



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Eficiencia de los polinizadores de *Opuntia robusta*  
Wendland (Cactaceae) en el Jardín Botánico Regional de  
Cadereyta, Querétaro, México.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

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

**YOLANDA DE JESÚS ROMERO**



**DIRECTOR DE TESIS:  
M. en C. JUAN CARLOS FLORES VAZQUEZ**

**Ciudad Universitaria, CD.MX. 2021**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

## **AGRADECIMIENTOS OFICIALES**

A la Universidad Nacional Autónoma de México por abrirme sus puertas y formar parte de la máxima casa de estudios.

A la Facultad de Ciencias por brindarme las herramientas necesarias para terminar mi carrera.

Agradezco profundamente a M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez y a la Dra. Concepción Martínez Peralta por darme la oportunidad de realizar este trabajo.

A mi asesor de tesis M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez por todo el apoyo y paciencia durante el proceso de esta tesis.

A mi tutora Beatriz Zúñiga Ruiz, gracias por los consejos, por orientarme y apoyarme en no desistir en la carrera. Gracias por tu paciencia y amistad.

Al taller de Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos de la Facultad de Ciencias, UNAM donde tuve la oportunidad de elegir tema de tesis y desarrollarla. Gracias a los profesores.

Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y al laboratorio Desarrollo de Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM por apoyarnos en prestar sus instalaciones para realizar las técnicas experimentales.

Al personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes y al director Ing. Emiliano Sánchez por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

A la Dra. Concepción Martínez Peralta, Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Biól. Lucy Gómez Vite y M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez quienes me apoyaron en el análisis estadístico.

A Q.A. Yanely Araceli De Jesús Romero, Usiel Alonso Luna Cortés, Biól. Lucy Gómez Vite, M. en C. Linda Mariana Martínez Ramos, M. en B. Esteban Munguía Soto, M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez, Biól. Mariana Cano, M. en C. María Isabel Briseño Sánchez, Biól. Berenice Morales Medina y M. en C. Donají López quienes me ayudaron en la recolección de datos.

Agradezco a M. en C. Aldanelly Galicia Pérez y al Biól. Hugo Altamirano por el apoyo en campo, gracias por sus explicaciones y consejos y a M. en C. Rosa Mancilla Ramírez por su valioso tiempo en la revisión de esta tesis.

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

Al M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong por enseñarme la técnica de microscopia de epifluorescencia.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga y a Lic. Anabel Domínguez Reyes por la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio. Y finalmente, a los miembros del jurado para la revisión de este trabajo Dra. Concepción Martínez Peralta, Dra. María del Carmen Mandujano, M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong, M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez y Dr. Eduardo Cuevas García.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

Dedico principalmente esta tesis a mí por todo mi esfuerzo durante esta etapa, sé que no fue fácil, pero con el apoyo de mi familia, amigos y profesores pude culminar. Admiro mi fuerza y valor por no rendirme, por enfrentar los obstáculos, por secarme cada lágrima y seguir hacia adelante. Tardé, pero nunca perdí la esperanza de obtener mi título universitario y ser una profesionalista. Cada momento en la carrera marco mi vida por completo y me enorgullece saber que soy egresada de la mejor Universidad de México y contar con una profesión que se interesa por la preservación de la diversidad biológica.

Agradezco a mi asesor M. en C Juan Carlos (JC) gracias por toda tu paciencia, por tus aportaciones a esta tesis, gracias por no desistir en el proyecto y permitirme continuar, ambos sabemos que fue un proceso largo, pero poco a poco fue saliendo, agradezco profundamente tu tiempo y dedicación.

A mis papás Timotea Romero González y Antonio De Jesús Reyes, por todo el apoyo, gracias por preocuparse por mi educación y por la de mis hermanos, agradezco de todo corazón su paciencia, trabajo y esfuerzo. Gracias por sus consejos, regaños y por ayudarme a levantarme en mis tropiezos. Los admiro mucho porque buscaron las formas para que saliéramos adelante, gracias por enseñarme que hay que esforzarse por lo que uno quiere y alentarme para culminar esta etapa ¡los quiero mucho!

A mi gemela Silvia (Chivis) por estar ahí en cada momento siempre con las palabras adecuadas para levantar mi ánimo, gracias por las miles tazas de café, por los bailongos de Ciencias, por tus visitas a la facultad. Muchas muchas gracias.

A mi hermana Marisol, gracias por las horas de pláticas y consejos, siempre aterrizándome y hacerme ver lo mejor de mí. Gracias por estar ahí y compartir demasiadas risas. Te quiero mucho.

A mi hermana Araceli, gracias por todo tu apoyo en todos los aspectos, gracias por explicarme las materias que no entendía de la carrera y por apoyarme en campo para mi proyecto de tesis. Te agradezco por tus consejos, por las horas de plática y por las reflexiones de la vida. Te quiero y admiro mucho

A mi hermano Jorge por tu buen humor de ver la vida, gracias por los deliciosos cafés acompañados con un pan después de las 8 pm. Gracias por enseñarme que hay que tener decisiones y hacer las cosas. Te quiero mucho hermano.

A mis hermanos Hugo y Javier por los bellos momentos, agradezco su apoyo y gracias por ser parte de mi vida.

A mi cuñada Marisol, a mis cuñados Ramsés y Carlos y mis sobrinos Santiago y Ximena, por su cariño y apoyo, por todos los momentos divertidos, por sus palabras y estar en todo momento.

A la familia Luna Cortés por su cariño y apoyo, gracias por abrirme las puertas de su hogar y confiar en mí, agradezco su compañía y por compartir bellos momentos. Los estimo mucho.

A mis amigos de la carrera Alonso, Lucy, Amet, Mariel, Alberto, Anahí, Judith, Miguel, Circe, Brenda, Zurya, Daniel, Carmen, Susana, Armando, Verónica, Rosy, Elsa, Mauricio, Manuel, Viridiana, Alain, Sandy, Patricia, Cynthia, Isaac, Ishwari, Ángel, Lore, Yessica, Natalia, Elisa, Jazmín y Ricardo, gracias por las salidas, pláticas y por enseñarme lo bonito de la carrera.

A mis amigos del CCH Sur: Dalia Andón García, Abigael Castro Rodríguez, Jovany Hurtado García, Isaí Chávez Morales, Enrique Fierro, Monserrat Mata Nácar, Melina Lascarez, Arely Evaristo Reyes, Joel, Daniel y Rocío gracias por cada momento y agradezco que siga nuestra amistad.

A mi amiga Rocío del Rosario González Mendoza, gracias amiga por todos estos años de tu valiosa amistad, te quiero un montón.

A mi tutora Lilia Rivera Rodríguez, te agradezco por todo tu apoyo, consejos y tu grandiosa amistad.

A mis amigos del MIDE, CICEANA, CONVIVE y GEN VERDE por todas las experiencias y permitirme aprender de ustedes.

# ÍNDICE

RESUMEN .....	1
I. INTRODUCCIÓN .....	2
1.1 Familia Cactaceae .....	2
1.2 Tipos de reproducción .....	3
1.3 Las flores.....	4
1.4 Polinización .....	7
1.5 Síndromes de polinización.....	8
1.6 Abejas polinizadoras del género <i>Opuntia</i> .....	12
1.7 Eficiencia de la polinización.....	15
II. OBJETIVO GENERAL.....	17
Objetivos particulares .....	17
III. HIPÓTESIS .....	17
IV. MATERIALES Y MÉTODOS .....	18
4.1 Sitio de estudio.....	18
4.2 Especie de estudio: <i>Opuntia robusta</i> Wendland.....	19
4.3 Colecta de material biológico y análisis de datos .....	21
4.3.1 Identificación taxonómica de insectos .....	21
4.3.2 Frecuencia de visitas y éxito reproductivo (producción de frutos y semillas).....	21
4.3.2.1 Primer grupo (Control positivo).....	21
4.3.2.2 Segundo grupo (Control negativo).....	21
4.3.3 Polinizadores eficientes .....	22
4.3.3.1 Cargas de polen en el polinizador y éxito reproductivo en la planta por visita única .....	22
4.3.3.2 Cargas de polen en el estigma.....	22
V. RESULTADOS .....	24
5.1 Identificación taxonómica de insectos .....	24
5.2 Frecuencia de visitas y éxito reproductivo (producción de frutos y semillas).....	25
5.2.1 Primer grupo (Control positivo).....	25
5.2.2 Segundo grupo (Control negativo).....	30
5.3 Polinizador eficiente .....	32
5.3.1 Cargas de polen en el polinizador y éxito reproductivo por visita única .....	32
5.3.2 Cargas de polen en el estigma.....	37

VI. DISCUSIÓN.....	40
6.1 Identificación taxonómica de insectos .....	40
6.2 Frecuencia de visitas y éxito reproductivo (producción de frutos y semillas).....	41
6.2.1 Primer grupo (Control positivo).....	41
6.2.2 Segundo grupo (Control negativo).....	43
6.3 Polinizador eficiente .....	44
6.3.1 Cargas de polen en el polinizador y éxito reproductivo por visita única .....	44
6.3.2 Cargas de polen en el estigma .....	45
VII. CONCLUSIONES .....	46
BIBLIOGRAFÍA .....	47
ANEXOS .....	62

De Jesús R.Y. 2021. Eficiencia de los polinizadores de *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae) en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM.

## **RESUMEN**

Dentro del género *Opuntia* se han realizado pocos estudios sobre eficiencia de la polinización, no obstante que una disminución de ésta, puede repercutir de forma directa sobre la producción de frutos y semillas. *Opuntia robusta* Wendland es una cactácea arbustiva que presenta poblaciones dioicas y para llevar a cabo su reproducción sexual necesita forzosamente de agentes polinizadores. La eficiencia de los polinizadores es importante abordarla ya que puede repercutir de forma directa sobre el éxito reproductivo de la planta. Este estudio tiene como objetivo general conocer los polinizadores más eficientes en las flores femeninas donde se puede contar la producción de frutos y semillas, se registraron los principales visitantes florales y polinizadores en los años 2015 y 2016, se estimó la frecuencia de visitas; posteriormente se realizaron ensayos de visita única en flores de recién apertura para determinar las cargas polínicas en el estigma y la producción de frutos y semillas. Fueron 13 polinizadores pertenecientes al orden Himenóptera (diez géneros pertenecientes a cuatro familias) quienes tocaron el estigma de flores femeninas de *O. robusta*. Se encontraron diferencias significativas en las frecuencias de visitas y se observó mayor frecuencia en los horarios de 11:30-12:30 h, destacando *Diadasia* sp., y *Macrotera* sp., como los visitantes más frecuentes. Para el año 2015 se encontró una relación positiva entre el número de visitas y el número de semillas producidas. La cantidad de granos de polen depositados en el estigma por los diversos géneros de abejas fue diferente. *Augochlorella* sp., *Diadasia* sp., y *Apis mellifera* lograron formar frutos y semillas por visita única. *Diadasia* sp., y *Augochlorella* sp., se consideran polinizadores eficientes tanto en calidad como en cantidad. *Ashmeadiella* sp., a pesar de su poca frecuencia se considera un polinizador eficiente, ya que obtuvo el mayor porcentaje de polen (23%) que desarrollo tubo polínico y *Macrotera* sp., a pesar de ser un visitante frecuente no se considera polinizador eficiente ya que no logró formar frutos y semillas por visita única, por lo tanto, *Opuntia robusta* depende de abejas solitarias para su éxito reproductivo.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Familia Cactaceae

Las angiospermas forman el grupo vegetal más diverso y dominante en la mayoría de los ecosistemas terrestres, poseen características únicas como presencia de flores con diferentes formas, tamaños, colores y olores; óvulos contenidos en carpelos (hojas modificadas) y doble fecundación (endospermo y semillas) (Vargas, 2012; Martínez, 2013). De acuerdo con la evidencia fósil, se postula que surgieron durante el Cretácico inferior con máxima diversificación en el Cretácico medio (Wikström *et al.*, 2001; Cevallos, 2013). A pesar de ser organismos sésiles han desarrollado estrategias que les han permitido colonizar y adaptarse a diferentes ambientes, por ejemplo, diferentes tipos de reproducción, forma en que distribuyen y combinan los órganos sexuales (gineceo y androceo) y ecología de la polinización (Aguirre *et al.*, 2004; Lezama, 2018).

La Familia Cactaceae es uno de los grupos más diversificados entre las angiospermas, incluye entre 100-150 géneros y aproximadamente 1800 especies en el continente americano (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Nobel, 1996; Anderson, 2001; Arias y Flores, 2013), forman un grupo monofilético el cual poseen presencia de areolas que dan origen a las flores, hojas reducidas, meristemo apical y ovario inmerso en el receptáculo (Jiménez- Sierra, 2011; Arias y Flores, 2013). Estudios taxonómicos indican que México posee 63 géneros con aproximadamente 670 especies, de las cuales 518 son endémicas del país (Guzmán *et al.*, 2003) por lo que es considerado el centro de diversificación de cactáceas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Esta familia comprende cuatro subfamilias: Pereskioideae, Maihuenioideae, Opuntioideae y Cactoideae (Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001).

La subfamilia Opuntioideae, cuenta con aproximadamente 16 géneros los cuales *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Nopalea*, *Peresklopsis* y *Opuntia* se encuentran presentes en México (Arias y Flores, 2013). Esta subfamilia tiene espinas reducidas conocidas como glóquidas (*ahuates*, en náhuatl) en areolas, flores y frutos, adaptadas para la absorción y retención de agua (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Scheinvar *et al.*, 2015). El género *Opuntia* es el más representativo de esta subfamilia y de mayor importancia en

nuestro estudio, cuenta con aproximadamente 200 especies (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Anderson, 2001), abundantes en la región fisiográfica del Desierto Chihuahuense y la zona árida queretano-hidalguense (Del Castillo, 1999). Este género comprende plantas arborescentes, arbustivas o rastreras que se pueden encontrar creciendo de formas silvestres, naturalizadas y cultivadas para el consumo de frutos y cladodios (Bravo-Hollis, 1978).

## 1.2 Tipos de reproducción

La versatilidad reproductiva que poseen algunos géneros de la familia Cactaceae pueden desempeñar un importante papel en la estrategia ecológica de la adaptación a la aridez (Arias y Flores, 2013), por ejemplo, hay especies que se reproducen de manera sexual y asexual como *O. robusta* y *O. megacantha* (Mondragón y Bordelon, 2002; Pimienta- Barrios y Del Castillo 2002). La reproducción asexual no necesita invertir en el desarrollo de flores vistosas, producción de néctar, polen y aceites (Eguiarte *et al.*, 1999, Mauseth, 2003; Jiménez-Sierra, 2010), se puede expresar de manera vegetativa (clonal) y por apomixis, la primera es muy exitosa en algunas especies del género *Opuntia* como *O. microdasys*, *O. rastrera* y *O. fragilis* (Rebman y Pinkava, 2001; Mandujano *et al.*, 2001); surge a partir de un meristemo (p.ej. bulbos, estolones, esquejes, propágulos) donde participa un progenitor del cual se originarán los hijos que conservan sus mismas características genéticas, sin embargo una desventaja es la inexistencia de recombinación genética (Hartril y Clark, 1989; Mclellan *et al* 1997; Charpentier *et al.*, 2000; Kliměš *et al.*, 1997; Aguirre *et al.* 2004).

Aunque su dispersión puede ser baja, muchos cladodios de *Platyopuntias* y *Cylindropuntias* pueden separarse fácilmente y adherirse a la piel del ganado para tener mayor dispersión (Pimienta- Barrios y Del Castillo, 2002) o en el caso de *Cylindropuntia leptocaulis*, *O. fragilis* y *O. pubescens* donde los segmentos terminales del tallo se desprenden con facilidad y rápidamente brotan raíces creando nuevos individuos (Rebman y Pinkava, 2001).

La apomixis consiste en la formación de semillas que contienen embriones genéticamente idénticos a la planta madre generados sin que intervengan los procesos de meiosis y fecundación (Koltunow *et al.*, 1995; Eguiarte *et al.*, 1999; Jiménez-Sierra, 2010) se ha reportado en *O. leucantha* Link., *O. dillenii* Haw y *O. glaucophylla* Wendl. (Tisserat, 1979; Pimienta- Barrios y Del Castillo, 2002; Lenzi y Orth, 2012). Los embriones apomícticos pueden formarse por dos rutas, gametofítica o esporofítica. En la primera, el embrión se

forma de la partenogénesis de una célula diploide en el saco embrionario (Ortiz *et al.*, 2004) y en la segunda ruta conocida como embrionía adventicia, los embriones se generan a partir de células somáticas de la nucela o del integumento (Bicknell y Koltunow, 2004); fenómeno observado en *Mammillaria tenuis*, *O. streptacantha*, *O. robusta* y *O. ficus-indica* (Pérez, 1993).

En contraparte la reproducción sexual es costosa ya que requiere de la inversión de recursos para la formación de gametos femeninos y masculinos (meiosis), así como de otras estructuras que aseguren el éxito reproductivo, como flores y recompensas atrayentes para los polinizadores (Richards, 1997; Holsinger y Thomson 1994). El beneficio que destaca es generar variabilidad genética involucrando la unión de gametos, etapa de meiosis y recombinación genética para originar un nuevo individuo diferente a los parentales (Hamilton *et al.*, 1990). Además, la producción de semillas puede permanecer en el tiempo y en el espacio permitiendo la existencia de variabilidad en las poblaciones y disminuyendo las mutaciones deletéreas para enfrentar nuevas condiciones ambientales (Charpentier *et al.*, 2000; Gillespie, 2004;).

### **1.3 Las flores**

Las flores son esenciales para asegurar la reproducción sexual, poseen varios atributos como diversidad de colores, formas, recompensas florales, despliegue floral, entre otros, que favorecen la atracción de diversos organismos para asegurar el éxito reproductivo de las especies vegetales (Golubov y Mandujano, 2009). En general están compuestas por cuatro hojas modificadas llamadas verticilos: sépalos (cáliz), pétalos (corola), estambres (androceo) y carpelos (gineceo) que se encuentran sobre un eje denominado receptáculo (Orozco y Vázquez, 2013).

Las partes más externas denominadas estériles constituyen el cáliz y la corola (perianto) teniendo como función proteger las partes internas hasta que las flores abran (antesis), por otra parte, el androceo y gineceo son estructuras fértiles que contienen los gametos para la fecundación (Flores-Vindas, 1999; Martínez, 2013). El gineceo (órgano femenino) está formado por uno o más pistilos que se dividen en tres partes: ovario, estilo y estigma, donde la base dilatada del pistilo es el ovario que contiene los óvulos (megasporangios) y el estigma es la superficie receptora de los granos de polen, formado por lóbulos el cual posee un

conjunto de células especializadas que se conecta con el estilo para orientar el crecimiento del tubo polínico (Flores-Vindas, 1999; Wengier, 2008). El estigma puede ser húmedo o seco; los estigmas húmedos presentan una secreción acuosa que contiene proteínas, lípidos y mucílago y los estigmas secos tienen una cutícula cerosa hidrofóbica e impermeable (Suárez, 2009; Vázquez, 2013). El androceo está formado de estambres (órganos masculinos) que consisten de filamentos en cuya parte superior se encuentran las anteras, ésta última es un cuerpo alargado que se divide en dos tecas conteniendo cada una de ellas dos sacos polínicos donde ocurre la formación de microsporas que se convierten en granos de polen (Martínez, 2013).

Típicamente las flores del género *Opuntia* nacen en la parte superior del cladodio, son de perianto grande en forma de tazón de color amarillo que cambia durante su desarrollo (e. g., anaranjado) (Del Castillo, 1999). Los estigmas son lobulados de color amarillo o verde con arreglo circular alrededor del estilo (Aguirre *et al.*, 2004), el ovario está formado por varios carpelos fusionados conteniendo numerosos óvulos con placentación parietal por ejemplo de 150 a 400 en *O. ficus-indica*, 388 en flores hermafroditas y 406 en flores femeninas de *O. robusta* Wendland (Del Castillo y González, 1988; Silva, 2007). En cuanto a la cantidad de estambres se pueden encontrar de 20 a 4000 estambres que rodean la flor; *Opuntia brunneogemma* y *O. viridirubra* tienen 450-600 estambres (Pimienta-Barrios y Del Castillo 2002; Schlindwein y Wittmann, 1997), *O. phaeantha* Engelm posee 258 estambres, y *O. ficus* 240 estambres. Los granos de polen son esféricos, tienen crestas en la exina y miden de 65-130µm de diámetro (Aguirre *et al.*, 2004), la cantidad de granos de polen por flor varía de 160000 en *O. rastrera* a 330000 en plantas masculinas de *O. robusta* y el desarrollo del tubo polínico en el estilo ocurre de 24-48 horas (Mandujano *et al.*, 1996; Pimienta-Barrios y Del Castillo 2002).

Las flores de la familia Cactaceae son principalmente hermafroditas o bisexuales, es decir presentan estigmas y anteras funcionales en la misma flor (Arreola, 1997; Anderson, 2001), sin embargo, por atrofia del androceo o del gineceo las flores pueden ser funcionalmente androdioicas, ginodioicas, dioicas, subdioicas o trioicas (Orozco, 2002, Flores, 2005, Silva, 2007; Arias-Montes y Flores-Rivas, 2013). En el caso de las flores bisexuales pueden producir interferencias reproductivas entre el polen que se deposita y el que se recoge

(Barrett, 2002), por ejemplo, pueden autopolinizarse, es decir se polinizan con su propio polen (autogamia) o de otra flor del mismo individuo (geitonogamia) ocasionando una reducida variabilidad genética y producción de semillas no viables (Sakai y Weller, 1999; Orozco y Vázquez 2013). Por lo tanto, las especies hermafroditas han desarrollado estrategias para promover la polinización cruzada (xenogamia) como separar las estructuras florales tanto espacial (hercogamia) o temporalmente (dicogamia) (Richards, 1997). Si se separan en el tiempo podemos tener especies protándricas las cuales desarrollan primero su función masculina y protogínicas desarrollando primero su función femenina (Ainsworth, 2000) o separar las estructuras reproductivas de la flor en la misma planta (monoicas) o en diferentes plantas (dioicas) (Renner y Ricklefs, 1995; Ainsworth, 2000; Allem, 2004; Raven *et al.*, 2005).

La presencia de flores unisexuales en diferentes individuos (dioicas), se han utilizado como base para plantear rutas evolutivas partiendo de una condición hermafrodita (Lezama, 2018) por ejemplo monoicismo, ginodioicismo y androdioicismo (Bawa, 1980; Webb, 1999; Barret, 2002). En el monoicismo, una planta hermafrodita debe sufrir dos mutaciones, la primera que afecte la producción de polen y la segunda que esterilice la parte femenina en otras flores diferentes de la misma planta, para el ginodioicismo puede ocurrir dos mutaciones, en la primera un mutante esteriliza la función masculina obteniendo individuos femeninos y el segundo que esterilice la función femenina en individuos hermafroditas para obtener individuos masculinos y concluir en una población dioica (Webb, 1999; Barret, 2002) y el androdioicismo sigue el mismo proceso que el ginodioicismo pero se inicia con la esterilidad femenina (Barret, 2002; Cuevas y Abarca, 2006).

Algunos miembros del género *Opuntia* han buscado la manera de separar los sexos por ejemplo en *O. grandis*, *O. glaucescens*, *O. stenopetala* y *O. rosbusta* (Bravo- Hollis, 1978; Del Castillo y González, 1988; Anderson, 2001) con la finalidad de evitar los efectos deletéreos de la endogamia (Pimienta–Barrios y Del Castillo, 2002). En algunos estudios se menciona que la pérdida de la función de un órgano sexual se atribuye a la muerte celular programada (PCD) en etapas tempranas y posteriores del desarrollo floral (Wu y Cheung, 2000; Baker, 2006; Kawanabe *et al.*, 2006; Flores-Rentería *et al.*, 2013), este mecanismo se

ha comprobado en flores dioicas de *Opuntia robusta*, donde inicialmente son flores bisexuales y después presentan inactividad en algunos de los órganos sexuales.

Hernández-Cruz *et al.*, (2019) encontraron que las flores femeninas de *Opuntia robusta* presentan pistilo funcional y estambres sin granos de polen debido a la degradación prematura del tapete por PCD y las flores masculinas presentan estambres con abundante polen, estigma y estilo subdesarrollado debido a la detención placentaria y aborto de óvulos por PCD. Por lo tanto, en las especies dioicas, la polinización cruzada es necesaria para producir semillas y mantener sus poblaciones además evita los efectos deletéreos de la depresión por endogamia (Sakai y Weller, 1999).

#### **1.4 Polinización**

La polinización consiste en la transferencia de polen desde los estambres al estigma de la misma flor (autogamia) o de otra distinta (xenogamia) (Faegri y van der Pijl 1979; Kearns e Inouye 1993; Muñoz *et al.* 2005; Klein *et al.* 2007). Cuando el polen llega al estigma se lleva a cabo un sistema de reconocimiento e hidratación entre los receptores estigmáticos y componentes de la exina del grano de polen, el tubo polínico que emerge del grano de polen penetra y crece a través de los tejidos del estilo hasta llegar al ovario (Cruz y González, 2013).

Una vez en el ovario, los tubos polínicos crecen y a través del micropilo en el óvulo entran en el saco embrionario y liberan las células espermáticas para efectuar la doble fecundación (Peña, 2003; Sirombra, 2005; Suárez, 2009). La fusión de un núcleo espermático con el núcleo de la ovocélula forma un cigoto diploide que dará origen al embrión (semilla) y la fusión del otro núcleo espermático con los núcleos polares genera el endospermo cuya función es nutrir al embrión durante su desarrollo (MacCauley *et al.*, 2013). La fase entre la polinización y la doble fecundación del saco embrionario se le denomina fase progámica (Linsks, 1986; Suárez, 2009). Cuando los granos de polen germinan sobre el estigma se habla de autocompatibilidad, pero si existe rechazo del polen se presenta autoincompatibilidad esta última puede ser gametofítica y esporofítica (Cruz y González, 2013).

Dos tipos de vectores se han descrito para que se lleve a cabo la polinización: abióticos (viento, agua) o bióticos (insectos, aves y mamíferos) (Waser *et al.*, 1996; Bonilla, 2012). El

tipo de polinización por viento es un proceso pasivo y poco preciso (Faegri y van der Pijl, 1979), donde las plantas deben situarse en ambientes con fuertes vientos, baja humedad y escasas precipitaciones tratando de asegurar la permanencia del polen en el aire (Glover, 2007). Las flores polinizadas por viento presentan ciertas características como una reducción en el cáliz y corola, siendo flores poco llamativas y sin producción de recompensas ya que no necesitan atraer a polinizadores; suelen ser unisexuales para evitar la autopolinización; las plantas masculinas presentan filamentos largos con gran cantidad de polen para facilitar la dispersión mientras que las flores femeninas presentan estigmas grandes plumosos para retener el polen (Muñoz *et al.*, 2005). Se ha registrado en familias de angiospermas, por ejemplo: Rhizophoraceae, Moraceae, Urticaceae, Palmae, Arecaceae (Bawa y Opler 1975). En la polinización por agua (hidrófila) el polen es liberado bajo la superficie del agua y es transportado por la corriente hasta alcanzar las estructuras reproductoras femeninas (Ingrouille y Eddie, 2006; Glover, 2007).

En la polinización biótica se establece una relación interespecífica conocida como mutualismo (Waser *et al.* 1996; Sirombra, 2005) donde los polinizadores consiguen alimento, materiales para construir sus nidos, sitios de anidación y refugio; por otro lado, las plantas obtienen éxito reproductivo sobre todo en especies auto-incompatibles o dioicas que necesitan forzosamente de estos vectores de polen para la producción de frutos y semillas (Salazar, 2018). Se considera que esta interacción apareció en el Cretácico medio (Michener, 1993; Grimaldi, 1999; Willis y McElwain, 2002) y es una de las asociaciones bióticas más importantes ya que aproximadamente el 80% de toda la polinización en las plantas es por insectos y vertebrados y solo el 20% es abiótica (principalmente por viento) (Waser *et al.* 1996; Machado, 2008).

### **1.5 Síndromes de polinización**

Tradicionalmente el concepto de síndrome de polinización ha considerado que la combinación de rasgos florales está relacionada con la atracción de grupos específicos de polinizadores (Stebbins, 1970; Faegri y van der Pijl, 1971), estos rasgos florales pueden ser forma, tamaño, color, recompensas, guías de néctar, etc. (Darwin 1862; Proctor *et al.*, 1996, Rosas- Guerrero *et al.*, 2014). Las formas florales suelen ser amplias y planas para proporcionar mayor área de atracción y superficie de aterrizaje, exhiben sus órganos sexuales

para asegurar visitas de los polinizadores, mientras que las flores cuyos órganos sexuales se encuentren ocultos solo podrán ser polinizadas por aquellos polinizadores que puedan acceder a ellos (Grant y Grant, 1978) y el tamaño de la flor se correlaciona con el tamaño del polinizador y la recompensa de néctar que contiene (Dafni, 1992). El olor juega un papel de atracción o repulsión a larga distancia cabe destacar que la atracción o repulsión es específica, por lo tanto, una especie puede atraer un vector y repeler a otro distinto (Ingrouille y Eddie, 2006), los olores pueden ser dulces, agrios, podrido, fecales, etc., indicando el tipo de polinizador que se atrae (Muñoz *et al.*, 2005). El color puede ser muy variado debido a la combinación de compuestos carotenoides y flavonoides, su función es indicar el tipo de recompensas a largas distancias (Ingrouille y Eddie, 2006) ya que en flores blancas o amarillas suelen producir gran cantidad de polen y las flores azules y rosadas gran cantidad de néctar (Lunau, 1999; Muñoz *et al.*, 2005).

Las recompensas florales son la base de la alimentación para los polinizadores, las más comunes son el polen y el néctar. El polen es un alimento rico en proteínas, vitaminas, lípidos y aminoácidos, suele producirse en grandes cantidades por lo que las flores poseen un alto número de estambres. El néctar es la principal e importante recompensa que obtienen los polinizadores ya que obtienen la energía que les permite volar y desplazarse (Yokoi y Fujisaki 2008). Está compuesto por agua, carbohidratos (sacarosa, fructosa y glucosa), aminoácidos, lípidos, vitaminas, proteínas y otros elementos como calcio (Baker *et al.*, 1998; Nicolson y Tornburg 2007), se produce en los nectarios florales y su secreción puede estar influida por las condiciones ambientales (Muñoz *et al.*, 2005).

Los síndromes de polinización conocidos son ornitofilia o polinización por aves, las flores son tubulares de colores rojizos con disponibilidad de néctar, poco aromáticas y anthesis diurna (Janzen, 1976; Proctor *et al.*, 1996); la quiropterofilia o polinización por murciélagos cuyas plantas presentan flores grandes de color blanco a amarillo de apertura nocturno, producción de néctar y polen y aromas fuertes (Bawa, 1995; Estrada y Coates-Estrada, 2001). La polinización por insectos se encuentra conformada por los órdenes Diptera, Lepidoptera, Coleoptera e Hymenoptera. El orden Diptera se encuentra constituido por las moscas (el síndrome de polinización es miofilia), que tienen probóscides grandes adaptadas para alimentarse de néctar, son atraídos por aromas de proteínas descompuestas y flores poco

llamativas. Entre los grupos más importantes como polinizadores están las moscas de las familias Syrphidae y Bombyliidae (Grimaldi, 1999). Dentro del orden Lepidoptera se pueden separar dos grupos de acuerdo a su comportamiento: lepidópteros diurnos (mariposas), visitan flores que poseen una superficie de aterrizaje para obtener su recompensa, por lo general las flores son vistosas de colores llamativos (p.ej. rojo, azul) de forma tubular y fragantes (Bawa, 1995). A este tipo de síndrome se conoce como psicofilia. Los lepidópteros nocturnos (polillas) visitan flores de colores pálidos (blanco, crema o rosa), muy fragantes con gran cantidad de néctar, por lo general no se posan en la flor ya que tienen la capacidad de obtener su recompensa mientras revolotean, a este síndrome se le conoce como esfingofilia (Sirombra, 2005).

Los escarabajos (orden Coleóptera), buscan principalmente polen como recompensa floral, presentan un aparato bucal masticador por lo que consumen los pétalos de las flores (distrofia). Las flores que buscan deben tener corola amplia con numerosos estambres, colores opacos, pero con aromas fuertes (dulces o a fermentación), este tipo de síndrome se conoce como cantarofilia (Sirombra, 2005). La polinización por abejas o melitofilia son generalmente atraídas por las esencias de las flores de colores azules, blancas, amarillas o rosadas, aromáticas, con antesis diurna y presencia de néctar (Faegri y van der Pijil, 1979; Muñoz *et al.*, 2005).

Dentro de la familia Cactaceae los síndromes de polinización que predominan son quiropterofilia, ornitofilia, esfingofilia y melitofilia (Grant y Grant, 1979 Gibson y Nobel, 1986). Las flores de cactáceas columnares son polinizadas por murciélagos ya que se ha reportado que de las 70 especies de cactáceas columnares mexicanas, el 69% se asocia con este polinizador. En trabajos realizados en el Valle de Tehuacán encontraron que las especies *Leptonycteris curasoae* y *Choeroncteris mexicana* transportan polen en cabeza y cuello, así como en cactáceas columnares del estado de Sonora son polinizadas por el pequeño murciélago *Leptonycteris curasoae* (Fleming, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1997).

Las aves que fungen como polinizadores son los colibríes ya que se han observado en las flores rojas y diurnas de *Stenocereus marginatus* y en flores de *Neobuxbaumia mezcalaensis*. También se han reportado en especies del género *Opuntia*, por ejemplo, el colibrí *Amazalia*

*beryllina* visitó las flores anaranjadas de *O. tomentosa* en búsqueda de néctar (Mandujano *et al.*, 2014). En *Stenocereus gummosus* y en el género *Selenicereus* presentan flores tubulares de color tenue que van de blanco, rosa o amarillo pálido con grandes cantidades de polen y néctar y son polinizadas por los esfíngidos (Proctor y Yeo, 1979; Clark-Tapia y Molina Freaner, 2003).

La polinización por abejas es la más frecuente y exitosa en la familia Cactaceae ya que se ha considerado como el grupo de insectos mejor adaptado a la visita floral (Ayala *et al.*, 1996; Michener, 2000). En algunas especies de los géneros *Opuntia*, *Ariocarpus*, *Astrophytum* y *Ferocactus*, las abejas de tallas medianas y grandes se consideran como polinizadores efectivos (Parfitt y Pickett, 1980; Osborn *et al.* 1988).

Varios autores cuestionan la idea de que los síndromes de polinización son la regla cuando se describe la interacción entre plantas y polinizadores ya que no siempre se logra la especialización floral, debido a que las flores pueden atraer un amplio gremio de visitantes que no corresponden al síndrome floral, es decir, un sistema de polinización generalista (Waser *et al.*, 1996; Gómez, 2002; Ollerton *et al.*, 2009; Wilmer, 2011). Por ejemplo, el cactus columnar *Carnegiea gigantea*, tiene flores con síndrome de polinización por murciélagos, sin embargo, un estudio ha registrado aves y abejas como polinizadores (Fleming *et al.* 2001). En el trabajo de Espino *et al.*, (2012), los autores evaluaron biología reproductiva en *Salvia gesneriflora* y *S. reptans* (familia Lamiaceae), se observó que ambas especies recibieron visitas de acuerdo a su síndrome de polinización ornitofilia y melitofilia respectivamente, sin embargo, también fueron visitadas por otros visitantes que no coinciden con su síndrome teniendo abejas en *S. gesneriflora* y mariposas en *S. reptans*.

Por lo tanto, Ollerton y colaboradores (2007) mencionan que las plantas pueden ser generalistas o especialistas de manera funcional o ecológica, en la primera, la diversidad de polinizadores que interactúan con la planta se expresa en relación al taxón del polinizador, por ejemplo, plantas polinizadas por aves o polinizadas por moscas y en la segunda se expresa mediante polinizadores efectivos que interactúan con la planta tomando en cuenta el número diferente de especies, géneros y familias.

Aunque existe una gran diversidad en los visitantes florales y aparentemente hay una estrecha relación con las características florales (Fenster, 2004; Rosas- Guerrero *et al.*, 2014), estudios han determinado que no todos los visitantes florales son polinizadores ya que pueden beneficiarse de las recompensas florales pero no devuelven el mismo beneficio a la planta en términos de éxito reproductivo (Osborn *et al.*, 1988; Adler e Irwin, 2006; Ne'eman *et al.*, 2010; Maldonado 2013; Solis-Montero y Vallejo Marín, 2017). Siguiendo estas ideas los visitantes han sido clasificados en legítimos e ilegítimos, este último considerado como ladrones de recompensas (Inouye, 1980) por ejemplo en especies como *O. basilaris*, *O. lindheimeri* y *O. robusta* han destacado que los coleópteros ocupan las flores para refugiarse, reproducirse y alimentarse de los estambres de los que extraen el polen y no tienen contacto con el estigma (Grant *et al.*, 1979; Del Castillo y González-Espinosa 1988; Mandujano *et al.* 2010), mientras que las abejas solitarias y sociales aterrizan en el estigma y bajan hacia la cámara nectarial (Mandujano *et al.*, 2014).

### **1.6 Abejas polinizadoras del género *Opuntia***

Las abejas son insectos holometábolos que pertenecen a la superfamilia Apoidea en el orden Hymenoptera, se distinguen por tener estructuras especializadas (sedas, escopas y corbículas) que pueden atrapar y mantener hasta 15.000 granos de polen por abeja (Batra, 1984; Grimaldi, 1999; Michener, 2000; Enríquez *et al.*, 2012). Se postula que el desarrollo de las abejas fue simultáneo con la radiación de las angiospermas por lo que tienen un papel fundamental en el funcionamiento y desarrollo de los ecosistemas, así como el mantenimiento de la variabilidad genética (Michener, 1993; Doyle, 2012; Bonet, 2016). Actualmente se conocen aproximadamente 20,000 especies distribuidas en siete familias, cinco de lengua corta (Stenotritidae, Colletidae, Andrenidae, Halictidae y Melittidae) y dos de lengua larga (Megachilidae y Apidae) (Michener 2007; Ayala 2016).

Las zonas más ricas en especies de abejas se presentan en zonas áridas como el suroeste de E.U.A y área neártica de México, la melitofauna mexicana se compone de seis familias (Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae y Apidae), 144 géneros y aproximadamente 1,840 especies teniendo con mayor riqueza de especies Apidae y Andrenidae (Ayala *et al.*, 1996). La fauna de abejas nativas en el estado de Querétaro que se

conocen hasta el momento son 109 especies de abejas agrupadas en cinco familias y 50 géneros (Ascher y Pickering, 2016).

De acuerdo a sus formas de vida se clasifican en sociales, solitarias y cleptoparásitas, aunque la mayoría de las especies (85%) son solitarias (Michener, 2007, Spivak, 2011). Las abejas sociales viven en colonias y se organizan en castas (reinas, obreras y zánganos) para diferentes tareas en la colmena. Las abejas solitarias por lo general las hembras, construyen los nidos y depositan el alimento que requieren sus crías, no hay separación por castas, mientras que las abejas cleptoparásitas usan los nidos y el alimento de otras especies para ovipositar sus crías (Michener, 2007).

Las abejas se alimentan principalmente de néctar del cual obtienen carbohidratos en forma de azúcares y polen que es fuente principal de proteína, las preferencias que muestran para colectar polen de ciertas plantas se clasifican en poliléticas, oligoléticas y monoléticas (Free, 1970; Sotelo, 2016). Las abejas poliléticas (generalistas) visitan numerosas familias de plantas, no son muy selectivas en los tipos de flores que visitan, debido a su conducta y a su ubicuidad entre los recursos florales no todas sus interacciones resultan en eventos de polinización exitosa (Javorek *et al.*, 2002). Las especies oligoléticas (especialistas) colectan polen de algunas pocas especies de plantas del mismo género, son más selectivas que las poliléticas (Michener, 2007; Maldonado, 2013). Las especies monoléticas recogen polen de una sola especie vegetal y en comparación con los otros dos tipos, son las abejas con mayor especialización en la selección de sus recursos florales (Michener, 2000; Müller y Kuhlmann, 2008).

Estudios en especies del género *Opuntia* han destacado a las abejas como visitantes florales y polinizadores, en su mayoría abejas nativas que varían en el número de visitas, morfología y conducta (Michener, 2000). Las familias presentes son Apidae, Halictidae, Megachilidae, Andrenidae y Colletidae (Anexo 1). La Familia Apidae es la más diversa en el mundo, con más de 5700 especies, son abejas sociales y solitarias que se encuentran en zonas templadas, áridas o tropicales, usualmente anidan en varios sustratos desde troncos de madera muerta, paredes, ramas, tallos, así como también en el suelo (Michener, 2007). Dentro de esta familia se encuentran abejas nativas como *Diadasia*, *Bombus*, *Melissodes*, *Xylocopa* e introducidas como *Apis mellifera* (Del Castillo y González- Espinosa, 1988).

*Apis mellifera* (abeja de la miel) originaria de Europa, Asia y África es de color marrón rojizo con franjas negras y anillos amarillo-anaranjados en el abdomen, las visitas que realizan es de tipo generalista por lo que juegan un papel importante en la polinización de varias especies de plantas (Winston *et al.*, 1981., Horridge, 2005; Rucker *et al.*, 2012) entre ellas especies del género *Opuntia* donde ha sido considerado polinizador frecuente (Lo Verde y La Mantia, 2011; Sánchez-Echeverría, 2016).

Las abejas *Diadasia* y *Melissodes* se han considerado como polinizadores constantes y abundantes debido a sus hábitos de vuelo y presencia de estructuras especializadas para la adherencia del polen en su cuerpo (García, 1984; Del Castillo y González- Espinosa, 1988) además son especialistas (Gran y Hurd, 1979) mientras que las abejas del género *Bombus* también visitan a especies del género *Opuntia*, pero con menor frecuencia. Por otra parte, Lenzi y Orth (2011) reportan que una especie del género *Xylocopa* (*Xylocopa brasilianorum*) es un polinizador potencial debido a que siempre tocó los estigmas de las flores de *O. monacantha* y cuando emprendía el vuelo su cuerpo portaba gran cantidad de polen.

La Familia Halictidae está formada por abejas cosmopolitas abundantes en las regiones templadas en su mayoría solitarias que anidan en cavidades del suelo y en troncos de madera, es la segunda familia de abejas más numerosa del mundo. Son conocidas como “abejas del sudor” ya que obtienen sales a través de la transpiración de animales y humanos, algunas son robustas, aunque la mayoría son delgadas de colores llamativos como verde, azul metálico, negro y verde opaco (Michener, 2007; Janeba, 2009). Esta familia comprende las subfamilias Augochlorinae, Rophitinae, Normiinae y Halictinae, esta última incluye géneros de abejas presentes en flores de *Opuntia* como *Agapostemon*, *Halictus*, *Lasioglossum* y *Augochlorella* (Nantes-Parra *et al.*, 2006). Por ejemplo, en *O. imbricata*, la presencia de *Agapostemon*, *Lasioglossum* y *Halictus* ha influido de manera diferente ya que el primero a diferencia de los otros es más constante y aterriza en el estigma (McFarland, 1987).

La Familia Megachilidae tiene abejas solitarias con distribución cosmopolita, son conocidas como “cortadoras de hojas” ya que cortan las hojas en forma elíptica y las utilizan en la construcción de sus nidos. Son de color gris a negro con presencia de vellosidades y rayas blancas en el abdomen (Rozen y Soliman 2007). Las abejas del género *Ashmeadiella* y

*Lithurge* son especialistas en *Opuntia* aunque tienen poca frecuencia (Krombien *et al.* 1979; Inouye 1980).

La Familia Andrenidae posee mayor número de especies con distribución mundial, excepto en Australia y la región tropical asiática. Todas las especies nidifican en suelos arenosos y son solitarias (Michener 2007). El género *Macrotera* es considerado el género hermano de *Perdita* (Michener, 2000). Por ejemplo, *Perdita texana* normalmente entra y sale de las flores de *Opuntia* sin tener contacto con el estigma (Grant y Hurd, 1978).

La Familia Colletidae presenta gran distribución mundial, su mayor diversidad se encuentra en partes templadas de Australia y América del Sur y escasas en los trópicos. Son solitarias, generalistas que construyen sus nidos en maderas o en el suelo y sus celdas tienen una textura similar al papel celofán distinguible de esta familia. En México hay pocos estudios sobre géneros de esta familia (Michener, 2007).

Con respecto a la información obtenida se puede suponer que todos los visitantes de abejas remueven el polen, pero un paso crítico en la polinización es la transferencia de polen viable a un estigma receptivo (Grant y Hurd, 1978).

### **1.7 Eficiencia de la polinización**

Para conocer el desempeño que tienen los polinizadores en mover la carga polínica al receptor del polen, se ha utilizado un parámetro conocido como eficiencia de polinización (PE) (Inouye, 1994). Este parámetro se ha considerado de suma importancia dado que se puede conocer el polinizador más eficiente de una especie vegetal y promover la conservación de polinizadores y plantas en riesgo (Chander, 2018). Actualmente existen varias definiciones de la eficiencia de la polinización por ejemplo Ivey y colaboradores (2003) mencionan que la “efectividad de un polinizador” es el comportamiento que tienen los polinizadores en la adecuación de una planta tomando en cuenta frecuencia de visitas, duración de una sola visita, transferencia de polen y constancia floral.

Para McIntosh (2005) es la combinación de dos componentes, cantidad y calidad en la producción de semillas por visita única. Wang y colaboradores (2017) comentan que el polinizador más efectivo es aquel que deposita suficiente polen con específico en el estigma receptivo y produce mayor cantidad de semillas por visita. Como se puede observar los

autores destacan cuatro variables: 1) frecuencia de visitas, 2) remoción de polen compatible, 3) deposición en el estigma receptivo de la flor y 4) producción de semillas. Sin embargo, otros elementos que no se mencionan y también influyen en la polinización son las características morfológicas (e.g., tamaño, presencia de escopas, pelos plumosos ramificados o corbículas) y conductuales (manipulación de la flor) que deben poseer los polinizadores (Grant *et al.*, 1979; Waser *et al.* 1996; Wilmer, 2011).

Los estudios que se han realizado sobre eficiencia de la polinización en cactáceas son escasos, por ejemplo, McIntosh (2005) realizó ensayos de visita única en flores de *Ferocactus cylindraceus* y *F. wislizeni* y registró la cantidad de frutos formados y semillas producidas. Ambas especies fueron visitadas por tres especies de abejas especialistas en cactus (*Diadasia rinconis*, *Svastra duplocincta* y *Ashmeadiella opuntiae*) sin embargo el polinizador más efectivo fue *Diadasia rinconis* ya que produjo mayor cantidad de frutos y semillas.

Blair y Williamson (2008) evaluaron la eficacia de los polinizadores en flores de *Astrophytum asterias*, mediante el número y porcentaje de semillas establecidas por cada visita, los resultados indicaron que el visitante más común *Macrotera lobata* es un polinizador ineficaz, mientras que el menos común *Diadasia rinconis* es el polinizador más eficiente ya que una sola visita resultó en niveles de semillas similares a los controles.

Maldonado *et al.*, (2013) registraron el éxito reproductivo en *Opuntia sulphurea* mediante el promedio de granos de polen conespecíficos depositados en el estigma, germinación de tubos polínicos y semillas producidas por visita única. Se registraron 31 visitas de 10 taxones del orden Diptera e Hymenoptera (familias Megachilidae, Halictidae, Apidae y Andrenidae). A pesar de su poca frecuencia el polinizador más eficiente fue *Centris brethesi* en cuanto a la producción de semillas y germinación de tubos polínicos mientras que el polinizador más frecuente *Augochloropsis sp.* fue ineficiente en ambos rubros.

El conocimiento de la eficiencia de polinización es importante para determinar el grado de interdependencia de los visitantes florales a una especie de planta, además se utiliza para determinar el número óptimo de polinizadores necesarios para el éxito reproductivo de una población de plantas y es un parámetro importante en la conservación de polinizadores y la agricultura sostenible (Ne'eman *et al.*, 2010)

Aunque la información sobre polinizadores o visitantes florales en el género *Opuntia* es abundante, hay poca investigación que aborde la eficiencia de la polinización. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo, es conocer la diversidad de visitantes florales y polinizadores y determinar que polinizadores son más efectivos en flores femeninas de *Opuntia robusta*.

## **II. OBJETIVO GENERAL**

Determinar cuáles son los visitantes florales y polinizadores eficientes en flores femeninas de *Opuntia robusta* en poblaciones dioicas en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México.

### **Objetivos particulares**

- Observar e identificar taxonómicamente que insectos tienen contacto efectivo con el estigma (estructura reproductora).
- Comprobar que se necesita de polinizadores para la producción de frutos y semillas en flores femeninas de *Opuntia robusta*.
- Determinar el o los polinizadores más eficientes mediante estimación de las cargas de polen en el polinizador, cargas de polen en el estigma y éxito reproductivo por medio de visitas únicas.

## **III. HIPÓTESIS**

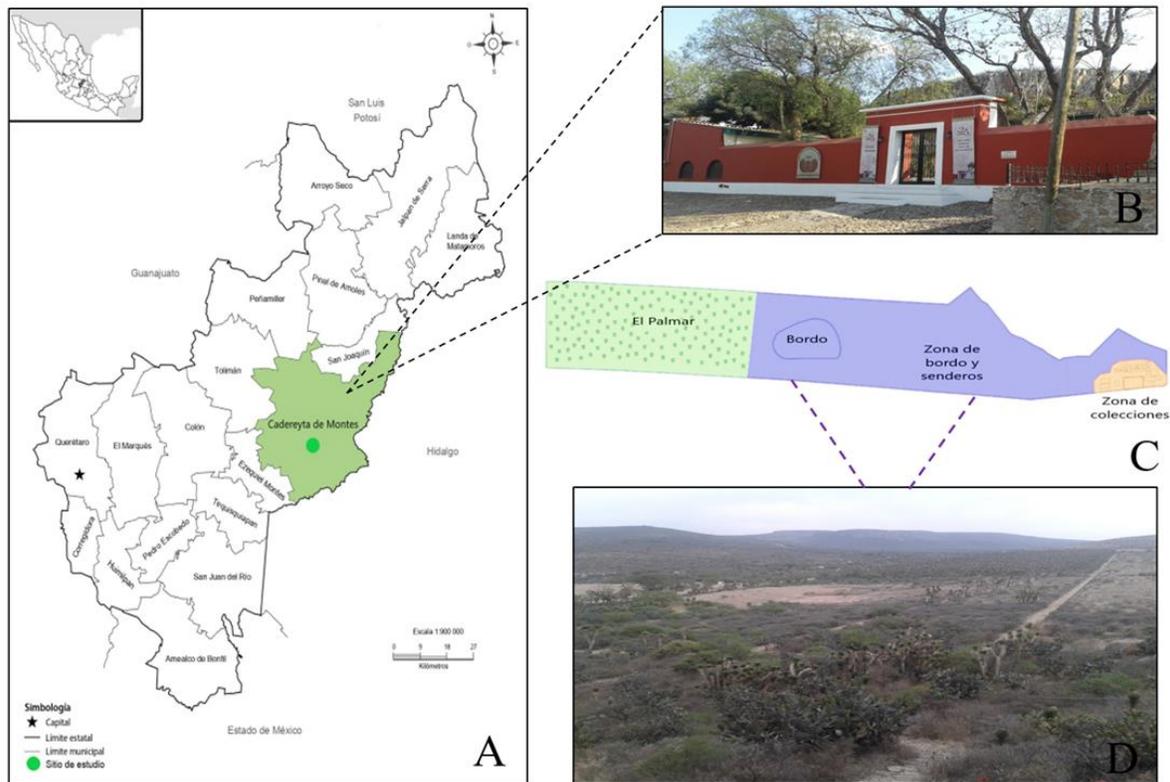
- Debido a que las flores femeninas de *Opuntia robusta* son diurnas de color amarillo en forma de tazón y tienen lóbulos estigmáticos visibles entonces los principales polinizadores serán abejas.
- Los polinizadores más frecuentes serán eficientes, por lo tanto, acarrearán más polen, depositarán mayor cantidad de polen en el estigma y producirán mayor cantidad de frutos.
- Los polinizadores de mayor tamaño transportarán mayor cantidad de polen en el estigma.

## IV. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta (JBRC) localizado al sureste del municipio de Cadereyta de Montes, Querétaro en las coordenadas geográficas 20° 41' 15.8" N y 99° 48' 17.7" O a una altitud de 2046 msnm. (Figura 1A). El JBRC es una institución encargada de fomentar el estudio de la conservación e investigación de la riqueza biológica adscrito al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro (CONCYTEQ, 2013) (Figura 1B). La región en donde se ubica pertenece a la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico, y a la subprovincia de las Llanuras y Sierra de Querétaro e Hidalgo (Sánchez *et al.* 2006). Su geomorfología es de origen volcánico probablemente del Oligoceno o el Mioceno, con un tipo de roca arenisca-conglomerado y suelo de vertisol y feozem háplico (INEGI, 1986). El clima es semi-seco templado BS1kw (w) con lluvias en verano con temperatura mínima promedio de 6.6 °C y máxima de 24.4 °C, con precipitación mínima anual de 309.3 mm y máxima de 798.5 mm. La vegetación natural corresponde a matorral xerófilo crassicaule (Chávez Martínez y Hernández Magaña, 2003; SMN, 2015).

Se definen tres zonas en el JBRC, zona de colecciones y unidad de propagación de plantas silvestre, plantación de yucas (El Palmar) y zona silvestre (área de bordo y de senderos) (Maruri-Aguilar *et al.* 2013) (Figura 1C). La zona silvestre (sitio de estudio) tiene especies como mezquite, maguey, palma de yuca y nopales (Hailen *et al.* 2004) (Figura 1D).



**Figura 1.** Ubicación del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México. A. Municipio del sitio de estudio; B. Entrada del Jardín; C. Mapa del Jardín; D. Zona silvestre.

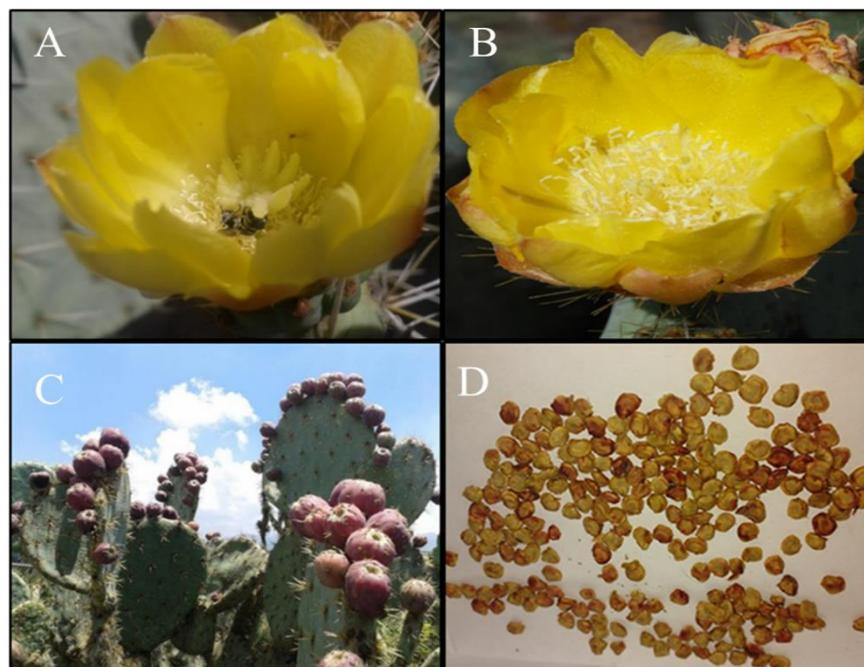
#### 4.2 Especie de estudio: *Opuntia robusta* Wendland

Originaria del centro de México conocida como “nopal tapón”, “tuna tapona” o “tuna camuesa” (Bravo-Hollis, 1978; González *et al.* 2001; Barker *et al.* 2008), es una planta arbustiva, ramificada, de 1 a 2 m de altura, tronco cilíndrico definido con artículos ovalados a circulares de color verde claro azulados de 25 a 40 cm de longitud. Perteneció al género *Opuntia*, subfamilia Opuntioideae (Barthlott y Hunt, 1993).

Se distribuye en los estados de Chihuahua, Ciudad de México, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora y Zacatecas (González *et al.* 2001; Guzmán *et al.* 2003). Habita en zonas áridas, semiáridas o selvas caducifolias (Peña *et al.* 2008).

Presenta flores amarillas de 5-8 cm de diámetro, pueden ser bisexuales o unisexuales, habiendo poblaciones hermafroditas, dioicas y trioicas (Del Castillo y González Espinosa, 1988; Ortiz y Van Der Meer, 2007). En el sitio de estudio se registraron poblaciones dioicas. Las flores femeninas tienen 10-12 lóbulos estigmáticos muy desarrollados (Figura 2A), cámara ovárica con gran cantidad de óvulos y estambres cortos con anteras sin polen. Las flores masculinas (Figura 2B) tienen estigma atrofiado y ovario reducido (0-40 óvulos) mientras que las anteras contienen abundante polen (Del Castillo y González, 1988; Silva, 2007).

La floración ocurre a finales de marzo y principios de abril y las flores generalmente abren dos días (Aguirre *et al.*, 2004); el periodo de fructificación ocurre en el mes de julio, los frutos son globosos o elípticos color púrpuro con pulpa roja y semillas de hasta 5 mm de largo (Anderson, 2001) (Figura 2C y 2D).



**Figura.** Flores dioicas de *Opuntia robusta* en la zona silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro; **A.** Flor femenina con pistilo funcional y presencia de un polinizador en busca de recompensa floral; **B.** Flor masculina con pistilo atrofiado; **C** Nopalera con frutos y **D.** Semillas.  
Fotos: (A) De Jesús-Romero A. (B, C y D) Luna-Cortés A.

## **4.3 Colecta de material biológico y análisis de datos**

### **4.3.1 Identificación taxonómica de insectos**

Con la finalidad de conocer cuáles son los visitantes florales y polinizadores en flores femeninas de *Opuntia robusta* se realizó una clasificación previa, los que tuvieron contacto efectivo con el estigma se denominaron polinizadores y los que no tuvieran contacto como visitantes florales. Los polinizadores se capturaron mediante cámaras letales con acetato de etilo al 10%, previamente rotulados (fecha, lugar y hora de colecta). Cada polinizador se montó en un alfiler entomológico y se resguardo en una caja entomológica. Posteriormente se llevaron al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México para ser identificados taxonómicamente por el Dr. Ismael Hinojosa Díaz.

### **4.3.2 Frecuencia de visitas y éxito reproductivo (producción de frutos y semillas)**

Para comprobar que se necesita de polinizadores para la producción de frutos y semillas, las flores femeninas de *Opuntia robusta* se clasificaron en dos grupos:

**4.3.2.1 Primer grupo (Control positivo).** En marzo de 2015 se seleccionó 26 botones florales distribuidos en 5 plantas diferentes y fueron cubiertas con bolsas de tul. Durante el primer día de floración se descubrió cada flor y se registró la cantidad de visitas de los polinizadores. Las observaciones se realizaron a partir de las 9:30 am hasta 3:10 pm en intervalos de 20 minutos alternados con 20 minutos de descanso teniendo un total de 9 intervalos de observación por día sumando 180 minutos por flor. Al final se volvió a cubrir las flores para excluirlas de más visitas y proteger la formación del fruto. Para el año 2016 se trabajó con 22 flores distribuidas en 5 plantas diferentes y se siguió el mismo procedimiento. Tomando en cuenta la cantidad de visitas en los horarios de observación se elaboró una tabla de contingencia y se aplicó el estadístico chi cuadrada, en caso de encontrar diferencias significativas se aplicó una prueba de residuos estandarizados (Everitt, 1977).

La producción de semillas por visitas múltiples se estimó a finales del mes de julio de ambos años y se aplicó el estadístico, no paramétrico, correlación de Spearman realizado en el programa Statistica v.7.

**4.3.2.2 Segundo grupo (Control negativo).** Este ensayo solo se realizó en el año 2015, se seleccionaron 30 botones al azar de 5 plantas diferentes y cada uno se cubrió con bolsas de

exclusión para evitar visitas de los polinizadores durante la antesis. La producción de frutos y semillas se estimó a finales del mes de julio.

#### **4.3.3 Polinizadores eficientes**

Con la finalidad de conocer el o los polinizadores más eficientes se estimaron los siguientes ensayos.

##### **4.3.3.1 Cargas de polen en el polinizador y éxito reproductivo en la planta por visita única**

En el año 2015 se excluyeron 47 botones florales de 5 plantas diferentes y en 2016 se excluyeron 40 botones florales de 5 plantas diferentes. Cada flor fue descubierta en los horarios de máxima frecuencia y receptividad estigmática. Al recibir la primera visita de un polinizador se capturó con una cámara letal con acetato de etilo al 10% y se colocó en tubos eppendorf de 1ml con alcohol etílico al 96%. Posteriormente la flor se volvió a cubrir para la formación del fruto (éxito reproductivo). Los tubos fueron transportados al laboratorio y cada tubo se centrifugó a 10,000 r.p.m por 30 segundos para retirarle la mayor cantidad de polen adherido del cuerpo de cada abeja, después se obtuvo una alícuota del volumen de 1 microlitro y se colocó en una cámara de Neubauer para contabilizar todos los granos de polen ubicados dentro de toda la cuadrícula. Cabe resaltar que se calculó el volumen de la cuadrícula de la cámara de Neubauer utilizando la formula  $V=\text{área} \times \text{altura}$ . Por tubo se realizaron 10 repeticiones (Mandujano, método no publicado).

Para determinar si existen diferencias significativas en la cantidad de polen que transporta cada especie de polinizador se obtuvo el promedio de polen obtenido por tubo y se utilizó el modelo lineal generalizado (GLM) con distribución tipo Poisson y una prueba de contraste realizado en el programa JMP v.10. (SAS Institute) (Crawley, 1993).

El éxito reproductivo por visitas únicas se estimó a finales del mes de julio de ambos años, se colectaron los frutos y se cuantificaron las semillas, se obtuvo el número de frutos y el promedio de semillas producidas.

##### **4.3.3.2 Cargas de polen en el estigma**

Este ensayo solo se llevó a cabo en el año 2015, se seleccionaron 36 botones al azar de 6 plantas diferentes y fueron cubiertos. Una vez iniciada la antesis cada flor fue destapada y al recibir la primera visita de un polinizador se registró en una bitácora y posteriormente se volvió a cubrir, transcurridas 24 horas se colectó la flor y se colocó en una solución FAA

(formaldehído, alcohol etílico, ácido acético y agua) para realizar disecciones en el laboratorio y contabilizar los granos de polen y el número de tubos polínicos por flor siguiendo la técnica de epifluorescencia.

La técnica de epifluorescencia fue realizada en el laboratorio del Desarrollo de Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM. Los pistilos colectados se lavaron con agua destilada para eliminar el FAA, se realizaron cortes longitudinales del pistilo para extraer el estigma y posteriormente se realizaron cortes transversales de los lóbulos. Cada lóbulo se colocó en tubos eppendorf y para ablandarlos se agregó metabisulfito de sodio al 10%; se colocaron en una cámara de destilación hasta llevarlos a una temperatura de 135°C, posteriormente se eliminó el metabisulfito de sodio con agua destilada.

Cada lóbulo fue teñido con anilina azul 1% (w/v) en una solución 0.1 N  $K_3PO_4$  y fueron colocados en refrigeración a 4°C durante 24 hrs. Se realizaron montajes temporales de squash y se observaron por microscopía de epifluorescencia (López-Curto *et al.*, 1998).

Para evaluar la variación entre la cantidad de polen depositado en el estigma de la flor por los polinizadores se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución tipo Poisson con función *log*. Con respecto a la proporción de polen que desarrolló tubo polínico en el estigma por cada polinizador se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución de tipo binomial para determinar si presentan diferencias significativas entre los polinizadores. Para ambos modelos se utilizó una prueba de contraste y fueron realizados en el programa JMP v.10. (SAS Institute).

## V. RESULTADOS

### 5.1 Identificación taxonómica de insectos

Las flores femeninas de *O. robusta* son visitadas por diferentes taxa como: escarabajos, hormigas, aves, moscas, avispas y abejas. Los escarabajos y las hormigas nunca tocaron los estigmas de *O. robusta*; los escarabajos aterrizaban en el perianto, se dirigían a la parte inferior de la flor sin tener contacto con las estructuras sexuales y pasaban mucho tiempo en la misma flor, mientras que las hormigas se internaban entre los pétalos en raras ocasiones se observaron avispas y moscas en el perianto y las únicas aves que se observaron en este estudio fueron los colibríes, estos permanecían poco tiempo sobre la flor y sus vistas fueron muy escasas; se atribuye que sólo consumían néctar y no se detectó que tuvieran contacto con el estigma. En comparación con los otros visitantes, las abejas de tamaños pequeños, medianos a grandes fueron el grupo de visitantes con mayor frecuencia, aunque pasan poco tiempo en las flores tuvieron contacto efectivo con el estigma, por lo tanto, se consideraron polinizadores potenciales. Se identificaron 13 especies de polinizadores potenciales, todos pertenecientes al orden Himenóptera (ver Anexo 2), además se registraron dos abejas pequeñas color café (café y café alargada) y una abeja mediana color verde que no se lograron capturar por lo que se les denominó Morfotipo 1, Morfotipo 2 y Morfotipo 3, respectivamente; la mayoría de las abejas que se identificaron son especies nativas excepto *A. mellifera* que es una especie introducida. La identificación taxonómica de los polinizadores por el Dr. Ismael Hinojosa Díaz del Instituto de Biología de la UNAM fue realizada en su mayoría hasta género (Cuadro 2.).

**Cuadro 2.** Polinizadores en flores femeninas de *Opuntia robusta* colectados en el periodo de floración marzo- abril de 2015 en la zona silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México. Los visitantes florales\* no fueron colectados.

<b>Orden</b> Familia	<b>Especies</b>
<b>Hymenoptera</b>	
Halictidae	<i>Halictinae</i> sp. <i>Lasioglossum</i> sp. <i>Augochlorella</i> sp.
Megachilidae	<i>Ashmeadiella</i> sp. <i>Megachile</i> sp. <i>Lithurgus</i> sp.
Apidae	<i>Diadasia</i> sp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus pensylvanicus</i>
Andrenidae	<i>Macrotera</i> sp.
Abejas no identificadas	Morfotipo 1 Morfotipo 2 Morfotipo 3
<b>Vespidae</b>	Avispa*
<b>Formicidae</b>	Hormigas*
<b>Diptera</b>	Mosca*
<b>Coleoptera</b>	Escarabajos*
<b>Apodiforme</b>	
Trochilidae	Colibrí*

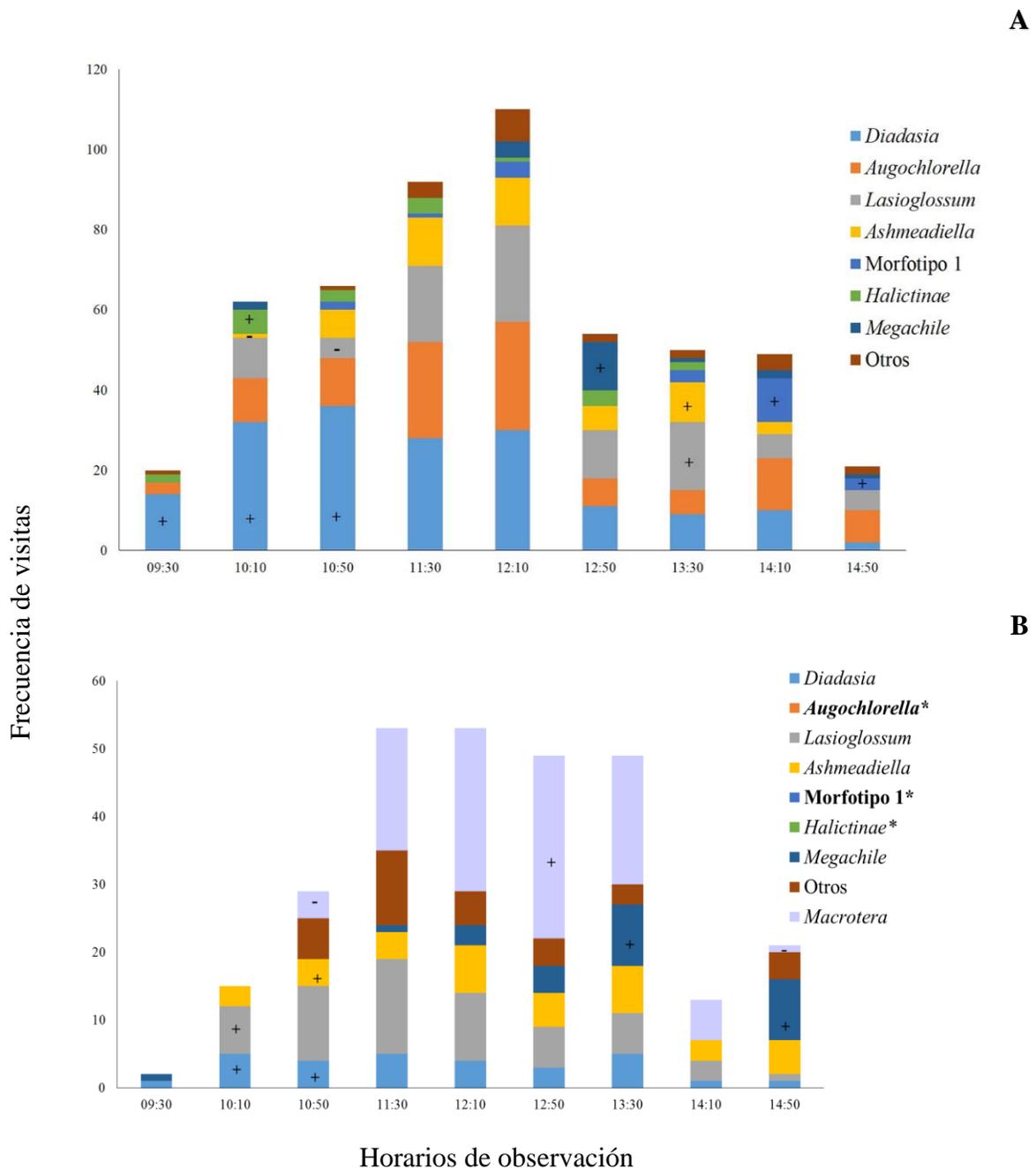
## 5.2 Frecuencia de visitas y éxito reproductivo (producción de frutos y semillas)

**5.2.1 Primer grupo (Control positivo).** Las observaciones de los polinizadores en ambos años de muestreo fueron realizadas en el periodo de floración (última semana de marzo y primera semana de abril). Las flores femeninas de *O. robusta* empezaron a recibir visitas a partir de las 9:30 am por lo que se tomó este horario de referencia para determinar los intervalos de observación. En el año 2015 se registraron 524 vistas en 26 flores femeninas de 5 plantas diferentes y el promedio de visitas observadas por flor fue de  $20 \pm 3.85$  EE. La mayor cantidad de visitas y diversidad de polinizadores se registró en el intervalo 11:30-12:30 (Figura 3A). La familia Halictidae obtuvo mayor frecuencia con respecto al número

total de visitas (44.08%), seguida de la familia Apidae (33.59%) y Megachilidae (13.93%) mientras que las abejas que no se lograron identificar agrupados en Morfotipos y la familia Andrenidae tuvieron una frecuencia baja (7.25 %) y (1.15%) respectivamente.

Para el año 2016 se registraron 276 visitas en 22 flores de 5 plantas diferentes (52% observado al año anterior); el promedio de visitas por flor fue de  $12 \pm 2.52$  EE. La mayor cantidad de visitas coincidió con el intervalo del año 2015 (Figura 3B), mientras que las frecuencias de visitas por familia cambiaron, la familia Andrenidae obtuvo mayor frecuencia (35.87%), seguida de la familia Megachilidae (26.45%) y la familia Halictidae (22.83%); la familia de menor frecuencia fue Apidae (11.96%), y el grupo de abejas no identificadas (2.90%). Los polinizadores con mayor frecuencia en el año 2015 fueron *Diadasia* sp. (32.82%), seguida de *Augochlorella* sp. (21.18%) y *Lasioglossum* sp. (18.70%), y con menor frecuencia *Megachile* sp. (4.19%) y *Halictinae* sp. (4.19%), y en el año 2016 fueron *Macrotera* sp. (35.86%) seguida de *Lasioglossum* sp. (21.01%) y *Ashmeadiella* sp. (13.76%) mientras que los menos frecuentes fueron *Diadasia* sp. (10.50%) y *Megachile* sp. (9.78%).

Las frecuencias observadas se analizaron en tablas de contingencia de 8x9 en el año 2015 y 6x9 en el año 2016 donde 8 y 6 representan los diferentes polinizadores y 9 los horarios de observación. Para obtener el estadístico chi cuadrada se utilizaron las frecuencias de visitas por arriba de 10 visitas, los polinizadores que no cumplían con este número fueron agrupados en la categoría de "otros", en el año 2015 esta categoría estuvo formado por *Apis mellifera*, *Bombus pensylvanicus*, *Macrotera* sp., Morfotipo 2 y 3 y en el año 2016 por *Lithurgus* sp., *Augochlorella* sp., *Apis mellifera* y Morfotipo 1, 2 y 3 (Cuadro 3). En ambos años el estadístico chi cuadrada mostró diferencias significativas de visitas entre los horarios de observación (Figura 3A y 3B) y en la prueba de residuos estandarizados se encontró los horarios donde difirieron los polinizadores tomando en cuenta valores mayores y menores a 1.96 (Cuadro 4).



**Figura 3.** Frecuencia de visitas en flores femeninas de *Opuntia robusta* en el periodo de floración marzo-abril 2015 (A)  $\chi^2=199.72$ ,  $g.l.=56$ :  $P=5.16e-18$  y 2016 (B)  $\chi^2 = 117.55$ ,  $g.l. = 40$ :  $P=6.83e-7$ , en poblaciones silvestres del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Los signos +/- representan mayor o menor frecuencia de la esperada por azar de los diferentes polinizadores. B.\* Polinizadores que no estuvieron presentes en ese periodo de floración.

**Cuadro 3.** Frecuencia de los diferentes polinizadores en los horarios de observación en flores femeninas de *Opuntia robusta* en el periodo de floración marzo-abril 2015 y 2016 en poblaciones silvestres del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

<b>Horarios de observación en el periodo marzo-abril 2015</b>										
<b>Polinizadores</b>	<b>9:30</b>	<b>10:10</b>	<b>10:50</b>	<b>11:30</b>	<b>12:10</b>	<b>12:50</b>	<b>13:30</b>	<b>14:10</b>	<b>14:50</b>	<b>Total</b>
<i>Diadasia</i> sp.	14	32	36	28	30	11	9	10	2	172
<i>Augochlorella</i> sp.	3	11	12	24	27	7	6	13	8	111
<i>Lasioglossum</i> sp.	0	10	5	19	24	12	17	6	5	98
<i>Ashmeadiella</i> sp.	0	1	7	12	12	6	10	3	0	51
<b>Morfotipo 1</b>	0	0	2	1	4	0	3	11	3	24
<i>Halictinae</i> sp.	2	6	3	4	1	4	2	0	0	22
<i>Megachile</i> sp.	0	2	0	0	4	12	1	2	1	22
<b>Otros</b>	1	0	1	4	8	2	2	4	2	24
<b>Total</b>	20	62	66	92	110	54	50	49	21	524

<b>Horarios de observación en el periodo marzo-abril 2016</b>										
<b>Polinizadores</b>	<b>9:30</b>	<b>10:10</b>	<b>10:50</b>	<b>11:30</b>	<b>12:10</b>	<b>12:50</b>	<b>13:30</b>	<b>14:10</b>	<b>14:50</b>	<b>Total</b>
<i>Macrotera</i> sp.	0	0	4	18	24	27	19	6	1	99
<i>Ashmeadiella</i> sp.	0	3	4	4	7	5	7	3	5	38
<i>Lasioglossum</i> sp.	0	7	11	14	10	6	6	3	1	58
<i>Diadasia</i> sp.	1	5	4	5	4	3	5	1	1	29
<i>Megachile</i> sp.	1	0	0	1	3	4	9	0	9	27
<b>Otros</b>	0	0	6	8	5	4	2	0	0	25
<b>Total</b>	2	15	29	50	53	49	48	13	17	276

**Cuadro 4.** Residuos estandarizados que muestran las categorías que difieren significativamente entre las frecuencias de visitas de los polinizadores y los horarios de observación en los años 2015 y 2016. Los números en color rojo indican mayor o menor frecuencia de visitas de las esperadas por el azar.

Horarios de observación en 2015/ Polinizadores	9:30	10:10	10:50	11:30	12:10	12:50	13:30	14:10	14:50
<i>Diadasia sp.</i>	<b>2.902</b>	<b>2.582</b>	<b>3.080</b>	-0.400	-1.016	-1.597	-1.830	-1.517	-1.864
<i>Augochlorella sp.</i>	-0.601	-0.589	-0.530	1.022	0.766	-1.312	-1.411	0.813	1.684
<i>Lasioglossum sp.</i>	-1.934	-0.469	<b>-2.090</b>	0.432	0.756	0.598	<b>2.501</b>	-1.045	0.541
<i>Ashmeadiella sp.</i>	-1.395	<b>-2.049</b>	0.227	1.018	0.395	0.325	<b>2.327</b>	-0.810	-1.430
Morfotipo 1	-0.957	-1.685	-0.588	-1.566	-0.463	-1.573	0.469	<b>5.845</b>	<b>2.078</b>
<i>Halictinae sp.</i>	1.266	<b>2.105</b>	0.138	0.070	-1.684	1.151	-0.068	-1.434	-0.939
<i>Megachile sp.</i>	-0.916	-0.374	-1.665	-1.965	-0.288	<b>6.464</b>	-0.759	-0.040	0.126
Otros	0.088	-1.685	-1.163	-0.104	1.320	-0.301	-0.192	1.172	1.059

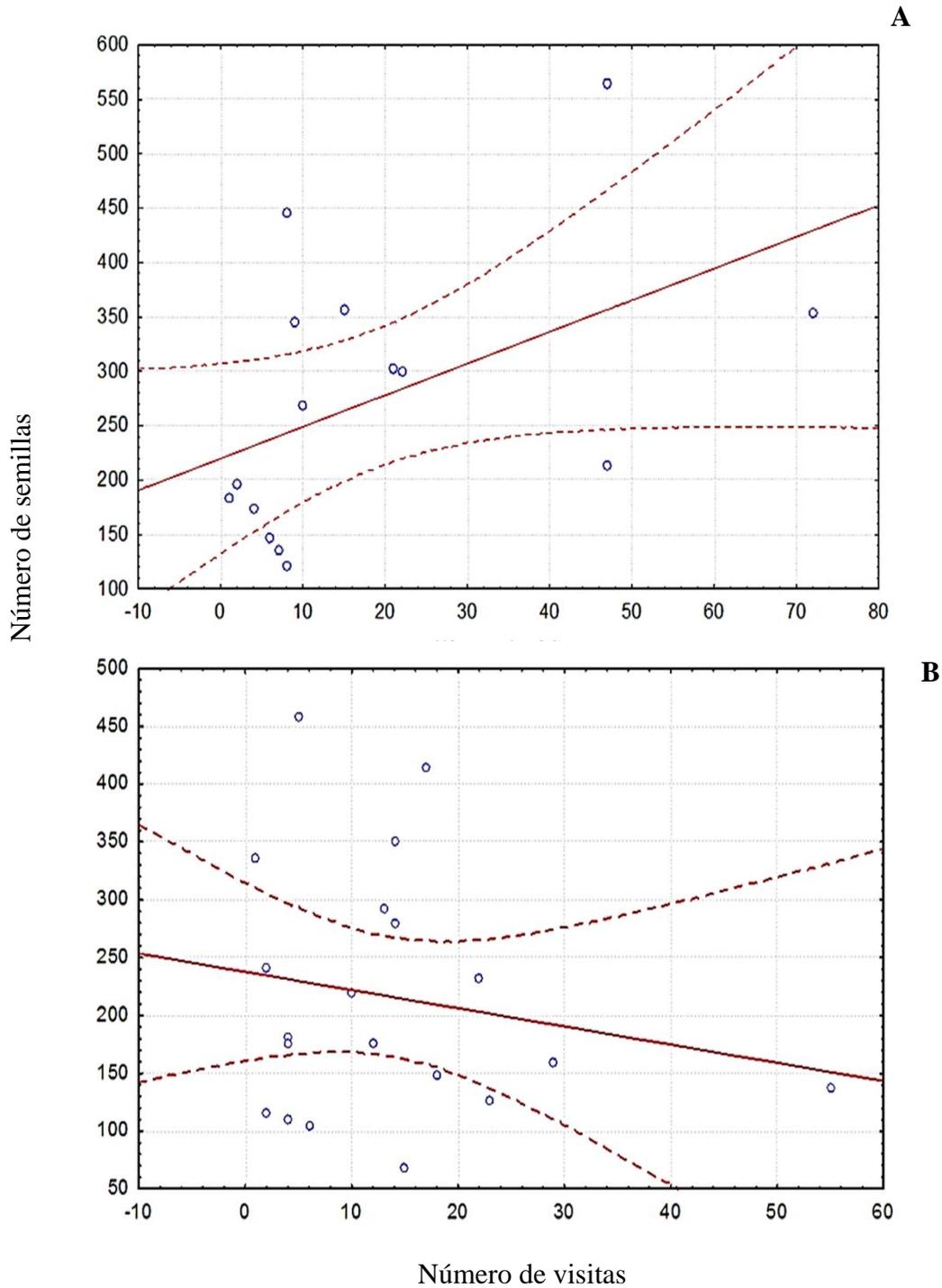
  

Horarios de observación en 2016/Polinizadores	9:30	10:10	10:50	11:30	12:10	12:50	13:30	14:10	14:50
<i>Macrotera sp.</i>	-0.847	<b>-2.320</b>	<b>-1.985</b>	0.015	1.144	<b>2.248</b>	0.430	0.619	<b>-2.064</b>
<i>Ashmeadiella sp.</i>	-0.525	0.650	0.004	-1.099	-0.110	-0.672	0.152	0.905	1.738
<i>Lasioglossum sp.</i>	-0.648	<b>2.167</b>	<b>1.987</b>	1.078	-0.341	-1.339	-1.287	0.162	-1.361
<i>Diadasia sp.</i>	1.723	<b>2.727</b>	0.546	-0.111	-0.665	-0.947	-0.019	-0.313	-0.588
<i>Megachile sp.</i>	1.818	-1.211	-1.684	-1.759	-0.959	-0.362	<b>1.986</b>	-1.128	<b>5.689</b>
Otros	-0.426	-1.166	<b>2.081</b>	1.631	0.091	-0.208	-1.126	-1.085	-1.241

Los frutos formados por múltiples visitas a finales del mes de julio en 2015 constituyeron el 88% de las flores marcadas ( $n = 23$  frutos) de los cuales el 58% se lograron coleccionar para conteo de semillas ya que el 15.38% de los frutos fueron devorados por aves, el 15.38% de los frutos se perdieron, fueron depredados o removidos y su destino es desconocido y el 11% no formaron frutos. Las semillas producidas por fruto variaron de 122-565, teniendo en promedio  $273.93 \pm 32.40$  EE. De acuerdo al estadístico Correlación de Spearman, se encontró una relación positiva entre el número de visitas y el número de semillas formadas (Figura 4A).

En el año 2016 el porcentaje de frutos formados fue de 91% y 9% de frutos abortados, cabe destacar que se evitó la depredación de frutos y no hubo frutos perdidos como el año anterior, ya que se utilizaron jaulas metálicas para su protección; de los frutos formados se cuantificaron las semillas producidas por cada fruto resultante ( $n = 20$ ). El rango de semillas fue de 68-458, teniendo en promedio  $216.45 \pm 25.58$  EE. De acuerdo a la correlación no paramétrica de Spearman se obtuvo una relación negativa donde se expresa que a mayor cantidad de visitas menor número de semillas sin embargo el ajuste es deficiente pues el modelo explica solamente el 0.03 de la variabilidad observada (Figura 4B).

**5.2.2 Segundo grupo (Control negativo).** En este ensayo no se obtuvo producción de frutos y semillas.



**Figura 4.** Relación entre el número de visitas de polinizadores en cada flor y el número de semillas en frutos de *Opuntia robusta* en 2015 (**A**) ( $n=15$  frutos,  $\rho = 0.6$ ,  $P < 0.01$ ,  $R^2 = 0.2458$ ) y 2016 (**B**) ( $n = 20$ ,  $\rho = -0.13$ ,  $P < 0.01$ ,  $R^2 = 0.0332$ ) en poblaciones silvestres del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

### 5.3 Polinizador eficiente

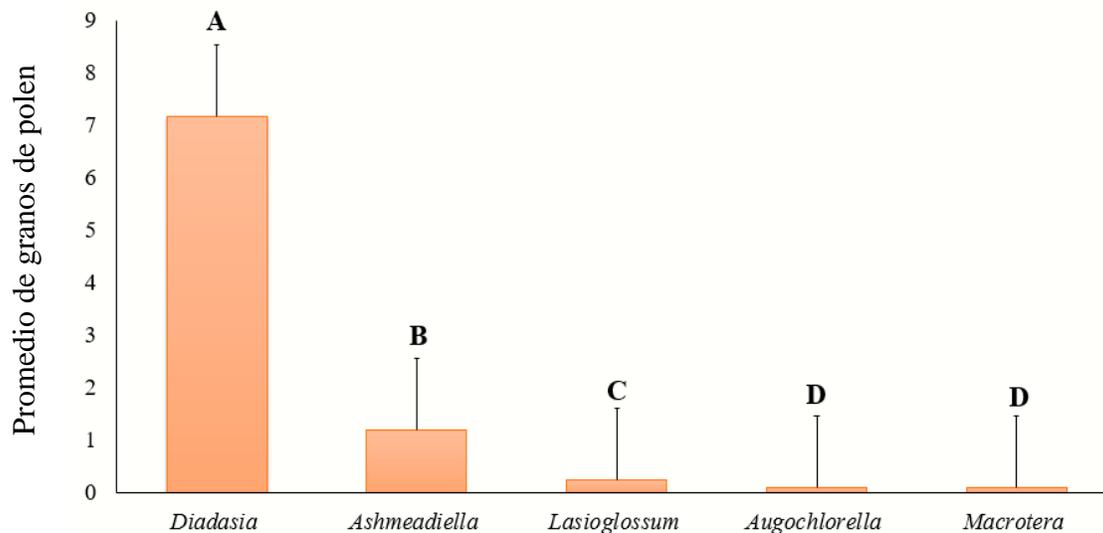
#### 5.3.1 Cargas de polen en el polinizador y éxito reproductivo por visita única

El polen impregnado en el cuerpo de las abejas se utilizó para obtener el promedio de polen que transportan en las plantas femeninas de *O. robusta*. En promedio una abeja transportó  $9.29 \pm 0.99$  EE. En el año 2015 los polinizadores que se registraron para este ensayo fueron *Ashmeadiella* sp. ( $n=19$ ), *Augochlorella* sp., ( $n=4$ ), *Diadasia* sp., ( $n=3$ ), *Lasioglossum* sp., ( $n=15$ ) y *Macrotera* sp., ( $n=3$ ) (Cuadro 5). De acuerdo al modelo lineal generalizado tipo *Poisson* con función *log* existen diferencias significativas en la cantidad de polen que transportan ( $\chi^2=51.23$ ,  $g.l.=4$ ,  $P<0.0001$ ) (Figura 5). En la prueba de contrastes se encontró que los polinizadores se clasifican en cuatro grupos, el grupo A conformado por *Diadasia* sp. abeja de tamaño mediano que transportó mayor cantidad de polen, grupo B por *Ashmeadiella* sp. polinizador en transportar una cantidad intermedia, grupo C por *Lasioglossum* sp. abeja de tamaño pequeño que transportó una cantidad escasa de polen en su cuerpo y finalmente el grupo D constituido por *Augochlorella* sp. y *Macrotera* sp., este grupo transportó la cantidad más baja de polen (Cuadro 6).

En el año 2016, se registraron *Apis mellifera* ( $n=3$ ), *Megachile* sp. ( $n=8$ ), *Lithurgus* sp. ( $n=2$ ), *Ashmeadiella* sp. ( $n=7$ ), *Lasioglossum* sp. ( $n=10$ ) y *Macrotera* sp. ( $n=6$ ) (Cuadro 7). Con respecto al modelo lineal generalizado de tipo *Poisson* con función *log*, también existen diferencias significativas en la cantidad de polen que transportan ( $\chi^2=73.34$ ,  $g.l.=5$ ,  $P<0.0001$ ) (Figura 6). En la prueba de contrastes se encontró que los polinizadores se clasifican en cuatro grupos en relación a la cantidad de polen que transportan. El grupo A está conformado por *Apis mellifera* que transportó mayor cantidad de polen, en el grupo B se encuentran *Megachile* y *Lithurgus* polinizadores en transportar una cantidad intermedia, en el grupo C se encuentra *Ashmeadiella* polinizador en transportar escaso polen y por último el grupo D lo integran *Lasioglossum* y *Macrotera* cuyo transporte de polen fue el más bajo (Cuadro 8).

**Cuadro 5.** Cargas de polen que transportan los diferentes polinizadores en el periodo de floración marzo-abril 2015 en flores femeninas de *Opuntia robusta* en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta.

Géneros de los polinizadores	<i>n</i>	Promedio de granos de polen ((±E. E)
<i>Ashmeadiella</i>	3	1.19 (0.66)
<i>Augochlorella</i>	10	0.1 (0)
<i>Diadasia</i>	8	7.17 (6.22)
<i>Lasioglossum</i>	1	0.25 (0.06)
<i>Macrotera</i>	1	0.1 (0)



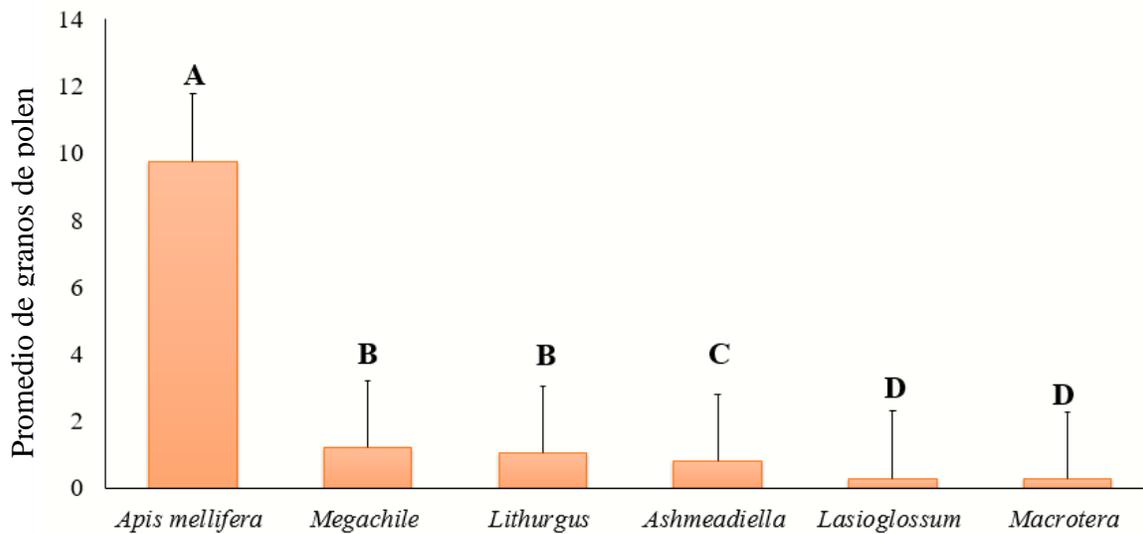
**Figura 5.** Cargas de polen de los diferentes polinizadores en el periodo de floración marzo-abril 2015 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta. Se muestra el promedio de granos de polen de los diferentes géneros de abejas y el error estándar.

**Cuadro 6.** Prueba de contrastes de cargas de polen de los diferentes polinizadores en el periodo de floración marzo-abril 2015 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta.

<b>Grupos de los polinizadores</b>	$\chi^2$	<b>Probabilidad</b> $\chi^2$
<b>A vs. B, C y D</b>	41.351	$1.27e^{-10}$
<b>B vs. A, C y D</b>	1.938	0.164
<b>C vs. A, B y D</b>	0.258	0.611
<b>D vs. A, B y C</b>	3.358	0.067

**Cuadro 7.** Cargas de polen que transportan los diferentes polinizadores en el periodo de floración marzo-abril 2016 en flores femeninas de *Opuntia robusta* en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta.

<b>Géneros de los polinizadores</b>	<i>n</i>	<b>Promedio de granos de polen</b> <b>(±E. E)</b>
<i>Apis mellifera</i>	3	9.77 (3.99)
<i>Ashmeadiella</i>	4	0.83 (4.88)
<i>Lasioglossum</i>	5	0.30 (2.89)
<i>Lithurgus</i>	2	1.05 (0.46)
<i>Macrotera</i>	4	0.28 (0.31)
<i>Megachile</i>	5	1.22 (0.44)



**Figura 6.** Cargas de polen de los diferentes polinizadores en el periodo de floración marzo-abril 2016 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta. Se muestra el promedio de granos de polen y el error estándar.

**Cuadro 8.** Prueba de contrastes de cargas de polen de los diferentes polinizadores en el periodo de floración marzo-abril 2016 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta.

Grupos de los polinizadores	Probabilidad	
	$\chi^2$	$\chi^2$
A vs. B, C y D	69.464	$7.78e^{-17}$
B vs. A, C y D	0.183	0.669
C vs. A, B y D	0.104	0.747
D vs. A, B y C	10.521	0.001

En cuanto al éxito reproductivo por visitas únicas, se registraron 47 visitas en el año 2015, de las cuales el 86 % de los frutos fueron abortados; el 14% logró formar fruto y sólo el 10% se logró colectar para contar sus semillas ya que el 4 % fueron depredados. Las especies que produjeron mayor número de frutos y semillas por visita única fueron *Augochlorella* sp. y *Diadasia* sp.; los que no lograron formar frutos fueron *Macrotera* sp. y *Lasioglossum* sp. En el año 2016 se registraron 40 visitas únicas de los cuales el 93% de las flores femeninas observadas por visita única no produjeron fruto y solo el 7% formó frutos para el conteo de semillas. *Apis mellifera* formó la mayor cantidad de semillas y en ambos años se encontró que *Ashmeadiella* sp. y formó pocas semillas (Cuadro 9).

**Cuadro 9.** Producción de frutos y semillas por visitas únicas en flores femeninas de *Opuntia robusta* en los periodos de floración marzo-abril 2015 y 2016 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta.

Polinizador	Año 2015			Año 2016		
	<i>n</i>	Número de Frutos formados	Promedio de semillas (±E. E)	<i>n</i>	Número Frutos formados	Promedio de semillas (±E. E)
<i>Augochlorella</i> sp.	4	2	108.75 (103.16)	2	0	0
<i>Diadasia</i> sp.	3	2	142.33 (89.67)	0	0	0
<i>Ashmeadiella</i> sp.	21	1	32(0)	11	1	32 (0)
<i>Lasioglossum</i> sp.	16	0	0	8	2	9.13 (5.97)
<i>Apis mellifera</i>	0	0	0	1	1	189 (0)

### 5.3.2 Cargas de polen en el estigma

Las abejas depositaron en promedio  $24.83 \pm 4.14$  EE en los estigmas de las flores femeninas de *O. robusta*. Para este ensayo se registraron *Ashmeadiella* sp. ( $n=7$ ), *Augochlorella* sp. ( $n=11$ ), *Lasioglossum* sp. ( $n=7$ ), *Megachile* sp. ( $n=7$ ), y Morfotipo 1. ( $n=4$ ) (Cuadro 10). El modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de tipo *Poisson* y función *log* muestra que los polinizadores tuvieron diferente deposición de polen en el estigma ( $\chi^2 = 1309.39$ , *g.l.* =4,  $P < 0.0001$ ). En la prueba de contrastes se agruparon a los polinizadores en tres grupos de acuerdo al promedio total de polen depositado en el estigma. El grupo A lo conforma *Augochlorella* que depositó mayor cantidad de polen, grupo B formado por *Ashmeadiella* y *Megachile* y Grupo C por Morfotipo 1 y *Lasioglossum* (Figura 7, Cuadro 11).

El modelo de regresión lineal generalizada (GLM) con distribución de tipo binomial con función *logit*, mostró diferencias significativas entre la cantidad de polen que germinó con respecto a la cantidad total de polen depositado por los diferentes polinizadores ( $\chi^2 = 27.080$ , *g.l.* =4,  $P < 0.0001$ ) y en la prueba de contrastes se encontró que los polinizadores se clasifican en tres grupos de acuerdo a la proporción de tubos polínicos. El grupo **a** lo conforma *Augochlorella*, el grupo **b** *Ashmeadiella* y *Megachile* y **c** Morfotipo 1 y *Lasioglossum* (Figura 7, Cuadro 12).

**Cuadro 10.** Promedio total de polen depositado y germinación de polen en el estigma de los diferentes polinizadores en flores femeninas de *Opuntia robusta* en el periodo de floración marzo-abril 2015 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta.

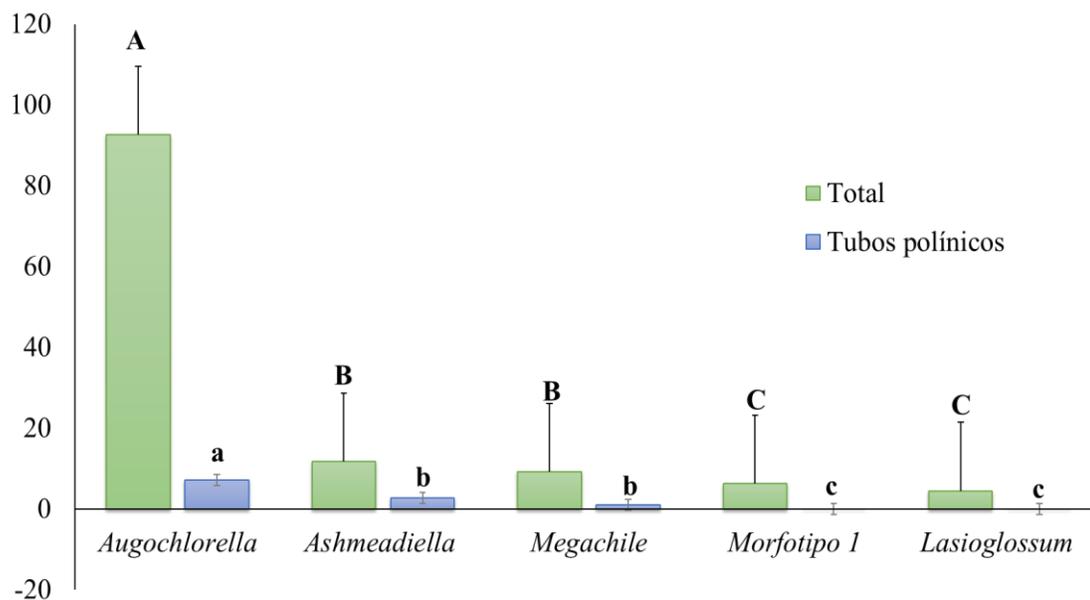
Géneros de los polinizadores	N	Promedio total (±E. E)	Promedio polen germinado (±E. E)	Porcentaje de granos de polen geminados (%)
<i>Ashmeadiella</i>	7	11.71(3.90)	2.71 (1.38)	23.14
<i>Augochlorella</i>	11	92.6 (82.80)	7.2 (6.76)	7.77
Morfotipo 1	4	6.25 (3.07)	0	0
<i>Lasioglossum</i>	7	4.43 (1.96)	0	0
<i>Megachile</i>	7	9.14 (2.82)	1 (1.00)	10.94

**Cuadro 11.** Prueba de contrastes del polen depositado en el estigma en flores femeninas de *Opuntia robusta* en 2015.

Género	$\chi^2$	Probabilidad de $\chi^2$
Grupo A vs. B y C	1285.183	1.8756 e-281
Grupo B vs. A y C	3.973	0.046
Grupo C vs. A y B	116.611	3.4912e-27

**Cuadro 12.** Prueba de contrastes de polen que empezó a germinar tubos polínicos en estigma de flores femeninas de *Opuntia robusta*.

Género	$\chi^2$	Probabilidad de $\chi^2$
Grupo A vs. B y C	3.6588	0.055
Grupo B vs. A y C	17.539	0.00002
Grupo C vs. A y B	13.935	0.000189



**Figura 7.** Cargas de polen en el estigma y tubos polínicos por visita única de los diferentes polinizadores en flores femeninas de *Opuntia robusta* periodo de floración marzo-abril 2015 en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta. Se muestra el error estándar.

## VI. DISCUSIÓN

### 6.1 Identificación taxonómica de insectos

Las flores femeninas de *Opuntia robusta* son visitadas por diferentes taxa como escarabajos, hormigas, aves, moscas, avispa y abejas. Lo anterior puede significar que presenta un sistema de polinización generalista, no obstante, solo las abejas tuvieron contacto efectivo con el estigma, por lo tanto, el sistema de polinización se considera generalista ecológico debido a la presencia de 10 morfoespecies de diez géneros de abejas, pertenecientes a cuatro familias diferentes, además de 3 morfotipos no identificados (Ollerton *et al.*, 2007). En cuanto a los escarabajos se ha demostrado que se alimentan de estambres y pétalos y ocupan las flores para reproducirse, además se han considerado polinizadores incidentales (McFarlan *et al.*, 1989; McIntosh, 2005) por ejemplo en *O. monacantha* se registraron a los escarabajos de la familia Nitidulidae, son visitantes frecuentes pero rara vez tocaron el estigma y cuando lo hacían promovían la autopolinización (Lenzi y Orth, 2011). Por otra parte, Del Castillo (1999) menciona que las hormigas no efectúan polinización y solo consumen polen o néctar. En este estudio se registró la visita de 13 especies de abejas, pertenecientes a cuatro familias, 10 géneros y tres morfoespecies, considerando que se han realizado estudios en 25 especies del género *Opuntia* y las especies de abejas que visitan sus flores, podemos decir que *O. robusta* registra la presencia de 13 especies de abejas, lo cual está por arriba del promedio ( $\bar{X} = 7.7$ ), indicando que las flores de *O. robusta* representan un recurso para una buena cantidad de abejas.

Varios autores sugieren que las abejas son los principales polinizadores del género *Opuntia* por lo que la melitofilia es el principal síndrome de polinización (Grant *et al.*, 1979; Mandujano *et al.*, 1996; Reyes-Agüero *et al.* 2006; Lenzi y Orth, 2011), las flores de *O. robusta* coinciden con este síndrome ya que son amarillas en forma de tazón con lóbulos estigmáticos visibles, apertura diurna y ricas en néctar (Johnson y Steiner, 2000; Mendoza, 2019). Las abejas poseen cuerpos cubiertos de pelos y estructuras especializadas por lo que, al momento de visitar las flores, el polen quede adherido a su cuerpo y de esta manera llevan a cabo el proceso de polinización (Maldonado *et al.*, 2013) (ver Anexo 3). Cabe destacar que los géneros de abejas que se observaron en *O. robusta* se han registrado en otras especies de la familia Cactaceae como *Ariocarpus fissuratus* donde los polinizadores principales son *Diadasia* sp., *Apis mellifera*, *Megachilidae* sp. y *Lasioglossum* sp. (Martínez-Peralta, 2007)

en *Ferocactus histrix* por *Ashmeadiella* sp., *Diadasia* sp., *Lasioglossum* sp. y *Apis mellifera* (Uribe- Mú *et al.*, 2008) y *Astrophytum asterias* por *Diadasia rinconis*, *Macrotera lobata* y *Ashmeadiella* sp. (Blair y Williamson 2008). Por lo que parece indicar que estos géneros de abejas son importantes para el transporte de polen y el éxito reproductivo para especies de la familia Cactaceae.

## **6.2 Frecuencia de visitas y éxito reproductivo (producción de frutos y semillas)**

### **6.2.1 Primer grupo (Control positivo)**

Las visitas en ambos años se registraron en las primeras horas del día y la mayor frecuencia se observó en el intervalo 11:30-12:30. Estos intervalos de alta frecuencia coinciden con temperatura mayor a 25°C y la mayor producción de néctar en *O. robusta* en la misma localidad, el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro (Bravo-Correa 2021). Otras investigaciones han determinado horarios similares, por ejemplo, para *O. streptacantha* la mayor frecuencia de visitas se registró en el horario de 12:00–13:00 h (Huerta-Martínez, 1995), para *O. cantabrigiensis*, el horario de 11:30- 13:30 h (Hernández, 2016) y para *O. tomentosa* el horario de 10:00- 14:00 h (Mandujano *et al.*, 2014). En estos intervalos de tiempo que son cercanos al medio día, los visitantes se enfocan en la búsqueda de recursos (Kevan y Baker, 1983; Free, 1993; Miranda, 2002), encuentran las temperaturas óptimas para el vuelo (rango promedio de 14-26 °C) y la cantidad lumínica necesaria para la detección de alimento (Piña, 2007). Stone y Jenkins (2008) reportan que la actividad de los insectos está relacionada con la luz y temperatura. Morales y colaboradores (2014) observaron en *O. pilifera* que al aumentar la temperatura a mediodía (24° C a 33° C) la presencia de visitantes florales disminuyó (p. ej. Coleoptera, Diptera y Lepidoptera) sin embargo, los Hymenoptera mostraron ser los únicos insectos capaces de permanecer en las flores a pesar del aumento de la temperatura ambiental.

La sincronización entre los periodos de máxima actividad de las abejas y la antesis de *O. robusta* trae beneficios mutuos al coincidir con el periodo de mayor receptividad del estigma y producción de grandes cantidades de néctar y la presentación del polen (Grant y Gant, 1981). En el estado de Hidalgo, se ha reportado que la producción del néctar en las flores femeninas de *O. robusta* es mayor ( $\bar{X} = 29.08 \mu\text{l}$ ) que en las flores masculinas ( $\bar{X} = 16.24 \mu\text{l}$ ), además de contener mayor contenido energético en los horarios matutinos, esto con la finalidad de maximizar la reproducción femenina (Mendoza, 2019).

La frecuencia y la composición de visitas fueron diferentes entre los años de observación. En los horarios de observación, algunas especies tuvieron frecuencias más altas y bajas de las esperadas por el azar, por ejemplo, en el año 2015 el polinizador más frecuente fue *Diadasia* sp., es importante resaltar que en el mismo año y en el mismo sitio de estudio también fue el polinizador más frecuente en *O. cantabrigiensis* (Hernández, 2016; Gómez-Vite; 2019). En otros estudios se han reportado abejas de este género por ejemplo en *O. microdasys* (Piña, 2007), *O. streptacantha* (Huerta-Martínez, 1995), *O. imbricata* (McFarland, 1989) y *O. heliabravoana* (Sánchez-Echeverría *et al.*, 2016) lo cual apoya la evidencia de la especialización de *Diadasia* por el género *Opuntia*. Las especies de *Diadasia* también son polinizadores en otras especies de la familia Cactaceae por ejemplo en *Ferocactus cylindraceus* y *F. wislizeni* (McIntosh, 2005); siendo polinizadores eficientes para *Astrophytum asterias* (Blair y Williamson, 2008) y *A. myriostigma* (Martínez-Adriano *et al.*, 2015). Sin embargo, en el año 2016 *Diadasia* sp. estuvo ausente y *Macrotera* sp. fue la especie más frecuente en las flores de *O. robusta*, lo cual también nos habla de la variación interanual de los polinizadores de esta especie. Por lo anterior, podemos mencionar que la eficiencia de *Macrotera* sp. y *Diadasia* sp. está basada en su frecuencia de visitas.

Los visitantes con menor frecuencia en ambos años fueron *Megachile* sp. y *Halictinae* sp., esto probablemente ocurra porque estas especies basan su alimentación en polen por lo que al no localizarlo en las flores femeninas de *O. robusta* permanecen poco tiempo. Para *O. cantabrigiensis* se encontraron datos similares en la frecuencia de visitas de *Megachile* sp. y *Halictinae* sp. (Hernández, 2016).

Las semillas producidas por fruto en promedio tomando en cuentas ambos años de muestreo fueron de  $241.09 \pm 19.93$  EE. Se ha mencionado que el número de semillas varía de acuerdo a la forma de vida de las cactáceas por ejemplo en columnares es mayor de 1,000, en globosas menores a 100 semillas (Godínez- Álvarez *et al.*, 2003) y en el género *Opuntia* el número promedio de semillas varía por ejemplo 164 en *O. joconostle* (Sánchez, 1997), 203 en *O. ficus-indica* (Reyes-Agüero *et al.*, 2004) y 208 en *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996).

En el año 2015 la relación positiva entre el número de visitas y el número de semillas se reflejó en la cantidad de frutos y semillas producidas ya que al aumentar la cantidad de visitas aumentaba la probabilidad de la deposición de polen conespecífico en el estigma. En el año

2016 se obtuvo una relación negativa lo que nos puede indicar que a pesar de tener mayor cantidad de visitas no asegura que los polinizadores lleven cargas de polen suficiente o bien no llevar polen con específico para la producción de frutos y semillas. Si tomamos en cuenta las visitas de *Macrotera sp.* ya que fue el polinizador más frecuente en ese año, al momento de aterrizar en el estigma de las flores femeninas de *O. robusta*, bajaban hacia la parte interna de la flor, lo que puede indicar que se dirigía hacia los nectarios, por lo tanto, tal vez su presencia no repercutió en la deposición de polen.

En otro estudio, Rodríguez-Vélez y Ayala (2010), determinaron que *Macrotera pipiyolin* es un visitante frecuente pero poco eficiente para polinizar las flores de *O. excelsa*. Mendoza (2019) registró en dos poblaciones del estado de Hidalgo abejas del género *Macrotera* que visitaban con frecuencia a las flores de *O. robusta*, tenían contacto con el estilo y el estigma y se sumergían en las flores en búsqueda de néctar, pero no destaca que sea polinizador eficiente. Asimismo, en otra especie de cactácea, *Astrophytum asterias*, se ha registrado que *Macrotera sp.* es ineficiente en el traslado de polen, ya que aterriza en el perianto y baja hasta llegar a la fuente de néctar sin tener contacto con el estigma. Sin embargo, debido a su alta frecuencia de visita, estas abejas son probablemente responsables de una pequeña porción de semillas producidas (Blair y Williamson, 2008).

### **6.2.2 Segundo grupo (Control negativo)**

En el segundo grupo de flores no se obtuvieron frutos ni semillas debido a que las flores femeninas de *Opuntia robusta* poseen estambres atrofiados que no permite autopolinización por lo tanto es necesario la presencia de polinizadores para el transporte de polen de plantas masculinas a flores de plantas femeninas (Bawa y Beach, 1981). Cabe destacar que en otras especies del género *Opuntia* no producen frutos por autocruza a pesar de tener flores hermafroditas, tal es el caso de *O. cantabrigiensis* (Hernández, 2016). Con este experimento, podemos concluir definitivamente que no hay autopolinización en las flores femeninas de *O. robusta* en la localidad del Jardín botánico de Cadereyta.

### 6.3 Polinizador eficiente

#### 6.3.1 Cargas de polen en el polinizador y éxito reproductivo por visita única

Dentro de este ensayo se determinó que los polinizadores transportaron diferente cantidad de polen, esto tal vez se debe a que tienen diferentes tamaños y estructuras especializadas para el acarreo de polen. En el año 2015 *Diadasia sp.* transportó mayor cantidad de polen, y en el año 2016 *Apis mellifera*; la primera, presenta estructuras conocidas como escopas, fácilmente visibles que se encuentran en las patas posteriores de su cuerpo (Michener, *et al.*, 1994) y la segunda abeja presenta vellosidades en todo el cuerpo principalmente en cabeza y tórax, además en las patas posteriores tienen una corbícula o canasta de polen (Horridge, 2005). Ambas abejas son de talla mediana y se ha documentado que los himenópteros medianos y grandes son polinizadores eficientes en la mayoría de las especies de *Opuntia* (Grant y Hurd, 1979; Michener *et al.*, 1994).

La cantidad de polen que transportaron *Megachile sp.*, *Ashmeadiella sp.* *Lithurgus sp.* fue intermedia, son de talla pequeño a mediano, todas poseen escopas en la parte ventral del abdomen para recolectar polen (Michener *et al.*, 1994; Montalva y Castro, 2012). Mientras que *Lasioglossum sp.*, *Augochlorella sp.* y *Macrotera sp.* transportaron baja cantidad de polen, las dos primeras abejas tienen vellosidades conocidas como sedas y *Macrotera sp.* presenta escopas; ambas son de talla pequeña (Rodríguez-Velez y Ayala, 2010). Por lo tanto, las abejas pequeñas necesitan realizar más de una visita a las flores femeninas de *O. robusta*, sin embargo, Del Castillo (1994), menciona que las abejas pequeñas pueden ser polinizadores eficientes en otros géneros de cactáceas con periantos pequeños.

En cuanto al éxito reproductivo por visita única, es posible la formación de un fruto, pero el porcentaje de producción es bajo, es razonable suponer que cuando una flor es abortada después de una visita única es porque el polinizador no pudo depositar la cantidad de polen suficiente (Burd, 1994; Delaplane y Mayer, 2000), hubo pérdida de polen transportado por cuestiones climáticas (p. ej. mucho viento que no permitió realizar el trabajo a las abejas) (Bowers, 1996) ó que haya ocurrido un bloqueo estigmático o estilar con polen incompatible o heteroespecífico, por lo tanto, una visita única es insuficiente en la mayoría de los casos

para desencadenar el desarrollo del fruto, y concluimos que para la formación del fruto se requieren de múltiples visitas.

De los frutos que se colectaron por visita única, en el año 2015, se determinó que con una sola visita de *Augochlorella* sp. y *Diadasia* sp., se obtuvieron semillas similares a los controles positivos, mientras *Lasioglossum* sp. y *Apis mellifera* no produjeron ningún fruto, en el año 2016 estas últimas abejas produjeron frutos y semillas en cantidades menores y *Ashmeadiella* sp. en ambos años produjo la misma cantidad de frutos y semillas. Por lo tanto, consideramos que *Augochlorella* sp. *Diadasia* sp. y *Ashmeadiella* sp., pueden ser eficientes en la formación de frutos y semillas considerando visitas únicas. McIntosh (2005) reportó que *Diadasia rinconis* fue el polinizador más efectivo en cuanto a mayor producción de frutos y semillas por visita única en *F. cylindraceus* y *F. wislizeni* al igual que Blair y Williamson (2008) reportaron que *D. rinconis* dio como resultado número de semillas equivalentes a múltiples visitas.

### **6.3.2 Cargas de polen en el estigma**

Durante el año 2015, mediante los experimentos de exclusión, se encontró que todas las especies de abejas que visitaban las flores de *O. robusta* tuvieron diferente deposición de polen en el estigma (en 2016 no se realizó esta técnica). Se observó que las especies del género *Ashmeadiella* son efectivas en la deposición de polen, ya que, del total de los granos depositados, una cuarta parte logró germinar (3 de cada 12 granos). En comparación con las especies del género *Augochlorella*, quienes depositaron mayor cantidad de granos de polen, pero pocos germinaron (7 de cada 93). Las especies del género *Megachile* depositaron menor cantidad de polen que *Augochlorella* sp. pero obtuvo mayor germinación del tubo polínico (1 de cada 9). Por lo tanto, *Ashmeadiella* sp. y *Megachile* sp. se consideran polinizadores eficientes tomando en cuenta la proporción de granos de polen que forman tubo polínico, ambas son de talla pequeña por lo que la cantidad de polen en el estigma es baja.

Se ha documentado que para que germinen los granos de polen tienen que ser viables y el estigma tiene que presentar una secreción húmeda (Nyffeler, 1992, Kearns e Inouye, 1993), posiblemente los granos que no lograron germinar, no encontraron las condiciones adecuadas para hidratarse (Kearns e Inouye, 1993). Otra posibilidad es que los granos que llegaron a los estigmas de *O. robusta* no pertenecen a esta especie, tal vez pertenecen a otras especies de

*Opuntia* que coincidieron en periodos de floración, por ejemplo *O. cantabrigiensis* y *O. streptacantha*.

## VII. CONCLUSIONES

1. De las 13 especies de abejas que visitaron las flores de *O. robusta*, tres son consideradas eficientes, *Diadasia* sp., *Ashmeadiella* sp. y *Augochlorella* sp. La primera es un polinizador frecuente, transporta abundante polen y con una visita única puede formar una cantidad de semillas similar a múltiples visitas. *Ashmeadiella* sp. a pesar de ser un polinizador poco frecuente, puede llevar granos de polen viables y compatibles al estigma de *O. robusta*, y *Augochlorella* sp. siendo un polinizador intermedio en visitas puede generar frutos y semillas por visita única.

2. La composición de los polinizadores cambió en los periodos de floración entre los diferentes años, lo que puede tener repercusiones interanuales en la adecuación de la planta.

3. En comparación con otros estudios, donde solo se reporta la presencia de *Diadasia* sp. como polinizador potencial que frecuentemente se registra en cactáceas, pero que no se comprueba experimentalmente su papel como polinizador, en este trabajo con datos empíricos podemos decir fehacientemente que *Diadasia* sp., es un polinizador eficiente por estos tres factores: 1) frecuencia de visita, 2) producción de frutos y semillas por visita única y 3) cargas de polen.

4. En otros estudios se ha considerado a la abeja introducida *Apis mellifera* como polinizador eficiente, a pesar de que en el segundo año de muestreo visitó las flores de *O. robusta*, no se considera un polinizador eficiente debido a la baja producción de frutos y semillas.

5. *Macrotera* sp., a pesar de ser un polinizador frecuente en el año 2016, no se considera un polinizador eficiente, pues sus múltiples visitas no se reflejaron en producción de frutos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adler, L. S. e Irwin, R. (2006). Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitor: experiments with pollen and fluorescent dye, *Annals of Botany*, 97(1), 141-150.
- Aguirre R., J. A, Reyes-Agüero y A. Valiente-Banuet. (2004). Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *Journal of Arid Environments*. 64(4): 549-585.
- Ainsworth, C. (2000). Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany*, 86(2), 211-221.
- Allem, A. C. (2004). Optimization theory in plant evolution: an overview of long-term evolutionary prospects in the angiosperms. *The Botanical Review* 69: 225-251.
- Anderson, E. (2001). The cactus family. Timber Press. Portland.
- Arias, S. y Flores, J. (2013). La familia Cactaceae. Tema XVI Vegetación y flora de México. Capítulo IV. En: J. Márquez, M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco y S. Vázquez (Eds.). Biología de angiospermas. (492-504). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Arreola H. J. (1997). Formas de vida y características morfológicas. En: Valle, C. (ed.). *Suculentas Mexicanas y Cactáceas*. CONABIO, SEMARNAP, UNAM. México.
- Ascher, J. y Pickering, J. (2016). Discover life bee species guide and world checklist (hymenoptera: Apoidea: Anthopila).
- Ashman, T. L. (2000). Pollinator selectivity and its implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. *Ecology*, 81(9), 2577-2591.
- Ayala, R. (2016). Abejas (Apoidea). En: *La Biodiversidad en Colima. Estudio de Estado*. CONABIO. México, pp. 331-345.
- Ayala, R., Griswold, T. L. y Yanega, D. (1996). Apoidea (Hymenoptera). En: Biodiversidad y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento, Llorente J. García, A. y González, E. (eds.). UNAM/CONABIO, México, D. F. 423-464 p
- Badano, E. I., y Schlumpberger, B. O. (2001). Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste argentino. *Gayana Botánica*, 58(2), 115-122.
- Baker, H.G., y Baker, I. (1978). Ant and Flowers. *Biotropica*, 10(1) 80.
- Barrett, S. (2002). The evolution of plants of sexual diversity. *Nature Reviews*. 3, 274-284.
- Barth, F. G. (1991). Insects and flowers. Princeton. University. p.408

- Barthlott, W., Hunt, D.R. (1993). Cactaceae. En: Kubitski, K., Rohwer, J.G., Bittrich, V. (Eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 2. Springer, Berlin, p.161–197.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 367-393.
- Batra, S. W. (1984). Abejas solitarias. *Investigación y Ciencia*, 91, 78-86.
- Bawa K. S. (1995). Pollination, seed dispersal and diversification of angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 311-312.
- Bawa, K. (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 11, 15-39.
- Bawa, K.S. y Opler, P.A. (1975). Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 29, 167-179.
- Bell, G. (1982). *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*, University of California Press. Berkeley.
- Bernal, R. y Ervik, F. (1996). Floral biology and pollination of the Dioecious Palm *Phytelephas seemanii* in Colombia: An adaptation to Staphylinid Beetles. *Biotropica*, 28 (4), 682-696.
- Bicknell, R. A., y Koltunow, A. M. (2004). Understanding Apomixis: Recent advances and Remaining Conundrums. *The Plant Cell*, 16: S228-S245.
- Blair, A.W. y Williamson, P. S. (2008). Effectiveness and Importance of Pollinators to the Star Cactus (*Astrophytum asterias*). *The Southwestern Naturalist*, 53(4), 423-430.
- Bonilla, M. A. (2012). La polinización como servicio ecosistémico. En: Iniciativa colombiana de polinizadores (ICPA), Capítulo I: abejas. Universidad Nacional de Colombia, Instituto Humboldt. Bogotá, Colombia. p. 1-103.
- Bowers, J.E. (1996). More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus *O. engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 123, 34–40.
- Bravo-Correa, M. P. 2021. Efecto del diocismo 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.
- Bravo- Hollis H. y Scheinvar L. (1995). El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
- Bravo- Hollis y Sánchez-Mejorada, H. (1991). Utilidad de las cactáceas. Las cactáceas de México. 3, 501-535.
- Bravo-Hollis, H. (1978). Las cactáceas de México I. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Buchmann, S.L. y Nabhan, G.P. (1996). *The Forgotten Pollinators*, Washington, D.C, Island Press.
- Burd, M. (1994). Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*, 60(1), 83–139.
- Campbell, D. R. (1991). Comparing pollen dispersal and gene flow in a natural population. *Evolution*, 45, 1965-1968.
- Cevallos, F. S. (2013). Aparición de las angiospermas en el registro fósil. Tema XII Origen de las angiospermas, Capítulo I y II. En: Márquez J., Collazo M., Martínez M., Orozco A. y Vázquez S. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Charlesworth D. (1993). Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *The American Naturalist*, 141, 481-490.
- Chander, S. R. (2018). Some Unresolved Issues of Measuring the Efficiency of Pollinators: Experimentally Testing and Assessing the Predictive Power of Different Methods. *International Journal of Ecology*. 2018, 1-13.
- Charlesworth, B. y Charlesworth D. (1978). A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American naturalist*, 112, 975-997.
- Charpentier, A., P. Grillas y Thompson, D.J. (2000). The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal Macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae). *American Journal Botany*, 87(4), 502-507.
- Chávez, M. R. y Hernández, M., R. (2003). Flora silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”. *Boletín Amaranto*, 16(2), 12-23.
- Clark- Tapia, R. y Molina- Frenner, F. (2003). The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity* 90 (6): 443-450.
- Clark, R. (2004). Estructura clonal, demografía y biología reproductiva de *Stenocereus eruca* (Cactaceae) en las planicies de Magdalena, B. C. S. Tesis de Doctorado en Ciencias. Instituto de Ecología. México, D.F.
- Conner, J. K., Davis R. y Rush S. (1995). The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104, 234-245.
- Cruz, G. F. y González, Z. Y. (2013). Interacción polen- pistilo. Tema IV. Procesos reproductivos. Capítulo IV. En: Márquez J., Collazo M. Martínez M. Orozco A. y Vázquez S. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias. UNAM. México.
- Cuevas, G. E y Abarca G. C. (2006). Origen, mantenimiento y evolución del Ginodiocismo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 78, 33-42.
- Dafni A. (1992). *Pollination ecology: a practical approach*. Nueva York, Oxford University Press.

Darwin, C. (1877). The different forms of flowers on plants of the same species. New York. Appleton.

Del Castillo, R. (1999). Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. En: Aguirre, R.J.R., Reyes- Agüero, J.A. (Eds.). Memoria del VIII Congreso Nacional y VI Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, Instituto de Investigación de Zonas Desérticas

Del Castillo, R.F., González, E.M. (1988). Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia*, 71, 185–196.

Delaplane K. y Mayer D. (2000). Crop pollination by bees. New York. CABI Publishing. Wallingford.

Delph, L. F. (1990). Sex-ratio variation in the gynodioecious shrub *Hebe strictissima* (Scropulariaceae). *Evolution*, 44(1), 134-142.

Díaz, L., y Cocucci A. (2003). Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology*, 5, 531-539.

Domínguez, C. A., Ávila- Sakar, G. (2002). *Erythroxyllum havanense* Jacq. (Erythroxyllaceae). En Noguera, F. A., Rivera, V. J. H., Aldrete, G. A. N. y M. Quesada Avedaño (eds.). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. pp. 171-179.

Eguiarte L. E., Nuñez-Farfán, J., Domínguez, C. y Cordero, C. (1999). Biología evolutiva de la Reproducción de las plantas. En Núñez-Farfán, J. y Eguiarte, L. E. (Comp): La Evolución Biológica. Ciencias revista de difusión de la Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, UNAM y CONABIO. México, D.F.

Espino J., Y. E. Baños y E. C. García. Biología reproductiva y visitantes florales de dos especies de *Salvia* con síndromes de polinización por aves y abejas. *Ciencia Nicolaita*, 55: 52-60.

Estrada, A. y Coates Estrada. R. (2001). Species composition and reproductive phenology of bats in a Tropical Landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 17(5), 627-646.

Faegri, K. y Van Der Pijil, L. (1979). The principles of pollination ecology. 3d rev. ed. Nueva York, E.U.A, Pergamon.

Fenster C. B, Armbruster W. S, Wilson P, Dudash M. R. y J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution Systematics* 35: 375-403.

Fleming, T. H. (1989). Climb Every Cactus. BCI's Sonoran Desert Bat-Cactus Project concludes its first field season in México. *Bats*. 7(3), 3-6.

- 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.
- Flores, R. (2005). Esterilidad masculina en *Opuntia stenopetala* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Flores-Vindas, Eugenia. (1999). La planta: estructura y función. Cartago: Libro Universitario Regional. Vol. II. pp. 884.
- Font Quer, P. 1985. Diccionario de Botánica. Labor, Barcelona, España. 1244 pp
- Frankel, R. y Galun, E. (1977). Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding. New York, USA. Springer-Verlag.
- Free, J. (1993). Insect pollination crops. 2 ed. London, England, Academic Press.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A. y Tschardt, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*. 94(9), 2042–2054.
- Galetto, L., A. Fioni y A. Calviño. (2002). Éxito reproductivo y calidad de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana*, 40, 25-32.
- García, S. R. (1984). Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia* spp. en San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 128 pp.
- Gaumer, A. R. (2012). Contribución al conocimiento de la biología floral y reproductiva de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. (Cactaceae) En la Duna Costera de la Reserva Estatal “El Palmar”, Yucatán, México. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Mérida Yucatán, México, 106 pp.
- Gillespie, J.H. (2004). Population genetics: a concise guide. Segunda Edición, Johns Hopkins University Press.
- Glover, B. (2007). Understanding flowers and flowering: An integrated approach, 1ra edición, New York, Oxford University Press.
- Golubov, J y Mandujano, M.C. (2009). ¿Por qué los polinizadores visitan a las flores? *Casa del tiempo*. 21, 39-41.
- Gómez, J. (2002). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75, 105-116.
- González D. A., Riojas L. M. y Arreola N. H. El género *Opuntia* en Jalisco. Universidad de Guadalajara, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Guadalajara Jalisco, 2001, pp. 135.

- Grant, B.R., Grant, P.R. (1981). Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on The Galapagos. *Oecologia*, 49, 179–187.
- Grant, V. y Grant, K. A. (1978). The pollination spectrum in the southwestern American Cactus Flora. *Plant Systematics and Evolution*, 133, 29- 37.
- Grant, V., Grant, K.A., Hurd, P.D. (1979). Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution*, 132, 313–320.
- Gribble, R. y Hay. J.D. (1993). Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology*, 9(2), 199-211.
- Grimaldi, D. (1999). The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86, 373-406.
- Guardado, M. E. (1996). Algunos aspectos de la historia natural de *Diadasia knabiana* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae), en la Estación de Biología Chamela (IBUNAM), Jalisco, México. Tesis, División de Ciencias Biológicas y ambientales. Universidad de Guadalajara, Jalisco, 66pp.
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P., (2003). Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 315pp.
- Hamilton, W.D., Axelrod, R y Tanese, R. (1990). Sexual reproduction as adaptation to resist parasites. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(9), 3566-3573.
- Harper J. (1985). Modules, branches, and the capture of resources. En: Jackson J.B.C., Buss L. W. y Cook R.E. Eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, Yale University Press, New Haven, 1-33 pp.
- Hartl, D. L. y Clark, A.G. (1989). *Principles of population genetics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 682 pp.
- Hernández- Cruz, R., Silva, M. J., García, C. F., Cruz, G. F., Orozco, A. G., Alfaro, I., Vazquez, S. S. (2019). Comparative development of staminate and pistillate flowers in the dioecious cactus *Opuntia robusta*. *Plant Reprod.* 32, 257-273.
- Hernández, C. R. (2008). Estudio de la muerte celular programada en el gineceo de las flores masculinas de *Opuntia robusta* J.C. Wendland (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F.
- Hernández, R. (2016). Biología reproductiva de *Opuntia cantabrigensis* Lynch (Cactaceae) en la localidad de Cadereyta de Montes Querétaro, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Herrera, C.M. (1989). Components of pollinator quality: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50, 79-90.

- Horridge, A. (2005). What the honeybee sees: A review of the recognition system of *Apis mellifera*. *Physiological Entomology* 30(1), 2–13.
- Huerta, M.F., 1995. Algunos aspectos de la polinización de *Opuntia streptacantha* Lemaire. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 40, 68–72.
- INEGI, (1986). Síntesis Geográfica Nomenclátor y Anexo Cartográfico del Estado de Querétaro. Secretaría de Programación y Presupuesto, México. 141 p.
- Ingrouille, M. & Eddie, B. (2006). *Plants: Diversity and evolution*. 1ra ed., United Kingdom, Cambridge University Press.
- Ivey, C. T., P. Martinez, y Wyatt R. (2003). Variation in pollination effectiveness in Swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany*, 90, 214-225.
- Janeba Z. (2009). Insect flower visitors and pollinators of cacti from the southwest USA. A contribution to the identification of insect flower visitors/pollinators of some globular cacti (tribe Cactaeae) and opuntias (tribes Opuntiaeeae and Cyllindropuntiaeeae) from the southwest USA. *Bradleya*. 27, 59-68.
- Janzen, D. H. (1976). Why Bamboos Wait So Long to Flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 347-391.
- Javorek, S. K, Mackenzie, K, E. y Vander K. S, P. (2002). Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on lowbush blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*). *Annals of the Entomological Society of America*. 95, 345-351.
- Jiménez- Sierra, C. (2011). Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria*. Facultad de ciencias UNAM. 12(1). Disponible en: <http://www.revista.unam.mx/vol.12/num1/art04.pdf>.
- Jiménez-Sierra, C. y Matías Palafox L. (2010). La sexualidad en las plantas. *Revista digital universitaria*, 11(8).
- Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M. C. y Eguiarte, L.E. (2007). Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the Desert of Tehuacan, México at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation*, 135: 278-292.
- Johnson S.D. y Steiner K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:140-143.
- Kawanabe, T. Ariizumi, T., Kawai, Y., Uchimiya, H. Toriyama, K. (2006). Abolition of the tapetum suicide program ruins microsporogenesis. *Plant and Cell Physiology*. 47, 784-787.
- Kearns, C. A., Inouye D. W. (1993). *Techniques for pollination biologists*. Boulder: University Press of Colorado. 583p.
- Kevan, P.G. y Baker, H.G. (1983). Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review Entomology*, 28, 407-453.

King, C., Ballantyne G., Wilmer P. G. (2013). Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 9, 811-818.

Klein, A. M., Vaissiere B.E., Cane J.H., Steffan Dewenter I, Cunningham S.A., Kremen C, Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society (B)*, 274, 303-313.

Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R., and van Groenendael, J. (1997). Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function, in *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*, eds H. de Kroon and J. van Groenendael (Leiden: Backhuys Publishers), 1-29.

Koltunow M. A., Bickwell R. A. y A.M. Chaudhury. (1995). Apomixis: Molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization. *Plant Physiology*. 108:1345-1352.

Lenzi M. y Orth. A. I. (2012). Mixed reproduction in *Opuntia monacantha* (Cactaceae) in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*. 35(1), 49-58.

Lezama, E. (2018). Diversidad de sistemas reproductivos en angiospermas; un estudio de la frecuencia y la adecuación femenina de machos fructíferos en poblaciones subdioicas de *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae). (Tesis de Maestría). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería. Hidalgo, México.

Lo Verde, G. y La Mantia, T. (2011). The role of native flower visitors in pollinating *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., naturalized in Sicily. *Acta Oecologica*, 37, 413-417.

López-Curto, M. L., Márquez, J. y Munguía, G. (1998). Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Las Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

Lunau, K. (1999). The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution*, 222: 89-111.

Lunau, K. y Maier, E. J. (1995). Innate color preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology*. 177: 1-19.

Machado, M. C. (2008). What is the role of hybridization in the evolution of the Cactaceae?, *Bradleya*, 26: 1-18.

Maldonado, M. B., Lomáscolo S.B. y Vázquez D. P. (2013). The importance of pollinator generalization and abundance for the reproductive success of a generalist plant. *Plos one*, 8(10), 1-6.

Mandujano, M. C. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En: Eguiarte, L.E., Souza V. y Aguirre C. (Compiladores). *Ecología Molecular*. INE-Semarnat, UNAM y CONABIO. México.

- Mandujano, M. C., Carrillo, Ángeles I.G., Martínez Peralta, C. & Golubov, J. (2010). Reproductive biology of Cactaceae. En: Ramawat KG, ed. Desert Plants: Biology and Biotechnology, Berlin: Springer- Verlag, 197-203.
- Mandujano, M. C., Golubov J., Huenneke L. (2013). Reproductive ecology of *Opuntia macrocentra* (Cactaceae) in the Northern Chihuahuan Desert. *The American Midland Naturalist*, 169, 274–285.
- Mandujano, M. C., Plasencia, L., Aguilar G., Jiménez G., R, A.M, y Martínez Peralta C. (2014). Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 59, 100-120.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., 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*, 83, 63–70.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. y Flores, A. (2001). Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, 82, 344-356.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Méndez, I., Golubov, J. (1998). The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology*, 86, 911–921.
- Martínez Cristian A., Romero Méndez U., Flores J., Jurado E., y Estrada Castellón E. (2015). Floral visitors of *Astrophytum myriostigma* in La Sierra El Sarnoso, Durango, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 60(2-3), 158-165.
- Martínez Peralta, C. y Mandujano, M. C. (2011). Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society*, 138, 145-155.
- Martinez, M. 2013. Las angiospermas innovadoras del reino Plantae. Tema I El mundo de las angiospermas. Cap. II. En: Márquez J., Collazo M., Martínez M., Orozco A. y Vázquez S. (Eds). Biología de angiospermas. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Maurice S, Fleming TH. (1995). The effect of pollen limitation on plant reproductive systems and the maintenance of sexual polymorphisms. *Oikos*, 74(1), 55–60.
- Mauseth J. D. (2003). Botany an introduction to plant biology. Jones and Bartlett Publishers. Boston.
- Mcfarland, J. D., Kevan, P. G., y Lane, M. A. (1989). Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado, *Canadian Journal of Botany*, 67, 24-28.
- McIntosh, M. E. (2005). Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus specialist bees and their host plants. *Functional ecology*, 19, 727-734.
- Mclellan, A., Prati D., Kaltz, O. y Schmid, B. (1997). Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. En: The Ecology and Evolution of Clonal Plants (H.

De Kroon y J. Van Groenendael, eds), pp. 185-210. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands.

Mendoza, R. C. H. S. (2019). Biología reproductiva de *Opuntia robusta* Wendl en dos poblaciones de Hidalgo. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

Michener, C. (2007). *The Bees of the World*. (2a ed.). Baltimore MD Johns Hopkins: University Press.

Michener, C. D. (2000). *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 913 p.

Mondragón. J. C. y Bordelon, B. (2002). Presencia de apomixis en cruza de nopales mexicanos y su identificación molecular preliminar. *Revista fitotecnia Mexicana*. 25(3). 5p.

Montalva, J. y Allendes J. L. (2012) Biología de nidificación de *Megachile semirufa* (Hymenoptera: Megachilidae: Dasymegachile) en alta montaña, Chile. *Zoología*. 34(2), 475-481.

Morales, C.L. y Traveset A. (2008). Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Reviews in Plant Sciences*, 27, 221-238.

Morales, T. J. J., Sandoval, R.C. A., Fascinetto, Z. P., Cruzado, Lima A. L. y Vázquez, H. C. (2014). Abundancia y diversidad de visitantes florales de *Opuntia pilífera* en Zapotitlán, Salinas, Puebla, *Entomología Mexicana*, 1,1144-1148.

Müller, A. y Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the *Asteraceae paradox*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4), 719-733.

Munguia Soto E. (2016). Facilitación de la polinización por abejas generalistas y especialistas de cactáceas del semidesierto queretano. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana.

Muñoz Rodríguez A.F., Ayuso Yuste M.C., Labrador Moreno J., (2005). *Polinización de cultivos*, Madrid, Mundi-Prensa.

Nasrallah, J.B. y Nasrallah M.E. (1993). Pollen-stigma signalling in the sporophytic self-incompatibility response. *Plant Cell*, 5, 1325-1335.

Nassar, J. M., Ramírez, N. y Linares, O. (1997). Comparative pollination biology for Venezuelan columnar cacti and the role néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*, 84 (8), 918-927.

Ne'eman G, Jürgens A, Newtrom-Lloyd L. E, Potts S. G, Dafni A. (2010). A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews*, 85: 435-451.

- Negrón-Ortiz, V. (1998). Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low? *Sex Plant Reproduction*, 11, 208-212.
- Nicolson, S. W. y Thornburg R, W. (2007). Nectar chemistry, En: Nicolson, S.W., Nepi M. y Pacini E. (eds.) Nectaries and nectar. Springer Verlag. The Netherlands. 215-264 pp.
- Nobel, P. S. (1996). Responses of some North American CAM plants to freezing temperatures and doubled CO<sub>2</sub> concentrations: implications of global climate change for extending cultivation. *Journal of Arid Environments*. 34, 187-196.
- Nyffeler, R. (1992). A taxonomic revision of the genus *Monanthes* (Crassulaceae). *Bradleya*, 10, 49-82.
- Ollerton, J., A. Killick, E. Lamborn, S. Watts y M. Whiston, (2007). Multiple meaning and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon*, 56, 717-728.
- Ordway, E. (1984). Aspects of the nesting behavior and nest structure of the *Diadasia opuntiae* Ckll. (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 57, 216-230.
- Orozco, A. G. y Vázquez S. S. (2013). Sistemas de reproducción sexual. Tema IV. Procesos reproductivos. Cap. X. En: Márquez J., Collazo M. Martínez M. Orozco A. y Vázquez S. (Eds). *Biología de angiospermas*. Facultad de ciencias. UNAM. México.
- Orozco, G. (2002). Sistema reproductivo de *Opuntia stenopetala*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 82pp.
- Ortiz, J.P., Pessino, S., Quarin, C. (2004). Manipulación de la apomixis y su aplicación en la agricultura. *Biotecnología y Mejoramiento Vegetal VIII*. 283- 292.
- Osborn, M.M., Kevan, P.G. y Lane, M.A. (1988). Pollination biology of *Opuntia polyacantha* Haw. and *Opuntia phaeacantha* Engelm. (Cactaceae) in Southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*, 159, 85-94.
- Pannell, J.R. (2002). Whats is fuctional androdioecy. *Functional Ecology*, 16:862-865.
- Parfitt, B. D. y Pickett, C. H. (1980). Insect pollination of prickly-pears (*Opuntia*: Cactaceae). *Southwestern Naturalist*. 25: 104-107.
- Parker, I.M. (1997). Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology*, 78 (5), 1457-1470.
- Peña V., C. B.; Luna, C. M., Carranza S. J. A., Reyes A. J. A., y Flores. A. (2008). Morphological characterization of *Opuntia* spp. A multivariate analysis. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 10, 1-10.
- Peña, J. E. (2003). Insectos polinizadores de cultivos tropicales: no solo las abejas llevan la miel al panal. *Manejo aplicado de plagas y agroecología, CATI*, Costa Rica, 69, 6-20.

- Pérez, R. C. (1993). Viabilidad de las semillas y poliembrionía en morfoespecies cultivadas y silvestres de nopal tunero (*Opuntia sp.*). Tesis Profesional. Universidad de Guadalajara. México. 42 p.
- Pimienta- Barrios E. y R. F. Del Castillo. (2002). Reproductive biology. En: Nobel, P. (ed). *Cacti biology and uses*. University of California Press. Berkeley.
- Piña H, Montaña C y Mandujano M. C. (2007). Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology*, 193, 305-313.
- Plasencia, L. M. (2003). Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas Coahuila. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Proctor, M. (1996). The natural history of pollination. Portland, OR: Timber Press.
- Proctor, M. y Yeo, P. (1979). *The pollination of flowers*. William Collins Sons. London.
- Raven, P. H., Evert R. F., Eichhorn S. E. (2005). Biology of plants. 8a Edición. Editorial W. H. Freeman and Company Publishers. Estados Unidos.
- Rebman J. P y Pinkava. D. J. (2001). *Opuntia* Cacti of America an overview, *Florida Entomologist*, 84(4): 472-483.
- Renner, S., y Ricklefs, R. (1995). Dioecy and its Correlates in the Flowering Plants. *American Journal of Botany*, 82(5), 596-606.
- Reyes Agüero J. A, Valiente-Banuet A. (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *Journal of Arid Environments*, 64 (4), 549-585.
- Reyes-Novelo, E., V. R Meléndez, R. Ayala y H. G. Delfín. (2009). Abejas Silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como Bioindicadores en el Neotrópico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10(1): 1-13.
- Richards, A.J. (1986). Plant breeding systems. George Allen and Unwin. London.
- Richards, A.J. (1997). Plant breeding systems. Chapman y Hall, United Kingdom. 529 p.
- Rodríguez-Vélez, B. y Ayala, R. (2010). Historia natural de *Macrotera pipiyolin* (Hymenoptera: Andrenidae) en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(1), 87-96.
- Rucker, R. Thurman, W. y Burgett, M. (2012). Honey bee pollination markets and the internalization of reciprocal benefits. *American Journal of Agricultural Economics*, 94, 956-977.
- Sakai A. K. y S. G. Weller. (1999). A review of terminology, biogeographic patterns. Ecological correlated and phylogenetic approaches. En: Geber M., T. Dawson y L. Delph (eds.). Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer-Verlag. Berlín.

- Sakai, A. K., S.G. Weller, M. L. Chen, S. Y. Chou, C. Tسانont. (1997). Evolution of gynodioecy and maintenance of females: the role of inbreeding depression out crossing rates and resource allocation in *Schiedea adamantis* (Caryophyllaceae). *Evolution*, 59, 724-736.
- Sánchez- Echeverría, K. Castellanos, I. y Mendoza- Cuenca L. (2016). Abejas visitantes florales de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas*, 18(1), 27-34.
- Sánchez, E., Chávez R., Hernández, J. y Hernández, M. (2006). Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la Zona Árida Queretano-Hidalguense. Consejo de Ciencia y Tecnología del estado de Querétaro. México. 98 pp.
- Santa Anna- Aguayo, A.1., Schaffner, C. M., Golubov, Jordan., López- Portillo, J., y García-Franco, J., (2015). Behavioral Repertoires and Interactions between *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the Native Bee *Lithurgus littoralis* (Hymenoptera: Megachilidae) in Flowers of *Opuntia huajuapensis* (Cactaceae) in the Tehuacán Desert. Florida Entomological Society, 100(2), 396-402.
- Sauquet, H., M. Von Balthazar, S.Magallón, J.A. Doyle, P.K. Endress, E.J. Bailes, E. Barroso de Morais, M. Bull-Herenu, L. Carrive, M. Chartier, G. Chomicki, M. Coiro, R. Cornette, J.H.L. Elottra, C. Epicoco, C.S.P. Foster, F. Jabbour, A. Haevermans, T. Haevermans, R. Hernández, S.A. Little, S. Lófstrand, J.A. Luna, J. Massoni, S. Nadot, S. Pamperl, C. Prieu, E. Reyes, P. Dos Santos, K.M. Schoonderwoerd, S. Sontag, A. Soulebeau, Y. Staedler, G.F. Tschan, A. Wing-Sze Leung y J. Schonenberger. (2017). The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications*, 8, 16047.
- Scheinvar, L., Olalde, G. y Gallegos, V. (2015). Una nueva especie del género *Opuntia* (Cactaceae) para el estado de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 93(1), 33-39.
- Schindwein, C., Wittmann, D. (1997). Stamen movement in flowers of *Opuntia* favors oligolectic pollination. *Plant Systematics and Evolution*, 204, 179-193.
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., Dicke, M. (2005). Insects and flowers: mutualism par excellence, in: Insect-Plant Biology. 2º Ed. Oxford University Press. pp. 306-335.
- Schulke, B., y Waser, N.M. (2001). Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia*. 127(2), 239–245.
- Silva, M. J. A. (2007). Embriología de *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 61 pp.
- Sirombra, M. G. (2005). en: Muñoz Rodríguez A.F., Ayuso Yuste M.C., Labrador Moreno J., (2005). Polinización de cultivos. Madrid: Mundi Prensa.
- SMN. (2015). Normales climatológicas 1971-2000. Estado de Querétaro. Estación Cadereyta. Servicio Nacional Meteorológico.
- Snelling, R. y B. Danforth. (1992). A review or *Perdita* subgenus Macrotera (Hymenoptera: Andrenidae). *Contributions in Science*, 436, 1-12.

- Solís Montero L. y Vallejo Marín M. (2017). Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism. *Ecology and Evolution*, 7(8), 2706–2715.
- Spivak, M. (2011). Attracting native pollinators: Protecting North America's bees and butterflies. Storey Publishing Minnesota.
- Stebbins, G.L., (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307–326.
- Stiles, F.G. y Freeman, C.E. (1993). Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica*, 25(2), 191- 205.
- Stone, J. L., Jenkins, E, G. (2008). Pollinator abundance and pollen limitation of a solanaceous shrub at premontane and lower montane sites, *Biotropica*, 40, 55-61.
- Thompson, J. N. (1994). The coevolutionary process. University Press of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Tiffney, B. y Niklas, K. (1985). Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: Jackson J., Buss, L. y Cook, R. (Eds.). *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, pp. 35-66, Yale University Press, New Haven.
- Tisserat, B. Esan E. y Murashige, T. (1979). Somatic embryogenesis in angiosperms. Horticultural Reviews. Volumen 1:1-78.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T.L. Burgess. (1995). Sonoran Desert plants: an ecological atlas. University of Arizona Press. Tucson, Arizona, USA.
- Uribe Mú. C. A., Muñoz Urias A., Huerta Flores L. A y Huerta Martínez F. M. (2009). Patrones de forrajeo de abejas silvestres sobre *Ferocactus histrix* en una zona semiárida del suroeste de Zacatecas, *Entomologia Mexicana*, 8, 171-174.
- Valiente-Banuet A, Arizmendi M.D. C., Rojas Martínez A, Domínguez Canseco L. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and néctar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. Arizmendi y P. Dávila. (1997). Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central México. *American Journal of Botany*, 84 (4), 452-455.
- Vamosi, J. C. y Vamosi. S. M. (2005). Present day risk of extinción may exacerbate the lower species richness of dioecious clades, *Diversity and Distributions*, 11, 25-32.
- Vargas, P. (2012). Angiospermas En: El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos P. Vargas y R. Zardoya (eds.). Impulso. S. A. pp. 115-123

- Wang J., L. Tong, S. Kang, F. Li, X. Zhang, R. Ding, T. Du and Li. S. (2017). Flowering characteristics and yield of maize inbreds grown for hybrid seed production under deficit irrigation. *Crop Science* 57, 2238-2250
- Waser, N. Chittka, L. Price, M. Williams, N. y Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043-1060.
- Wcislo, W. T. y Cane, J. H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology*. 41: 195-214.
- Webb, C. J. (1999). Empirical studies: Evolution and maintenance of dimorphic breeding systems. En: Geber, M. A., T. E. Dawson y L. F. ed. 1999. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp: 61-95.
- Wikström N., Savolainen V., Chase M. W. (2001). Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1482), 2211-2220.
- Willis, K.J. y McElwain, J.C. (2002). The evolution of plants. Oxford University Press, New York. 378 pp.
- Willmer, P. G., Cunnold, H. y Ballantyne, G. (2017). Insights from measuring pollen deposition-quantifying the pre-eminence of bees as flower visitors and effective pollinators. *Arthropod Plant Interact.* 11, 411-425.
- Winston, M., Dropkin, J., Taylor, O. (1981). Demography and life history characteristics of two honey bees' races (*Apis mellifera*). *Oecologia*. 48, 407-413.
- Wu, H. y Cheung Y. A. (2000). Programmed cell death in plant reproduction. *Plant Molecular Biology*. 44, 267-281.
- Wyatt, R. (1983). Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. *Pollination Biology*. Academic Press, USA. pp 51-95.
- Yamlosky, C., y H. Yamplosky (1992). Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Biblioteca. Genética*, 3, 1-62.
- Yokoi T, y Fujisaki K. 2008. Recognition of scent marks in solitary bees to avoid previously visited flowers. *Ecological Reserch* 24(4): 803-809.

# ANEXOS

**Cuadro 1.** Listado de abejas en especies del género *Opuntia*. \*Especies oligoléticas, +Especies poliléticas

Especies	Familias/Especies de abejas	Región/Referencia
<i>O. lindheimeri</i>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Agapostemon texanus</i>            CRESSON+  <i>Dialictus pilosus</i> (SMITH)+  <b>Apidae</b>  <i>Apis mellifera</i> (LINN) +  <i>Diadasia rinconis</i>            COCKERELL *  <i>Melissodes tristis</i>            COCKERELL  <i>Ceratina dupla</i> SAY  <i>Xylocopa virginica texana</i>            CRESSON  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurge gibbosus</i> (SMITH)*  <i>Megachile amica</i> CRESSON  <b>Andrenidae</b>  <i>Perdita texana</i> (CRESSON)*</p>	Texas, E.U.A Grant y Grant, 1979
<i>O. chlorotica</i> y <i>O. phaecantha</i> var. <i>discata</i>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp.  <i>Halictus tripartitus</i>  <i>Augochlorella</i> sp.  <b>Apidae</b>  <i>Diadasia</i> sp.  <b>Megachilidae</b>  <i>Ashmeadiella</i> sp.</p>	Arizona, E.U.A Parfitt y Pickett, 1980
<i>O. cochinera</i>	<p><b>Apidae</b>  <i>Diadasia rinconis</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurge littoralis</i></p>	San Luis Potosí y Zacatecas, México García, 1984

<p><i>O. polyacantha</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Agapostemon coloradinus</i>  (VACHAL)  <i>Agapostemon texanus</i>  CRESSON  <i>Halictus confusus</i> SMITH  <b>Apidae</b>  <i>Bombus pennsylvanicus</i>  <i>Diadasia australis</i>*  <i>Diadasia australis</i>  (CRESSON)  <i>Diadasia diminuta</i>  (CRESSON)  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurge apicalis</i>  <i>Lithurge apicalis</i>  (CRESSON)*  <i>Megachile casadae</i>  <i>Megachile casadae</i>  COCKERELL  <i>Megachile concinna</i> SMITH  <i>Megachile dentitarsus</i>  SLADEN  <i>Megachile montivaga</i>  CRESSON</p>	<p>Sur de Colorado  E.U. A  Osborn, <i>et al.</i> 1988</p>
<p><i>O. phaecantha</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Augochorella striata</i>  (PROVANCHER)  <i>Agapostemon texanus</i>  <b>Apidae</b>  <i>Diadasia rinconis</i>  (COCKERELL)  <i>Melissodes</i> sp.*  <b>Megachilidae</b>  <i>Megachile casadae</i>  <i>Ashmeadiella opuntiae</i>  (COCKERELL)*  <i>Lithurge apicalis</i></p>	<p>Sur de Colorado  E.U.A  Osborn, <i>et al.</i> 1988</p>

<p><i>O. Imbricata</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Agapostemon coloradinus</i>  (VACHAL)  <i>Agapostemon texanus</i>  CRESSON  <i>Halictus confusus</i> SMITH  <i>Halictus confusus</i>  <i>Halictus tripartitus</i>  COCKERELL  <b>Apidae</b>  <i>Diadasia australis australis</i>  (CRESSON)  <i>Diadasia rinconis</i>  COCKERELL  <i>Melissodes</i> sp. LATREILLE  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurge apicalis apicalis</i>  (CRESSON)  <i>Lithurge apicalis apicalis</i>  <i>Ashmeadiella opuntiae</i>  COCKERELL  <i>Ashmeadiella opuntiae</i></p>	<p>Sur de Colorado  E.U.A  Mcfarland <i>et al</i>, 1989</p>
<p><i>O. streptacantha</i></p>	<p><b>Apidae</b>  <i>Apis mellifera</i>  <i>Bombus</i> sp.  <i>Diadasia rinconis</i>  <b>Andrenidae</b>  <i>Perdita</i> sp.</p>	<p>Huerta, 1995</p>
<p><i>O. brunneogemmia</i>  <b>41 especies</b>  (solo se colocaron  algunas especies)</p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Augochlora amphitrite</i>  <i>Dialictus</i> sp.  <b>Apidae</b>  <i>Alloscitetica gilva</i>  <i>Ancyloscelis fiebrigi</i>  <i>Ptilothrix fructífera</i>*  <i>Apis mellifera</i>  <i>Tetrapedia rugulosa</i>  <i>Trigona spinlpes</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurgus rufiventris</i>*  <b>Andrenidae</b>  <i>Arhysosage cactorum</i>  <b>Colletidae</b>  <i>Cephalocolletes rugata</i></p>	<p>Brasil  Schlindwein y Wittmann,  1997</p>

<p><i>O. viridirubra</i>  <b>30 especies</b>  (solo se colocaron algunas especies)</p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Augochlora amphitrite</i>  <i>Dialictus</i> sp.  <b>Apidae</b>  <i>Ancyloscelis fiebrigi</i>  <i>Alloscirtetica gilva</i>  <i>Ptilothrix fructífera*</i>  <i>Apis mellifera</i>  <i>Tetrapedia rugulosa</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurgus rufiventris*</i>  <b>Andrenidae</b>  <i>Arhyssosage cactorum</i>  <b>Colletidae</b>  <i>Cephalocolletes rugata</i></p>	<p>Brasil  Schlindwein y Wittmann, 1997</p>
<p><i>O. rastrera</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Lasioglossum</i> (<i>Dialictus</i>) sp.  <b>Apidae</b>  <i>Diadasia</i> sp.  <i>Melissodes</i> sp.  <b>Megachilidae</b>  <i>Ashmeadiella</i> sp.  <i>Lithurge</i> sp.  <i>Megachille</i> sp.  <b>Andrenidae</b>  <i>Perdita</i> sp.</p>	<p>Desierto Chihuahuense, México  Mandujano <i>et al.</i>, 1996</p>
<p><i>O. quimilo</i></p>	<p><b>Apidae</b>  <i>Ptilothrix tricolor</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Megachile</i> sp.</p>	<p>Córdoba, Argentina  Díaz y Cucucci, 2003</p>
<p><i>O. microdasys</i></p>	<p><b>Apidae</b>  <i>Diadasia</i> sp.*  <b>Megachilidae</b>  <i>Ashmeadiella</i> sp.*  <i>Megachile</i> sp.*  <b>Andrenidae</b>  <i>Perdita</i> sp.*</p>	<p>Desierto Chihuahuense, México  Piña <i>et al.</i>, 2007</p>

<i>O. excelsa</i>	<b>Apidae</b> <i>Diadasia knabiana</i> <b>Megachilidae</b> <i>Lithurgus bitorulosus</i> <b>Andrenidae</b> <i>Macrotera pipiyolin</i>	Guardado, 1996
<i>O. monacantha</i>	<b>Halictidae</b> <i>Augochlora</i> sp. 1 <i>Augochlora</i> sp. 2 <i>Augochlora</i> sp. 3 <i>Augochloropsis cupreola</i> <i>Dialictus</i> sp. 1 <i>Dialictus</i> sp. 2 <b>Apidae</b> <i>Bombus morio</i> <i>Trigona spinipes</i> <i>Xylocopa brasilianorum</i> <b>Megachilidae</b> <i>Megachile gomphrenoides</i> <b>Colletidae</b> <i>Cephalocolletes isabelae</i>	Brasil Lenzi <i>et al.</i> , 2011
<i>O. ficus-indica</i>	<b>Halictidae</b> <i>Halictus fulvipes</i> <i>Halictus scabiosae</i> <i>Lasioglossum interruptus</i> <i>opacum</i> <i>Evylaeus smeathmanellus</i> <b>Apidae</b> <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus terrestres</i> <i>Bombus hortorum</i> <i>Bombus pascuorum</i> <i>Xylocopa violácea</i> <b>Megachilidae</b> <i>Rhodanthidium sticticum</i> <i>Rhodanthidium septemdentatum</i>	Santa Magherita Belice y Montevag, Italia Lo Verde, 2011

<p><i>O. stricta</i> (Haw)</p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Augochlora</i> sp.  <i>Lasioglossum</i> sp.  <i>Agapostemon nasutus</i> SMITH  <i>Augochlorella</i> sp.  <b>Apidae</b>  <i>Apis mellifera</i> L.  <i>Eulaema polychroma</i> Mocsáry  <i>Ceratina</i> sp.  <b>Megachilidae</b>  <i>Megachile</i> sp.</p>	<p>Yucatán, México  Gaumer, 2012</p>
<p><i>O. sulphurea</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Augochloropsis</i> sp.  <i>Dialictus</i> sp.  <b>Apidae</b>  <i>Centris brethesi</i>  <i>Bombus opifex</i>  <i>Xylocopa atamisquensis</i>  <i>Svastrides zebra</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Trichoturgus laticeps</i>  <i>Anthidium</i> sp.  <b>Andrenidae</b>  <i>Arhysosage bifasciata</i></p>	<p>Desierto del Monte Central  en Mendoza, Argentina  Maldonado <i>et al.</i>, 2013</p>
<p><i>O. macrocentra</i></p>	<p><b>Apidae</b>  <i>Diadasia aff. rinconis</i>  <i>Melissodes</i> sp.</p>	<p>Desierto Chihuahuense,  México  Mandujano <i>et al.</i>, 2013</p>
<p><i>O. tomentosa</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Lasioglossum</i> sp.  <b>Apidae</b>  <i>Bombus</i> sp.  <b>Megachilidae</b>  <i>Megachile</i> sp.</p>	<p>Reserva Ecológica del  Pedregal, México  Mandujano <i>et al.</i>, 2014</p>
<p><i>O. huajuapensis</i></p>	<p><b>Apidae</b>  <i>Apis mellifera</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurgus littoralis</i></p>	<p>Reserva de Tehuacán  Puebla, México  Santa Anna <i>et al.</i>, 2015</p>

<p><i>O. heliabravoana</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Agapostemon leonculus</i>  <i>Agapostemon</i> sp.  <i>Lasioglossum</i> sp. 1  <i>Lasioglossum</i> sp. 2  <i>Lasioglossum</i> sp. 3  <i>Lasioglossum</i> sp. 4  <i>Lasioglossum</i> sp. 5  <i>Lasioglossum</i> sp. 6  <b>Apidae</b>  <i>Bombus</i> sp.  <i>Ceratina</i> sp.  <i>Diadasia diminuta</i>  <i>Diadasia</i> sp.  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurgus littoralis</i>  <b>Andrenidae</b>  <i>Macrotera bicolor</i>  <i>Macrotera sinaloana</i></p>	<p>Pachuca, Hidalgo, México  Sánchez-Echeverría <i>et al.</i>,  2016</p>
<p><i>O. streptacantha</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Augochlora</i> sp.  <i>Augochlorella</i> sp.  <i>Ceratina</i> sp.  <i>Lasioglossum</i> sp  <b>Apidae</b>  <i>Apis mellifera</i>  <i>Bombus pensylvanicus</i>  <i>Diadasia rinconis</i>  <i>Melissodes</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Ashmeadiella opuntiae</i>  <i>Lithurgus litoralis</i>  <i>Lithurgus planifrons</i>  <b>Andrenidae</b>  <i>Macrotera</i> sp.</p>	<p>Jardín Botánico Regional  de Cadereyta, Querétaro,  México  Munguía, 2016</p>

<p><i>O. tomentosa</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Augochlora</i> sp.  <i>Lasioglossum</i> sp.  <i>Agapostemon</i> sp.  <i>Lasioglossum</i> (<i>Dialictus</i>)  <b>Apidae</b>  <i>Apis mellifera</i>  <i>Diadasia rinconis</i>  <i>Bombus pensylvanicus</i>  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurgus planifrons</i>  <i>Megacgile</i> sp.  <b>Andrenidae</b>  <i>Macrotera</i> sp.</p>	<p>Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México  Munguía, 2016</p>
<p><i>O. cantabrigiensis</i></p>	<p><b>Halictidae</b>  <i>Halictinae</i> sp.  <i>Lasioglossum</i> sp.  <i>Augochlorella</i> sp.  <i>Augochloropsis</i> sp.  <b>Apidae</b>  <i>Ceratina</i> sp.  <i>Diadasia</i> sp.  <i>Apis</i> sp.  <i>Bombus</i> sp.  <b>Megachilidae</b>  <i>Lithurge</i> sp.  <i>Megachile</i> sp.  <i>Ashmeadiella</i> sp.  <b>Andrenidae</b>  <i>Macrotera</i> sp.</p>	<p>Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México  Hernández, 2016; Gómez-Vite, 2019</p>

**Anexo 2.** Abejas observadas en flores femeninas de *Opuntia robusta* en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro (Semidesierto Queretano). Fotos tomadas en abril de 2016: De Jesús- Romero Yanely Araceli.

Familia	Especie		
Halictidae	<i>Halictinae</i> sp.	<i>Lasioglossum</i> sp.	<i>Augochlorella</i> sp.
		 	
Apidae	<i>Apis mellifera</i>	<i>Diadasia</i> aff. <i>rinconis</i>	<i>Bombus pensylvanicus</i>
		 	
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp.	<i>Ashmeadiella opuntiae</i>	<i>Lithurgus</i> sp.
			
Andrenidae	<i>Macrotera sinaloana</i>		
			

**Anexo 3.** Características de los polinizadores

<b>Familia</b>	<b>Género/especie</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Constancia Floral</b>	<b>Estructura especializada</b>	<b>Tamaño</b>	<b>Temporada de vuelo</b>
Apidae Lengua larga	<i>Apis mellifera</i>	Social	Poliléctica	Corbículas	Mediano 13-17 mm	Presente en todo el año
	<i>Diadasia</i> sp.	Solitaria	Oligoléctica	Escopas	Mediano 10-14 mm	Primavera
	<i>Bombus pennsylvanicus</i>	Social	Poliléctica	Corbículas	8-21 mm	Primavera, verano y otoño
Halictidae Lengua corta	<i>Halictinae</i> sp.	Solitaria	Poliléctica		3.5-11 mm	Primavera
	<i>Lasioglossum</i> sp.	Solitaria	Oligoléctica Poliléctica	Escopas en patas traseras	Pequeño 3-4 mm	Primavera a verano.
	<i>Augochlorella</i> sp.	Solitaria	Poliléctica		Pequeño 5-7 mm	Presente en todo el año
Megachilidae Lengua larga	<i>Megachile</i> sp.	Solitaria	Poliléctica		Pequeño a grande 5-24 mm	
	<i>Ashmeadiella</i> sp.	Solitaria	Oligoléctica		Pequeño 3.5-9.5 mm	Primavera
	<i>Lithurgus</i> sp.	Solitaria	Oligoléctica	Escopas	Mediano a grande 8-19 mm	Primavera Verano
Andrenidae Lengua corta	<i>Macrotera</i> sp.	Solitaria	Oligoléctica, Monoléctica	Escopas	Pequeño 5-6 mm	Primavera Verano