



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto del vecindario reproductivo y proporción sexual en la adecuación
de *Opuntia robusta* J.C. Wendl (Cactaceae) en Cadereyta de Montes,
Querétaro, México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

YUCEL YAMIRET VARELA TRUJILLO

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

Ciudad Universitaria, Cd. Mx. 2023



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Datos del alumno

Varela

Trujillo

Yucel

Yamiret

313164716

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

1. Datos del tutor

Dra.

María Del Carmen

Mandujano

Sánchez

2. Datos del Sinodal 1

Dra.

Natalia Ivalú

Cacho

González

3. Datos del Sinodal 2

Dra.

Sonia

Vázquez

Santana

4. Datos del Sinodal 3

M. en C.

María Isabel

Briseño

Sánchez

5. Datos del Sinodal 4

M. en C.

Pactli Fernando

Ortega

González

6. Datos del trabajo escrito

Efecto del vecindario reproductivo y proporción sexual en la adecuación de *Opuntia robusta* J.C. Wendl. (Cactaceae) en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Tesis profesional

117 p

2023

“La ciencia, mi muchacho, está compuesta de errores, pero son errores que es útil cometer, porque conducen poco a poco a la verdad”

- Julio Verne

Agradecimientos oficiales

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por prestar sus instalaciones para mi formación profesional.

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

Al Laboratorio de Genética y Ecología de Poblaciones del Departamento de Biodiversidad del Instituto de Ecología de la UNAM por proporcionar las instalaciones y equipo para la realización del presente trabajo.

Al Taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos de la Facultad de Ciencias, UNAM, y a cada uno de los profesores que lo integran: Dr. Zenón Cano Santana, Dr. Juan Carlos Flores, M. en C. Irene Pisanty Baruch, el M. en C. Iván Castellanos Vargas, la M. en C. Rosa Macilla Ramírez, al Dr. Jordan Golubov, al Dr. Johnattan Hernández Cumplido, a la Dra. Nadia Santini, a la M. en C. Luisa Granados, a la M. en C. Isabel Briseño Sánchez, al M. en C. José Antonio Arana Pineda, al M. en B. Esteban Omar Munguía Soto y a la Dra. Mariana Apolinar.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga por el apoyo en la logística de campo y préstamo de material, así como solicitud de apoyo económico para el presente trabajo. A la Lic. Anabel Domínguez Reyes por el apoyo brindado durante la realización del presente proyecto.

A la M. en C. Linda Mariana Martínez Ramos, a la M. en C. Isabel Briseño Sánchez, a la M. en C. Diana Cárdenas Ramos, a la M. en C. Jessica Magdalena Reyes Tovar, a la M. en C. Sandra López Grether, a la M. en C. Cristina Ramírez, a la Biol. Berenice Morales Mediana, al M. en C. José Antonio Arana Pineda, al M. en B. Esteban Omar Munguía Soto, al Biol. Gerardo Manzanares Villasana, al Dr. Omar Díaz Segura y al Dr. Sandino Guerrero por el apoyo brindado para el presente trabajo de investigación.

Al personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes “Ing. Manuel González de Cosío, especialmente a la Biol. Beatriz Maruri Aguilar y al Ing. Emiliano Sánchez, por el apoyo y facilidades para realizar las actividades de campo para la elaboración del presente trabajo de investigación.

A mis sinodales a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, a la Dra. Sonia Vázquez Santana, a la Dra. Natalia Ivalú Cacho, al M. en C. Pactli Fernando Ortega y a la M. en C. Isabel Briseño Sánchez por sus valiosos comentarios para la mejora de mi trabajo.

Este proyecto de investigación se realizó con el financiamiento económico proporcionado por el proyecto CONACYT 221136-Estrategias reproductivas de cactáceas, proyecto CONABIO 498-Adaptación y evaluación de riesgo utilizando métodos estandarizados para especies exóticas invasoras en México, presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM y al estímulo económico otorgado por CONACYT en el programa de ayudantes de investigador nacional nivel III o emérito durante los años 2020 y 2021.

Agradecimientos personales

A Dios por permitirme terminar una de los mayores propósitos en mi vida, mi licenciatura,

A los amores de mi vida, la luz de mis ojos, mi todo, a mi mamita chula y a mi papito chulo, sin ustedes nada de esto sería posible, gracias por hacer lo imposible para que concluya esta etapa de mi vida. Esto es por y para ustedes.

A mi compañero durante 6 años, mi mejor amigo, mi amor, Bryan. Gracias por apoyarme en los momentos más difíciles, no tienes idea de lo que significo tu apoyo y amor cuando estaba a punto de quebrarme, gracias por contar semillas y acompañarme a campo.

A mi tía Obdulia y mi tío Mauricio, son unas personas muy chidas, gracias por sus consejos y apoyo durante toda mi vida.

A mis primos, casi hermanos, Quina y Cachete, son un pilar en mi vida, no tienen una idea de cuánto me ayudaron anímicamente cuando más lo necesitaba, gracias por contar semillas.

A mi abuelo Héctor por el aliento durante toda mi vida y por ayudarme a cortar frutos.

A mi tío-abuelo Arturin, gracias por regañarme en todo momento y por darme palabras de apoyo durante mi vida.

A mis abuelas María Mayo, Josefina Jacome, a mi tío Emilio Trujillo, la vida me los arrebató antes de que vieran mi mayor logro pero lo prometido es deuda.

A mis compañeros fieles, mi Sami, mi Chicho, mi Chica, mi Chispas, mi Woody, mi Cleto, mi Luna, mi Willix, mi Bendi, gracias por estar conmigo cada noche de desvelo.

A los mejores amigos del mundo mundial Yanet, Katy, Juan, Lluvia, Juan Carlos, Antonio y Vale. Gracias por darme consejos, palabras de aliento, por leer mi tesis y darme su punto de vista. Sin ustedes la carrera no hubiera sido igual, los amo demasiado.

A cada una de las personas del comité: Doña Cristi, Doña Lety, Chío, Don Chucho, Doña Lidia y Pésico. Gracias por alegrarme mis días y apoyar a mi mami cuando yo no estaba presente. Son unas personas maravillosas.

A mis profesores, Héctor Gilberto, Jonhattan, Lizeth, Jaime, Tere, Yolanda, Mena, Luz María, Teresa, Beatriz y Susana, por compartir sus conocimientos, ustedes influyeron demasiado sobre el rumbo que tomaría mi vida profesional.

A los tomentosos del Semidesierto: Esteban, Pepillo, Omar, Sandino, Linda, Isa, Dianis, Sandra, Cristina, Katy, Pedro, Bere, Mariana y Katy.

A la persona que consultará el presente trabajo, espero que sea de ayuda y lo disfrutes.

Índice

RESUMEN	6
1. INTRODUCCIÓN	8
2. JUSTIFICACIÓN.....	26
3. HIPÓTESIS	27
4. OBJETIVOS.....	28
5. MATERIALES Y MÉTODOS	29
6. RESULTADOS.....	46
7. DISCUSIÓN	65
8. CONCLUSIONES	83
Literatura citada.....	84
Anexos.....	109

Varela-Trujillo, Y.Y. 2022. Efecto del vecindario reproductivo y proporción sexual en la adecuación de *Opuntia robusta* J.C. Wendl. (Cactaceae) en Cadereyta de Montés Querétaro, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 117p .

RESUMEN

El dioicismo es un sistema sexual donde la población cuenta con plantas con flores femeninas o masculinas, y en el que éxito de la reproducción sexual depende de la disponibilidad de polinizadores y de parejas. La producción de semillas depende de diversos factores como el sexo de las plantas vecinas, la preferencia de los polinizadores, y de características y recompensas florales. En este trabajo se determinó el efecto de la proporción sexual y vecindario reproductivo en el éxito reproductivo de *Opuntia robusta* (Cactaceae), en una población en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. El tamaño de los vecindarios reproductivos se determinó mediante la evaluación del flujo de polen con polvos vegetales y fluorescentes desde una planta focal hacia sus vecinos. Se consideraron varios factores (i.e. despliegue floral, densidad floral) para evaluar si afectan el tamaño de los vecindarios reproductivos, y la adecuación de los individuos en la población. Finalmente, la biomasa floral en flores de ambos sexos se cuantificó para determinar qué sexo invierte más recursos a la reproducción. No se observó una limitante de parejas porque la proporción sexual en la población es 1:1, y a nivel de flor es sesgada a masculino, por lo que no se compromete la reproducción. La mayor presencia de análogos de polen desde una planta focal es a 17.89 ± 1.28 m ($\bar{x} \pm e.e$) de distancia. Los tamaños de los vecindarios reproductivos son variables alcanzando un radio de 330 m, en los que se distinguen tendencias con base en la cantidad de flores masculinas y cantidad de flores teñidas con análogos de polen que repercuten con el éxito reproductivo (i.e., *seed-set* y *fruit-set*). Las flores femeninas son aquellas que obtuvieron mayor peso en biomasa floral, por lo que es el sexo que destina mayor cantidad de

recursos a las estructuras florales. La estrategia reproductiva de la población en estudio asegura la producción de frutos y semillas pues esta es elevada; sin embargo, falta más investigación para determinar cuáles características de los vecindarios reproductivos son las que mayor relación tienen con la adecuación de los individuos de la población.

1. INTRODUCCIÓN

Sistema de sexual de las angiospermas

Las flores son estructuras reproductoras que, en caso de presentar óvulos estos serán fecundados y formarán frutos y semillas, por lo que la determinación de sexo en las plantas es fundamental. El sexo en las plantas se puede describir en función de los órganos sexuales a diferentes niveles. A nivel floral existen flores perfectas (hermafroditas), aquellas que poseen ambos verticilos sexuales (androceo y gineceo) fértiles y flores imperfectas (unisexuales) cuando sólo se mantienen fértil el androceo o gineceo (Cocucci, 1980). A nivel de individuos y de población se denominan: (a) sistemas monomórficos cuando todos los individuos de la población portan flores del mismo tipo, como las especies con flores hermafroditas, en donde todos los individuos portan flores perfectas; especies monoicas, cuando un mismo individuo porta tanto flores unisexuales masculinas como femeninas (Richards, 1986; Torices, 2009) (Figura 1); ginomonoicos, los cuales poseen individuos con flores hermafroditas y femeninas; andromonoicos que presentan flores hermafroditas y masculinas (Richards, 1986; Torices, 2009) (Figura 1). Por su parte, (b) los sistemas dimórficos/trimórficos son aquellos en los que, hay individuos que portan flores de diferente tipo, como las especies dioicas, en donde hay individuos con flores solamente masculinas e individuos con flores femeninas; y especies ginodioicas, es decir, hay individuos con flores femeninas e individuos con flores hermafroditas; las especies androdioicas, tienen individuos con flores masculinas e individuos con flores hermafroditas (Barret, 2002) y especies trioicas (subdioicas), con plantas que portan solamente flores masculinas (androica), plantas con flores femeninas (ginoica) y plantas con flores hermafroditas (planta hermafrodita), entre otros (Richards, 1986) (Figura 1). Los diversos sistemas de expresión sexual en las angiospermas son el resultado de varias características, desde

los componentes genéticos hasta las barreras espacio temporales de las flores (Bawa y Beach, 1981).

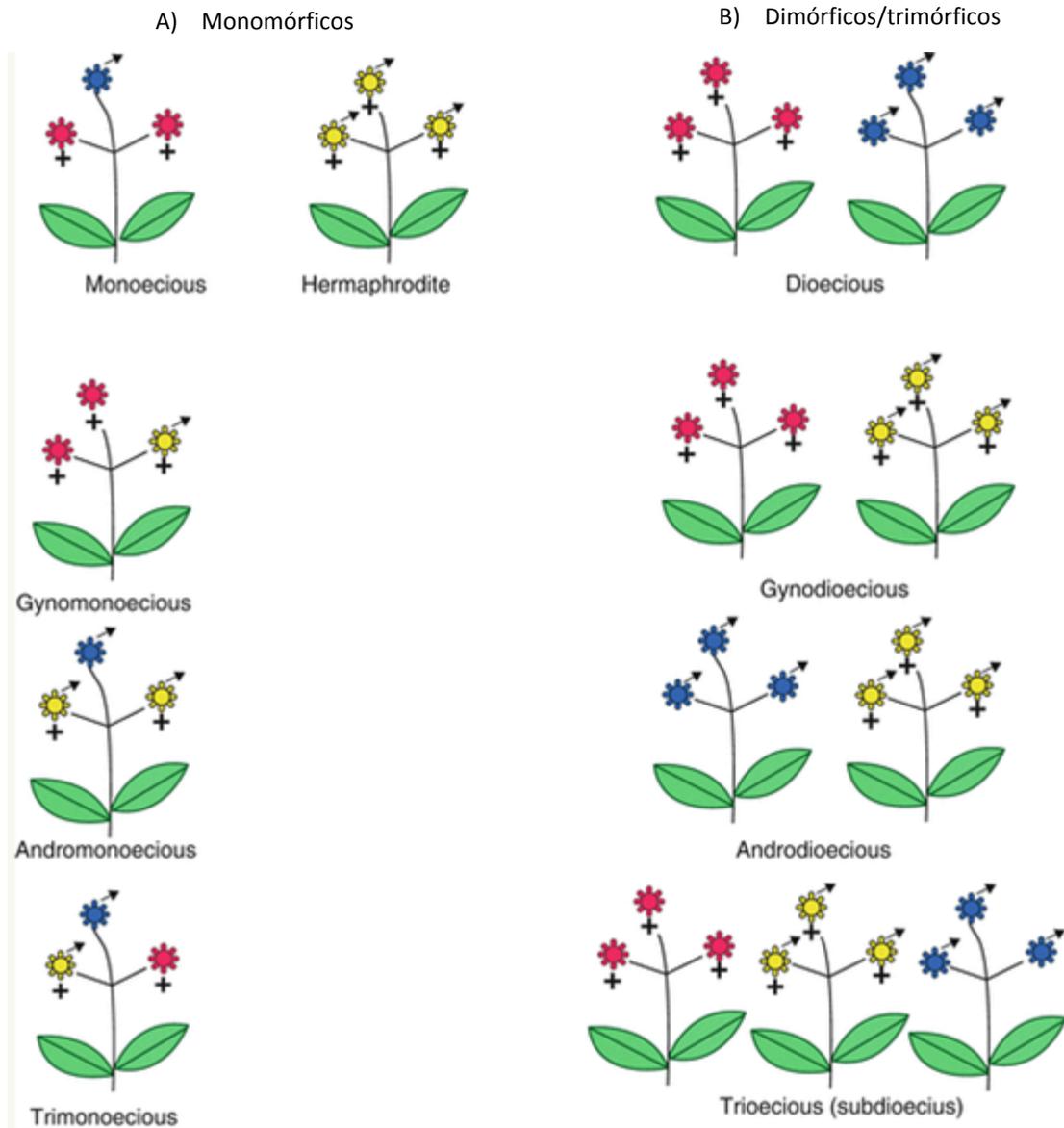


Figura 1. Sistemas sexuales en angiospermas

A) Los sistemas monomórficos presentan individuos hermafroditas (flores con gineceo y androceo fértil), monoicos (individuos con flores masculinas y femeninas), ginomonoicos (individuos con flores femeninas y hermafroditas), trimonoicos (individuos con flores hermafroditas, masculinas y femeninas) e individuos andromonoicos (con flores hermafroditas y masculinas fértiles). B) Los sistemas dimórficos/trimórficos tienen poblaciones con dioecia (individuos con flores masculinas e individuos con flores femeninas), ginodioecia (individuos con flores hermafroditas individuos femeninos fértiles) y androdioecia (individuos con flores hermafroditas e individuos masculinos fértiles). Tomado de Torices (2009).

Cerca del 90% de las angiospermas, así como la mayoría de los géneros de la Familia Cactaceae, entre ellos el género *Opuntia* (Cactaceae), son hermafroditas (i.e., poseen flores perfectas, con androceo y gineceo funcionales), aunque debido a los procesos evolutivos en la historia de las angiospermas, las flores hermafroditas pueden presentar atrofias –reducción y modificación- en el gineceo o en el androceo, surgiendo flores unisexuales (Del Castillo y Gonzáles-Espinosa, 1988; Pimienta-Barrios *et al.*, 2002; Diaz y Cocucci, 2003; Fuentes-Pérez y Terrazas, 2009). La unisexualidad en angiospermas puede surgir a partir del aborto de una las estructura reproductivas –gineceo o androceo- dejando remanentes del sexo suprimido en las flores y, flores en las que nunca se desarrolla una de las estructuras reproductoras –gineceo o androceo-. Estas modificaciones están dirigidas por mutación temprana en el desarrollo, homeosis y extinción (Michell y Diggle, 2005). Dentro de las cactáceas se han identificado varios géneros con especies que presentan flores unisexuales, como *Mammillaria dioica*, *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Pachycereus pringlei* (Parfitt, 1985; Hoffman, 1992; Fleming *et al.*, 1994; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). La supresión de un sexo en la flor, da como resultado individuos que producen únicamente flores femeninas o flores masculinas, es decir, las especies presentan un sistema sexual dioico (Madriz y Ramírez, 1996; Sánchez y Vázquez-Santana, 2018), en el género *Opuntia* encontramos especies con un sistema sexual dioico como *O. stenopelata*, *O. grandis*, *O. glaucescens* y *O. robusta* (Fleming *et al.*, 1994; Del Castillo, 1999).

Clonalidad y su impacto en especies dioicas

Las cactáceas al habitar en zonas con condiciones ambientales extremas han desarrollado múltiples estrategias reproductivas, dentro de la subfamilia Opuntioideae y Cactoideae, encontramos algunas especies que se reproducen de forma asexual, clonal y sexual, e.g.,

Ferocactus robustus (Carrillo-Angeles, 2006) y *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 2010). La clonalidad en *Opuntia* consiste en la dispersión de segmentos de tallos que enraízan, y frutos abortados con la capacidad de generar un nuevo individuo (Carrillo-Angeles y Mandujano, 2011; Martínez y Molina-Freaner, 2013). Un sistema clonal es capaz de producir un conjunto de genetos o genets –unidad genética y fisiológicamente independientes, productos de la formación de cigotos- y rametos o ramets –unidades fisiológicamente independientes, pero genéticamente idénticas al progenitor- (Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011; Ferrer *et al.*, 2011). No obstante, la capacidad de dispersión de los ramets es limitada, ya que suelen ser propágulos grandes y pesados con una distribución agregada (Pan y Price, 2002). Aún más, la clonalidad puede generar un compromiso entre el crecimiento vegetativo y la reproducción sexual, por ejemplo, una población dioica con alta tasa de reproducción asexual o clonal tendrá una amplia distribución de ramets agregados del mismo sexo, comprometiéndose la reproducción sexual, por lo que se ha visto que varias especies clonales (i.e. *O. polycantha* y *O. microdasys*) (Osborn *et al.*, 1988; Piña *et al.*, 2007) poseen un sistema de autoincompatibilidad para disminuir la autofecundación (Mandujano *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 2010; Muirhead y Lande, 1997; Carrillo-Ángeles *et al.*, 2011; Mandujano *et al.*, 2014). Sin embargo, la autofecundación no es posible en las especies dioicas, por lo que la clonalidad podría afectar las posibilidades de encontrar parejas (Mandujano, 2007; Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011), si las plantas que se agregan en un vecindario son ramets, dado que todos los individuos tendrán el mismo sexo cabe la posibilidad reducir el éxito reproductivo en la especie.

Reproducción sexual

La reproducción sexual en angiospermas depende de la formación de flores como estructuras reproductivas que portan los verticilos femeninos –gineceo- y masculinos –androceo- (Cocucci, 1980). Las flores hermafroditas o unisexuales femeninas formarán frutos y semillas si los óvulos son fecundados por el polen mediante algún tipo de polinización (autónoma, o por vectores bióticos o abióticos), dando como resultado progenie genéticamente diferente (Cocucci y Hunziker, 1976). Solamente algunas flores se desarrollarán a frutos con semillas y el resto serán abortadas, consumidas o morirán por alguna causa (Lloyd, 1979; Stephenson, 1981; Bawa y Webb, 1984; Lee, 1988; Arathi *et al.*, 1999), ya sea por factores bióticos y/o abióticos (Medrano *et al.*, 2000). Por ejemplo, la disponibilidad de recursos para la reproducción (Stephenson, 1981), la cantidad y/o calidad del polen que reciban las flores (Snow, 1982), la herbivoría floral (florivoría) (Krupnick *et al.*, 1999), enfermedades causadas por hongos, bacterias o virus (Sulqui-Jordán, 2018), condiciones climáticas adversas (Verdú y García-Fayos, 2002), y la genética de la planta (Piña-Ruíz, 2007).

La reproducción sexual, a pesar de ser un mecanismo con altos costos energéticos posee grandes ventajas, tanto poblacionales como adaptativas, disminuyendo el riesgo de mutaciones desfavorables (Holsinger, 2000; Mandujano *et al.*, 2014). Este tipo de reproducción es generalmente la principal fuente de variación genética en las poblaciones (Charpentier, 2002; Honnay *et al.*, 2006; Carrillo-Angeles *et al.*, 2011) y les confiere mayor probabilidad de colonizar nuevos ambientes gracias a la dispersión de semillas a grandes distancias, la presencia de latencia, así como enfrentar cambios ambientales (Mandujano *et al.*, 2001; Ferrer *et al.*, 2011).

En las angiospermas, la reproducción sexual involucra los sistema de cruza que determinan la forma en la que se transfieren los genes de una generación a otra por medio de la reproducción sexual (Barret 2003; Neal y Anderson 2005) y depende de diversos factores como, el movimiento de polinizadores y vectores abióticos, aspectos sexuales, aspectos florales, y sistemas de incompatibilidad, asegurando la producción de descendencia (Kalisz y Vogler 2003; Fernandes *et al.*, 2018). Actualmente se reconocen tres sistemas de cruza: autocruza (autogamia), entrecruza (xenogamia) y mixto (autocruza y entrecruza) ((Richards, 1997; Fernandes-Cardoso *et al.*, 2018).

Dado que, cerca del 90% de angiospermas son hermafroditas, las especies que carecen de un sistema de autoincompatibilidad promueven la autogamia –sistema de cruza que consiste en la fecundación entre los gametos masculinos y femeninos provenientes de la misma unidad floral- (Richards, 1997). La autogamia presenta ventajas reproductivas en las plantas (Bawa y Opler, 1975; Lloyd y Yates, 1982; Raimúndez *et al.*, 1998), como la utilización de menos recursos asignados a las estructuras y recompensas florales y aseguramiento de la reproducción sexual en especies con polinizadores escasos o deficientes (Solbrig, 1976; Lloyd y Schoen, 1992; Raimúndez *et al.*, 1998). Sin embargo, con la autogamia se ve reducida la variabilidad genética en la población y pueden incrementarse los niveles de depresión endogámica (Lloyd y Schoen, 1992). La autogamia se ha visto contrarrestada mediante sistemas de autoincompatibilidad, dicogamia, hercogamia y por el dioicismo que, favorecen u obligan la reproducción de entrecruza (Jain, 1976; Bawa y Beach, 1981; Lloyd y Yates, 1982; Richards, 1997). Se ha observado que las especies autógamas son más abundantes en ambientes con alto grado de perturbación (Opler y Bawa, 1978).

La geitonogamia es un sistema de cruza que consiste en la unión de gametos masculinos y femeninos provenientes de diferentes flores, pero dentro del mismo individuo genético o genet (Lloyd y Schoen, 1992; Richards, 1997). Este tipo de cruza se presenta en individuos con flores hermafroditas y en individuos con flores unisexuales –monoicos, ginomonoicos, andromonoicos y trioicos- (Richards, 1997). La geitonogamia, es un tipo de cruza entre flores del mismo individuo, lo que requiere vectores, como por ejemplo, la visita de los polinizadores (Eckert, 2000). La geitonogamia es categorizada como contraproductente ya que se afecta la adecuación de la función masculina y femenina en diferentes especies, tanto autocompatibles como autoincompatibles (Harder y Barret, 1995). En especies autocompatibles se incrementa la tasa de autofecundación materna, por lo tanto, el riesgo de depresión por endogamia, mientras que, la adecuación de la función masculina se disminuye por la reducción de granos de polen disponibles para entrecruza. En especies autoincompatibles, los costos de la geitonogamia se ven reflejados en la disminución de *seed-set*, dado a la saturación del estigma por granos de polen autoincompatibles y aborto de óvulos autofecundados y en el desperdicio de polen transportado a los estigmas del mismo individuo (De Jong *et al.*, 1992, Charpentier, 2002). Sin embargo, la geitonogamia también es vista como un sistema de cruza benéfico, ya que, en especies con separación espacial de las estructuras reproductoras, la geitonogamia, al unir gametos de diferentes flores por medio de polinizadores, asegura la autofecundación, otra ventaja es la reproducción entre diferentes ramas de un mismo individuo (Eckert, 2000). En sistemas clonales, la geitonogamia es un sistema de autocruza más complicado, ya que en especies autocompatibles se efectúa dentro del mismo ramet (intra-ramet) y entre flores de diferentes rameto (inter-rameto) de un mismo genet (Back *et al.*, 1996, Eckert, 2000).

La entrecruza es la fecundación de gametos masculinos y femeninos provenientes de diferentes individuos genéticos (Richards, 1997). Promueve la variabilidad genética, al combinar el material genético de los gametos masculinos y femeninos de diferentes individuos, creando nuevas combinaciones genéticas en la descendencia y permitiendo la adaptación de los individuos a nuevos hábitats e incrementando la probabilidad de sobrevivir (Simpson, 2006). Sin embargo, las especies que presentan entrecruza son más susceptibles a la extinción en caso donde los vectores bióticos/abióticos no cumplan su función de manera adecuada, es decir, que no transporten adecuadamente los granos de polen hacia los estigmas receptivos (Richards, 1997), por lo que las especies xenógamas son más comunes en ambientes con mayor estabilidad ambiental (Raimúndez *et al.*, 1998).

El éxito reproductivo de las especies de angiospermas (e.g., dioicas, xenógamas) depende de diferentes factores, entre ellos una alta densidad poblacional, la cual incide en una mayor atracción de polinizadores y que éstos empleen menos energía durante el forrajeo (Karron, 1977; Orians, 1997). Sin embargo, en las especies dioicas la proporción sexual también es clave, ya que se espera que la probabilidad de encontrar pareja del sexo opuesto sea alta (Käfer *et al.*, 2017). Las especies xenógamas también producen un gran número de granos de polen para asegurar la entrecruza (Cruden, 1977). También, una alta longevidad floral puede incrementar la probabilidad del transporte de gametos, y por lo tanto de la polinización (Karron 1977; Orians 1997). Considerando todos los factores anteriores, se espera que una alta densidad poblacional incremente el éxito reproductivo en la reproducción sexual y ésta a su vez aumente la adecuación de los integrantes de la población, produciendo un gran número de frutos y semillas.

Proporción sexual en especies dioicas

Enfocándonos en un sistema clonal y dioico, la única forma de que se efectuó la reproducción sexual es mediante la polinización, donde el vector transporta los granos de polen de una planta masculina hacia una planta femenina (Carrillo-Ángeles *et al.*, 2011). Por lo tanto, la proporción sexual es un factor importante a considerar, ya que se espera que la cantidad y proporción de plantas masculinas con respecto a femeninas en una población repercuta directamente en el éxito reproductivo de la población (Ramírez-Delgado *et al.*, 2007). En este contexto, las poblaciones se pueden categorizar con respecto a la proporción entre plantas de ambos sexos; esta cantidad es un estimador de importancia ecológica y es considerada un parámetro para estimar el potencial reproductivo y el equilibrio natural de la población (Ramírez-Delgado *et al.*, 2007; Castillo-Alva, 2012). Mediante este parámetro, se puede detectar si la población ha presentado una segregación sexual o ha tenido cambios a lo largo del tiempo (Castillo-Alva, 2012). Este estimador es de gran importancia en ecología, ya que se considera como un parámetro para llevar a cabo la estimación de potencial reproductivo y el equilibrio natural de una población (Castillo-Alva, 2012). De esta manera, una población que se encuentre en una proporción 1:1 (mismo número de plantas masculinas y plantas femeninas), se considera una población evolutivamente estable y supone que los costos para producir un individuo masculino o femenino son los mismos (De Jong *et al.*, 1999). En ambientes naturales esta proporción se ve afectada por varios factores involucrados en la evolución de la proporción sexual (De Jong *et al.*, 1999; Sinclair *et al.*, 2012). Ejemplo de ello es la reproducción, donde la alta autopolinización, incremento de la depresión endogámica y un ambiente estable pueden sesgar a las poblaciones hacia las plantas femeninas, mientras que la xenogamia o sistema de entrecruza y un ambiente con condiciones extremas sesgará las poblaciones hacia las plantas

masculinas, principalmente por los costos energéticos menores para producir una planta masculina en comparación con los costos energéticos para producir una planta femenina (Freeman *et al.*, 1980; De Jong *et al.*, 1999).

En especies dioicas se han establecido tres tipos de proporción sexual a) proporción 1:1 – en equilibrio- encontrando la misma cantidad de plantas masculinas y femeninas; b) proporción sesgada hacia el sexo masculino, encontrando mayor número de plantas masculinas que femeninas y, c) proporción sesgada hacia el sexo femenino, encontrando una cantidad mayor de individuos femeninos sobre los individuos masculinos (Freeman *et al.*, 1980; De Jong *et al.*, 1999; Fernández- Otárola *et al.*, 2013; Riba-Hernández *et al.*, 2014).

La polinización

El éxito reproductivo de las poblaciones en angiospermas depende de la reproducción sexual para la formación de semillas que darán paso a nuevos individuos, proceso mediado por la polinización (Castro y Loureiro, 2014). La interacción entre planta-polinizador se remonta al periodo Cretácico, donde los herbívoros llegaban para alimentarse de las flores y éstas a su vez experimentaron un alto éxito reproductivo debido al transporte del polen y, por ende, de sus genes (Kearns *et al.*, 1998). Se ha propuesto que la especialización en la interacción planta - polinizador permitió durante el Cenozoico la radiación de las angiospermas y animales polinizadores (Crepet, 1983; Kiestler *et al.*, 1984; Eriksson y Bremer, 1992; Waser *et al.*, 1996). En esta especialización se encuentra implícito en el concepto de síndrome de polinización definido como, el conjunto de características florales propuestas para reflejar las adaptaciones a un tipo u otro polinizador (Waser *et al.*, 1996; Pellmyr, 2002; Nuñez-Avellaneda y Carreño, 2017), y esta asociación debe mantenerse en un gran lapso de tiempo y espacio (Gómez y

Zamora, 2005; Nuñez-Avellaneda y Carreño, 2017). La polinización es realizada en su mayoría por animales, de los cuales una cifra cercana al 67% de las angiospermas es polinizada por insectos, y el resto por mamíferos y aves así como por agentes abióticos (Kearns *et al.*, 1998; Valiente-Banuet, 2002).

Las cactáceas son un grupo con representantes que cuentan con distintos sistemas de polinización donde intervienen distintos grupos funcionales de polinización, donde se han observado polinizadores como abejas, escarabajos, esfíngidos, colibríes y murciélagos (Grant y Grant, 1979; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 2010). En particular, el género *Opuntia* presenta flores con una adaptación a la polinización por abejas (melitofilia) (Grand y Hurd, 1979; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Mandujano *et al.*, 2010), que son organismos activos en las visitas florales y forrajeras constantes (Kaerns *et al.*, 1998).

Dimorfismo sexual y atributos florales

Durante los procesos evolutivos, las angiospermas han desarrollado diferentes estrategias que en algunas especies han llevado a la separación de sexos (Bawa, 1980). Las especies dioicas pueden presentar dimorfismo sexual, teniendo diferencias en los rasgos de su historia de vida entre los sexos (Irish y Nelson, 1989; Matsushita *et al.*, 2011). Para determinar el dimorfismo en angiospermas se han evaluado caracteres sexuales, los cuales se presentan principalmente en la temporada de floración (Willson, 1991). El principio de Bateman ha sido ampliamente utilizado para explicar el dimorfismo sexual, este principio propone que la adecuación de los individuos femeninos se encuentra limitada a la disponibilidad de recursos asignados para la producción de descendencia, mientras que en los individuos masculinos se encuentra limitado por la capacidad

de encontrar pareja; se espera entonces que las plantas de sexo distinto administrarán de manera diferente sus recursos destinados a la etapa reproductiva (Bateman, 1948).

En especies dioicas, la determinación de sexo en estado vegetativo es complicado sin el uso de marcadores genéticos (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011). Sin embargo, diferentes estudios se han enfocado en evaluar los caracteres en la etapa vegetativa entre los dos sexos, donde el tamaño de la raíz, vigorosidad de la planta y capacidad de propagación vegetativa se ve superada por los individuos masculinos sobre los individuos femeninos (e.g., *Populus tremuloides*) (Sakai y Burris, 1985; Del Castillo y Argueta, 2018).

El dimorfismo sexual en especies dioicas ha sido estudiado durante la fase reproductiva considerando múltiples características florales, por ejemplo el tamaño de la flor (Delph *et al.*, 1996), número de flores por planta (Delph *et al.*, 2005), longevidad floral (Primack, 1985), contenido de nutrientes de las flores (Carroll y Delph, 1996), producción de polen (Bawa y Opler, 1975), fragancia y defensa floral contra la herbivoría, (en *Opuntia robusta* la cantidad de recursos invertidos en la defensa contra la herbivoría difiere en las plantas femeninas y hermafroditas) (Ashman, 2009; Janczur *et al.*, 2021). De esta manera, la producción de estructuras florales va a influir de manera directa en la tasa de visitas de los polinizadores: a mayor número de flores, mayor tasa de visitas y menor competencia por parejas, en comparación con un número reducido de flores (Glaetli y Barrett, 2008).

En especies polinizadas por animales, estas características tienen consecuencias importantes en la tasa de visitas por los polinizadores, competencia por encontrar pareja y evolución del dimorfismo sexual entre los sexos (Glaetli y Barret, 2008). Sin embargo, si las características son sumamente diferentes entre los sexos, puede verse comprometida la probabilidad de encontrar pareja, al ser más atractivo un sexo que el otro para los polinizadores

(Ashman, 2009; Barret y Hough, 2013). Se ha observado que en poblaciones dioicas, las plantas masculinas presentan una exhibición floral grande y llamativa, así como una mayor regularidad en el despliegue floral (e.g. *Wurmbea dioica* y *S. latifolia*) (Vaughton y Ramsey, 1998; Glaetli y Barret, 2008; Ashman, 2009), debido a la competencia entre los individuos masculinos para encontrar pareja respecto a las femeninas (Eguiarte *et al.*, 1992; Barrett y Hough, 2013). La evidencia existente propone que la fuerza de la selección sexual en características atractivas incrementa conforme incrementa la limitación de polen en múltiples especies (Ashman y Morgan, 2004). En el trabajo de Ashman (2009) se demostró que las flores masculinas emiten más fragancia en comparación con las flores femeninas en 12 de las 15 especies estudiadas y se postula que esto puede ser para atraer más polinizadores y dispersar los gametos masculinos (e.g. *Ficus carica*, y *Chamaerops humilis*). De la misma manera, se ha reportado que los individuos masculinos florecen primero conforme comienza la temporada reproductiva, mientras que los individuos femeninos comienzan este proceso posteriormente, proceso determinado dicogamia interfloral (Lloyd y Webb, 1977; Lloyd y Webb, 1986; Eguiarte *et al.*, 1992). Este patrón se ha observado en *Acer negundo*, *Clematis gentianoides*, *Opuntia robusta* (Godlye, 1976; Méndez, 2004; Bravo-Correa, 2021) y en *Silene alba* y *S. dioica* (Baker, 1947; Mulcahy, 1968). Por otro lado, se ha observado que el tamaño de la flor suele ser mayor en plantas femeninas en comparación con las plantas masculinas, y esto se ha atribuido a que las femeninas invierten mayor cantidad de recursos a la fase reproductiva (e. g. *Carica papaya*). En cambio, los individuos masculinos asignan una mayor cantidad de recursos en el mantenimiento y desarrollo vegetativo (Agren, 1988). Una excepción se registró en *Silene dioica*, donde las flores de los individuos masculinos fueron más grandes que en los individuos femeninos (Lloyd y Webb, 1977; Knudsen y Tollsten, 1993).

Vecindarios reproductivos y flujo de polen

Referirse a vecindarios reproductivos adiciona un componente espacial al estudio de la reproducción sexual de las plantas. Dado que se incluye la idea de que los individuos van a tener la posibilidad de reproducirse en el sitio en donde se desarrollan y con las plantas que tienen en sus inmediaciones (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011).

Bajo el supuesto de ser poblaciones panmícticas –reproducción aleatoria– y con un sistema de entrecruza, se pueden determinar los vecindarios reproductivos mediante el flujo de polen (Levin y Kerster, 1968), entendiéndose a un vecindario reproductivo como el área en la que los individuos se encuentran interactuando de forma sexual. Las características de los vecindarios reproductivos están dadas por la distribución espacial de los individuos, densidad de la población y número de flores en antesis, entre otros factores (Levin y Kerster, 1968; Schmitt, 1983). Existen características espaciales de los vecindarios reproductivos que van a influir de manera directa en el comportamiento de forrajeo de los polinizadores (Handel, 1985). En términos de la teoría de forrajeo óptimo y la eficiencia energética de los polinizadores, se propone que conforme incrementa la densidad floral en una población, disminuye la distancia de vuelo (Levin y Kerster, 1968; Handel, 1985), y en una población con distribución espacial agregada, las distancias de vuelo son menores que las distancias en una población con distribución aleatoria (Levin y Kerster, 1968; Levin y Kerster, 1969; Handel, 1985).

Cuando las abejas visitan las estructuras reproductoras masculinas, éstas adquieren una gran cantidad de granos de polen y los van depositando en las primeras visitas femeninas, después de la adquisición, por lo que, las últimas flores femeninas visitadas no aseguran la fertilización de los óvulos al no recibir una cantidad adecuada de granos de polen (Handel, 1985). La estructura genética de las poblaciones dependerá de factores como la especie de la

población vegetal, su biología reproductiva, incluyendo el tipo de polinización y los taxones específicos de los polinizadores e incluso la estación del año en la que se encuentre (Herrera, 1987; Nora *et al.*, 2011).

La importancia del estudio del flujo génico puede ser visto en la (a) paternidad correlacionada, la cual se refiere al hecho de que diferentes progenies pueden ser procreadas por el mismo padre (Hardy *et al.*, 2004). En este caso, si la progenie -semillas- de un mismo padre y madre, es decir, material genético muy parecido, no es dispersada por los frugívoros que puede resultar en una distribución espacial cercana del mismo genotipo y estos competirán por recursos y parejas, disminuyendo la adecuación de la población (Hardy *et al.*, 2004). Por otro lado, (b) el número efectivo de donadores de polen es la otra manera de ver su flujo génico, que es el número de plantas masculinas que engendran una misma planta madre, este número se puede ver fuertemente afectado por la dirección y movimiento del polen, donde su valor es menor en especies que son polinizadas por animales que por viento (Hardy *et al.*, 2004; Nora *et al.*, 2011).

Destino del polen

La característica sésil de las plantas las imposibilita al movimiento para encontrar pareja, por lo que, la reproducción sexual dependen de la polinización y depende del movimiento de los vectores bióticos y abióticos (Frankel y Galun, 2012). En el género *Opuntia* el transporte del polen se encuentra mediado en su mayoría por abejas (Mandujano *et al.*, 2010). El proceso de transporte de polen se realiza mediante el movimiento de flor en flor de las abejas pecoreadoras o forrajeadoras de néctar y/o polen; las abejas, al rozar su cuerpo con los estambres cubiertos de polen, los granos se adhieren al cuerpo de las abejas y así, al visitar nuevas flores van a depositar los granos de polen colectados en sus visitas previas en las visitas florales posteriores (Pierre,

2007). Sin embargo, la mayoría de los granos de polen producidos en los estambres de las flores nunca llegan al destino final adecuado (estigma), Harder (2000) menciona que principalmente es porque, los granos de polen no fueron colectados para su transporte; por la pérdida de granos de polen durante el trayecto del transporte; la deposición de los granos de polen en los estigmas de la misma flor y por último; la deposición de los granos de polen en los estigmas de diferentes unidades florales (entre flores dentro de la misma planta o entre flores de plantas separadas). Además, otras causas son porque los granos de polen son empacados para provisionar el nido de las abejas solitarias quienes alimentan a sus crías, puede ser depositado en especies diferentes o en el caso de especies dioicas, el polen puede ser depositado en plantas del mismo sexo (Colla-Alvarado, 2018). Por lo tanto, el adecuado comportamiento de las abejas al transportar los granos de polen es de gran importancia para el éxito reproductivo de las plantas.

Análogos de polen

Numerosos estudios se han elaborado con el objetivo de determinar la distancia a la que pueden moverse los genes (granos de polen y semillas) en un sistema natural (Waddington, 1981; Waser y Price 1982; Ellstrand, 1992). Originalmente se había planteado que la distancia a la que volaban los polinizadores, era la distancia a la que se dispersaban los granos de polen (Levin y Kerster, 1968). Sin embargo, en estudios posteriores se logró concluir que era una metodología incorrecta, ya que la carga de polen así como, el depósito de los granos de polen en los estigmas de las plantas puede variar entre los vuelos y taxones de polinizadores (Waddington, 1981; Ellstrand, 1992; Nora *et al.*, 2011). A partir de dichas observaciones se implementaron otras metodologías para evaluar el flujo de polen, como el uso de Iodine 131 y el uso de agentes radioactivos, los cuales sin embargo, son de difícil implementación en campo (Stockhouse, 1976;

Waddington, 1982). Posteriormente, se propuso el uso de colorantes en polvo y polvos fluorescentes para evaluar la dispersión de polen (Stockhouse, 1976), el cual es un método sumamente utilizado debido a los bajos costos y facilidad de implementación en campo, estimando las distancias y patrón de movimiento en el que los polinizadores se encuentran interactuando con las plantas (Stockhouse, 1976; Waser y Price, 1982; Ellstrand, 1992; Nora *et al.*, 2011). Sin embargo, diversos factores pueden afectar la precisión de la estimación del flujo de polen; entre ellos, pueden mencionarse la diferencia de tamaños entre los polvos y los granos de polen, la textura y forma de la corola, la morfología de los estigmas y estambres y, la morfología del polinizador, así como la forma de coleccionar y depositar los granos de polen (Waser y Price, 1982; Adler e Irwin, 2005).

Al evaluar la implementación de polvos como análogos de polen en *Oenothera caespitosa*, *O. hookeri*, *Ipomopsis aggregata* y *Gelsemium sempervirens* se concluyó que es un buen estimador para determinar el flujo de polen (Stockhouse, 1976; Waser y Price, 1982; Adler e Irwin, 2005). Por otro lado, Waser (1988) utilizó polvos como análogos de polen para estimar flujo de polen en la población *Delphinium nelsoni*, siendo un método confiable para determinar la distancia a la que se transportan los granos de polen y con base en dicha distancia determinar el tamaño de los vecindarios reproductivos.

En el presente trabajo se utilizaron colorantes en polvo y polvos fluorescentes como análogos de polen para determinar la distancia media en la que se transportan los granos de polen en una población de *Opuntia robusta* (Cactaceae) en Cadereyta de Montes, Querétaro, México, con la finalidad de determinar el tamaño de los vecindarios reproductivos en este sistema, y de evaluar la distancia media a la que se deposita la mayor cantidad de análogos de polen o polen teñido. Cabe mencionar que no se evaluó si los análogos de polen –polvos vegetales y

fluorescentes- son un estimador exacto para determinar el flujo de polen, pero los resultados brindados en el trabajo de Martínez-Ramos (2016) dentro de la zona de estudio y con diversas especies de *Opuntia* (incluyendo *O. robusta*), se consideró un método viable.

2. JUSTIFICACIÓN

En general, las especies dioicas son escasas; de las *ca.* 1500 especies registradas para la familia Cactaceae, se conoce de diez especies pertenecientes a cuatro géneros que presentan dioicismo (Parfitt, 1985; Ferguson, 1989; Hoffman 1992). *Opuntia robusta* es una especie dioica (trioica en algunas poblaciones), endémica de México para la cual se desconocen su vecindario reproductivo- flujo de polen-, y la proporción sexual de la población dioica, ambas características importantes para evaluar su efecto en el éxito reproductivo y conocer aspectos de su biología reproductiva.

3. HIPÓTESIS

Dado que *Opuntia robusta* es dioica, su sistema de cruce es xenogamia con polinización biótica por abejas, y presenta una estrategia de reproducción clonal, donde puede incrementar potencialmente la presencia de ramets del mismo sexo, las hipótesis que se plantean en el presente trabajo son:

- Si *O. robusta* es una especie con reproducción clonal, el patrón de distribución será de tipo agregado.
- Si el sistema de cruce de la *O. robusta* es xenógamo y habita en un ambiente semiárido, la proporción sexual de la población será mayor en las plantas de sexo masculino.
- Si la densidad y despliegue floral afectan la distancia de vuelo de los polinizadores, entonces los vecindarios reproductivos de *O. robusta* serán de menor tamaño conforme aumente la densidad y despliegue floral y en caso contrario, el tamaño de los vecindarios reproductivos aumentará conforme disminuyan la densidad y el despliegue floral.
- Dado el sistema reproductivo dioico de la población, el patrón del destino de polen será en su mayoría desde una flor masculina hacia una femenina, facilitando la fecundación.
- El *fruit-set* de *Opuntia robusta* incrementará conforme aumente la distancia entre las plantas parentales y el número de plantas masculinas cercanas a las plantas femeninas focales ya que existe una menor probabilidad de parentesco.
- Debido a que *Opuntia robusta* presenta dimorfismo sexual, el sexo que más recursos energéticos invertirá en la formación de la estructura floral –tamaño de flor-, serán los individuos femeninos.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Determinar el efecto del vecindario reproductivo y proporción sexual en la adecuación de los individuos en una población de *Opuntia robusta* (Cactaceae) en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

4.2 Objetivos particulares

- Determinar el patrón de distribución espacial de la población de *Opuntia robusta*.
- Determinar la proporción sexual de la población de *O. robusta*.
- Determinar el área del vecindario reproductivo de *O. robusta* por medio de las distancias de flujo de polen.
- Evaluar el éxito reproductivo de *O. robusta* a través de la cuantificación de los frutos (*fruit set*) y semillas formadas (*seed set*) en los distintos vecindarios reproductivos.
- Estimar la cantidad de recursos destinados, por medio de la biomasa, a la producción de estructuras florales de ambos sexos de *O. robusta*.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Descripción de la especie

Opuntia robusta H.L. Wendl. ex Pfeiff., pertenece a la familia Cactaceae, subfamilia Opuntioideae dentro del género *Opuntia* (Anderson, 2001). Es una planta arbustiva con una altura de 1 a 2 m, posee ramificaciones que van desde 1 hasta los 2 m de altura, tiene cladodios muy robustos y de gran grosor de 1.5 a 2.5 cm, con una longitud de 15 a 40 cm de color verde azulado (Bravo-Hollis, 1978), con areolas de gran tamaño y separadas entre sí por 4 a 5.5 cm, espinas de tono blanco hasta amarillentas; el tamaño de sus flores amarillas van desde 5 a 6 cm de diámetro y de 6 a 7 cm de longitud (Bravo-Hollis, 1978; Guillot y Der Meer, 2006), tiene numerosas glóquidas de tono amarillo hasta café (Bravo-Hollis, 1978), con una producción de frutos comestibles globosos de color púrpura, de unos 10 cm de longitud con una producción de semillas escasa (Guillot y Der Meer, 2006).

Actualmente se reporta su distribución como especie endémica de México, donde está registrada en los estados de Chihuahua, Ciudad de México, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora y Zacatecas (Guzmán *et al.*, 2003). También cuenta con registro de poblaciones hermafroditas, dioicas y trioicas (Del Castillo y Argueta, 2009).

5.2 Sitio de estudio

El área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montés “Ingeniero Manuel González de Cosío” (JBRC), se ubica dentro del municipio de Cadereyta de Montes, Querétaro, México, a los 20°41'15.8" N y 99°48'17.7" O (Figura 2). Dicha área se localiza en el Desierto Chihuahuense, en la zona conocida como semidesierto queretano, perteneciente a la provincia

fisiográfica Sierra Madre Oriental, y está dentro de la subprovincia Carso Huasteco. La región del semidesierto queretano ocupa la provincia florística Queretano-Hidalguense (Hernández-Oria *et al.*, 2006). La geología de la zona está compuesta principalmente por rocas sedimentarias, el clima predominante en la región es del subtipo semiseco-templado con lluvias de verano (BS1kw(w)), con una precipitación media anual de 400-450 mm y una temperatura media anual que oscila entre los 16 y 18°C; la altitud de la zona varía de 1800 a 1900 m.s.n.m., y la vegetación predominante en la zona es matorral xerófilo (Hernández-Oria *et al.*, 2006).

El JBRC tiene diversas áreas construidas como una colección de especies en espacio abierto e invernaderos, un área silvestre de 7 a 10 ha, con vegetación de matorral xerófilo. En el área silvestre se localizan poblaciones de varias especies del género *Opuntia*, entre ellas, *O. robusta* (CONCYTEQ, 2018).

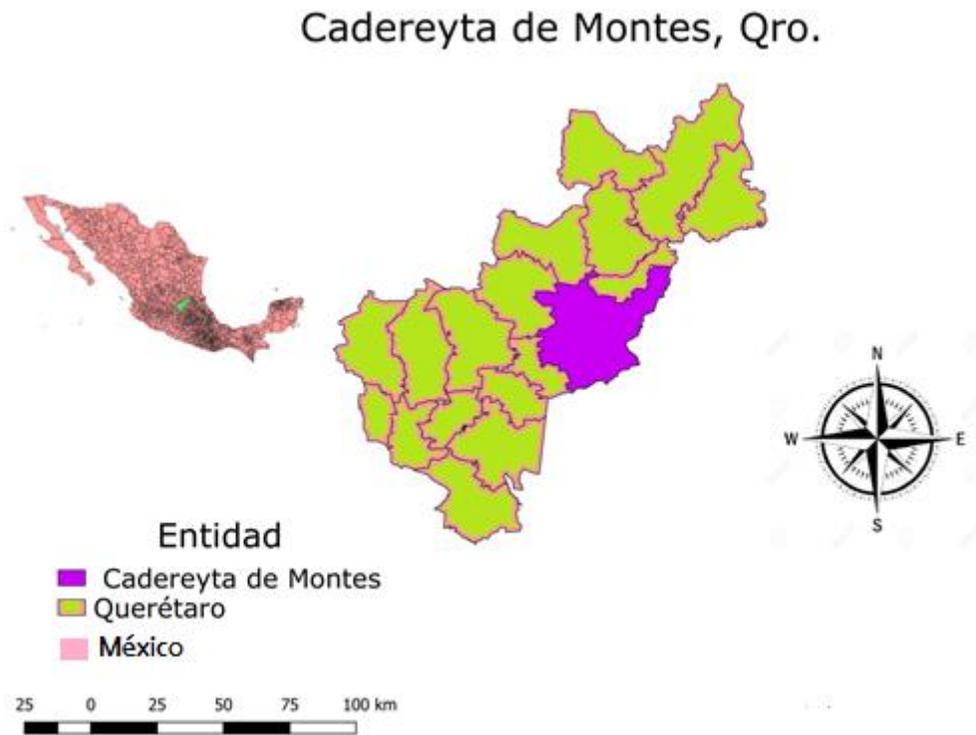


Figura 2. Mapa de la ubicación de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Elaborado por Yucel Varela, 2018.

5.3 Patrón de distribución espacial

Con el fin de obtener la ubicación espacial de los individuos, se realizaron censos mensuales durante los meses de septiembre del 2017 a marzo del 2018 en la zona silvestre del JBRC de los individuos de *Opuntia robusta*. Las plantas fueron etiquetadas con una placa de aluminio de 5×5 cm con los datos de “número de organismo” en la parte central, la abreviatura “Oro” (indicando *Opuntia robusta*) en la parte de superior, y el sexo de la planta en la parte inferior con el símbolo grecorromano de femenino o masculino (Figura 3). Las placas fueron colocadas a manera de arete con un alambre fino insertado en un pequeño orificio en la parte superior derecha de la placa de aluminio. Esta etiqueta se enlazó holgadamente en la penca más lignificada de cada planta. La numeración inició con el número 1 y prosiguió consecutivamente (Figura 4), hasta $n= 243$ individuos de *O. robusta*. Posteriormente, se mapeó la ubicación de cada planta asignando coordenadas polares a todos los individuos de *O. robusta* y registrando la distancia (cm/m) y el ángulo entre todos los individuos con una cinta métrica y una brújula.



Figura 3. Placa de aluminio

Placa de 5 x 5 cm para la identificación de los organismos con los datos de especie (Oro, abreviatura de *Opuntia robusta*), número de individuo y sexo.

Para la transformación de las coordenadas polares a valores de coordenadas cartesianas (plano con ejes X y Y) se emplearon las fórmulas ubicadas en la Tabla 1 (Lehmann, 1984).

Tabla 1. Fórmulas utilizadas para transformar sistema de coordenadas polares en coordenadas cartesianas.

Coordenadas	X	Y
Planta 1 (valores arbitrados a partir de este punto)	$X_i=0$	$Y_i=0$
Planta 2	$X_2 = X_1 + \text{sen}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$	$Y_2 = Y_1 + \text{cos}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$
Planta 3	$X_{n+1} = X_n + \text{sen}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$	$Y_{n+1} = Y_n + \text{cos}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$

Con el fin de determinar el tipo de patrón de distribución de la población, se utilizó la prueba del índice de Hopkins, la cual trabaja con el estadístico h , calculado de la siguiente manera:

$$h = \frac{\sum x_i^2}{\sum r_i^2}$$

donde, X_i es la distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano y r_i es la distancia de un organismo aleatorio i al vecino más cercano. Si la distancia de un punto al azar al individuo más cercano es mayor que la distancia entre individuos cercanos, encontramos una distribución agregada, de manera contraria encontramos una distribución uniforme.

El índice del patrón de distribución (I_h) puede ser estimado por:

$$I_h = \frac{h}{1+h} = \frac{\sum x_i^2}{\sum x_i^2 + \sum r_i^2}$$

Cuando el índice arroja valores cercanos a 0 (cero), el patrón espacial es uniforme; si el valor del índice es 0.5, el patrón espacial es aleatorio y si el valor del índice es cercano a 1, el patrón espacial es agregado (Hopkins, 1954).



Figura 4. Etiquetado de individuos

Placa de aluminio con los datos correspondientes colocada en forma de arete a la penca más lignificada del individuo 95 de *Opuntia robusta*.

5.4 Proporción sexual

La proporción sexual de *Opuntia robusta* se registró entre el periodo de marzo a junio del 2019 y en marzo del 2020, durante la temporada de floración de la población en el área silvestre del JBRC. La determinación de sexo de los individuos se realizó mediante el método utilizado por Hoffman (1992), basándose en la morfología externa de los órganos reproductores (gineceo y androceo). En el trabajo de Bravo-Correa, 2021 con la misma población, en los individuos femeninos, el estigma de las flores posee en promedio 10.18 ± 0.29 ($\bar{X} \pm e.e.$) lóbulos bien diferenciados, escaso número de estambres que carecen de polen y un promedio de 471.82 ± 26.94 ($\bar{X} \pm e.e.$) óvulos por cada flor (Figura 5); mientras que en los individuos masculinos, las flores presentan el estigma atrofiado y reducido, observándose un promedio de 0.723 ± 0.15 ($\bar{X} \pm e.e.$) lóbulos no diferenciados, pero poseen numerosos estambres con $989,064 \pm 66\ 227.8$ ($\bar{X} \pm$

e.e) granos de polen en promedio por flor (Bravo-Hollis 1978; Bravo-Correa 2021) (Figura 6). Una vez determinado el sexo de una planta reproductiva, se indicó el símbolo del sexo correspondiente en las etiquetas de aluminio.

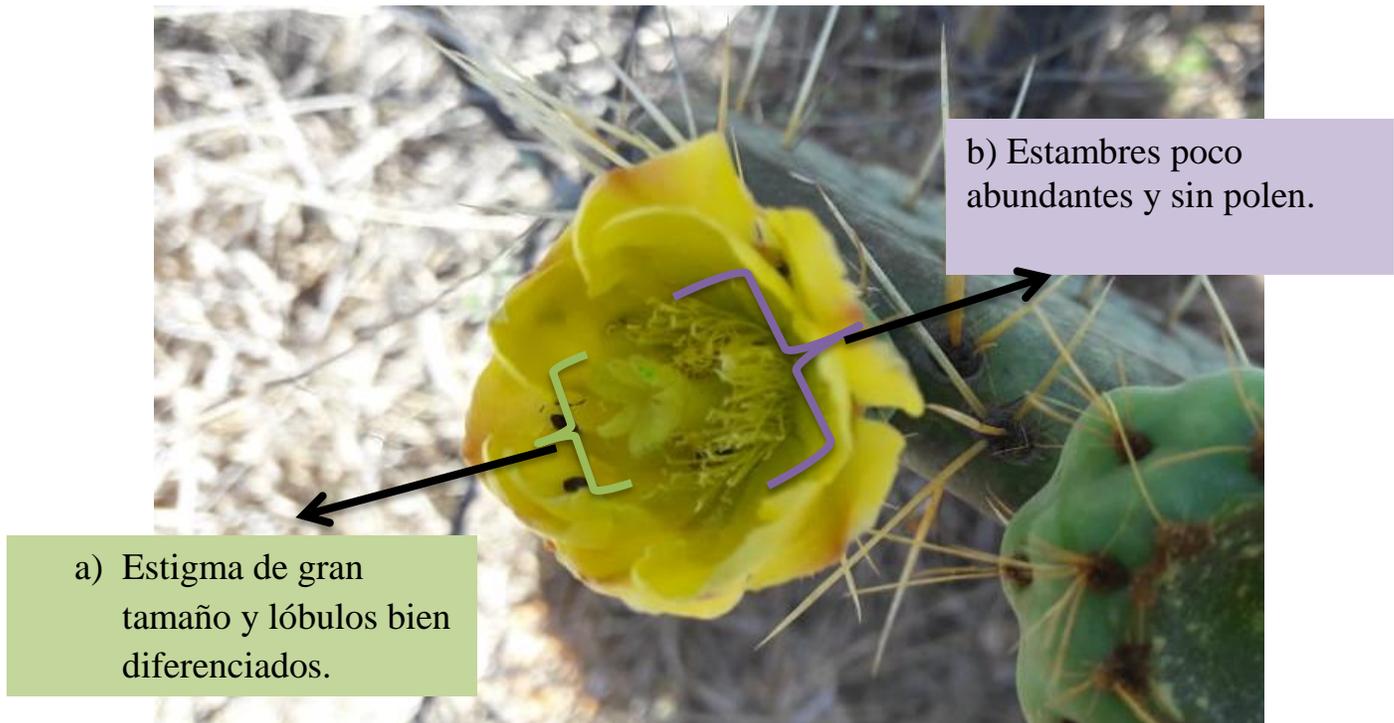


Figura 5. Flor femenina

En la estructura a) se observan los lóbulos bien diferenciados y gran tamaño del estigma, en la estructura b) se observa la menor cantidad de estambres que no contienen polen en las anteras atrofiadas.

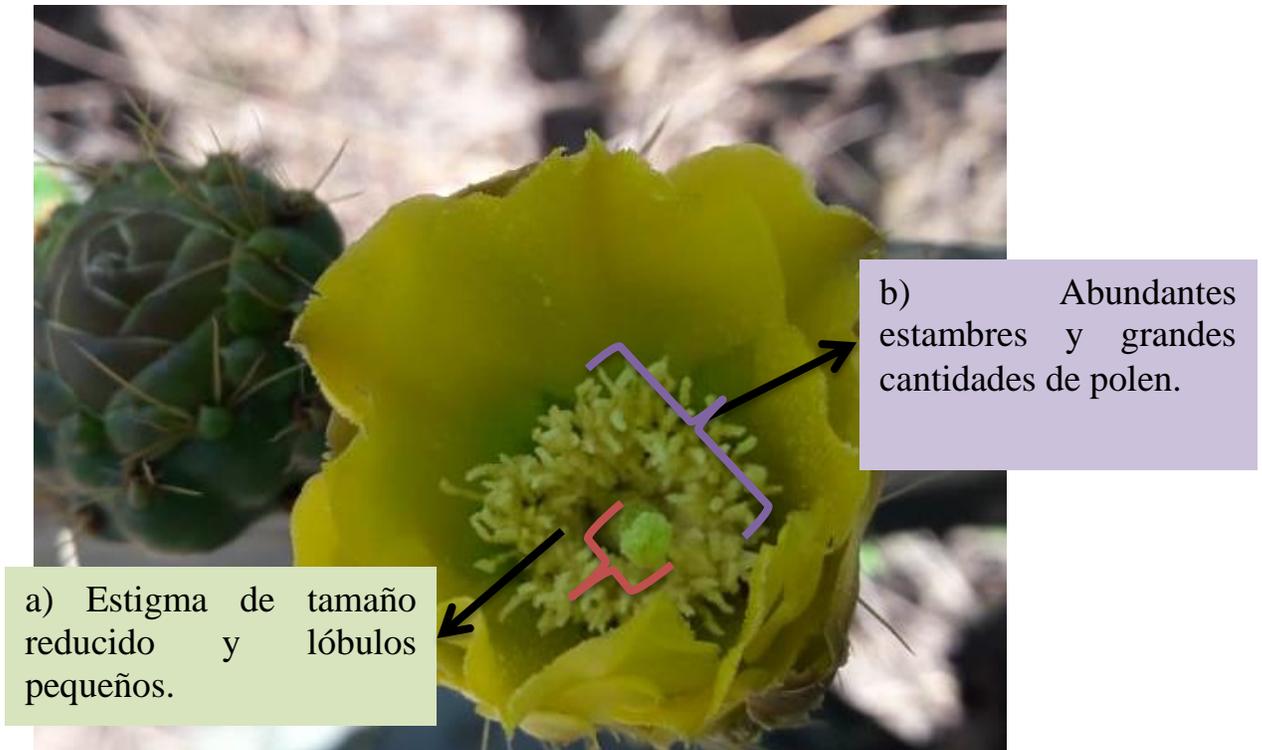


Figura 6. Flor masculina.

Se observa en la estructura a) el estigma de tamaño reducido y los lóbulos pequeños, mientras observamos en la estructura b) numerosos estambres y la apariencia granulosa de la gran cantidad de polen que está dehiscente.

En los años 2019 y 2020 se sexó de un total de $n= 94$ plantas y 149 plantas no presentaron estructuras reproductivas en la temporada de estudio, por lo que no se pudo determinar su sexo. Se utilizó una prueba de Ji-cuadrada para evaluar si la proporción sexual observada difiere estadísticamente de la hipótesis nula de proporciones 1:1, machos: hembras (Hoffman, 1992; Quevedo, 2011). Los datos se analizaron con la función *chisq.test* (Alberti, 2022).

5.5 Vecindarios reproductivos

5.5.1 *Flujo de polen* – Con el fin de evaluar el flujo de polen intraespecífico dentro de la población de *O. robusta*, cada fin de semana durante 4 meses – marzo a julio- del 2019 y 2020, se seleccionó de forma aleatoria una planta focal reproductiva masculina y una femenina,

obteniendo un total de 31 plantas focales durante el estudio ($n_{femeninas}= 13$, $n_{masculinas}= 18$). En las flores de las plantas focales, se colocaron dos tipos de análogos de polen: polvos fluorescentes y colorantes en polvo en las estructuras reproductoras de cada sexo mediante una aplicación única al momento de la antesis de la flor (Figura 7a) (Stockhouse, 1976; Waser y Price, 1982; Ellstrand, 1992; Nora *et al.*, 2011; Ferreira *et al.*, 2018). Los análogos se depositaron con pinceles suaves, aproximadamente a las 10:00 h en el estigma de dos flores de cada individuo, es decir dos flores en la planta focal femenina y dos flores en la planta focal masculina (focal masculino $n = 18$ y focal femenino $n = 13$). En una de las dos flores de cada individuo focal se colocó polvo fluorescente, y en la otra se colocó polvo del colorante vegetal. Cabe mencionar que cada marcador presentaba un color diferente para que los indicadores del marcaje fueran únicos y evitar confusiones en la identidad y sexo del donador. Posteriormente, previo al cierre de antesis, se realizó un recorrido por el sitio de estudio con el fin de colectar las flores abiertas en la población el día en que fueron colocados los marcadores. Todas las flores en antesis fueron identificadas y etiquetadas, indicando el número de la planta en la que fueron colectadas y la distancia (m) a las plantas focales. Las flores colectadas fueron transportadas al laboratorio en bolsas de estraza para ser revisadas con un microscopio estereoscópico bajo luz blanca para determinar la presencia y cantidad cualitativa de marcadores vegetales, y bajo luz negra para el marcador fluorescente en las flores (Figura 7b) (Ferreira *et al.*, 2018).

La cantidad de marcador presente en las flores se categorizó de forma cualitativa en: nula (0% a 5%), poca (5% a 20%), media (>20% a 50%) y mucha (>50% a 100%) cantidad de marcadores presentes en las estructuras reproductoras (Figura 8).

La muestra de plantas focales que se estudiaron fue de un total de $n=18$ plantas focales masculinas y $n=13$ plantas focales femeninas y fue en función de la disponibilidad de plantas

reproductoras y el tiempo de manejo. Los datos se analizaron con el modelo ANOVA para evaluar si existe diferencias estadísticamente significativas entre las distancias que alcanzaron cada cantidad del marcador (poco, medo, mucho). Para evaluar la diferencia en los grupos de cantidad de marcador se realizó la prueba poshoc Tukey en el programa R versión 3.2.6 y se visualizaron con el paquete ggplot2 3.3.5 (Wickham, *et al.*, 2016).

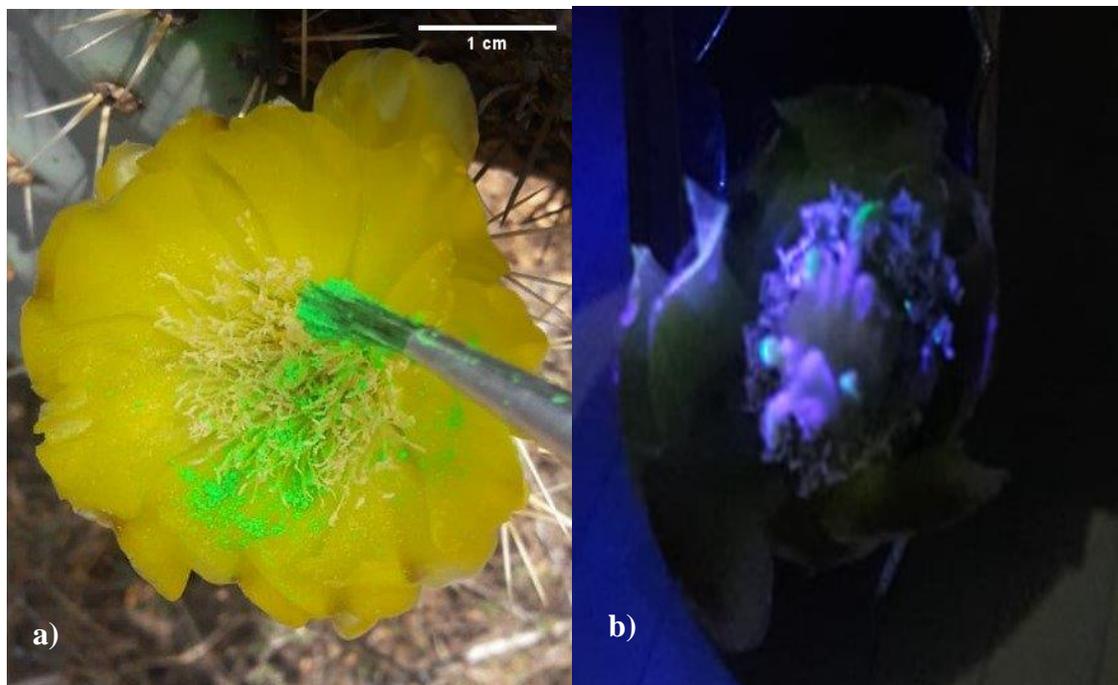


Figura 7. Colocación y presencia de análogos de polen en flores de *Opuntia robusta*. a) Colocación del marcador del polvo fluorescente en una planta focal masculina, b) Presencia del marcador fluorescente en una planta femenina bajo luz negra (puntos verdes).

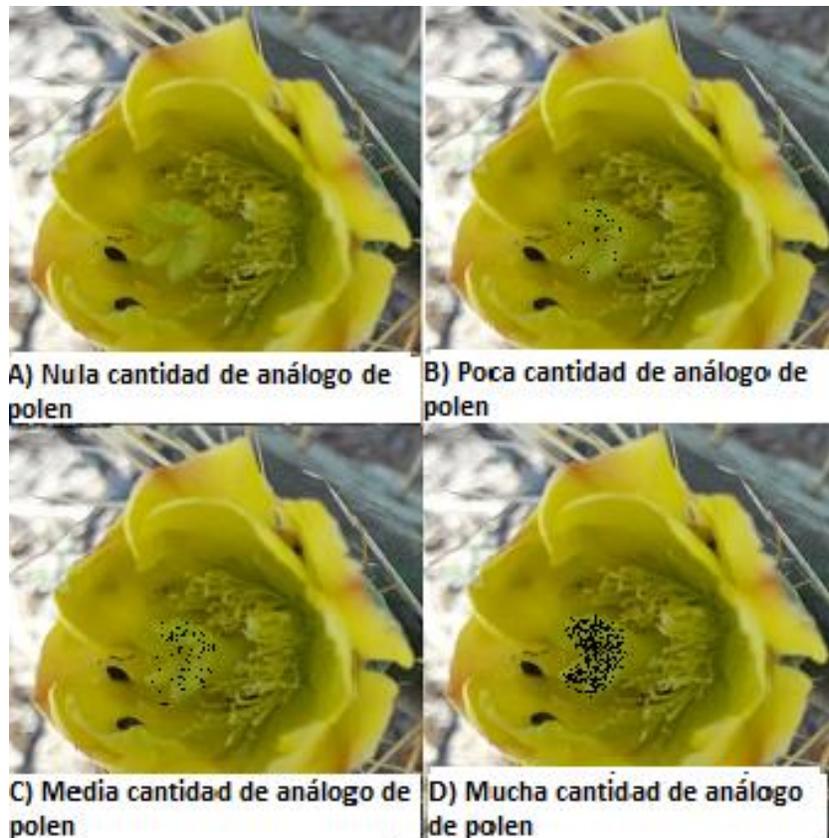


Figura 8. Cantidad cualitativa de análogos de polen en flores de *Opuntia robusta*. Cantidad cualitativa de análogos de polen sobre los estigmas de las flores femeninas (puntos negros sobre el estigma de las flores). A) Nula cantidad (0%–5%) de análogos de polen, B) Poca cantidad (>5%–20%) de análogos de polen, C) Media cantidad (>20%–50%) de análogos de polen, D) Mucha cantidad (>50%–100%) de análogos de polen.

5.5.2 *Tamaño de los vecindarios reproductivos* – El tamaño de los vecindarios reproductivos se determinó por medio de la circunferencia obtenida a partir de la distancia (m) del flujo de polen, la cual fue considerada como radio del área circular. Como radio de cada vecindario, se consideró la distancia máxima (m) en la que se transportó el análogo de polen desde la planta focal. Con base en los radios máximos de cada planta focal, se determinó la circunferencia utilizando la ecuación ordinaria de la circunferencia:

$$r^2 = (x - h)^2 + (y - k)^2$$

Donde r^2 = radio elevado al cuadrado,

dato que “ h ” y “ k ” son los valores en el plano cartesiano de los individuos focales de *Opuntia robusta*, por lo tanto, son el centro de la circunferencia, x y y son el punto en el plano cartesiano a k longitud de radio (Figura 9).

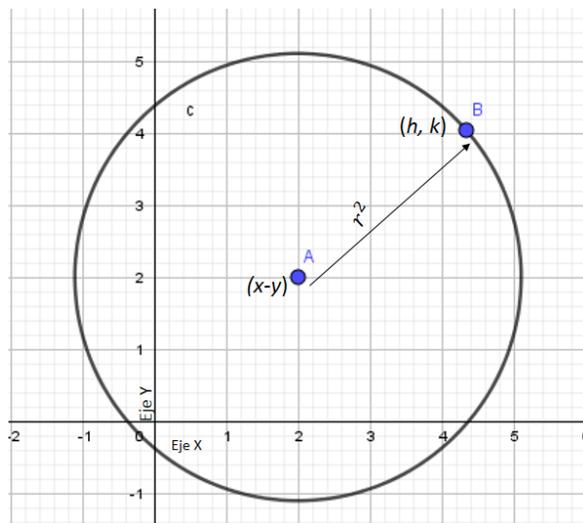


Figura 9. Vista gráfica de la ecuación ordinaria de la circunferencia
 En punto A representa la planta focal ubicado en las coordenadas (x, y) y el punto B representa la planta receptora de análogos de polen a la máxima distancia $(m) = r^2$ desde el punto A al punto B.

El área de cada vecindario se estimó mediante la fórmula para determinar el área del círculo:

$$A = \pi \times r^2$$

Donde A = área del círculo,

π = constante de 3.1416,

r^2 = radio de cada focal elevado al cuadrado.

Estos datos se analizaron con el software matemático GeoGebra Clásico versión 5.0.680 (Geogebra Development Core Team 2017).

5.5.3 *Despliegue floral, densidad floral y distancia de forrajeo* – Con el objetivo de evaluar si existe una relación entre el tamaño (m^2) de los vecindarios reproductivos y la disponibilidad de

flores, se registró el número de flores en antesis de cada planta que floreció el día de la evaluación de los vecindarios reproductivos. Para obtener la densidad floral se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Densidad} = \frac{\text{Número de flores en antesis}}{\text{Área del vecindario reproductivo}}$$

Una correlación de Spearman se ajustó con la función ‘*cor.test*’ (Salinas, 2017) y los paquetes “tidyverse” (v1.3.0; Wichman *et al.*, 2019), “rstatix” (v0.7.0; Kassambara, 2021) y “ggpubr” (v0.4.0; Kassambara, 2020) en el software de programación R versión 3.2.6 (R Development Core Team, 2019).

5.5.4 Despliegue floral por sexo — El despliegue floral para cada sexo fue evaluado con la cantidad de flores en antesis; para ello, se contó el número de flores en antesis en los individuos masculinos y femeninos, para determinar si existen diferencias entre el despliegue floral entre las plantas femeninas y masculinas; se realizó una prueba de Ji-cuadrada con la función ‘*chi.test*’ (Alberti, 2022) con el software programación R versión 3.2.6 (R Development Core Team, 2019).

5.5.5 Destino del polen—El destino de deposición de los granos de polen colectados en los estambres de las flores masculinas se evaluó con la frecuencia de cruzas exitosas dentro de los vecindarios y la frecuencia de cruzas fracaso (i.e., entendiéndose como desperdicio de polen a las deposiciones de polen entre sexos incorrectas). Las frecuencias de las transferencias de los análogos de polen observadas entre pares de plantas se fueron clasificando en cuatro combinaciones: las cruzas de fracaso, es decir, 1) el transporte de polen de plantas masculinas a plantas masculinas (tratamiento $m \times m$); 2) de plantas femeninas a plantas femeninas

(tratamiento $f \times f$); 3) de plantas femeninas a plantas masculinas (tratamiento $f \times m$); y por último, la combinación de éxito, 4) donde los granos de polen van de una planta masculina a una planta femenina (tratamiento $m \times f$), facilitando la fecundación entre los individuos. Para el análisis de este objetivo, se utilizó la proporción de flores teñidas de cada una de las combinaciones (cruzas) dentro los vecindarios reproductivos. Considerando las cruzas $m \times f$, $m \times m$, $f \times f$, $f \times m$ -, se evaluaron los datos en tres GLM: el primero evalúa si existe diferencia entre las cuatro cruzas $m \times f$, $m \times m$, $f \times f$, $f \times m$ -.; el segundo, de manera más laxa, englobamos en la combinación de éxito a las cruzas $m \times f$ y $f \times m$ -, suponiendo en el último que, el polinizador visita primero la flor femenina, después la masculina y regresa a la femenina y en la combinación de fracaso englobamos a las cruzas $m \times m$ y $f \times f$ -, y; el tercero, de una forma más estricta, la combinación de éxito solo considera la cruz $m \times f$ -, suponiendo que es la única combinación en la que los granos de polen sean depositados en los estigmas femeninos y en la combinación de fracaso se engloban las cruzas $m \times m$, $f \times f$, $f \times m$ -. Estos datos fueron analizados mediante en un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial con función logit para determinar si hay diferencias significativas entre la cantidad de flores de las cuatro combinaciones de transporte de polen durante la temporada de floración (Crawley, 1993) en el software R versión 3.2.6 (R Development Core Team, 2019).

5.6 Efecto del vecindario reproductivo en la adecuación de la población de *O. robusta*

El efecto del vecindario reproductivo en la adecuación de *Opuntia robusta* se evaluó a través de la correlación entre características de los vecindarios reproductivos femeninos y el *fruit-set* y *seed-set* (aproximación de la adecuación) de cada planta focal femenina (solo fueron consideradas en los individuos femeninos, dado que son las plantas que producen frutos y

semillas). Las características de cada vecindario reproductivo femenino se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Características y abreviación de los vecindarios reproductivos de la población de *Opuntia robusta*.

Características del vecindario reproductivo	Abreviación
Área de vecindario reproductivo (m ²)	Av
Flores en cada planta focal femenina	Fff
Plantas reproductivas totales en la población	Prt
Plantas reproductivas femeninas en la población	Prf
Plantas reproductivas masculinas en la población	Prm
Flores abiertas en la población	Fa
Proporción de flores abiertas femeninas en la población	Faf
Proporción de flores abiertas masculinas en la población	Fam
Proporción de flores con análogos de polen	Fap
Proporción de flores femeninas con análogos de polen	Fapf
Proporción de flores masculinas con análogos de polen	Fapm
Proporción de frutos de cada planta focal	F
Proporción de semillas de cada planta focal	S
Densidad floral	Df
Densidad reproductiva	Dr

Adicionalmente se realizó el conteo de todos los frutos maduros de las plantas focales femeninas (*fruit-set*) y se colectaron tres frutos al azar de cada planta para contar las semillas (*seed-set*). Estas características de los vecindarios reproductivos son muy comunes para su

evaluación en poblaciones de cactus (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011). Los datos se analizaron con correlaciones no paramétricas de Spearman con la función '*cor.test*' (Salinas, 2017) y los paquetes "ggpmisc" (Aphalo *et al.*, 2021), "ggplot2" (Wickham, *et al.*, 2016), "Hmisc" (v4.7-0; Harrell Jr., 2021), "basicTrendline" (v1.0.1; Mei *et al.*, 2018) y "MASS" (v7.3-57; Ripley *et al.*, 2021) con el software R versión 3.2.6 (R Development Core Team, 2019).

5.7 Biomasa floral

5.7.1 Peso fresco de los componentes de los verticilos florales – La cantidad de recursos destinado a la reproducción por parte de los individuos de la población de *O. robusta*, fue evaluada mediante el peso (g) de las flores en fresco. Se eligieron diez individuos en floración al azar de cada sexo, posteriormente se colectaron tres flores de cada individuo, las cuales fueron pesadas para obtener el peso fresco (g) de las flores ($n = 60$, 30 de cada sexo) (Banzinger *et al.*, 1997, González Arguiar *et al.*, 2018). Mediante el uso de una báscula analítica, se tomaron pesos de la flor completa. A cada flor se les midieron cinco componentes: tépalos (perigonio) (Figura 10a), estigma + estilo, estambres, pericarpelo, y ovario (en el caso de las flores femeninas) (Figura 10b); en las flores masculinas se descartó el peso del ovario, ya que muestran una reducción o ausencia de la misma y se determinó si existen diferencias significativas entre los componentes florales de cada sexo.

5.7.2 Peso seco de los componentes de los verticilos florales-- Los componentes florales fueron colocados en bolsas de papel en una estufa a una temperatura de 60°C hasta el secado completo (aproximadamente una semana) (Banzinger *et al.*, 1997; González-Arguiar *et al.*, 2018), es decir, se deshidrataron completamente las estructuras antes de obtener el peso seco (peso constante) de

los componentes florales (Chirinos *et al.*, 1993), y se determinó si existen diferencias significativas entre los componentes florales de cada sexo.

5.7.3 *Biomasa floral*-- La estimación de la biomasa –peso (g)- de las flores se realizó con la siguiente fórmula:

$$\text{Biomasa} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / \text{peso fresco} \text{ (Ruiz-Díaz } et al., 2014)$$

Una vez obtenida la biomasa de las flores, se determinó si existe diferencias significativas entre la biomasa floral de las plantas femeninas y masculinas. Para analizar todos los datos de los apartados de biomasa, se utilizó la prueba de *t*-student con la función '*t.test*' para muestras independientes (Devore, 2008) y los paquetes “tidyverse” (v1.3.0; Wichman *et al.*, 2019), “Hmisc” (v4.7-0; Harrell Jr., 2021) y “plotrix” (v3.8-1) en el software estadístico R versión 3.2.6 (R Development Core Team, 2019).

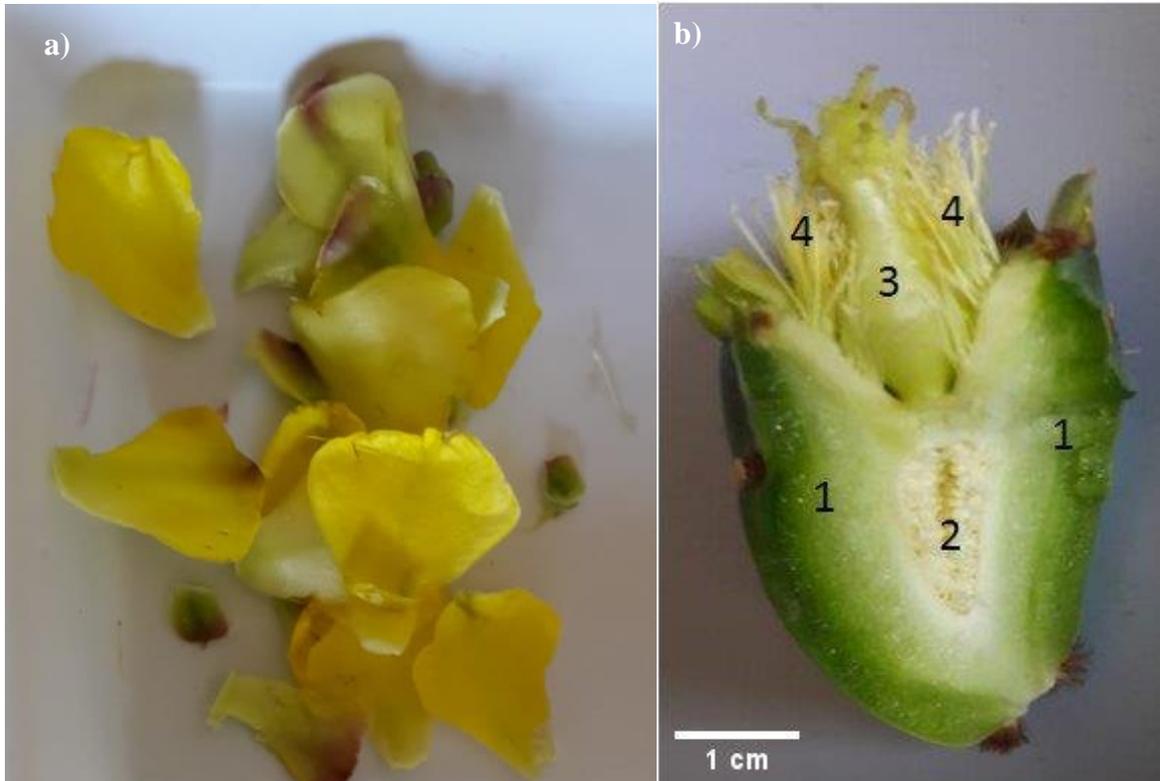


Figura 10. Componentes florales

En la imagen se muestra a) se observan los segmentos del perigonio (corola en las cactáceas) que fueron removidos de la flor para obtener su peso fresco y en b) el corte transversal de una flor femenina: (1) la mitad del pericarpelo, (2) ovario con numerosos óvulos, (3) estigma + estilo y (4) estambres

6. RESULTADOS

6.1 Patrón de distribución espacial

La densidad poblacional promedio de la población de *Opuntia robusta* en el área de estudio fue de 0.27 individuos/m² ($n = 243$ individuos). El índice de agregación obtenido para toda la población a partir de la prueba de Hopkins fue de $I_h = 0.77$ ($n = 243$, $h = 3.69$, $F_{0.01} = 0.768$ y $F_{0.975} = 1.23$ con 243 g.l. en el numerador y 486 g.l. en el denominador), por lo que se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad, determinando que la población de *O. robusta* presenta un patrón de distribución de tipo agregado (Figura 11). El patrón de distribución espacial para cada sexo sigue un patrón similar al de la población, donde el índice de agregación obtenido para el sexo masculino fue de $I_h = 0.85$ ($n = 54$, $h = 5.83$, $F_{0.01} = 0.561$ y $F_{0.975} = 1.56$ con 54 g.l. en el numerador y 108 g.l. en el denominador) (Figura 11, taches azules). Mientras tanto, el índice de agregación para el sexo femenino fue de $I_h = 0.65$ ($n = 38$, $h = 1.83$, $F_{0.01} = 0.498$ y $F_{0.975} = 1.70$ con 38 g.l. en el numerador y 78 g.l. en el denominador) (Figura 11, cruces rosas). En ambos casos se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad, determinando que las plantas de ambos sexos presentan un patrón de distribución espacial agregado, siendo más pronunciado para las plantas masculinas que para las femeninas.

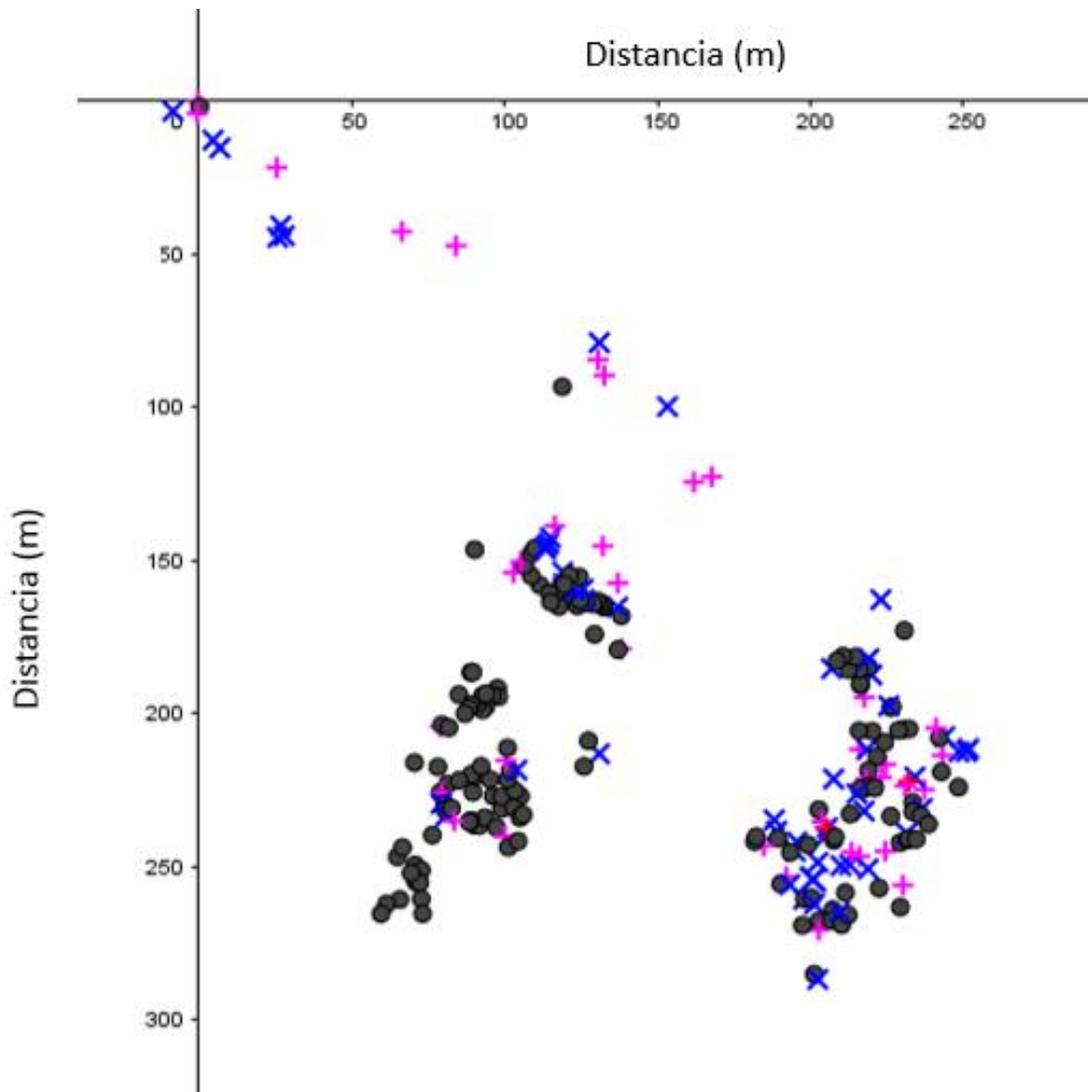


Figura 11. Patrón de distribución espacial de la población de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México, durante la temporada de floración del 2019 y 2020. Las viñetas azules representan a los individuos masculinos ($n = 56$), las viñetas rosas representan a los individuos femeninos ($n = 38$) y los círculos grises representan a los individuos no sexados porque no produjeron flores en el periodo de estudio ($n = 149$).

6.2 Proporción sexual

Durante la temporada de estudio, la proporción sexual de la población fue de 1.46:1 es decir, se encuentra sesgada con 1.46 plantas masculinas por cada planta femenina (Figura 12).

Sin embargo, la proporción sexual no difiere estadísticamente ($\chi^2 = 3.11$ g.l. = 1, $P = 0.08$,

n masculinas= 56, n femeninas= 38).

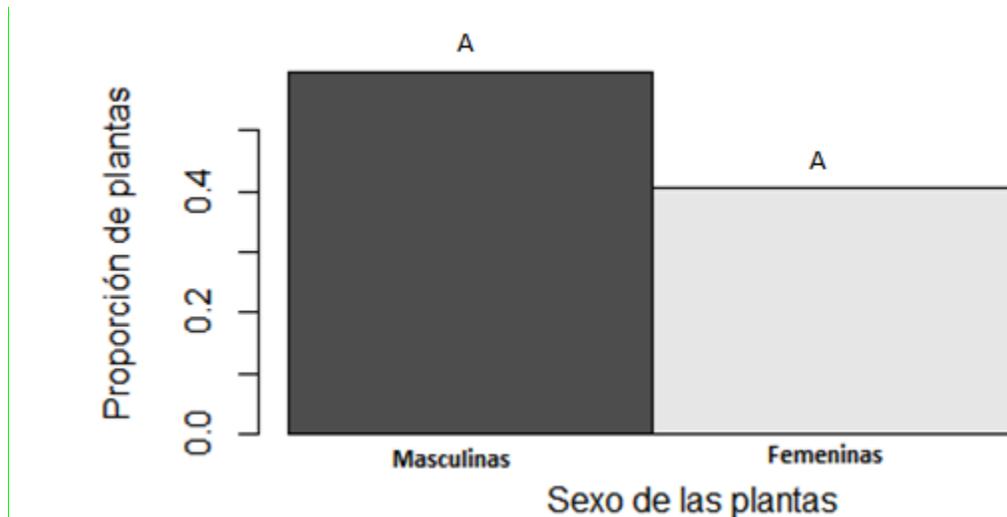


Figura 12. Proporción sexual de *Opuntia robusta*
Proporción de plantas masculinas y femeninas de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro., México durante la floración del 2019 y 2020.

6.3 Vecindarios reproductivos

6.3.1 *Flujo de polen*-- El flujo de polen detectado con los análogos de polen alcanzó una distancia mínima de 0.5 m en ambos sexos, y una distancia máxima de 274.6 metros en las femeninas y 330 m en las masculinas. La distancia a la que se detectó algún marcador es similar entre plantas femeninas 42.14 ± 5.49 m ($\bar{X} \pm e.e.$) y masculinas 50.26 ± 4.4 m ($\bar{X} \pm e.e.$) ($F_{1,173} = 1.3$, g.l. = 1, $P = 0.25$, $n = 144$). En contraste, la evaluación cualitativa de la distancia que se

transportaron los análogos de polen fue variada, donde la mayor cantidad o saturación de análogos de polen se presentó a una distancia promedio de 17.89 ± 1.28 m ($\bar{X} \pm e.e.$), es decir, la mayor cantidad de marcadores de polen se depositó en plantas con una distribución espacial cercana a la planta focal, mientras que, la categoría de media cantidad de análogos de polen se depositó a una distancia promedio de 46.25 ± 6.22 m ($\bar{X} \pm e.e.$). Por último, la categoría de poca cantidad de análogos de polen fue dispersada a una distancia mayor, de 79.89 ± 5.47 m ($\bar{X} \pm e.e.$) (Figura 13). Las tres categorías de análogos de polen –poco, medio, mucho- difieren estadísticamente respecto a la distancia a la que se transportaron los marcadores ($F= 27.29$, g.l.= 2, $P < .001$, $n = 144$). Las tres categorías de análogos de polen difieren entre sí -categoría medio y mucho ($P < .001$)-; -categoría medio y poco ($P < .001$) y; -categoría mucho y poco ($P < .001$). Por lo tanto, las plantas con una distribución espacial alejada de la planta focal reciben menor carga de análogos de polen en comparación con aquellas flores que se encuentran distribuidas espacialmente cercanas a la planta focal. Para ver los valores Tukey de cada grupo ver anexo Tabla 3.

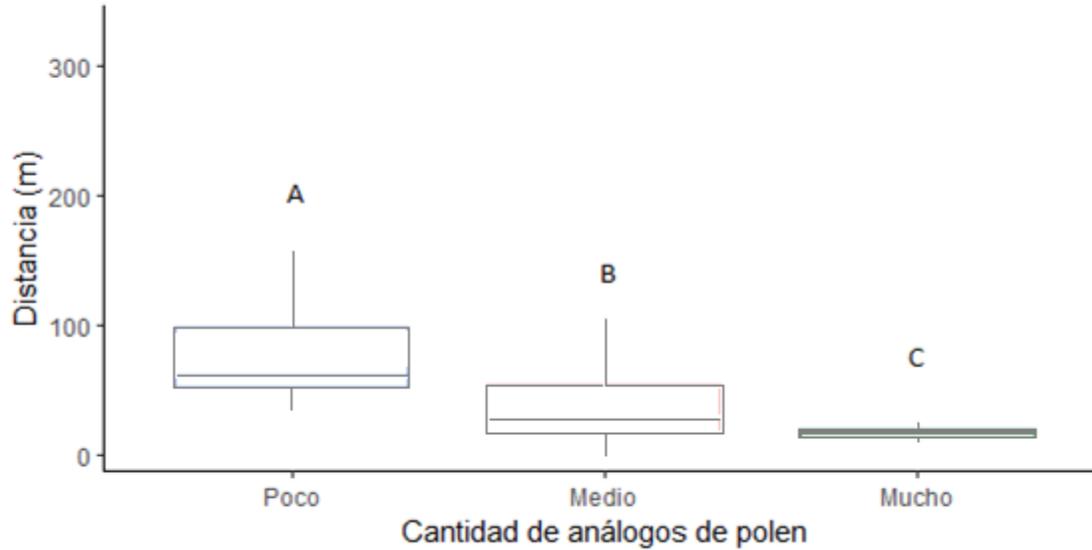


Figura 13. Distancia recorrida por los análogos de polen Cantidad de análogos de polen (poco, medio, mucho) respecto a la distancia de la planta focal en la población de *Opuntia robusta* durante la floración del 2019 y 2020 en Cadereyta de Montes, Querétaro., México.

6.3.2 *Tamaño de los vecindarios reproductivos*-- La distancia promedio de radio del tamaño de los vecindarios a lo largo de la temporada de floración fue de 70.96 ± 13.82 m ($\bar{X} \pm e.e.$) ($n_{\text{masculinos}} = 18$ y $n_{\text{femeninos}} = 13$). Se encontraron vecindarios con una gran variedad de tamaños, con una mínima distancia de 0.5 m hasta los 330 metros de radio como máxima longitud con base en la planta focal (Figura 14). El área promedio de los vecindarios reproductivos de *O. robusta* durante la temporada reproductiva de 2019 y 2020 fue de $45176.72 \text{ m}^2 \pm 18079.79 \text{ m}^2$ ($\bar{X} \pm e.e.$) con un área mínima de 10 m^2 (donde se encuentra una planta y su vecino inmediato a medio metro de distancia) y un área máxima de $342,386.7 \text{ m}^2$.

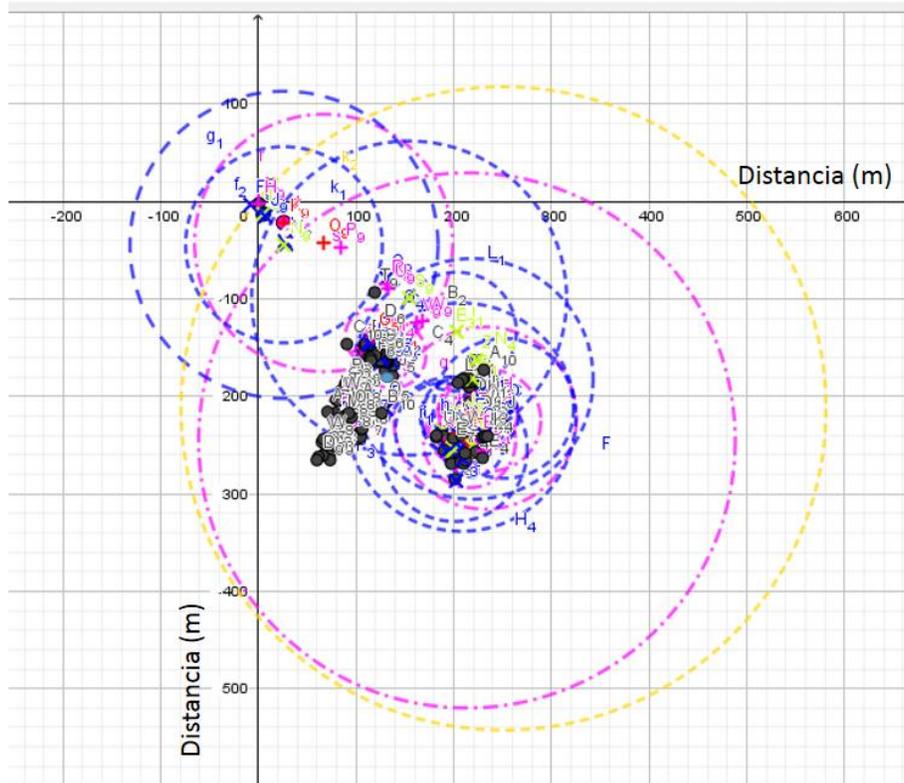


Figura 14. Vecindarios reproductivos de la población de *Opuntia robusta*. Vecindarios reproductivos de la población de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México, durante la temporada de floración del 2019 y 2020. Donde los vecindarios masculinos están marcados con circunferencias azules ($n = 18$) y los vecindarios femeninos están marcados con circunferencias rosas ($n = 13$). La circunferencia amarilla representa el vecindario reproductivo de mayor tamaño y corresponde a uno masculino.

6.3.3 *Despliegue floral, densidad floral y distancia de forrajeo* -- En la temporada de floración del 2019 y 2020 de *O. robusta*, se observó una relación positiva entre la distancia recorrida por los polinizadores y la cantidad de flores disponibles en cada uno de los vecindarios reproductivos ($\rho = 0.44$, $P = 0.013$, $n = 30$). Observándose que conforme incrementa el número de flores disponibles en cada vecindario, mayor es la longitud recorrida por los polinizadores y viceversa (Figura 15-A).

En cuestión de densidad floral durante las temporadas de floración del 2019 y 2020, se observó una relación positiva entre la distancia recorrida por los polinizadores y la densidad

floral en cada uno de los vecindarios reproductivos ($\rho = -0.54$, $P = 0.004$, $n = 30$). Observándose que conforme incrementa la densidad floral en cada vecindario, menor es la longitud recorrida por los polinizadores (Figura 15-B).

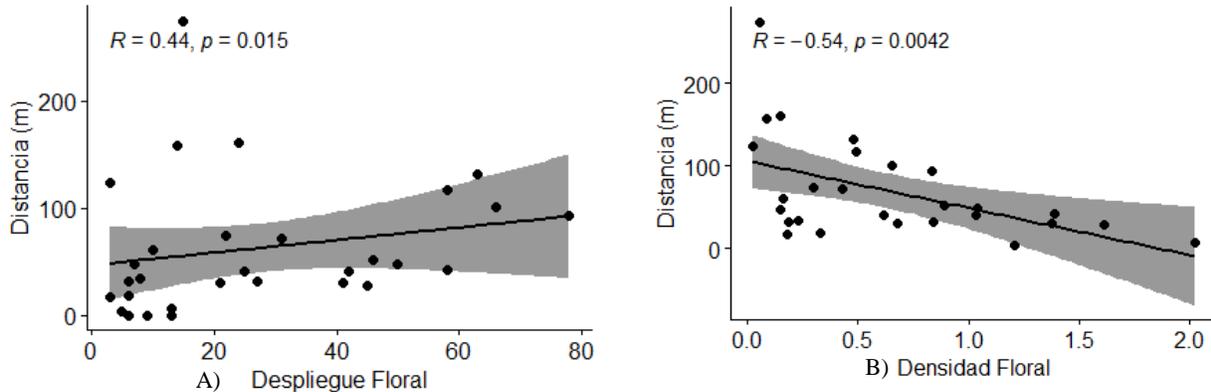


Figura 15. Relación de atributos de la población con distancia de forrajeo Gráfica de puntos que representa la distancia recorrida por los polinizadores con base en: A) el número de flores disponibles en el vecindario reproductivo y B) la densidad floral de la población de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. La línea negra representa el promedio de la distancia recorrida a k valor del eje X

6.3.4 *Despliegue floral por sexo*—En la población de *O. robusta* del JBRC los individuos masculinos presentaron un promedio de flores abiertas de 3.59 ± 0.34 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras que, los individuos femeninos presentaron un promedio de flores abiertas de 2.96 ± 0.31 ($\bar{X} \pm e.e.$). La diferencia de la proporción de flores abiertas 2.76:1 entre los individuos masculinos y femeninos es significativa ($\chi^2 = 112.5$, g.l. = 1, $P < .001$, $n_{\text{masculinas}} = 56$, $n_{\text{femeninas}} = 38$), por lo que, los individuos masculinos producen 2.76 flores por cada individuo femenino, siendo los individuos

masculinos los que presentan mayor despliegue floral en comparación con el de los individuos femeninos (Tabla 4, Figura 16)

Tabla 4. Flores por sexo durante el año 2019 y 2020 en la población de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Flores abiertas femeninas totales	Flores abiertas masculinas totales	Flores abiertas en la población
136	376	509

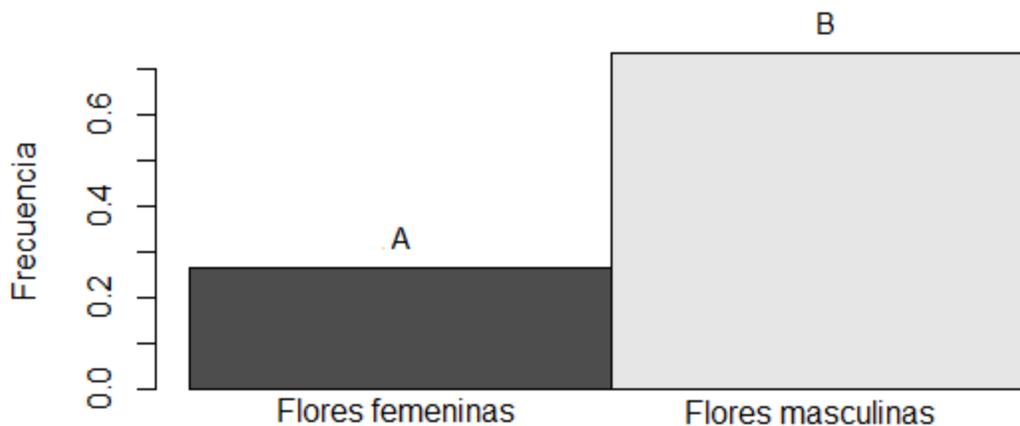


Figura 16. Despliegue floral entre los individuos femeninos y masculinos de *Opuntia robusta*. Cantidad flores abiertas de plantas femeninas y masculinos de *Opuntia robusta* durante los años 2019 y 2020 en la población de Cadereyta de Montes, Querétaro., México.

6.3.5 *Destino de polen* – Considerando las cuatro posibilidades en las que los polinizadores se pueden mover con base en el sexo de la planta focal y hacia las plantas del vecindario, se presentó una mayor frecuencia relativa en la transferencia de polen de plantas masculinas hacia plantas masculinas ($m \times m$) = 0.45, seguidas de la frecuencia de transferencias desde una planta femenina hacia otra planta femenina ($f \times f$) = 0.20, seguida de la frecuencia de transferencia desde plantas femenina hacia plantas masculinas ($f \times m$) = 0.18 y la menor frecuencia de transferencias desde plantas masculinas hacia plantas femeninas ($m \times f$) = 0.16. El

promedio de flores teñidas por cada combinación no difiere entre tratamientos, la combinación m×f obtuvo una media de 0.58 ± 0.069 ($\bar{X} \pm e.e$); seguida de la combinación m×m con una media de 0.46 ± 0.040 ($\bar{X} \pm e.e$); mientras la combinación f×m tuvo una media de 0.33 ± 0.034 ($\bar{X} \pm e.e$) por ultimo; la combinación f×f tuvo una media de 0.33 ± 0.048 ($\bar{X} \pm e.e$). Evaluando todos las combinaciones, estas no difieren estadísticamente entre sí ($\chi^2=5.73$, g.l.= 3, $P = 0.125$, $n = 174$) (Figura 17). No hubo diferencias entre tratamientos por lo que ya no se hicieron los contrastes. De esta manera, los polinizadores no presentan diferencias en el patrón de vuelo entre plantas.

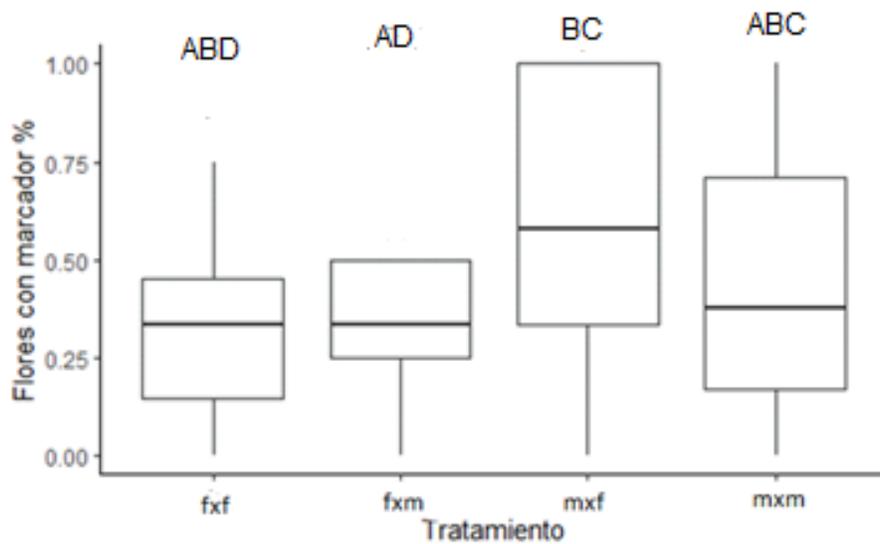


Figura 17. Destino del polen en 4 combinaciones.

Proporción de cada una de las combinaciones de transferencia de polen agrupadas en los tratamientos de transferencia desde una planta femenina hacia femeninas (f×f), desde femeninas a masculinas (f×m), desde masculinas a femeninas (m×f) y desde masculinas a masculinas (m×m), dentro de la población de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montos, Querétaro, México, durante la floración del 2019 y 2020.

En el segundo GLM se obtuvo una mayor frecuencia relativa en la combinación de fracaso (m×m, f×f) = 0.66, mientras la menor frecuencia relativa se presentó en la combinación

de éxito ($m \times f$ y $f \times m$) = 0.34. Aún más, la media de flores teñidas fue mayor en la combinación de éxito 0.45 ± 0.04 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras que la combinación fracaso tuvo una media de 0.42 ± 0.03 ($\bar{X} \pm e.e.$). Sin embargo, no se observan diferencias significativas entre las dos combinaciones –éxito y fracaso- ($\chi^2 = 0.66$, g.l.=1, $P = 0.58$, $n = 174$) (Figura 18), de esta manera, los polinizadores no se siguen un patrón de vuelo entre ambos sexos de las plantas de *O. robusta*.

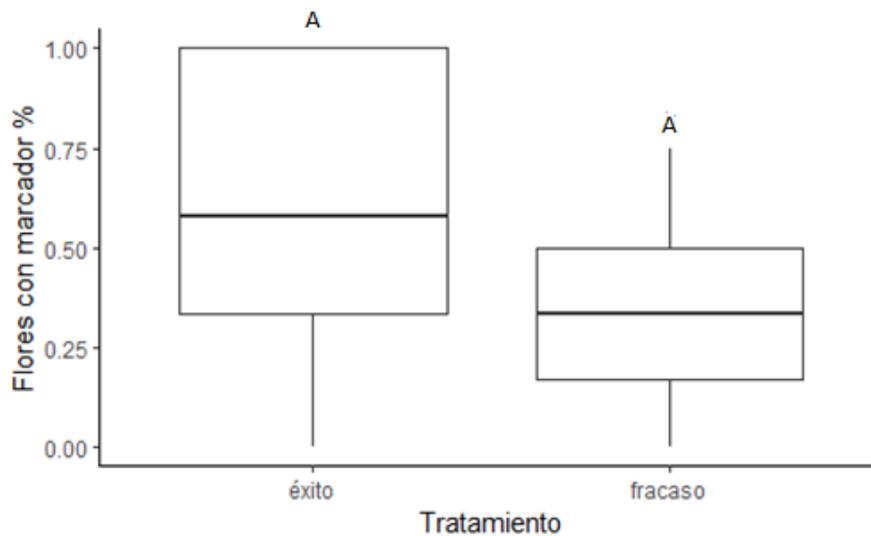


Figura 18. Destino de polen en 2 combinaciones (laxa).

Proporción de las combinaciones de transferencia de polen con éxito ($m \times f$, $f \times m$) y fracaso ($m \times m$, $f \times f$) de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro., México durante la floración del 2019 y 2020.

En el tercer GLM se obtuvo una mayor frecuencia relativa en el tratamiento de fracaso ($f \times f$, $f \times m$, $m \times m$) = 0.84 mientras que la menor frecuencia relativa se presentó en el tratamiento éxito ($m \times f$) = 0.16. Aún más, la media de flores teñidas se presentó en mayor cantidad en la combinación éxito 0.59 ± 0.07 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras la combinación fracaso obtuvo una media de

0.40 ± 0.03 ($\bar{x} \pm e.e.$). Sin embargo, la diferencia entre las dos combinaciones –éxito y fracaso– no es significativa ($\chi^2=3.18$, g.l.= 1, $P = 0.07$) (Figura 19), por lo que, no existe algún patrón dominante del movimiento de los polinizadores entre los sexos de las plantas.

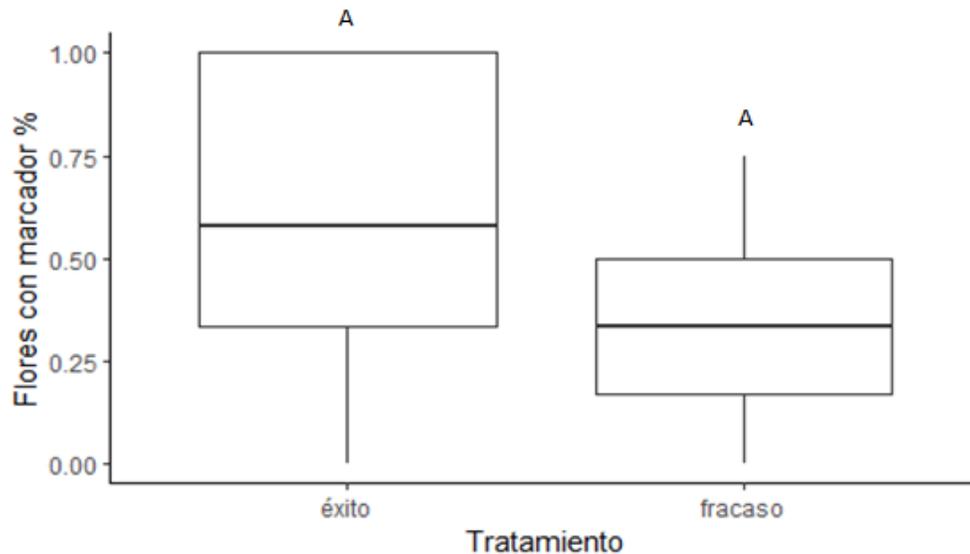


Figura 19. Destino de polen en 2 combinaciones (estricta). Proporción de las combinaciones de transferencia de polen con éxito (m×f) y fracaso (m×m, f×f, f×m) de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México durante la floración del 2019 y 2020.

6.4 Efecto del vecindario reproductivo en la adecuación de la población de *O. robusta*

Las plantas femeninas de *Opuntia robusta* produjeron un *fruit set* o formación de frutos de 18.35 ± 3.81 ($\bar{x} \pm e.e.$; $n = 16$ plantas) frutos (Figura 20-A), y los frutos ($n = 65$) producen en promedio 300.93 ± 17.44 ($\bar{x} \pm e.e.$) semillas (Figura 20-B), dando un promedio de $1,213.25 \pm 163.40$ ($\bar{x} \pm e.e.$) semillas por planta (Figura 20-C).

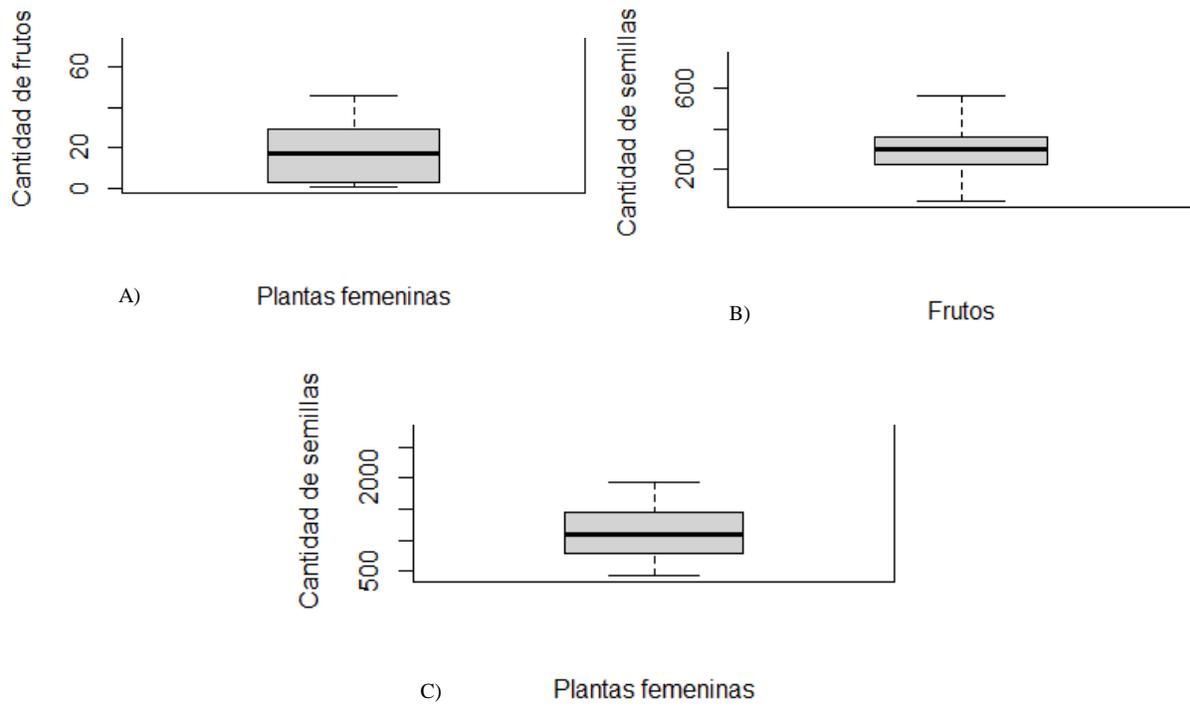


Figura 20. Producción de frutos y semillas

- A) Cantidad de frutos producidos por plantas femeninas; B) Cantidad de semillas producidas por cada fruto y; C) Cantidad de semillas producidas por cada planta femeninas de *Opuntia robusta* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México durante la floración del 2019 y 2020.

La relación entre los diferentes atributos de vecindarios reproductivos y el éxito reproductivo de *O. robusta* (*fruit-set* y *seed-set*) no fueron significativas (Figura 21, anexo tabla 5). En cuestión del número de semillas, se observa una ligera disminución en la producción de semillas conforme aumenta la proporción de flores femeninas marcadas con análogo de polen ($\rho = -0.26$, $P = 0.39$, $n = 13$) y a su vez, se puede inferir un ligero incremento en el número de semillas conforme incrementa la cantidad de plantas reproductivas ($\rho = 0.29$, $P = 0.33$, $n = 13$), conforme incrementan el número de plantas reproductivas masculinas ($\rho = 0.43$, $P = 0.14$, $n = 13$)

y con el aumentar el número de flores masculinas ($\rho = 0.35$, $P = 0.24$, $n = 13$) (Figura 21) (Para observar todas las correlaciones ver anexo, tabla 5).

Sin embargo, ninguno de los atributos considerados para evaluar la adecuación de la población fue significativo, por lo que, no se observa un patrón que nos pueda brindar alguna información sobre que atributo contribuye a la adecuación de la población de *O. robusta*.

Se hace una breve descripción de los atributos considerados que pudieran contribuir a la adecuación de la población de *O. robusta*.

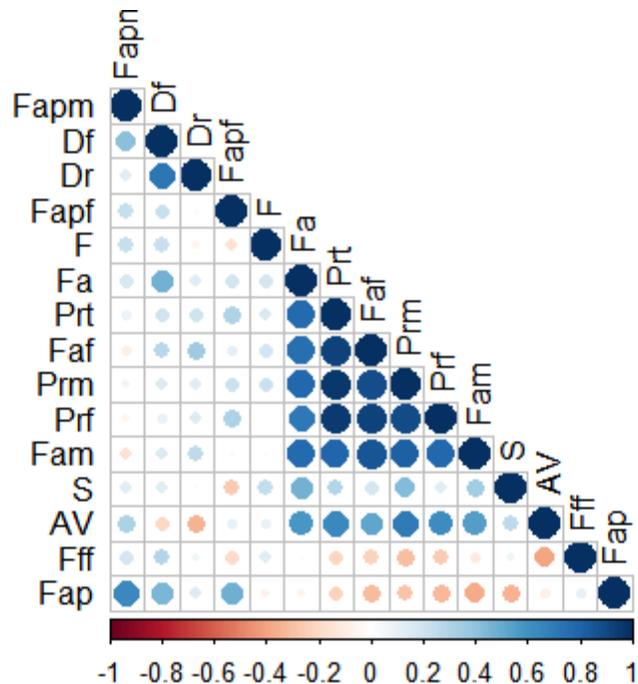


Figura 21. Relaciones de Spearman de los diferentes atributos de los vecindarios reproductivos de *Opuntia robusta*.

Se muestran las correlaciones de Spearman entre diferentes atributos de los vecindarios reproductivos ($n = 13$) de *Opuntia robusta* durante la floración del 2019 y 2020 en Cadereyta de Montes, Querétaro., México. Las siglas se pueden consultar en la Tabla 2.

6.5 Biomasa floral

6.5.1 *Peso fresco de los componentes de los verticilos florales* – Las flores femeninas presentaron mayor peso fresco (g) en el componente de estigma + estilo con un peso promedio

de 0.72 ± 0.01 ($\bar{x} \pm e.e.$), mientras que las flores masculinas obtuvieron un peso promedio de 0.25 ± 0.009 ($\bar{x} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentan un estigma + estilo significativamente con mayor peso (g) ($t = 26.87$, g.l. = 71.13, $P < 0.001$, $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$) (Figura 22). El pericarpelo de las flores femeninas tuvo un peso promedio de 9.25 ± 0.50 ($\bar{x} \pm e.e.$), mientras que las flores masculinas tuvieron un peso promedio de 7.35 ± 0.47 ($\bar{x} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentaron un pericarpelo significativamente con mayor peso (g) ($t = 2.77$, g.l. = 81.73, $P < 0.001$, $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$) (Figura 22). Al obtener el peso fresco (g) de la flor completa, las flores femeninas tuvieron mayor peso (g) en promedio de 12.56 ± 0.59 ($\bar{x} \pm e.e.$), mientras las flores masculinas tuvieron un peso (g) promedio de 10.02 ± 0.55 ($\bar{x} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentaron mayor peso (g) en comparación con las flores masculinas ($t = 3.14$, g.l. = 81.57, $P = 0.002$, $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$). Las flores de los individuos femeninos fueron las únicas que presentaron ovario con un peso (g) promedio de 0.84 ± 0.07 ($\bar{x} \pm e.e.$). Para ver los datos completos de cada componente floral ver el anexo tabla 6.

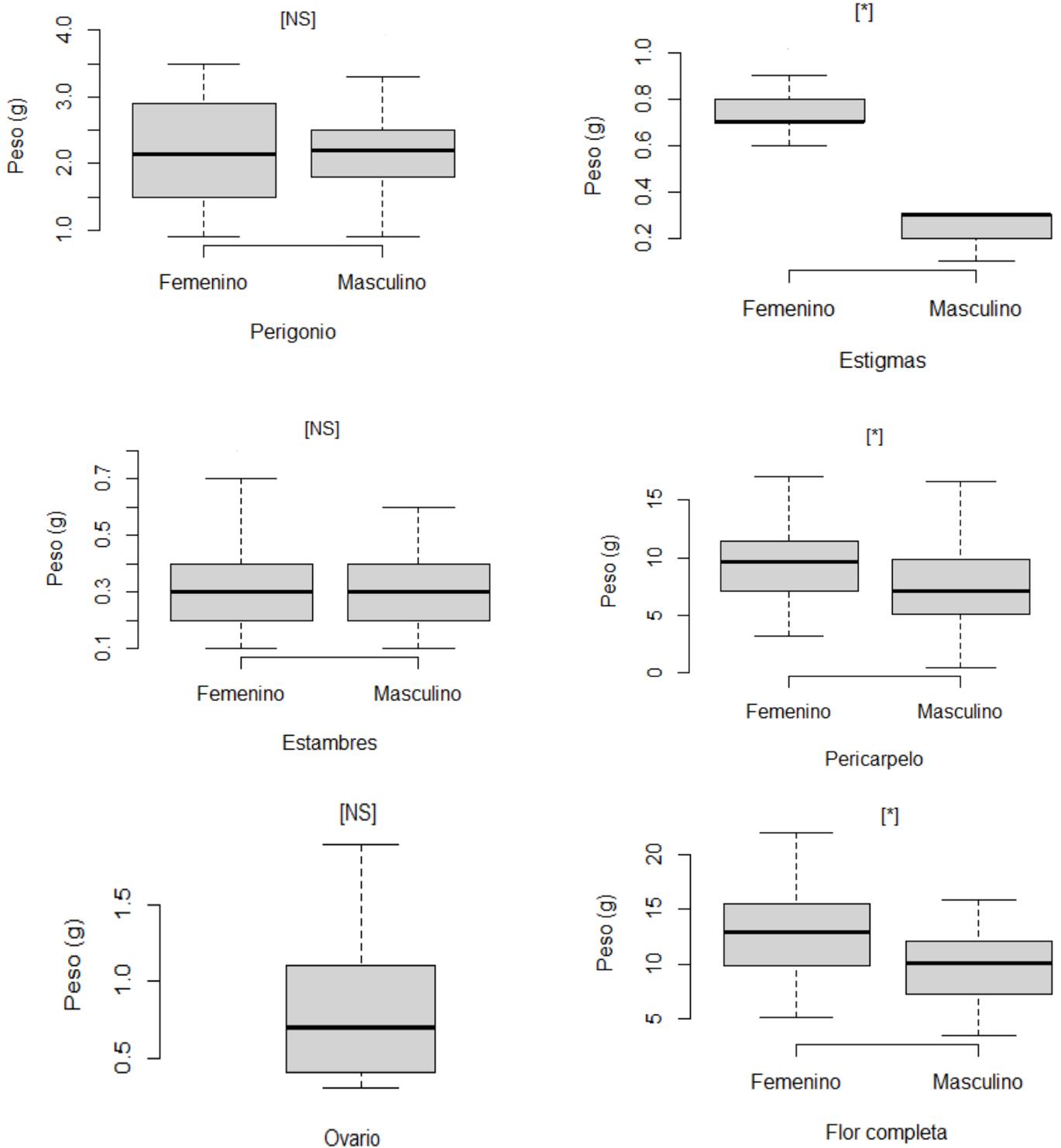


Figura 22. Peso (g) de los diferentes componente florales entre sexo

Gráficas que muestran la distribución del peso fresco (g) de los componentes florales de los individuos femeninos (barras rosas) e individuos masculinos (barras azules). El [*] significa gráfica con diferencia significativa y [NS] gráfica no significativa.

6.5.2 *Peso seco de los componentes de los verticilos florales* -- Las flores femeninas presentaron mayor peso seco (g) en el componente de estigma + estilo con un peso promedio de 0.06 ± 0.002 ($\bar{x} \pm e.e.$), mientras que las flores masculinas obtuvieron un peso (g) promedio de 0.04 ± 0.005 ($\bar{x} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentan un estigma + estilo significativamente con mayor peso (g) ($t = 10.07$, g.l.= 79.82, $P < .001$, $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$) (Figura 23). Los estambres de las flores femeninas tuvieron un peso (g) promedio de 0.43 ± 0.003 ($\bar{x} \pm e.e.$), mientras que las flores masculinas obtuvieron un peso (g) promedio de 0.078 ± 0.007 ($\bar{x} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentaron estambres significativamente con mayor peso (g) ($t = -3.93$, g.l.= 45.65, $P < .001$, $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$) (Figura 23). El peso (g) del pericarpelo de las flores femeninas tuvieron un peso (g) en promedio de 0.42 ± 0.06 ($\bar{x} \pm e.e.$), mientras las flores masculinas tuvieron un peso (g) promedio de 0.67 ± 0.03 ($\bar{x} \pm e.e.$), siendo las flores masculinas las que presentaron mayor peso (g) en comparación con las flores femeninas ($t = -3.53$, g.l.= 61.71, $P < .001$, $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$). Las flores de los individuos femeninos fueron las únicas que presentaron una cámara ovárica y tuvieron un peso seco promedio de 0.10 ± 0.02 ($\bar{x} \pm e.e.$). Para ver los datos completos de cada componente floral ver el anexo Tabla 7.

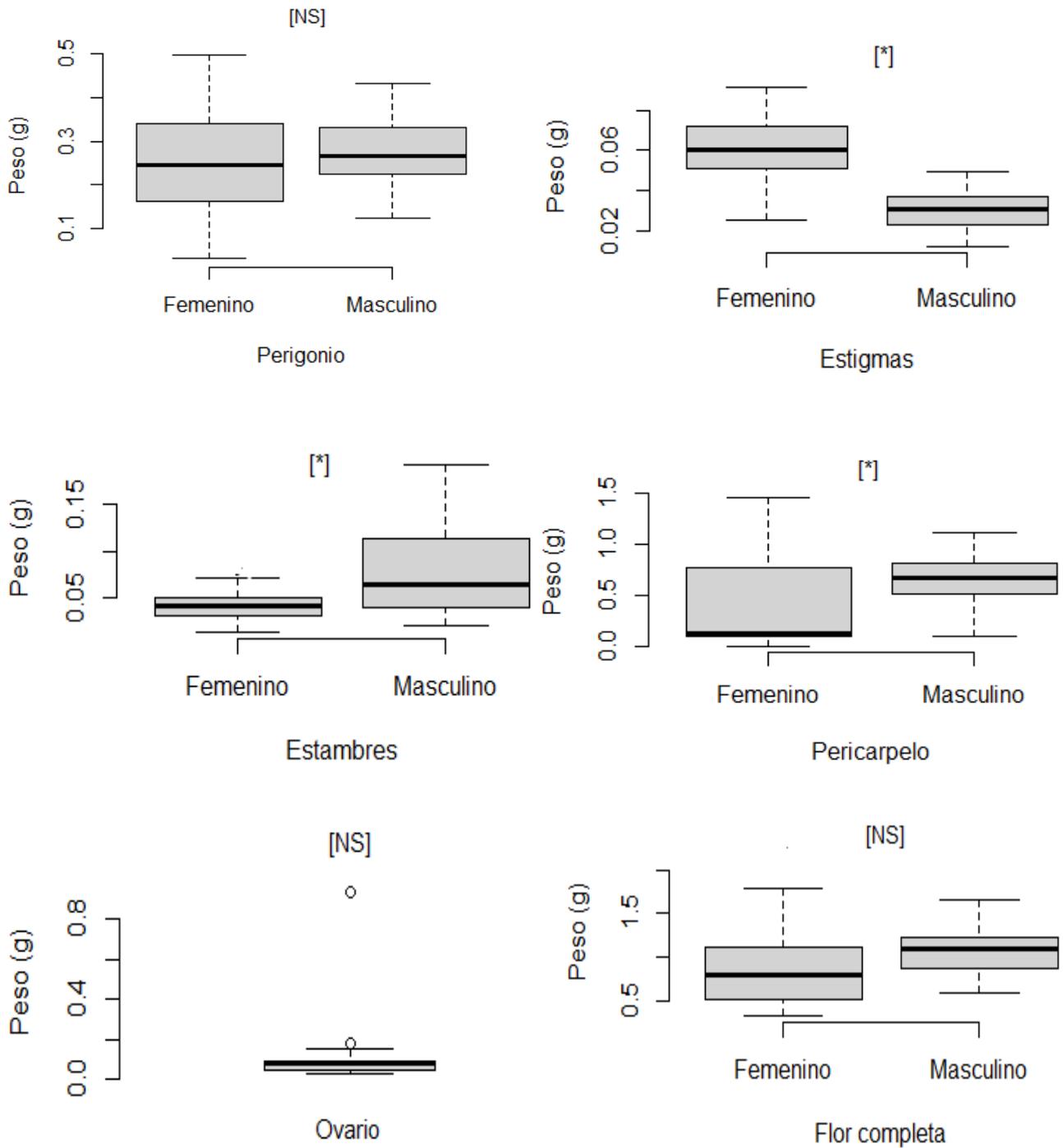


Figura 23. Peso (g) de los diferentes componente florales entre sexo

Gráficas que muestran la distribución del peso seco (g) de los componentes florales de los individuos femeninos (barras rosas) e individuos masculinos (barras azules). El [*] significa gráfica con diferencia significativa y [NS] gráfica no significativa.

6.5.3 *Biomasa floral* -- Las flores femeninas en el componente de perigonio presentaron mayor biomasa (g) en promedio de 0.88 ± 0.005 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras que las flores masculinas presentaron una biomasa (g) promedio de 0.86 ± 0.004 ($\bar{X} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentaron un perigonio significativamente con mayor biomasa (g) ($t = 2.49$, g.l.= 75.37, $P = 0.01$ $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$) (Figura 23). En el estigma + estilo de las flores femeninas tuvieron una biomasa (g) promedio de 0.89 ± 0.002 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras que las flores masculinas tuvieron una biomasa (g) promedio de 0.815 ± 0.959 ($\bar{X} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentan un estigma + estilo significativamente con mayor biomasa (g) ($t = 2.33$, g.l.= 54.73, $P = 0.02$, $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$) (Figura 24). Los estambres de las flores femeninas tuvieron una biomasa (g) promedio de 0.83 ± 0.009 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras que las flores masculinas obtuvieron una biomasa (g) promedio de 0.73 ± 0.015 ($\bar{X} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentaron estambres significativamente con mayor biomasa (g) ($t = 5.91$, g.l.= 66.63, $P < .001$ $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$) (Figura 24). La biomasa (g) del pericarpelo de las flores femeninas fue en promedio de 0.95 ± 0.008 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras que en las flores masculinas fue en promedio de 0.90 ± 0.005 ($\bar{X} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que presentaron mayor biomasa (g) en comparación con las flores masculinas ($t = 5.30$, g.l.= 71.25, $P < .001$ $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$). La biomasa de las flores femeninas tuvo un peso (g) promedio de 0.93 ± 0.006 ($\bar{X} \pm e.e.$), mientras las flores masculinas tuvieron un peso (g) promedio de 0.88 ± 0.008 ($\bar{X} \pm e.e.$), siendo las flores femeninas las que mostraron mayor biomasa (g) en comparación con las flores masculinas ($t = 3.90$, g.l.= 77.38, $P < .001$ $n_{femeninas} = 42$, $n_{masculinas} = 42$). Las flores femeninas fueron las únicas que presentaron cámara ovárica con una biomasa de 0.88 ± 0.017 ($\bar{X} \pm e.e.$). Para ver los datos completos de cada componente floral ver el anexo tabla 8.

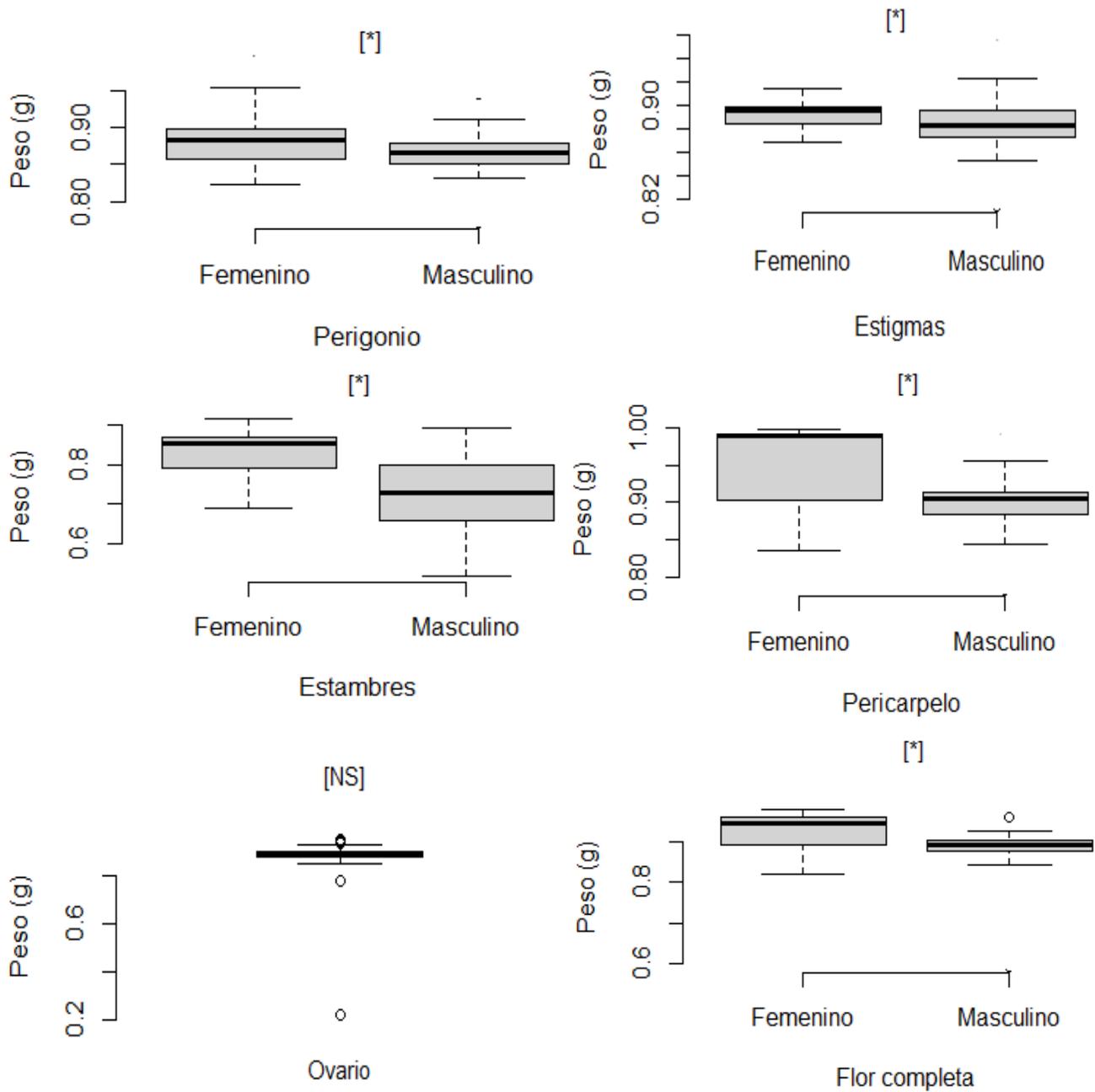


Figura 24. Peso (g) de los diferentes componente florales entre sexo

Gráficas que muestran la distribución de la biomasa (g) de los componentes florales de los individuos femeninos (barras rosas) e individuos masculinos (barras azules). El [*] significa gráfica con diferencia significativa y [NS] gráfica no significativa.

7. DISCUSIÓN

Patrón de distribución espacial

La densidad poblacional de las especies es muy variada, en el municipio de estudio se han reportado densidades de la familia Cactaceae como *Lophophora diffusa* con una densidad de 0.03 individuos/m² (Díaz-Segura, 2013) y específicamente para el género *Opuntia* en la región Llano de Ojuelos ubicada en el Desierto Chihuahuense se reporta para *O. streptacantha* una densidad 0.0595 individuos/m², para *O. robusta* de 0.0138 individuos/m² y para *O. cantabrigiensis* de 0.023 individuos/m² (Muñoz-Urías, *et al.*, 2008), mostrando una mayor densidad la población de *O. robusta* estudiada en el JBCM.

El patrón de distribución espacial que tienen los individuos adultos de una población, está fuertemente influido por el patrón espacial en el que se establecieron es sus estadios juveniles (De Villiers *et al.*, 2001). Y a su vez el establecimiento y supervivencia en los estadios juveniles, es afectada por otros factores como: dispersión de semillas, competencia, herbívora y factores abióticos –temperatura, humedad, luz y radiación- (Krebs, 1985). Por ejemplo, si la capacidad de dispersión de semillas es limitada se afecta el establecimiento de plántulas, generando un patrón espacial agregado en estadios juveniles (Martínez *et al.*, 1994). En el caso de competencia, se ha observado que en especies longevas el patrón espacial cambia de agregado a aleatoria principalmente por competencia intraespecífica (Antos y Parrish, 2002). Mientras que la herbívora en estadios juveniles afecta directamente la supervivencia de los individuos, afectando el patrón espacial, es decir, si se presenta una tasa alta de mortalidad en estadios juveniles agregados, el patrón espacial de la población adulta podría cambiar a aleatoria (Valverde y Zavala-Hurtado, 2006). En cuestiones abióticas, el agua, temperatura y luz son los principales

componentes que afectan la germinación de semillas y establecimiento de plántulas en cactáceas (Dubrovsky 1996; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001).

La población se encuentra distribuida en un patrón espacial agregado. Este tipo de patrón espacial es propio de las cactáceas, dado al complicado proceso de establecimiento de nuevos individuos por las condiciones ambientales adversas en la que habitan, como lluvias escasas, alta temperatura y escasez de agua en el subsuelo (Jordan y Nobel, 1979). Por lo que se propone que el tipo de patrón espacial agregado en cactáceas se debe a la estrategia para contrarrestar los escenarios ambientales adversos, en donde las plántulas se establecen en protegidas en el sistema nodriza-protector (Jordan y Nobel, 1979). De esta manera, los estadios tempranos como semillas y plántulas se ubican y se establecen a pocos metros de distancia de alguna planta adulta (planta nodriza), en incluso rocas. En la familia Cactaceae, este tipo de asociación es común en *Lophophora williamsii* (García-Naranjo y Mandujano, 2010) y en *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Nova, 2010), ya que las plántulas funcionan como plantas C3, siendo vulnerables a la desecación (Martínez-Berjeda y Valverde, 2008). Las plantas nodrizas, producen un efecto benefactor (Larrea-Alcazár y Soriano, 2008) al ser capaces de modificar propiedades microambientales para amortiguar altas temperaturas, favoreciendo la germinación y permitiendo el establecimiento de semillas y plántulas de cactus (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006). Por ejemplo, sistema nodriza-protector influyó de manera directa el patrón espacial agregado en las especies de *Astrophytum ornatum* (Zepeda *et al.*, 2017) y en *Parodia maassii* (Zenteno *et al.*, 2009)

En el Parque Nacional Sierra de Órganos se reportó una interacción de nodricismo entre *Mimosa* y *Opuntia* (Mata-Páez *et al.*, 2016), ya que se encontraron nopales juveniles bajo la

protección de *Mimosa* (Fabaceae). Debido al patrón espacial agregado que se encontró en *Opuntia robusta*, podría estar operando el nodricismo, ya que para sobrevivir en zonas áridas y semiáridas se requieren condiciones ambientales muy particulares (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Drezner y Lazarus, 2008). En contraste al sistema nodriza-protégido, la hipótesis de Janzen (1970) y Connell (1971) propone que los depredadores naturales causarían una tasa de mortalidad alta en las semillas y plántulas establecidas a distancias cercanas de la planta madre, por lo tanto, la sobrevivencia de la descendencia debería aumentar conforme incrementa la distancia de establecimiento desde la planta progenitora. En consecuencia, el patrón espacial agregado podría operar como un atributo no directamente causado por el nodricismo, sino actuar como dos atributos independientes; por ejemplo en *Mammillaria supertexta* se presenta un patrón espacial agregado sin mostrar asociaciones de nodricismo (Avendaño-Calvo, 2007). De esta manera, para explorar estas hipótesis se necesitan estudios de la interacción de nodricismo en *O. robusta* y evaluar si los progenitores o alguna otra planta perenne actúan como planta nodriza-protectora para las plántulas y semillas de esta especie y el nivel en el que estas interacciones determinan el tipo de patrón espacial de la población.

En sistemas clonales, la dispersión de semillas y rametos afectan directamente la estructura espacial de la población (Velasco- García *et al.*, 2016). En cuestión clonal, la dispersión de ramets de *O. robusta* puede influir el patrón espacial agregado, ya que éstos tienen mayor probabilidad de desprenderse y establecerse a pocos metros de la planta madre, y tienen longitud de dispersión limitada en comparación con la dispersión de semillas. (Pan y Price, 2002; Honnay *et al.*, 2006). De esta manera encontramos dos diferentes patrones: 1) agregación de ramets del mismo genet y, 2) agregación de ramets de diferentes genets (Charpentier, 2002; Clark-Tapia *et al.*, 2005). En especies dioicas, un arreglo espacial en el que se agregan los ramets

de un mismo genet puede comprometer el éxito reproductivo de la población, pues la disponibilidad de pareja puede ser una limitante en caso de que los polinizadores viajen distancias cortas (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011). En contraste, la agregación de ramets de un mismo genet resulta favorable en cuestiones reproductivas, pues al aumentar el número de ramets se incrementa el despliegue floral, incentivando la tasa de visitas de polinizadores, que transportan sus genes a otros genets (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011). En la población del área silvestre del JBRC, la distribución espacial de los individuos femeninos y masculinos de *O. robusta* es de tipo agregado, que en caso de que, los polinizadores no realicen de manera adecuada la transferencia de polen desde una planta masculina hacia una femenina se afectaría la reproducción de *O. robusta*, que en casos extremos puede inducir a la población a la extinción. Sin embargo, los resultados indican que el nivel de agregación puede tener un efecto débil en esta población, dado que se forman frutos y semillas con relativo éxito. Y si se observa una relación positiva en el flujo de polen, al aumentar la densidad floral con la densidad de individuos.

Proporción sexual

C. Düsing (ver Edwards 2002) y Fisher (1930) establecieron las bases teóricas para la explicación de la proporción sexual 1:1, donde la inversión de recursos para producir una planta masculina o femenina son iguales. Pero en la mayoría de las especies en su hábitat natural, se encuentran en una proporción diferente a la equilibrada, donde las estimaciones predicen que solo el 29% de las poblaciones presentan una proporción sexual 1:1 (Delph, 1999).

La proporción sexual en plantas dioicas se encuentra influido por factores fisiológicos, por ejemplo las hormonas vegetales (auxina, giberelina y etilino) influyen en la expresión sexual de

especies monoicas y dioicas (Yamasaki *et al.*, 2005). Factores genéticos, como el grado de diferenciación de cromosomas sexuales por ejemplo: i) El sistema activo Y, siendo el cromosoma Y el principal factor que define el sexo en las plantas; ii) el sistema de balance del cromosoma X y autosomas -X:A-, en el que las plantas femeninas son inducidas cuando la proporción es 1:1 o mayor, y las plantas masculinas son inducidas cuando la proporción es 1:2 o menor (Field *et al.*, 2012). Factores reproductivos, por ejemplo si los altos costos para producir una planta femenina son altos, la proporción se encuentra sesgada hacia los individuos masculinos (Lloyd y Webb, 1977) y si la saturación de los estigmas es abundante, la proporción sexual se sesga hacia el sexo femenino (Stehlik *et al.*, 2008). Factores ambientales del hábitat, por ejemplo, la poca cantidad de humedad en el suelo sesga la proporción sexual hacia individuos masculinos, por lo que, en ambientes con menor estrés hídrico encontraremos poblaciones con sesgo hacia el sexo femenino. (Freeman *et al.*, 1976; Freeman *et al.*, 1980; De Jong *et al.*, 1999; Munné-Bosch, 2015).

La proporción sexual de individuos *O. robusta* presenta una proporción sexual 1:1, proporción similar a las especies dioicas *Fucsia parviflora* (Onagraceae), *Virola surinamensis* y *V. koschnyi* (Myristicaceae) (Cuevas *et al.*, 2017; Riba-Hérendez *et al.*, 2014), *Ailanthus altissima* (Simarubaceae) y *Asparagus acutifolius* (Liliaceae) (Rottenberg, 2000). Sin embargo, nuestros resultados difieren de los reportado en Falcón *et al.*, (2016), donde la especie dioica *Morella cerífera* (Myricaceae) presentó una proporción sesgada hacia los individuos masculinos, probablemente por el sistema de polinización -anemofilia-, donde la población tiene que garantizar una gran cantidad de granos de polen para facilitar la fecundación. La proporción sexual es un factor que influye directamente en la adecuación de la población de *O. robusta* ya que se puede presentar una limitante para encontrar pareja potencial si la población se encuentra

sesgada hacia un solo sexo; sin embargo, la población del área silvestre del JBRC se encuentra en una proporción sexual equilibrada 1:1, de esta manera, no se altera la probabilidad de encontrar pareja (Ashman y Morgan, 2004; Carrillo-Angeles *et al.*, 2011). Además, a nivel floral, si se observa claramente una mayor producción de flores masculinas, esto asegura que habrá parejas disponibles y puede estar relacionado con la menor inversión de recursos para la producción de flores masculinas. Puesto que en casi todos los componentes evaluados, la biomasa floral es mayor en las flores femeninas y son las que continúan su desarrollo a frutos y semillas.

Vecindarios reproductivos

Flujo de polen--Las flores de *O. robusta* son unisexuales (Del Castillo y Argueta, 2009) y requieren vectores animales para realizar la polinización, por lo tanto, el movimiento de polen está mediado por el patrón de movimiento y eficiencia de los polinizadores. Con el inicio de la temporada de floración –mediados de marzo a mediados de abril- inicia la fase de reproducción (observación en campo). El flujo de polen dentro de la población de *O. robusta* se presentó en mayor cantidad entre individuos cercanos a la planta focal, de esta manera, el flujo del polen tendrá la oportunidad de fecundar los estigmas receptivos de los individuos femeninos cercanos a las plantas masculinas. Estos resultados son acordes con los reportados en *O. microdasys* (hermafrodita- autoincompatible), donde la mayoría de los granos de polen tienden a quedarse a distancias próximas a la planta focal < 22 m (Cabrera-Manrique 2011). En *Polaskia chichipe* (Cactaceae), la distancia a la que se transportó el polen fue de 42 m \pm 2.7 m ($\bar{X} \pm$ d.s), mostrando una alta variación en la distancia entre los individuos, principalmente a distancias pequeñas (Otero-Arnaiz *et.al.*, 2005). Esto sugiere que, la dispersión de análogos de polen a distancias

próximas a la planta focal puede explicarse con la teoría de forrajeo óptimo, basada en el criterio económico, en el cual los polinizadores tienden a moverse en busca de recompensas entre manchones florales cercanos (Amaya, 2009).

De la misma manera, en un modelo discutido por McDonald y McPherson (2005) nos plantea que la cantidad de polen recibido en los estigmas de las flores es inversamente proporcional a la distancia a la que se encuentra de la planta donadora de polen. Este patrón se repite en nuestro sistema de estudio, donde la mayor cantidad de polen fue depositado a distancias cercanas a la planta focal. Mientras tanto, conforme incrementa la distancia entre la planta focal y las plantas receptoras, la cantidad de los análogos de polen fueron disminuyendo. Este descenso es explicado por Amaya (2009), donde realiza un énfasis en que los granos de polen adheridos al cuerpo de los polinizadores tiende a ser depositado en las visitas inmediatas posterior a la colecta, y entre más visitas florales realice a menor distancia, menor será la cantidad de polen colectado que alcancen las flores de las plantas lejanas a la planta focal.

La metodología de los marcadores en polvo puede estimar de manera imprecisa el alcance del flujo de polen en las especies, principalmente por la diferencia en el tamaño de los granos de polen y las partículas del marcador, la forma de la corola, estambres y estigmas de las flores, forma del cuerpo del polinizador y forma en la que se realiza la polinización (Stockhouse, 1976; Waser y Price, 1982; Waser, 1988; Adler e Irwin., 2005). Por ejemplo en *Delphinium nelsonii* (Rununculaceae) se presentó una subestimación del flujo del polen, debido a la corta distancia que alcanzaron los marcadores en polvo en comparación con la distancia real alcanzada por los granos de polen (Waser, 1988). En *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae) los marcadores en polvos sobreestimaron la distancia real a la que se presenta el flujo de polen dentro de la población (Thomson *et al.*, 1986). En el sitio de estudio Martínez- Ramos (2016) observó que

cuando se satura de gran cantidad las estructuras reproductoras de las flores, los polinizadores bajan la tasa de visitas. No obstante, varios autores han demostrado que el uso de polvos como marcadores de polen es un método confiable, estimando de manera cercana el movimiento del polen dentro de las poblaciones como, en *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae) en donde la estimación del flujo de polen por medio de marcadores en polvo es muy similar a la distancia real del flujo de polen en el sistema natural (Waser y Price, 1982). De esta manera, nuestros resultados solo nos brindan una estimación de la distancia en la que se transportan los granos de polen, sin embargo hace falta investigar con más detalle si la metodología del uso de marcadores en polvos o polen teñido son estimadores similares del flujo de polen de *O. robusta* y si su uso afecta la conducta de los visitantes florales en el sitio de estudio.

Tamaño de los vecindarios reproductivos-- Con base en las distancias determinadas en el flujo de polen, se estableció el área espacial del vecindario reproductivo, pues nos estiman el área en la que se está efectuando el movimiento pre-cigótico de genes. El tamaño de los vecindarios reproductivos puede estar influido por el despliegue floral, características y recompensas florales, así como los patrones de distribución espacial y temporal de las flores (Bawa 1980; Bawa y Beach 1981). En nuestro estudio, los análogos de polen se transportaron en radios de poca longitud hasta radios de mayor longitud desde la planta focal, mostrando una gran diversidad en el tamaño de los vecindarios reproductivos de *O. robusta*. Los diferentes tamaños de los vecindarios reproductivos puede explicarse con la variabilidad de los escenarios al que se enfrentan el polinizador día a día, debido al cambio en la oferta floral conforme avanzan las estaciones del año y con las variaciones en la anthesis floral durante el día, generando variedad en la disponibilidad de recompensas y por ende, variabilidad en los tamaños de los vecindarios reproductivos (Amaya, 2009).

El tipo de polinizador es otro factor que afecta directamente el área del vecindario reproductivo. En *Opuntia tomentosa* se reportan como polinizadores a los himenópteros, coleópteros, lepidópteros y colibríes, siendo los principales las abejas (Mandujano *et al.*, 2014), cuyo listado es similar en *O. robusta* (Bravo-Correa, 2021). Por ejemplo, las abejas solitarias o eusociales forrajean una planta particular por largos periodos de tiempo, por el contrario, las abejas de mayor tamaño y aves forrajean a distancias más grandes, moviéndose entre las plantas (Bawa, 1980). Schmitt (1980) evaluó el comportamiento de forrajeo y dispersión de polen por abejorros y mariposas en las especies vegetales *Silene amplexans*, *S. crassulus* y *S. integerrimus*, de la familia a la familia Caryophyllaceae. Los resultados determinaron que las especies de abejorros tienden a realizar la actividad de forrajeo a distancias cercanas de la plana focal < 1 m determinando vecindarios reproductivos pequeños, mientras que las mariposas forrajean a mayor distancia alcanzando los 50 m, estableciendo vecindarios reproductivos de mayor tamaño.

La determinación de los tamaños de los vecindarios reproductivos nos brindan información sobre el tipo de cruce, en los de menor tamaño se facilita la geitonogamia, mientras que en los vecindarios reproductivos de mayor tamaño se incrementa la probabilidad de entrecruza, facilitando la reproducción entre plantas masculinas y femeninas, favoreciendo la adecuación de especies dioicas (Orians, 1997), como la población de *O. robusta* en estudio.

Despliegue floral, densidad floral y distancia de forrajeo— La teoría de forrajeo óptimo establece que los polinizadores buscarán recompensas en unidades florales cercanas de modo que, el tiempo de vuelo no conlleve grandes costos energéticos que superen los recursos obtenidos (Pike, 1978). La visita a una planta se ve afectada por factores abióticos y bióticos (e.g. microclima, densidad floral y despliegue floral) (Thomson, 1981). De esta manera las

plantas con mayor despliegue y densidad floral frecuentemente reciben mayor visita por parte de los polinizadores, por lo que se espera que el área de los vecindarios reproductivos sean de menor tamaño conforme incrementa el despliegue floral (Makino y Sakai, 2007). Nuestros resultados son acorde con lo esperado pues entre mayor densidad floral menor es el tamaño de los vecindarios reproductivos. Esto puede deberse a la fenología de *O. robusta*, pues es la primera en iniciar la fase de floración y conforme avanza la temporada comienza la floración de las demás especies en el sitio de estudio (*Opuntia cantabrigiensis*, *O. tomentosa*, *O. streptacantha*, y *Cylindropuntia imbricata*), de esta manera el tamaño geográfico de los vecindarios reproductivos y distancia de forrajeo de los polinizadores se puede ver afectado. *O. robusta* es la especie que presenta menor densidad floral -20.83%- en el sitio de estudio en comparación con otras especies presentes con floración sincrónica – *Opuntia catabrigiensis*, *O. tomentosa*, *O. streptacantha*, *C. imbricata*- (Martínez-Ramos 2016), de esta forma, los polinizadores se concentran en visitar las especies con mayor densidad floral o bien a las flores disponibles, incrementando la distancia de vuelo –tamaño de los vecindarios reproductivos- en busca de recompensas de las flores de *O. robusta*. La preferencia por mayor despliegue y densidad floral por parte de los polinizadores esta reportado en *S. virginica* (Caryophyllaceae), donde los individuos con mayor despliegue y densidad floral recibieron mayor tasa de visitas, trasladándose a distancias cortas entre estos parches (Dudash et al., 2011), resultados similares en la población de *O. robusta* en estudio. El tamaño de los vecindarios es un atributo variable que es función de la disponibilidad y la ubicación espacial y temporal de los recursos florales.

Despliegue floral por sexo-- En nuestro estudio, las plantas masculinas de *O. robusta* presentaron mayor número de flores durante la temporada de floración, en comparación con las

plantas femeninas. Estos resultados concuerdan con el trabajo de Fernández-Otárola (2013), donde se obtuvo mayor número de flores en las plantas masculinas que en las femeninas en *Virola gardneri* y *V. bicuhyba* (Myristicaceae), mismos resultados en la especie *Fuchsia obconica* y *F. parviflora* (Onagraceae) (Álvarez y Cuevas, 2014). Sin embargo, nuestros resultados difieren a los reportados en *Ceratonia siliqua* (Fabaceae), donde se presentó mayor número de inflorescencia en los individuos femeninos que en los masculinos (Ortíz *et al.*, 1996).

Los individuos masculinos de *O. robusta* producen en promedio mayor número de flores, probablemente por la competencia intrasexual para encontrar pareja e incrementar las probabilidades de contribución genética a la población mediante la donación de granos de polen (Barret y Hough, 2013). Se ha hipotetizado que la estrategia de incrementar el número de flores masculinas permite disminuir la importancia de polen como limitante, pues al aumentar el número de flores masculinas se incrementa la disponibilidad de polen (Bawa 1980; Bawa y Beach 1981). No obstante, la presencia de mayor despliegue floral en especies hermafroditas y moniocas, puede generar un incremento en la frecuencia de cruzas geitonogámicas ya que, los polinizadores visitan con mayor frecuencia el conjuntos de flores que se encuentran cercanas entre sí (Mitchell y Diggle, 2005). En los sistemas dioicos si ocurre mayor visita de polinizadores a un solo morfo o sexo (i.e. masculinas) puede provocar interferencias en el transporte de polen a los individuos femeninos (Vamosi *et al.*, 2006). Aunque la transferencia de polen de plantas masculinas a femeninas en *O. robusta* es evidente, y esto conlleva a la formación de frutos y semillas de forma exitosa, en el sitio de estudio sí se observaron altas frecuencias en las transferencias de polen entre todas las combinaciones sexuales, y hubo una gran frecuencia de cruzas de desperdicio de polen, por lo que se puede sostener que ocurre la transferencia de polen de tipo geitonogamia en parches del mismo sexo, entre ramets a diferentes

distancias. Este patrón se reporta en una población dioica de *Sagittaria latifolia* (Alismataceae), en donde además, los polinizadores mostraron una preferencia por individuos masculinos que presentaron mayor despliegue floral en comparación los individuos femeninos (Vamosi *et al.*, 2006). Sin embargo, para reducir la frecuencia de las cruzas geitonogámicas, las poblaciones incrementan el tamaño y densidad poblacional. De esta manera, los polinizadores tienen mayor probabilidad de transportar los granos de polen a plantas femeninas de diferente genotipo y así aumentar las posibilidades de reproducción y mejorar la adecuación de la población. (Harder y Barret, 1995; Snow *et al.*, 1996), es posible que esta sea la estrategia de *O. robusta*.

Destino del polen— La importancia que tiene la efectividad del polinizador –suficiente saturación de polen en los estigmas receptivos y del polen adecuado- radica en los efectos en la adecuación de la población en términos de la producción de semillas (Siriani-Oliveira *et al.*, 2018). Durante la actividad de forrajeo de los polinizadores, los granos de polen colectados deben ser depositados en los estigmas receptivos compatibles de las flores femeninas, de la misma especie. En especies dioicas, esta premisa es de suma importancia, pues no todos los granos removidos de las anteras son depositados en los estigmas receptivos y resulta un desperdicio de polen para la planta (Vamosi *et al.*, 2006; Parker *et al.*, 2016). Harder (2000) menciona cuatro destinos del polen producido por las flores hermafroditas: 1) el polen se puede mantener en la unidad floral que lo produjo; 2) el polen se pierde durante el transporte de los polinizadores; 3) el polen es depositado en los estigmas de la misma unidad floral –y; 4) el polen es transportado a otras flores de diferentes individuos. En este contexto y considerando que la población de *O. robusta* es dioica y, por ende, sus flores son unisexuales, el destino de polen depositado en los estigmas de la misma unidad floral es factible porque presentan un estigma

reducido pero se desperdiciará, porque no resultará en la formación de un fruto dado que no tienen cámara ovárica ni óvulos, y solo existe una forma en la que la fecundación puede ser exitosa: que los polinizadores visiten individuos femeninos en visitas inmediatas posteriores a la colecta de polen de las flores estaminadas. Los polinizadores de *O. robusta* no presentan preferencias por visitar primero las flores masculinas y después las femeninas (patrón ideal), por lo tanto, los polinizadores no presentan preferencias al visitar una flor femenina o masculina. Este patrón es similar en los cultivos de *Helianthus* (hermafrodita), donde las abejas se posaron sobre los estambres para colectar polen de una flor y enseguida su próxima parada es en los estigmas de una flor diferente, efectuando la cruce correcta para la reproducción de la planta (Parker, 1981).

En estudios que evalúan la interacción planta-polinizador de la familia Cactaceae, se reporta que las abejas oligolécticas –especies que se alimentan de una familia o género de plantas- presentan cierto grado de especialización con las características florales de las plantas que visitan (Cerceau *et al.*, 2019), siendo una interacción mutualista de gran importancia para la formación de frutos y semillas (Herrera, 1987). En nuestro estudio no se determinaron los polinizadores de *O. robusta*, pero en un estudio previo, se reportan nueve morfoespecies de la superfamilia Apoidea: *Apis mellifera*, *Ashmeadiella opuntiae*, *Augochlora* sp., *Augochlorella* sp., *Bombus* sp., *Ceratina* sp., *Diadasia* sp., *Lasioglossum* sp. y *Mellisodes* sp.; escarabajos como *Euphoria basalis*; una especie de lepidóptero y una especie de colibrí (Bravo-Correa, 2021). Charlesworth en 1993 propone que en especies dioicas con polinización biótica los polinizadores pueden percibir diferencias en las recompensas florales, principalmente en néctar y polen e incluso fragancia. Estas características florales podrían intervenir en el comportamiento de los polinizadores de *O. robusta* al mostrar preferencia por recompensas de flores masculinas o

femeninas, en nuestros resultados los polinizadores visitan, en su mayoría, primero las plantas masculinas y después las plantas femeninas, probablemente por la capacidad cognitiva y aprendizaje de los polinizadores (Amaya, 2009).

Carlson en el 2008 evaluó la cantidad de néctar y polen en la especie protándrica *Chrysothemis friedrichsthaliana* (Generiaceae), encontrando que las flores presentaron mayor tasa de visitas cuando las recompensas florales se encontraban en mayor cantidad. En la población dioica de *O. robusta* se reporta que las flores femeninas son las que producen mayor cantidad de néctar en comparación con las masculinas, mientras que las flores masculinas son las únicas que producen polen (Bravo-Correa, 2021). Considerando el mayor despliegue floral y polen exclusivamente en las flores masculinas, los polinizadores tienden a sesgar sus visitas a este sexo, por lo tanto, los individuos femeninos producen mayor volumen de néctar para compensar la ausencia de polen y aumentar su atractivo floral y recibir visitas de polinizadores (Gehring *et al.*, 2004).

Se propone que las recompensas florales de las especies dioicas se deberían repartir de manera equitativa 50% y 50% entre ambos sexos para no comprometer la fecundación de las flores femeninas (Aguirre *et al.*, 2009), es decir, que si las flores masculinas son las que presentan mayor cantidad de granos de polen, las flores femeninas contienen mayor volumen de néctar. De esta manera, nuestro sistema de estudio al presentar mayor despliegue floral y polen como recompensa floral exclusivamente en los individuos masculinos, parece incentivar la primera visita por parte del polinizador y después en busca de néctar los polinizadores realizan la visita a los individuos femeninos, facilitando el transporte de los granos de polen hacia los estigmas receptivos. Bravo-Correa (2021) propone un sistema de polinización por mimetismo floral en *O. robusta*, porque las flores femeninas son similares morfológicamente a una flor

masculina con las anteras vacías, pero sugiere que la preferencia de los visitantes por las flores masculinas le confiere una mayor relevancia a la recompensa que representa el polen. En este escenario, la gran cantidad de flores masculinas en mezcla con flores femeninas, atrae a los visitantes florales y posiblemente incrementa la oportunidad de visitas a las flores femeninas.

Efecto del vecindario reproductivo en la adecuación de la población de *O. robusta*

El éxito de un ciclo de vida en la reproducción sexual de las plantas es producir la mayor cantidad de vástagos, semillas y plántulas, que se traduce en adecuación óptima de la población (Trewavas, 2009). El número de descendientes que una planta puede producir depende de una variedad de factores que van desde las características de la planta durante su historia de vida hasta el éxito de la progenie después de que se convierten en individuos independientes (Lloyd, 1979).

La característica sésil de las plantas imposibilita la capacidad de buscar pareja para efectuar la reproducción, por lo que son dependientes de los procesos de polinización mediados por vectores, sin embargo, las plantas tienen poco control sobre el comportamiento de los polinizadores y el tipo de discriminación entre parejas potenciales, resultando en un complejo proceso de distribución de gametos (Lloyd, 1979). La adecuación de las especies dioicas depende de la cantidad de semillas producidas por las plantas femeninas y la cantidad de polen donado para entrecruza de las plantas masculinas (Sutherland y Delph, 1984). En el presente trabajo, la población de *O. robusta* produjo gran cantidad de semillas por fruto y planta, las cuales son resultado de entrecruza.

Considerando las características planteadas en el presente trabajo que podrían afectar la adecuación de la población en los vecindarios reproductivos, no se observó ningún efecto

significativo positivo o negativo en la cantidad de semillas, pero si dos tendencias. La primera, radica en el incremento de semillas conforme aumenta la cantidad de plantas masculinas en los vecindarios reproductivos. Esta tendencia es acorde a lo planteado en la literatura, la cual propone que en especies dioicas, la proporción sexual de plantas masculinas debe ser mayor a la proporción de plantas femeninas, para que no exista una limitante de polen disponible para entrecruza (Widén y Widén, 1990). Esta premisa se ha documentado en *Pistacia lentiscus* (Anarcadiaceae), donde en 1981 se produjo mayor cantidad de semillas viables conforme aumentaba el número de individuos masculinos circundantes a la planta femenina, sin embargo en 1982 este patrón no fue significativo pero si muestra una tendencia (Jordano, 1988), resultado similar a los nuestros con *O. robusta*. La disponibilidad de parejas y el despliegue floral son factores muy importantes que afectan el éxito reproductivo de las plantas, en plantas con sistemas de autoincompatibilidad también se reporta este patrón, los individuos de *Ferocactus robustus* incrementan la producción de frutos y semillas conforme aumenta el número de flores en el vecindario y la densidad de plantas reproductivas genéticamente distintas (Carrillo-Ángeles *et al.*, 2011).

La segunda tendencia en afectar la cantidad de semillas de *O. robusta* radica en la disminución de semillas conforme incrementa la proporción de flores con marcadores en polvo. Nuestros resultados son similares a los de *Stenocereus eruca*, donde se produjo una baja cantidad de semillas cuando el flujo de polen fue determinado con marcadores en polvo –fluorescentes- (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004), probablemente por la saturación del estigma con marcadores en polvo, afectado de manera negativa la fecundación de los óvulos (Waser, 1988; Martínez-Ramos, 2016). Finalmente, hay que señalar que se observó una variación muy importante en todas las variables evaluadas en los vecindarios reproductivos, y no se puede

descartar que el bajo tamaño de muestra obtenido en este trabajo enmascare los efectos del vecindario reproductivo.

Biomasa floral

Teóricamente, las especies dioicas deben asignar los recursos destinados a la reproducción –recursos florales- de manera en la que no se afecten la tasa de visitas entre las plantas masculinas y femeninas (Lloyd y Webb, 1977). No obstante, la teoría de mayor asignación de recursos en las plantas femeninas a la fase reproductiva –flores y frutos- está ampliamente aceptada, sin embargo, esta idea se ha ido modificando conforme se realizan estudios con un enfoque al esfuerzo reproductivo (Freeman *et al.*, 1976). Al considerar la biomasa floral como estimador de asignación de recursos, nuestros resultados concuerdan con los reportados en *Rumex acetosella* (Polygonaceae), donde el esfuerzo reproductivo fue mayor en las plantas femeninas en comparación con las masculinas (Putwain y Harder, 1972). Resultados similares en *Silene alba* (Caryophyllaceae), donde el peso de las flores femeninas superó el peso de las flores masculinas, en *S. alba* el ovario proporcionó el 27% de peso seco floral total y la corola y cáliz también representaron una proporción importante en el peso seco floral (Groos y Soule, 1981). En especies tropicales dioicas se reportó que el tamaño de flores y volumen de néctar fue mayor en flores femeninas que en las masculinas para compensar la ausencia de polen en las flores femeninas (Bawa y Opler, 1975). Por otro lado, nuestros resultados difieren de los reportados en *Rubus chamaemorus* (Rosaceae), en los que la biomasa de las flores masculinas fueron mayores que en las flores femeninas (Agren, 1988). Thompson y Steward (1981), sugieren que los estudios de asignación de recursos a la reproducción en especies dioicas no se enfoquen únicamente en la biomasa floral, sino que los estudios de esfuerzo reproductivo entre sexos deben tener un espectro más amplio. Ellos proponen que la

asignación de nutrientes y minerales es un estimador del esfuerzo reproductivo, pues las estructuras reproductoras requieren nutrientes y minerales para el crecimiento. En *Senecio sylvaticus* (Asteraceae) y *Chamaenerion angustifolium* (Onagraceae), la asignación de nutrientes minerales a los tejidos reproductivos incrementó con el aumento del nivel de nutrientes (van Andel y Vera, 1977). También han evaluado que la biomasa de las estructuras vegetativas (i.e. hojas y raíz) y recursos asignados a la supervivencia es mayor en plantas masculinas en comparación con plantas femeninas, debido a que las plantas femeninas asignan mayor cantidad de recursos a la fase reproductiva, disminuyendo los recursos disponibles para las demás necesidades (Lloyd y Webb, 1977; Bawa y Opler, 1975; Groos y Soule, 1981; Agren, 1988). Nuestros resultados sugieren que las plantas femeninas invierten mayor cantidad de energía (biomasa) a las estructuras florales en comparación con las plantas masculinas, esta asignación de recursos a las flores podría ser para atraer la mayor cantidad de polinizadores y sus óvulos sean fecundados y así su éxito reproductivo no se vea afectado (Sutherland y Delph, 1984). Otra posibilidad, es que la mayor inversión a las flores femeninas se relacione con el desarrollo de los frutos y semillas, una estructura con grandes recursos podría reducir los requerimientos energéticos de las fases del desarrollo y maduración de frutos y semillas.

8. CONCLUSIONES

Las conclusiones emanadas del presente trabajo de investigación son las siguientes:

1. La distribución espacial de la población de *Opuntia robusta* es de tipo agregada, patrón común en la familia Cactaceae y plantas clonales.
2. La proporción sexual de los individuos en la población de *Opuntia robusta* se encuentra en una razón de 1:1, pero es sesgada a masculino a nivel de flor, por ello, no se observó una limitante de parejas y no se compromete la reproducción.
3. El flujo de polen se concentra principalmente en plantas cercanas a la donadora de polen, por lo que las primeras visitas después de la colección de polen son de suma importancia.
4. El destino del polen tuvo una mayor frecuencia en el movimiento de los polinizadores desde una planta masculina hacia una planta femenina. Aunque hay una proporción elevada de desperdicio de polen.
5. El área de los vecindarios reproductivos es variable desde los 0 m hasta los 330 m de radio. Está influido por la disponibilidad de flores y la densidad de plantas reproductivas, independientemente de su sexo.
6. Hay una tendencia del efecto de la proporción de flores masculinas y teñidas con análogos de polen y los vecindarios reproductivos con el *fruit-set* y *seed-set*.
7. Las plantas femeninas son las que invierten mayor cantidad de recursos a la masa de las unidades florales.
8. Las plantas masculinas producen mayor despliegue floral en comparación con las flores femeninas.

Literatura citada

- Adler, L.S. e Irwin, R.E. 2005. Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: Experiments with pollen and fluorescent dye. *Annals of Botany* 97: 141-150.
- Agren, J. 1988. Sexual differences in biomass and nutrient allocation in the dioecious *Rubus chamaemorus*. *Ecology* 69(4): 962-973.
- Aguirre, A., Vallejo-Marin, M., Piedra-Malagón, E., Cruz-Ortega, R y Dirzo, R. 2009. Morphological variation in the flowers of *Jacaranda mexicana* DC. (Caricaceae), a subdioecious tree. *Plant Biology*, 11: 417-424.
- Alberti, G. 2022. Chi-Square and G-Square Test of Independence, Residual Analysis and Measures of Categorical Association.
- Álvarez, A, Pérez, M.Á. y Cuevas, E. 2014. Efecto de la fragmentación del hábitat en el éxito reproductivo de *Fuchsia parviflora*, una especie dioica. *Biológicas* 16(1):30-32.
- Amaya, M. 2009. Memoria y aprendizaje en la escogencia floral de las abejas. *Acta biológica colombiana* 14(2): 125-135.
- Anderson, E. 2001. The Cactus Family. Timber Press Inc., Portland, Oregon.
- Antos, J.A. y Parrish, R. 2002. Structure and dynamics of nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia*, 130: 126-135.
- Aphalo, P.J., Slowikowski, K. y Mouksassi. 2021. “ggmisc: Miscellaneous Extensions to ‘ggplot2’”.
- Arathi, H.S., Ganeshiah, K.N., Uma-Shaanker, R. y Hegde, S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, 86(5): 659-662.

- Ashman T.L. 2009. Sniffing out patterns of sexual dimorphism in floral scent. *Functional Ecology*, 23: 852-862.
- Ashman T.L y Morgan, M.T. 2004. Explaining phenotypic selection on plant attractive characters : Male function, gender balance or ecological context?. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 227. 553-559
- Avendaño-Calvo, T. de J. 2007. *Dinámica poblacional de Mammillaria supertexta Mart. ex Pfeiff. en el valle de Cuicatlán, Oaxaca, México*. (Tesis de posgrado). Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca, México.
- Back, A.J., Kron, P. y Stewart, S.C. 1996. Phenological regulation of opportunities for within-inflorescence geitonogamy in the clonal species, *Iris versicolor* (Iridaceae). *American Journal of Botany*, 83: 1033-1041. .
- Baker, H.G. 1947. Biological flora of the British Isles. *Melandium* (Roehling em.) Fries, *M. album* (Mill.) Garcke and *M. dioicum* (L. emend.). *Journal of Ecology*, 35: 271-292.
- Banziger, M., Edmeades, G. y Bolaños, J. 1997. Relación entre el peso fresco y el peso seco del rastrojo del maíz en diferentes estados fenológicos del cultivo. *Agronomía Mesoamericana* 8(1): 20-25.
- Barret, S. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3:237-284.
- Barret, S. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of The Royal Biological. Sciences Biological Sciences*, 358: 991-1004.
- Barrett, S. y Hough, J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 64(1): 67–82.

- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:15-39.
- Bawa, K.S y Beach, J. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 67: 254-274.
- Bawa, K. S. y Opler, P. 1975. Dioecism in Tropical Forest Trees. *Evolution*, 29(1): 167-179.
- Bawa, K.S. y Webb, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71(5): 736-751.
- Bravo-Correa, M. P. 2021. Efecto del dioicismo en la fenología y 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., Sánchez-Mejorada H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Cabrera-Manrique, V. 2011. Características espaciales que afectan la dispersión de polen en *Opuntia Microdasys* (Lehm.) Pfeiff. (Cactaceae). Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Carrillo-Angeles, I. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de posgrado. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Carrillo-Ángeles, I., Mandujano, M.C. y Golubov, J. 2011. Influences of the genetic neighborhood on ramet reproductive success in a clonal desert cactus. *Population Ecology*, 53:449–458.
- Carroll, S.B. y Delph, L.F. 1996. The effect of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 157: 289-301.
- Carlson, J.E. 2008. Hummingbird responses to gender-biased nectar production: are nectar biased maintained by natural or sexual selection? *Proceeding of The Royal Society*, 275: 1717-1726.
- Castillo-Alva, J. 2012. Determinación de la proporción sexual y su relación con la hora pico de desove de la anchoveta *engraulis ringes* (Jenyns, 1842) durante el periodo 2000-2009 en la región norte-centro del Perú. Tesis de pregrado. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.
- Castro, S. y Loureiro, J. 2014. El papel de la reproducción en el origen y la evolución de las plantas poliploides. *Ecosistemas* 23(3): 67-77.
- Cerceau, I., Siriani-Oliveira, S., Dutra, A.L., Oliveria, R. y Schlindwein, C. 2019. The cost of fidelity: foraging oligolectic bees gather huge amounts of pollen in a high specialized cactus-pollinator association. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128: 30-43.
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators. *American Naturalist*, 141: 481-490.
- Charpentier, A. 2002. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology*, 15: 521-530.

- Chirinos, D., Geraud, F., Marín, M., Rivero, G., Vergara, J., Moyeda, J., Mármol, L. y Atencio, L. 1993. Desarrollo de la planta de tomate *Lycopersicon esculentum* Miller, cv Río Grande, en la zona del río Limón del estado de Zulia, Venezuela. I. Altura de la planta, peso fresco, peso seco, número de ramificaciones, hojas, flores y frutos. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Zulia*, 10: 311-324.
- Clark-Tapia, R. y Molina-Freaner, F. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematic and Evolution*, 247: 155-164.
- Clark-Tapia, R., Alfonso-Corrado, C., Eguiarte, E. y Molina-Freaner, F. 2005. Clonal diversity y distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of the Sonora desert. *American Journal of Botany* 92(2): 272-278.
- Cocucci, A. 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a las angiospermas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 19(2): 75-81.
- Cocucci, A. y Hunziker, A.T. 1976. Los ciclo biológicos en el Reino Vegetal (2^{da} ed.) Academia Nacional de Ciencias Cordoba .República de Argentina.
- Collado-Alvarado, K.A. 2018. Estrategias de forrajeo de polen de la abeja nativa *Manuelia postica* (Xylocopinae: Manueliin) e implicancias en su potencial inversión parental en reproducción. Tesis de posgrado. Universidad de Chile, Chile.
- CONCYTEQ. 2019. *Documento sin título*. Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”. Recuperado en: <http://www.concyteq.edu.mx/JB/colecciones.html>

- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Den Boer, P.J. y Gradwell, G. (eds), *Dynamics of populations*. PUDOC, pp: 298-312.
- Correa, J.C., Iral, R. y Rojas, L. 2006. Estudio de potencia de pruebas de homogeneidad de varianza. *Revista Colombiana de Estadística*, 29(1), 57-76.
- Crawley, M. 1993. *GLIM for Ecologist*. Oxford University Press. 379p.
- Crepet, W. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. in Real, L. (Ed.) *Academic Press*. Orlando, Florida, USA.
- Cruden, R.W. 1977. Polen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. *Evolution*, 31: 32-46.
- Cuevas, E., Pérez, M.Á y Sevillano, L. 2017. Population size, sex-ratio, and sexual dimorphisms in *Fuchsia parviflora* (Onagraceae) an endemic dioecious shrub. *Botanical Sciences*, 95(3): 401-408.
- Del Castillo, R. F. 1999. Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. In: J.R. Aguirre Rivera, y J.A.(eds.) *El Nopal*. Memoria VIII Congreso Nacional y VI Internacional sobre conocimiento y aprovechamiento del nopal. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, SLP, México. pp. 360 - 389.
- Del Castillo, R. y Argueta, S. 2009. Reproductive implications of combined and separated sexes in trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 96(6): 1148-1158.
- Del Castillo, R. y Argueta, S. 2018. On the possible role of non-reproductive traits for the evolution of unisexuality: Life-history variation among males, females, and hermaphrodites in *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Ecology and Evolution*, 8: 6988–7001.

- De Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L. y Rademaker, M.C.J. 1999. How geitonogamous selfing affects sex allocation in hermaphrodite plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 166-176.
- De Jong, T.J., Waser, N.W., Price, M.V. y Ring, R.M. 1992. Plant size, geitonogamy and seed set in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, 89: 310-315.
- De Villiers, A.J., Van Rooyen, M.W y Theron, G.K. 2001. The role of facilitation in seedlings recruitment and survival patterns in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environment*, 49: 809-821.
- Del Castillo, R. y Gonzáles-Espinosa, M. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual en *Opuntia robusta*. (Cactaceae). *Agrociencia*, 71: 185-196.
- Delph, L.F. 1999. Sexual dimorphism in life history. In Geber, M.A., Dawson, T.E., Delph, L.F (Eds.) *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Berlin, Alemania, pp. 33-60.
- Delph, L.F., Galloway, L.F. y Stanton, M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. *American Naturalist*, 148: 299-310.
- Delph, L.F., Gehring, J.L., Arntz, A.M., Levri, M. y Frey, F.M. 2005. Genetic correlations with floral display lead to sexual dimorphism in the cost of reproduction. *American Naturalist*, 166: S31-S41.
- Devore, J.L. 2008. *Probabilidad y estadísticas para ingenierías y ciencias*. Cengage Learning Editores.
- Díaz, L. y Cocucci, A. 2003. Funcional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology*, 5: 531-539.

- Díaz-Segura, O. 2013. Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* “Peyote” (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de posgrado. Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Dubrovsky, J.G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, 83: 624-632.
- Dudash, M.R., Hassler, C., Stevens, P.M. y Fenster, C.B. 2011. Experimental floral and inflorescence trait manipulations affect pollinator preference and function in a hummingbird-pollinated plant. *American Journal of Botany*, 98(2): 275-282.
- Eckert CG. 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology*, 81: 532-542.
- Frankel, R. y Galun, E. 2012. *Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding*. Springer Science y Business Media, 284 pp.
- Ferguson, D.J. 1989. Revision of U.S members of the *Echinocereus triglochidiatus* group. *Cactus and Succulent Journal*, 61(217-224).
- Fernandes, J., Lacerda, M., Matias, R., Furtado, M., de Souza, A., Consolaro, H. y Garcia, V. 2018. Towards a unified terminology for angiosperm reproductive system. *Acta Botanica Brasilica*, 32(3): 329-348.
- Field, D.L., Pickup, M. y Barret, S. 2012. Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants. *Evolution* 67, 661-672.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, London.
- Freeman, D.C., Klikoff, L.G. y Harper K.T. 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193: 597-599.

- Freeman, D.C., Harper, K.T. y Ostler, W.K. 1980. Ecology of Plant Dioecy in the Intermountain Region of Western North America y California. *Oecologia* (Berl.), 44: 410-417.
- Edwards, A.W.F. 2000. Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theoretical Population Biology*, 58, 255-257.
- Eguiarte, L., Núñez-Farfán, J., Domínguez, C. y Cordero, C. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. Ciencias n° especial.
- Ellstrand, N. C. 1992. Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos* 63: 77-86.
- Eriksson, O. y Bremer, B. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms and diversification rates in angiospermas families. *Evolution*, 46: 258-266.
- Falcón, B., Martínez, A. y de Vales, D. 2016. Estructura y dimorfismo sexual vegetativo en una población de *Morella cerífera* (Myricaceae) en la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario, Artemisa, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 37: 181-190.
- Fernández- Otárola, M., Sazima, M. y Solferini, V. 2013. Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. *Ecology and Evolution*, 3(10): 3536-3544.
- Ferrer, M., Durán, R., Méndez, M., Dorantes, A., y Dzib, G. 2011. Population dynamic of genets and ramets in an endemic cactus of Yucatan *Mammillaria gaumeri*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89: 83-105.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Buchmann, S. y Tuttle, M. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecius cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81(7): 858-867.

- Fuentes-Pérez, M., y Terrazas, T. 2009. Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae) de México. *Polibotánica* 27: 89-102.
- Freeman, D.C., Harper, K.T. y Ostler, W.K. 1980. Ecology of plan dioecy in the Intermountain region of Western North America and California. *Oecologia* (Berl.), 44: 410-417.
- García-Naranjo, A. y Mandujano, M.C. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*), en Cuatrociénegas, México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*, 55(2): 36-55.
- Gehring, J.L., Scoby, J., Parsons, M. y Delph L.F. 2004. Whole-plant investment in nectar is grater from males than pollinated females in dioecious plant *Silene lantifolia*. *Evolutionary Ecology Research*, 6:1237-1252.
- Glaetli, M. y Barrett, S. 2008. Pollinator responses to variation in floral display and flower size in dioecious *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). *New Phytologist*, 179: 1193–1201.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., & Ortega-Baes, P. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *Botanical Review* 69(2): 173-203.
- Godley, E.J. 1976. Sex ratio in *Clemantis gentianoides* D.C New Zealand. *Journal of Botany*, 14: 299-306.
- Gómez, J. y Zamora, R. 2005. Generalization vs specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80: 796-805.
- González-Aguiar, D., Álvarez Hernández, U. y Lima Orozco, R. 2018. Acumulación de biomasa fresca y materia seca por planta en el cultivo intercalado caupí - sorgo. *Centro Agrícola*, 45(2), 77-82.

- Grant, V. y Grant, K.A. 1979. The pollination spectrum in the Southwestern American cactus flora. *Plant Systematic and Evolution* 133: 29-37.
- Gross, K.L. y Soule, J. D. 1981. Differences in biomass allocation in reproductive and vegetative structures of male and female of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause. *American Journal of Botany*, 68(6): 801-807.
- Guillot-Ortiz, D. y Der Meer, P. 2006. Tres taxones invasores pertenecientes al género *Opuntia* Mill. nuevas para la flora ibérica. *Bouteloua* 1:52-54 (XI-2006).
- Guzmán U., Arias, S. y Dávila P. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. México.
- Handel, S.N. 1985. The intrusion clonal growth patterns on plant breeding systems. *The American Naturalist*, 125(3): 367-384.
- Harder, L.D. 2000. Pollen dispersal and the floral diversity of Monocotyledons. En: Wilson, K.L., Morrison, D. (eds). *Monocots: systematics and evolution*: Melbourne: CSIRO Publishing, 243- 257.
- Harder, L.D y Barret, S. 1995. Mating cost of large floral display in hermaphrodite plants. *Nature*, 373: 512-515.
- Hardy, O., Gonzáles-Martínez, S., Colas, B., Fréville, H., Mignot, A. y Olivieri, I. 2004. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). II. Correlated paternity within and among Sibships. *Genetics*, 168: 1601–1614.
- Harrell Jr., F. 2021 *Hmisc: Harrell Miscellaneous version 4.7.0*
- Hernández-Oria, J., Chávez, R. y Sánchez E. 2006. Efecto del disturbio crónico en *Echinocereus Schomollii* (Weing.) N.P. Taylor, una Cactácea en peligro de extinción en el Semidesierto Queretano, México. *Zonas Áridas* N°10.

- Herrera, C.M. 1987. Components of pollinator “quality”: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50: 79-90.
- Hoffman, M.T. 1992. Funcional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): Breeding system, sex ratios, and geography range in floral dimorphism. *American Journal of Botany*, 79(12): 1382-1388.
- Holsinger, K.E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *PNAS*, 97(13): 7037-7042.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Roldán-Ruiz, I. y Hermy, M. 2006. Consequences of prolonged clonal growth on local and regional genetic structure and fruiting success of the forest perennial *Maianthemum bifolium*. *Oikos*, 112: 21-30.
- Hopkins, B. 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany* 18(70): 213-228.
- Irish, E. E. y Nelson, T. 1989. Sex determination in monoecious and dioecious plants. *The plant cell*, 1: 737-744.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7: 469-495.
- Janczur, M., González-Camarena, E., León-Solano, H., Sandoval-Molina, M. y Jenner, B. 2021. Impact of the female and hermaphrodite form of *Opuntia robusta* on the plant defence hypothesis. *Services report*, 11:1-20.
- Janzen, H.D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist*, 104: 501-528.

- Jordan, P.W. y Nobel, P.S. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany*, 66:1079-1084.
- Jornado, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 45(1): 213-231.
- Käfer, J., Marais, G.A.B. y Pannell, J.R. 2017. On the rarity of dioecy in flowers plants. *Molecular Ecology*, 26(5):1225-1241.
- Karron, J.D.1997. Genetic consequences of different patterns of distribution and abundance. En: Kunin, W.E. y Gaston, K.J. Eds. *The Biology of Rarity: Causes and consequences of Rare-Common Differences*, pp. 174-189. Chapman and Hall, Londres.
- Kassambara, A. 2020. *Ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots version 0.4.0*
- Kassambara, A. 2021. *Rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Test version 0.7.0*
- Kearns C.A., Inouye D.W, y Waser N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- Knudsen, J.T. y Tollsten, L. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnaean Society*, 113, 263-284.
- Krebs, J.C. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia*. Editorial Harla. S.A México.
- Krupnick, G.A., Weis, A. E. y Campbell, D.R. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator services to *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80(1): 125-134.

- Larrea-Alcázar, D. M., & Soriano, P. J. 2008. Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiarid valley in western Venezuela. *Plant Ecology* 196(2): 153-161.
- Lee, T.D. 1988. Patters of fruit and seed production. En Doust, J.L. y Doust, L.L. (eds.), *Plant reproductive biology: patterns and strategy*, 179-202. Oxford University Press, New York.
- Lehmann, C.H. 1984. Geometría analítica. Primera edición. Editorial LIMUSA. México, DF. Pp 237-241.
- Levin, D.A. y Kerster, H.W. 1968. Local gene dispersal in Plox. *Evolution*, 22(1): 130-139.
- Levin, D.A. y Kerster, H.W. 1969. Density-dependent gene dispersal in *Liatris*. *The American Naturalist*, 103(929): 61-74.
- Lloyd, D. G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*, 17:595-606.
- Lloyd, D. y Schoen, D.J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. functional dimensions. *International Journal of Plant Sciencies*, 153: 358-369.
- Lloyd, D.G. y Webb, C. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 25: 135-162.
- Lloyd, D. G. y Webb, C. 1977. Secondary sex characters in plants. *The Botanical Review* 43(2): 177-215.
- Lloyd, D. G. y Yates, J.M.A. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution*, 36(5): 903-913.

- Madriz, R. y Ramírez, N. 1996. Biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae) una especie polígamo-dioica. *Revista de Biología Trópica* 44(3)/45(1): 105-115.
- Makino, T.T. y Sakai, S. 2007. Experience changes pollinator responses to floral display size: from size-based to reward-based foraging. *Functional Ecology*, 21: 854-863.
- Mandujano, M.C. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En Eguiarte, L., Souza, V y Aguirre, X. (eds). *Ecología molecular*. México,
- Mandujano, M.C., Carillo-Angeles, I., Martínez-Peralta, C. y Golubov, J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. En Ramawat K, ed. *Desert Plants: Biology and Biotechnology*. Springer. Berlín
- Mandujano, M.C., Montaña, C. y Eguiarte, L.E. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany*, 83(1): 63-70.
- Mandujano, M.C., Plasencia-López, L., Aguilar-Morales, G., Jiménez-Guzmán-G., Galicia-Pérez, A., Rojas-Aréchiga, M. y Martínez Peralta, C. 2014. Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas.*, 59(4):100-120.
- Martínez, J.G., Suzán, H. y Salazar, C.A. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg). E.F. Anderson. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas.*, 39: 27-33.
- Martínez, J. y Molina-Freaner, F. 2013. Mecanismos de propagación de una población de *Cylindropuntia fulgida* del Desierto Sonorense. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 58(2):36-48.

- Martínez-Berjeda, A. y Valverde T. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments*. 72: 1766-1774.
- Martínez-Ramos. L. M. 2016. Flujo de polen de *Opuntia tomentosa* Salm-Dick, Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mata-Páez, R.I., Domínguez-Caballeros P.A., Goche-Télles, J.R. y Díaz-Vásquez, M.A. 2016. Ecological relevance of cactclaw (*Mimosa* ssp.) at the Sierra de Órganos National Park. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 7(35): 53-63.
- Matsushita, M., Nakagawa, M. y Tomaru, N. 2011. Sexual differences in year-to-year flowering trends in the dioecious multi-stemmed shrub *Lindera triloba*: effects of light and clonal integration. *Journal of Ecology*, 99: 1520–1530.
- McDonald, C. y McPherson, G. 2005. Pollination of pima pineapple cactus (*Coryphanta scheeri* var. *robustispina*): Does pollen flow limit abundance of this endangered species?. *Forest Service Proceedings* 36: 529-532.
- McKnight, P.E. y Najab, J. 2010. Kruskal-Wallis test. *The Corsini Encyclopedia of Psychology*.
- Medrano, M., Guitian, P. y Guitian, J. 2000. Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancreatium maritimum* (Amaryllidaceae): non-uniform pollination, resource limitation, or architectural effects?. *American Journal of Botany*, 87: 493-501.
- Mei, W., Yu, G., Lai, J., Rao, Q. y Umezawa, Y. 2018. “BasicTrendLine” versión 1.0.1

- Méndez, E. 2004. Identificación de plantas masculinas y femeninas de *Acer negundo* L. (Aceraceae) en arboledas urbanas, Mendoza, Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Ambientales*, 36(1): 17-20.
- Mitchelle, C y Diggle P. 2005. The evolution of unisexual flowers: Morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany*, 92(7): 1068-1076.
- Muirhead, C.A. y Lande, R. 1997. Inbreeding depression under joint selfing, outcrossing, and asexuality. *Evolution*, 51(5): 1409-1415.
- Mulcahy, D.L. 1968. The significance of delayed pistillate anthesis in *Silene alba*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 95: 135-139.
- Munné-Bosch, S. 2015. Sex ratio in dioecious plants in the framework of global chance. *Environmental and Experimental Botany*, 109: 99-102.
- Muñoz-Urias, A., Palomino-Hasbach, G., Terrazas, T., García-Velázquez, A. y Pimienta-Barrios, E. 2008. Variación anatómica y morfológica en especies y entre poblaciones de *Opuntia* en la porción sur del Desierto Chihuahuense. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83: 1-11.
- Neal, P.R. y Anderson, G.J. 2005. Are mating system breeding system of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? Or is it the other way around?. *Plant Systematic and Evolution*, 250: 173-185.
- Nora, S., Albaladejo, R.G., González-Martínez, S.C., Robledo-Arnuncio, J.J., Aparicio, A. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas*, 20(2): 35-45.

- Nova, E. 2010. Estructura poblacional y dinámica de plántulas del cactus columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg en la cañada del Zopilote, Guerrero. Tesis de posgrado. Colegio de Posgraduados, México.
- Nuñez-Avellaneda, L.A, y Carreño, J.I. 2017. Polinización de abejas en *Syagrus orinocensis* (Arecaceae) en la Orinoquia colombiana. *Acta Biológica Colombiana*, 22(2): 221-233.
- Orians, G.H. 1997. Evolved consequences of rarity. En: Kunin, W.E. y Gaston, K.J. Eds. *The Biology of Rarity: Causes and consequences of rare-common Differences*, pp. 190-208. Chapman and Hall, Londres.
- Ortíz, P., Arista, M. y Talavera, S. 1996. Producción de néctar y frecuencia de polinizadores en *Ceratonia siliqua* L. (Caesalpiniaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 54: 540-546.
- Osborn, M.M., Kevan, P.G. y Lane, M.A. 1988. Pollination in *Opuntia polycantha* y *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematic and Evolution*, 159: 216-230.
- Otero- Arnaiz, A., Casas, A. y Hamrick, J. L. 2005. Direct and indirect estimates of gen flow among wild and managed population of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular ecology*, 14: 4313-4322.
- Pan, J. y Price, J. 2002. Fitness and evolution in clonal plants: the impact of the clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 15: 583-600.
- Parfitt, B.D. 1985. Dioecy in North America Cactaceae: A review. *SIDA, Contributions of Botany*, 11(2): 200-206.

- Parker, A.J., Williams, N.M. y Thomson, J.D. 2016. Specialist pollinators deplete pollen in the spring ephemeral windflower *Claytonia virginica*. *Ecology and Evolution*, 6(15): 5169-5177.
- Parker, F. 1981. Sunflower pollination: abundance, diversity and seasonality of bees and their effect on seed yields. *Journal of Apicultural Research*, 20(1): 49-61.
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. In Herrera, C.M., Pellmyr, O. (eds). Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Oxford: Blackwell Science. 35 p.
- Pierre, J.P. 2007. Apicultura, Conocimiento de la abeja. Manejo de la colmena. 4ta ed. Mundi-Prensa Libros. 789 pp.
- Pike, G.H. 1978. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology*, 13:72-98.
- Pimienta-Barrios, E., Del Castillo-Aranda, M.E. y Nobel, P.S. 2002. Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany*, 47(1): 77-86.
- Piña-Ruíz, H. 2007. Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense (Tesis de posgrado). Instituto de Ecología A.C. Xalapa, México.
- Piña-Ruíz, H., Montaña, C. y Mandujano, M.C. 2007. Fruit abortion in the Chihuahuan – Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology*, 193: 305-313.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of the individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 15-37.
- Putwain, P.D. y Harper, J.L. 1972. Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* y *R. acetosella*. *Journal of Ecology* 60: 113-129.

- Quevedo F. 2011. La prueba de ji-cuadrado. *Medwave* 11(12): 1-5.
- Raimúndez U, Elena, y Ramírez, Nelson. 1998. Estrategia reproductiva de una hierba perenne: *Hypoxis decumbens* (Hypoxiaceae). *Revista de Biología Tropical*, 46(3): 555-565.
- Ramírez-Delgado, M., López-Arrollo, I., González-Hernández, A. y Badii-Zabeh, M. 2007. Rasgos biológicos y poblacionales del depredador *Ceraeochrysa* sp. nr. *cincta* (México) (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 23(3): 79-95.
- Riba-Hernández, P., Lobi, J., Fuchs, E. y Moreira, J. 2014. Population and genetic structure of two dioecious timber species *Virola surinamensis* and *Virola kuschnyi* (Myristicaceae) in southwestern in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 323: 168-176.
- Richards, A.J. 1986. Plant breeding systems. George Allen and Unwin, London.
- Ripley. B., Venables, B., Bates, D., Hornik, K., Gebhardt, A. y Firth, D. 2021. MASS.
- Rojas-Aréchiga, M., Casas, A. y Vázquez-Yanes, C. 2001. Seed germination of wild and cultivate *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environment*, 49:279-287.
- Rottenberg, A. 2000. A field survey of dioecious plants in Israel: sex ratio in seven rare species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2000 (134): 439-442.
- Ruíz-Díaz, C., Rodríguez-Ortiz, G., Leyva-Lopez, J.C. y Enríquez-del Valle, J.R. 2014. Metodologías para estimar biomasa y carbono en especies forestales de México. *Naturaleza y Desarrollo*, 12(1): 28-45.
- Salinas, M. 2017. Modelos de regresión y correlación IV: Correlación de Spearman. *Revista de Ciencia y Trabajo*, 9(25), 143-145.

- Sakai, A.K y Burris, T.A. 1985. Growth in male and female Aspen Clones: A twenty-five-year longitudinal study. *Ecology*, 66(6): 1921-1927.
- Sánchez, D. y Vázquez-Santana. S. 2018. Embriology of *Mammillaria dioica* (Cactaceae) reveals a new male sterility phenotype. *Flora*, 241: 16-26.
- Schmitt, J. 1980. Pollination foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* 34(5): 934-943.
- Schmitt, J. 1983. Density-dependent pollinator foraging, lower phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. *Evolution*, 36(7):1247-1257.
- Simpson, M.G. 2006. Plant systematics. Burlington, Elsevier Academic Press.
- Sinclair, J., Emlen, J. y Freeman, D. 2012. Biasd sex ratios in plants: Theory and Trends. *Botanical Review*, 78: 63-86.
- Siriani-Oliveira, S., Oliveira, R. y Schlindwein, C. 2018. Pollination of *Blumenbachia amana* (Loasaceae): flower morphology and partitioned pollen presentation guarantee a private reward to a specialist pollinator. *Biological Journal of Linnean Society*, 124: 479-491.
- Snow, A.A. 1982. Pollination intensity and potencial seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia* 55: 231-237.
- Snow, A.A., Spira, T.P., Simpson, R. y Klips, R.A. 1996. The ecology of geitonogamous pollination. Pp. 191-216 en Lloyd, S.C. y Barret, C. (eds). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plant*. Chapman and Hall. Nueva York.
- Solbrig, O.T. 1976. On the relatives advantages of cross-and self-fertilization. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63: 262-276.

- Stehlik, I., Friedman, J. y Barret, S. 2008. Environmental influence on primary sex ratio in a dioecious plant. *PNAS*, 105 (31): 10847-10852.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review Ecology and Systematics*, 12: 253-279.
- Stockhouse, R. E. 1976. A New Method for Studying Pollen Dispersal Using Micronized Fluorescent Dusts. *The American Midland Naturalist*. 96 (1): 214-245.
- Sulqui-Jordán, O. 2018. Presencia de *Peronospora sparsa* en las fases florales y del fruto en el cultivo de mora de castilla (*Rubus glaucus* Benth). Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias agropecuarias, Universidad Técnica de Ambato. Ecuador.
- Sutherland, S. y Delph, L.F. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology*, 65(4): 1093-1104.
- Suzán-Aspiri, H. y Sosa, V.J. 2006. Comparative performance of giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plants species. *Journal of Arid Environment* 65: 351-362.
- Thomson, J.D., Price, M.V. y Stratton, D. 1986. Comparative studies of pollen and fluorescent dye transport by bumble bees visiting *Erythronium grandiflorum*. *Oecologia*, 69: 561-566.
- Thomson, J.D. 1981. Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects. *Journal of Animal Ecology*, 50(1): 49-59.
- Thompson K. y Stewart, A.J.A. 1981. The measurement of meaning of reproductive effort in plants. *American Naturalist*, 117: 205-211.
- Trewavas, A. 2009. What is a plant behavior?. *Plant, Cell and Environment*, 32: 606-616.

- Torices, R. 2009. Evolución de los sistemas sexuales no hermafroditas en *Asteraceae*. *Ecosistemas*. 18(2), 109-115.
- Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1): 99-104.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Rojas-Martínez, A., Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12(1): 103-119.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa Luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valverde, P.L. y Zavala-Hurtado, J.A. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 64: 193-208.
- Vamosi, J.C., Vamosi, S. M. y Barret, C.H. 2006. Sex in advertising: dioecy alters the net benefits of attractiveness in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 2401-2407.
- Van Andel, J. y Vera, F. 1977. Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. *Journal of Ecology*, 65(3): 747-758.
- Vaughton, G. y Ramsey, M. 1998. Floral display, pollinator visitation and reproductive success in the dioecious perennial herb *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Oecologia*, 115, 93:101.

- Velasco-García, Mario Valerio, Valdez-Hernández, Juan Ignacio, Ramírez-Herrera, Carlos, Hernández-Hernández, María Luisa, López-Upton, Javier, López-Mata, Lauro, & López-Sánchez, Higinio. 2016. Estructura, heterogeneidad de estadios y patrón de dispersión espacial de *Dioon holmgrenii* (Zamiaceae). *Botanical Sciences*, 94(1), 75-87.
- Verdú, M. y García-Fayos, P. 2002. Ecología reproductiva de *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): un anacronismo evolutivo en el matorral mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1): 57-65.
- Waddington, K. 1981. Influencing pollen flow in bumblebee-pollinated *Delphinium virescens*. *Oikos*, 37: 153-159.
- Waser, N.M. 1988. Comparative pollen and dye transfer by pollinator of *Delphinium nelsonii*. *Functional Ecology*, 2(1): 41-48.
- Waser, N. M. y Price. M.V. 1982. A Comparison of Pollen and Fluorescent Dye Carry-Over by Natural Pollinators of *Ipomopsis Aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*, 64(4):1168-1172.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., William, N.M. y Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77(4): 1043-1060.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V. y Yutani, H. 2019. *Welcome to the tidyverse*. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686.
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Takahashi, K., Woo, K., Yutani, H. y Dunnington, D. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

- Widén, B. y Widén, M. Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). *Oecología*, 83: 191-196.
- Willson, M. F. 1991. Sexual selection, sexual dimorphism and plant phylogeny. *Evolutionary Ecology*, 5: 69-87
- Yamasaki, S., Funjii, N. y Takahashi, H. 2005. Hormonal regulation of sex expression in plants. *Vitamins and Hormones*, 72: 79-110.
- Zenteno Ruíz, Freddy S., López, Ramiro Pablo, y Larrea Alcázar, Daniel M.. 2009. Patterns of spatial distribution of *Parodia maassii* (Heese) A. Berger (Cactaceae) in a semi-desert of the subtropical Andes, the prepuna. *Ecología en Bolivia*, 44(2), 99-108.
- Zepeda, V., Golubov, J., y Mandujano, M. C. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana*, (119),35-4.

Anexos

Tabla 3. Valores de la prueba Tukey para el análisis de flujo de polen

Grupos	Diferencia	Intervalo de confianza inferior	Intervalo de confianza superior	Valor de <i>P</i>
Mucho-Medio	-28.36	-50.62	-6-10	0.0084
Poco-Medio	33.62	15.74	51-50	0.000050
Poco-Mucho	61.98	41.20	82.76	0.0000001

Tabla 5. A) Correlaciones de Spearman con diferentes atributos de los vecindarios reproductivos de la población de *Opuntia robusta* durante la floración de 2019 y 2020 en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

VARIABLES CORRELACIONADAS	ABREVIACIÓN DE LAS VARIABLES	VALORES DE CORRELACIÓN Y VALOR DE P
Área del vecindario reproductivo y densidad floral	AV y Df	$\rho = -0.21, P = 0.49$
Área del vecindario reproductivo y densidad de plantas reproductivas	AV y Dr	$\rho = -0.35, P = 0.25$
Área del vecindario reproductivo y proporción de flores femeninas con análogos de polen	AV y Fapf	$\rho = 0.10, P = 0.73$
Área del vecindario reproductivo y plantas reproductivas totales en la población	AV y Prt	$\rho = 0.65, P = 0.02^*$
Área del vecindario reproductivo y plantas reproductivas masculinas en la población	AV y Prm	$\rho = 0.71, P < .001^*$
Área del vecindario reproductivo y plantas reproductivas femeninas en la población	AV y Prf	$\rho = 0.63, P < .001^*$
Área del vecindario reproductivo y proporción de flores abiertas masculinas en la población	AV y Fam	$\rho = 0.55, P = 0.04^*$
Área del vecindario reproductivo y proporción de semillas de cada planta focal	AV y S	$\rho = 0.26, P = 0.38$
Plantas reproductivas masculinas en la población y densidad de plantas reproductivas	Prm y Dr	$\rho = 0.13, P = 0.66$
Plantas reproductivas masculinas en la población y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Prm y Fapf	$\rho = 0.21, P = 0.49$
Plantas reproductivas masculinas en la población y flores abiertas en la población	Prm y Fa	$\rho = 0.70, P < .001^*$
Plantas reproductivas masculinas en la población y proporción de flores femeninas abiertas en la población	Prm y Faf	$\rho = 0.88, P < .001^*$
Plantas reproductivas femeninas en la población y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Prf y Fapf	$\rho = 0.31, P = 0.30$
Plantas reproductivas femeninas en la población y densidad floral	Prf y Df	$\rho = 0.98, P = 0.75$
Plantas reproductivas femeninas en la población y densidad de plantas reproductivas	Prf y Dr	$\rho = 0.15, P = 0.63$
Plantas reproductivas femeninas en la población y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Prf y Fapf	$\rho = 0.31, P = 0.30$
Plantas reproductivas femeninas en la población y proporción de flores femeninas abiertas en la población	Prf y Faf	$\rho = 0.9, P < .001^*$
Plantas reproductivas femeninas en la población y plantas reproductivas masculinas en la población	Prf y Prm	$\rho = 0.89, P < .001^*$

Proporción de flores abiertas masculinas en la población y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Fam y Fapf	$\rho = -0.04, P = 0.90$
Proporción de flores abiertas masculinas en la población y densidad floral	Fam y Df	$\rho = 0.154, P = 0.62$
Proporción de flores abiertas masculinas en la población y densidad de plantas reproductivas	Fam y Dr	$\rho = 0.25, P = 0.40$
Proporción de flores abiertas masculinas en la población y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Fam y Fapf	$\rho = -0.03, P = 0.90$
Proporción de flores abiertas masculinas en la población y flores abiertas en la población	Fam y Fa	$\rho = 0.77, P < 0.001^*$
Proporción de flores abiertas masculinas en la población y proporción de flores femeninas abiertas en la población	Fam y Faf	$\rho = 0.86, P < 0.001^*$
Proporción de flores abiertas masculinas en la población y plantas reproductivas masculinas en la población	Fam y Prm	$\rho = 0.81, P < 0.001^*$
Flores abiertas en la población y proporción de flores masculinas con análogos de polen	Fa y Fapm	$\rho = 0.17, P = 0.58$
Flores abiertas en la población y densidad floral	Fa y Df	$\rho = 0.47, p < 0.001^*$
Flores abiertas en la población y densidad de plantas reproductivas	Fa y Dr	$\rho = 0.13, P = 0.66$
Flores abiertas en la población y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Fa y Fapf	$\rho = 0.19, P = 0.53$
Proporción de flores femeninas abiertas en la población y flores abiertas en la población	Faf y Fa	$\rho = 0.75, P < .001^*$
Proporción de flores femeninas abiertas en la población y plantas reproductivas totales en la población	Faf y Prt	$\rho = 0.92, p < .001^*$
Flores en cada planta focal femeninas y proporción de flores masculinas con análogos de polen	Fff y Fapm	$\rho = 0.18, P = 0.56$
Flores en cada planta focal femeninas y densidad floral	Fff y Df	$\rho = 0.29, P = 0.33$
Flores en cada planta focal femeninas y densidad de plantas reproductivas	Fff y Dr	$\rho = 0.07, P = 0.87$
Flores en cada planta focal femeninas y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Fff y Fapf	$\rho = -0.19, P = 0.53$
Flores en cada planta focal femeninas y proporción de frutos de cada planta focal	Fff y F	$\rho = 0.13, P = 0.66$
Flores en cada planta focal femeninas y flores abiertas en la población	Fff y Fa	$\rho = 0.03, P = 0.93$
Flores en cada planta focal femeninas y plantas reproductivas totales en la población	Fff y Prt	$\rho = -0.21, P = 0.48$
Flores en cada planta focal femeninas y proporción de flores femeninas abiertas en	Fff y Faf	$\rho = -0.23, P = 0.45$

la población		
Flores en cada planta focal femeninas y plantas reproductivas masculinas en la población	Fff y Prm	$\rho = -0.31, P = 0.30$
Flores en cada planta focal femeninas y plantas reproductivas femeninas en la población	Fff y Prf	$\rho = -0.26, P = 0.39$
Flores en cada planta focal femeninas y proporción de flores abiertas masculinas en la población	Fff y Fam	$\rho = -0.11, P = 0.70$
Flores en cada planta focal femeninas y área del vecindario reproductivo	Fff y Av	$\rho = -0.39, P = 0.18$
Proporción de flores con análogos de polen y proporción de flores masculinas con análogos de polen	Fap y Fapm	$\rho = 0.65, P = 0.01^*$
Proporción de flores con análogos de polen y proporción de flores femeninas con análogos de polen	Fap y Fapf	$\rho = 0.48, P = 0.09$
Proporción de flores con análogos de polen y densidad de plantas reproductivas	Fap y Dr	$\rho = 0.14, P = 0.63$
Proporción de flores con análogos de polen y flores abiertas en la población	Fap y Fa	$\rho = -0.7, P = 0.82$
Proporción de flores con análogos de polen y plantas reproductivas totales en la población	Fap y Prt	$\rho = -0.22, P = 0.47$
Proporción de flores con análogos de polen y proporción de flores femeninas abiertas en la población	Fap y Faf	$\rho = -0.32, P = 0.29$
Proporción de flores con análogos de polen y plantas reproductivas masculinas en la población	Fap y Prm	$\rho = -0.28, P = 0.34$
Proporción de flores con análogos de polen y plantas reproductivas femeninas en la población	Fap y Prf	$\rho = -0.32, P = 0.28$
Proporción de flores con análogos de polen y proporción de flores abiertas masculinas en la población	Fap y Fam	$\rho = -0.37, P = 0.20$
Proporción de flores con análogos de polen y área del vecindario reproductivo	Fap y AV	$\rho = -0.09, P = 0.77$
Proporción de flores con análogos de polen y Flores en cada planta focal femeninas	Fap y Fff	$\rho = 0.11, P = 0.73$

Tabla 5. B) Correlaciones de Spearman de la adecuación (proporción de frutos formados, fruit set y número de semillas, seed set) con diferentes atributos de los vecindarios reproductivos de la población de *Opuntia robusta*, durante la floración de 2019 y 2020 en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Variables correlacionadas	Abreviación de las variables	Valores de correlación y valor de P
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Área del vecindario reproductivo	F y AV	$\rho = 0.09, P = 0.75$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y proporción de flores masculinas con análogos de polen	F y Fapm	$\rho = 0.23, P = 0.44$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Plantas reproductivas totales en la población	F y Prt	$\rho = 0.16, P = 0.60$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y densidad floral	F y Df	$\rho = 0.23, P = 0.45$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y densidad de plantas reproductivas	F y Dr	$\rho = -0.6, P = 0.86$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Proporción de flores femeninas abiertas en la población	F y Faf	$\rho = 0.18, P = 0.55$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y proporción de flores femeninas con análogos de polen	F y Fapf	$\rho = -0.15, P = 0.62$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Flores abiertas en la población	F y Fa	$\rho = 0.19, P = 0.54$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Plantas reproductivas masculinas en la población	F y Prm	$\rho = 0.22, P = 0.47$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Proporción de flores abiertas masculinas en la población	F y Fam	$\rho = -0.02, P = 0.95$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Plantas reproductivas femeninas en la población	F y Prf	$\rho = 0.003, P = 0.99$
<i>Fruit set.</i> Proporción de frutos de cada planta focal y Proporción de flores con análogos de polen	F y Fap	$\rho = -0.7, P = 0.80$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y proporción de flores masculinas con análogos de polen	S y Fapm	$\rho = 0.13, P = 0.67$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y Flores en cada planta focal femeninas	S y Fff	$\rho = 0.07, P = 0.82$

Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y densidad floral	S y Df	$\rho = 0.14, P = 0.65$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y densidad de plantas reproductivas	S y Dr	$\rho = 0.01, P = 0.97$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y proporción de flores femeninas con análogos de polen	S y Fapf	$\rho = -0.26, P = 0.39$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y proporción de frutos de cada planta focal	S y F	$\rho = 0.25, P = 0.41$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y flores abiertas en la población	S y Fa	$\rho = 0.48, P = 0.10$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y plantas reproductivas totales en la población	S y Prt	$\rho = 0.29, P = 0.33$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y proporción de flores femeninas abiertas en la población	S y Faf	$\rho = 0.18, P = 0.55$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y plantas reproductivas masculinas en la población	S y Prm	$\rho = 0.43, P = 0.14$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y plantas reproductivas femeninas en la población	S y Prf	$\rho = 0.13, P = 0.67$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y proporción de flores abiertas masculinas en la población	S y Fam	$\rho = 0.35, P = 0.24$
Seed set. Proporción de semillas de cada planta focal y Proporción de flores con análogos de polen	S y Fap	$\rho = -0.35, P = 0.24$

Tabla 6. El peso fresco (g) de los componentes de los verticilos florales de *Opuntia robusta*. Los renglones en negritas marcados con un asterisco (*) son aquellos componentes florales que presentaron diferencias significativas entre las flores femeninas y masculinas.

Componentes de los verticilos florales	Femeninas (<i>n</i> = 43)		Masculinas (<i>n</i> = 43)		Comparación entre sexos
	$\bar{X} \pm e.e$	Intervalos (Min-Max)	$\bar{X} \pm e.e$	Intervalos (Min- Max)	
Tépalos (perigonio)	2.19 ± 0.11	0.9 - 3.5	2.13 ± 0.10	0.9 - 3.9	<i>t</i> = 0.43, <i>g.l</i> = 81.38, <i>P</i> = 0.67
Estigma + estilo	0.72 ± 0.01	0.6 - 1.0	0.25 ± 0.009	0.1 - 0.3	<i>t</i> = 26.87, <i>g.l</i> = 71.13, <i>P</i> < 0.001*
Estambres	0.29 ± 0.025	0.1 - 0.8	0.29 ± 0.021	0.1 - 0.6	<i>t</i> = 0, <i>g.l</i> = 79.39, <i>P</i> = 1.0
Pericapelo	9.25 ± 0.50	3.2 - 17.1	7.35 ± 0.47	0.4 - 16.6	<i>t</i> = 2.77, <i>g.l</i> = 81.73, <i>P</i> < .001*
Ovario	0.84 ± 0.07	0.3 - 1.9	--	--	--
Flor completa	12.56 ± 0.59	5.14 - 21.10	10.02 ± 0.55	3.5 - 20.6	<i>t</i> = 3.14, <i>g.l</i> = 81.57, <i>P</i> = 0.002*

Tabla 7. El peso seco (g) de los componentes de los verticilos florales de los individuos femeninos y masculinos. Los renglones en negritas marcados con un asterisco (*) son aquellos componentes florales que presentaron diferencias significativas entre las flores femeninas y masculinas.

Componentes de los verticilos florales	Femeninas (<i>n</i> = 43)		Masculinas (<i>n</i> = 43)		Comparación entre sexos
	$\bar{X} \pm e.e$	Intervalos (Min-Max)	$\bar{X} \pm e.e$	Intervalos (Min- Max)	
Tépalos (Perigonio)	0.26± 0.02	0.31 - 0.43	0.28± 0.01	0.12 - 0.43	<i>t</i> = -0.82, <i>g.l</i> = 66.03, <i>p</i> = 0.41
Estigma + estilo	0.06± 0.002	0.02 - 0.09	0.04± 0.005	0.01 - 0.08	<i>t</i> = 10.07, <i>g.l</i>= 79.82, <i>P</i> < .001*
Estambres	0.43 ± 0.003	0.014 - 0.085	0.078± 0.007	0.02 - 0.19	<i>t</i> = -3.93, <i>g.l</i> = 45.65, <i>P</i> < .001*
Pericapelo	0.42 ± 0.06	0.011 - 1.452	0.67± 0.03	0.098 - 1.13	<i>t</i> = -3.53, <i>g.l</i> = 61.71, <i>P</i> < .001*
Ovario	0.10 ± 0.02	0.034 - 0.932	Carece de la estructura	Carece de la estructura	--
Flor completa	0.89 ± 0.073	0.357 - 2.232	1.06± 0.04	0.57 - 1.64	<i>t</i> = -1.97, <i>g.l</i> = 68.13, <i>p</i> = 0.05

Tabla 8. La biomasa floral de los individuos femeninos (columnas color rosa) y masculinos (columnas color azul). Los renglones en negritas marcados con un asterisco (*) son aquellas características que presentaron diferencias significativas entre las flores femeninas y masculinas.

Componentes de los verticilos florales	Femeninas (<i>n</i> = 43)		Masculinas (<i>n</i> = 43)		Comparación entre sexos
	$\bar{x} \pm e.e$	Intervalos (Min-Max)	$\bar{x} \pm e.e$	Intervalos (Min- Max)	
Tépalos (perigonio)*	0.88± 0.005	0.82 - 0.93	0.86± 0.004	0.77 - 0.93	<i>t</i> = 2.49, <i>g.l</i> = 75.37, <i>P</i> = 0.01*
Estigma + estilo *	0.89± 0.002	0.868 - 0.913	0.815 ± 0.959	0.88 - 0.004	<i>t</i> = 2.33, <i>g.l</i> = 54.73, <i>P</i> = 0.02*
Estambres *	0.83 ± 0.009	0.688 - 0.914	0.73± 0.015	0.519 - 0.892	<i>t</i> = 5.91, <i>g.l</i> = 66.63, <i>P</i> < .001 *
Pericapelo*	0.95 ± 0.008	0.835 - 0.996	0.90± 0.005	0.784 - 0.991	<i>t</i> = 5.30, <i>g.l</i> = 71.25, <i>P</i> < .001 *
Cámara ovárica	0.88 ± 0.017	0.22 - 0.95	--	--	--
Flor completa*	0.93 ± 0.006	0.82 - 0.996	0.88± 0.008	0.612 - 0.957	<i>t</i> = 3.90, <i>g.l</i> = 77.38, <i>P</i> < .001 *