313.7	28.5
15	233.3	57.2
16	318.6	28.8
17	406.7	29.6
18	251.3	39.2
19	443	79.5

III. Tabla de cantidades promedio de semillas producidas entre los frutos de las plantas femeninas de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. 2019.

Planta	Promedio semillas de los frutos entre plantas	Error estándar
1	198	45.236416
2	484	109.441765
3	373.666667	23.1956254
4	131.857143	36.8429282
5	402	54.4900603
6	234.333333	22.5117253
7	288.75	27.8129916
8	378.125	28.8354369
9	317	8.9349501
10	379.2	49.4362215
11	285	110.037872
12	249.2	11.3859563
13	353.333333	33.2381976
14	348.666667	155.523132
15	269.5	8.5
16	218.5	2.5