



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación morfológica y algunos aspectos de la ecología de
la polinización en los morfos florales de *Opuntia*
streptacantha Lem. (Cactaceae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Gerardo Manzanarez Villasana



DIRECTORA DE TESIS:

Dra. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

Ciudad Universitaria., Cd. Mx., 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice

Resumen	8
1. Introducción	9
1.1. Las angiospermas y sus rasgos característicos	9
1.2. La familia Cactaceae y el género <i>Opuntia</i>	10
1.3. La variación morfológica en las plantas	13
1.4. Aspectos de la ecología de la polinización	14
2. Objetivos	18
<i>Objetivo general</i>	18
<i>Objetivos particulares</i>	18
3. Hipótesis	18
4. Materiales y Métodos	19
4.1. <i>Sitio de estudio</i>	19
4.2. <i>Especie de estudio</i>	20
4.3. <i>Diseño experimental</i>	21
4.3.1. <i>Morfología</i>	21
4.3.2. <i>Aspectos de la ecología de la polinización</i>	27
5. Resultados	30
5.1. <i>Morfología</i>	30
a. <i>Variación morfológica de cladodios y espinas</i>	32
b. <i>Variación morfológica floral</i>	33
c. <i>Variación morfológica de frutos y semillas</i>	38
5.2. <i>Aspectos de la ecología de la polinización</i>	46
a. <i>Fenología reproductiva</i>	46
b. <i>Visitantes florales</i>	51
6. Discusión	57
6.1. <i>Morfología</i>	57
6.2. <i>Aspectos de la ecología de la polinización</i>	60
7. Conclusión	64
Referencias	65
ANEXO	77

Recuérdalo, pequeño, que nunca nadie ose robarte tus sueños.

(La historia interminable, 1979. Michael Ende).

Hoja de datos del jurado

1.- Datos del alumno

Manzanarez
Villasana
Gerardo
55 8335 6693
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
313204739

2.- Datos del tutor

Dra.
María del Carmen
Mandujano
Sánchez

3.- Datos del sinodal 1

Dra.
Martha Juana
Martínez
Gordillo

4.- Datos del sinodal 2

Dr.
Ángel Salvador
Arias
Montes

5.- Datos del sinodal 3

M. en C.
Itzi
Fragoso
Martínez

6.- Datos del sinodal 4

M. en C.
Linda Mariana
Martínez
Ramos

7.- Datos del trabajo

Variación morfológica y algunos aspectos de la ecología de la polinización en los morfos florales de
Opuntia streptacantha Lem. (Cactaceae)

85 p
2020

Agradecimientos oficiales

A la Dra. María del Carmen Mandujano por la dirección de esta tesis.

Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología, Universidad Autónoma de México, UNAM, por facilitar sus instalaciones para realizar este trabajo.

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

Al taller de “Sistemática de Angiospermas”, de la Facultad de Ciencias, UNAM, bajo la asesoría de los profesores que allí participan: Dr. Jaime Jiménez Ramírez, Dra. Carolina Granados Mendoza, Dra. Martha Juana Martínez Gordillo, Dra. Mercedes Isolda Luna Vega, Dr. Leonardo Osvaldo Alvarado Cárdenas y Dra. Itzi Fragoso Martínez.

Agradezco la disposición y tiempo brindado, a M. en C. Diana Cárdena Ramos, M. en C. José Antonio Aranda Pineda, M. en B. Esteban Munguía Soto, M. en C. María Isabel Briseño Sánchez, y M. en C. Rosa Mancilla Ramírez quienes me ayudaron en el trabajo de campo y la elaboración de la tesis.

Al personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta y en especial al Ing. Emiliano Sánchez, director, y a la Biol. Beatriz Maruri Aguilar, coordinadora de investigación educativa, por el apoyo y facilidades otorgadas

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

A mis sinodales, Dra. Martha Juana Martínez Gordillo, Dr. Ángel Salvador Arias Montes, Dra. Itzi Fragoso Martínez, M. en C. Linda Mariana Martínez Ramos y Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez. Por su revisión y contribución a este trabajo.

Agradecimientos personales

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

A mis padres, Raymundo Manzanarez quien me ha demostrado que con trabajo se puede lograr todo lo que te propones y por siempre apoyar a mis hermanas y a mí, y Gloria Trinidad, quien me demostró que no hay amor más grande que el de una madre a sus hijos, gracias por todas las desveladas y los regañones, espero hacerte sentir orgullosa con todo lo que logro y soy.

A mis hermanas, Carmen y Lupita, quienes, a pesar de tener nuestras diferencias, las amo con todo mi corazón, y no dudaría en dar todo por ustedes.

A Júpiter por ser el mejor perrito de todos.

A Meli, por tenerme la confianza y aceptarme en su familia de trabajo, espero no haberte fallado y poder seguir trabajando contigo mucho tiempo, me demostraste la clase de científico que quiero llegar a ser.

A Martha Juana, por todo su apoyo, quien me inculcó el amor por las plantas y la ciencia, quien me apoyo en todo momento y siempre me brindo la confianza de que yo podía llegar lejos. La quiero mucho.

A Humberto, Miguel, Pancho, Diana, Angela y Eric, por estar conmigo por más de siete años, son una familia para mí, hemos compartido tanto que no hay algo que les diga que no sepan ya, vamos por más años juntos.

A Jime, Juanito, Diana, Barbara, Marina, Mariana, Eran, Bejas, Aida, Andrés, Sandra, Andrés Bati, Adriana Mora por apoyarme y estar conmigo durante toda la carrera, este es el trabajo por el cual falte a muchas fiestas con ustedes, prometo compensarlo y espero que les guste mucho, en especial a: Ileri por todo su apoyo durante el proceso, Guadalupe por demostrarme el verdadero significado de amistad y estar conmigo desde el primer día de clases y a Pablo quien es un hermano mayor para mí, gracias por todo en tan poco, mucho respeto y admiración.

A Daniela, Mauricio y Aranza con quien compartí el taller, mi amor por las plantas y que nos apoyamos durante mucho tiempo para llegar muy lejos, gracias totales, son la mejor familia botánica que se puede tener.

A Jordan que, a pesar de no tratar mucho con él, siempre me apoyo y me incluyo a su grupo de trabajo.

A los tomentosos del semi-desierto: Omar, Sandino, Sandra, Laura G, Eder, José María, Mariana Cano, Cristina, Tania, Cecilia, Jessica, Bere, Manuel, Katya, Rosa, Yucel, Jazz y Pedro. Que durante el campo o en el laboratorio hicieron mis días más amenos y me apoyaron con la toma de los datos, en especial a:

A Esteban y José Antonio; gracias por su gran amistad, me demostraron que hacer ciencia en el semi-desierto es más divertida con las personas que consideras como amigos, gracias por sus enseñanzas y por todas las chelitas que compartieron conmigo.

A Linda M. e Isabel; las quiero con todo mi corazón, gracias por aconsejarme e incluirme siempre, gracias por todos los tecitos compartidos en el laboratorio. Son unas científicas muy importantes para mí.

A Rachel y Mariana Paola (Mapa); mis vecinas de cubículo quienes me dieron el último empujón, gracias por sus consejos finales y estar ahí para molestarnos.

A Diana C., que a pesar de ser la última, es una de las personas más importantes en mi vida, te quiero mucho, gracias por tu apoyo y cariño, prometo llegar a ser un científico de quien te sientas orgullosa. Te admiro demasiado y espero verte lograr todo lo que te propones.

A todo aquel que llegue a leer este trabajo, espero y te sirva en tus investigaciones. Y que cumplas todo lo que te propongas.

Resumen

El género *Opuntia* es uno de los más diversos de las cactáceas, con aproximadamente 200 especies. Presenta grandes cambios morfológicos y anatómicos, que han provocado una alta plasticidad adaptativa en las especies, reflejándose en la variación intra e interespecífica. Las variaciones dentro del género pueden encontrarse en el hábito de crecimiento, pubescencia en los tallos, longitud de espinas, entre otras, siendo caracteres morfológicos muy plásticos. Ecológicamente, la variación de las flores, en colores y formas, ha favorecido la evolución de distintos polinizadores y la interacción con otros organismos. En este trabajo el sistema de estudio fue *Opuntia streptacantha* Lem. (Cactaceae), una planta arborecente o arbustiva, con tallos (cladodios) obovados a suborbiculares, que cuenta con dos morfos florales: amarillo o anaranjado. Entre los morfos florales se comparó si había diferencias morfológicas reproductivas, vegetativas, en la fenología y sincronía floral. También se compararon algunos aspectos de la ecología de la polinización como las especies y frecuencia de visitantes florales. Los datos morfométricos recabados de flores, cladodios, espinas, frutos y semillas de ambos morfos se analizaron con una *prueba de t* para determinar si había diferencias y con modelos multivariados de componentes principales y discriminantes, en este último, se anexaron dos especies más del mismo género *O. tomentosa* y *O. cantabrigiensis*. Los aspectos de la ecología de la polinización se determinaron mediante la evaluación de la frecuencia y tipo de visitantes florales y se siguió una muestra de plantas de cada morfo floral para describir la fenología reproductiva durante un año. Se encontró que los morfos florales de *O. streptacantha* presentaron diferencias significativas, las flores son más grandes en el amarillo que el anaranjado, solo se encontraron similitudes en el largo y ancho del estigma, al igual que el número de lóbulos. En los cladodios solo se encontraron dos diferencias, en el largo y el número de series de aréola donde el morfo anaranjado presenta las medidas de mayor tamaño. El morfo amarillo presenta un fruto más largo, con más semillas y series espiraladas. El análisis de componentes principales arrojó siete componentes principales que explica el 79% de la variación total, donde el morfo floral anaranjado tiene una distribución más estrecha y compacta que el amarillo. El análisis discriminante coloca a algunos individuos de *O. tomentosa* con los morfos florales de *O. streptacantha*, no teniendo una clara separación entre las especies. La fenología de los morfos florales presenta un ligero desfase fenológico, el morfo floral anaranjado empieza primero a florecer y fructificar, los picos de ambas fenofases difieren por un mes. Los índices de sincronía floral fueron altos, mostrando que los morfos florales son sincrónicos. Ambos morfos florales en *O. streptacantha* presentan un síndrome de melitofilia, ya que son visitados principalmente por abejas, el morfo amarillo presenta una mayor frecuencia de visitas y dos visitantes exclusivos (*Macrotera* sp. y *Melissoides* sp.) y en el anaranjado solo se registró a *Archilocus* sp. como visitante exclusivo. Las modificaciones encontradas en las flores de *O. streptacantha* pueden estar asociadas con una posible hibridación con *O. tomentosa*, de flores anaranjadas, favoreciendo la aparición de ambos morfos florales.

1. Introducción

1.1. Las angiospermas y sus rasgos característicos

Las angiospermas o plantas con flor, forman un grupo monofilético que reúne aproximadamente el 95% de todas las embriofitas, motivo por el cual es el taxón más diverso de las plantas terrestres (Martínez-Gordillo *et al.*, 2014). La aparición de las primeras angiospermas se remonta al Cretácico inferior (Valangiano tardío-Hauteriviano temprano) apoyándose en el registro fósil de polen. (Crane *et al.*, 1995; Cevallos-Ferriz, 2013).

Las angiospermas constituyen uno de los grupos más ampliamente distribuidos del reino vegetal, pues son cosmopolitas (Villaseñor & Ortiz, 2014). Se les puede encontrar en casi todos los ambientes, ya sea desde tropicales hasta acuáticos, el grupo cuenta con más de 250,000 especies, distribuidas en unos 13,000 géneros y 450 familias (Vargas, 2012; Ramírez-Barahona *et al.*, 2020).

México, al ser un país megadiverso, posee una gran cantidad de endemismos de angiospermas (Villaseñor, 2003; Villaseñor & Ortiz, 2014). La flora de México es considerada como una de las más variadas y complejas del mundo (Martínez-Gordillo *et al.*, 2014). Cifras recientes señalan que el porcentaje de endemismo en las plantas con flores de México es de 50.4% con un aproximado de 11,000 especies, de las casi 22,259 especies que se encuentran en el país (Villaseñor & Ortiz, 2014). Las 10 familias de angiospermas con la mayor riqueza de especies en México son: Asteraceae (3,057 especies), Fabaceae (1,903 especies), Orchidaceae (1,213 especies), Poaceae (1,047 especies), Euphorbiaceae (714 especies), Rubiaceae (707 especies), Cactaceae (677 especies), Lamiaceae (601 especies), Malvaceae (527 especies) y Asparagaceae (445 especies) (Villaseñor, 2003; Villaseñor & Ortiz, 2014, Villaseñor, 2016).

A pesar de su diversidad taxonómica, las angiospermas forman un grupo monofilético soportado por un conjunto de sinapomorfías (Crane *et al.*, 1995; Soltis & Soltis, 2004; Ramírez-Barahona *et al.*, 2020), tales como: el carpelo; la organización de las anteras en los estambres, con dos tecas que contienen cuatro microsporangios; el gametofito masculino con tres núcleos; el gametofito femenino con siete células (tres antípodas, una célula central con

dos núcleos polares, dos sinérgidas y la célula huevo); óvulos con dos tegumentos, la formación de endospermo (generalmente triploide), producto de una doble fecundación; la presencia de células acompañantes en el floema provenientes de la misma célula madre que el tubo criboso y, principalmente la presencia de la flor (Martínez-Gordillo *et al.*, 2014), siendo la unidad estructural y funcional, que caracteriza al grupo (Cruz & Rosas, 2013). Se puede definir a la flor como: eje o tallo altamente modificado, con crecimiento determinado, con entrenudos muy cortos, en el que se insertan hojas modificadas (Cruz & Rosas, 2013).

La ontogenia de la flor se presenta en las zonas meristemáticas, conocidas como yemas, las cuales se pueden clasificar por su posición (axilares, terminales o adventicias) o función (foliares o florales), siendo las yemas florales las que originan a las flores (Cruz & Rosas, 2013). Dentro de la flor se llevan a cabo los procesos de reproducción, la embriogénesis, formación de frutos y semillas, y culmina con la dispersión de éstas (Martínez-Gordillo *et al.*, 2014). Los cuatro verticilos florales se insertan en un eje, de forma igual que los nomófilos (u hojas fotosintéticas) en el tallo y debido al acortamiento del eje floral, las partes florales adoptan una inserción al mismo nivel, constituyendo así rosetas (Cruz & Rosas, 2013).

1.2. La familia Cactaceae y el género *Opuntia*

Entre las angiospermas, la familia Cactaceae es una de las más distintivas y exitosas del continente americano, contando con alrededor de 1,600 especies (Barthlott & Hunt, 1993; Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978; Anderson, 2001). Este taxón conforma un grupo monofilético y fácil de reconocer (Gibson & Nobel, 1986; Wallace & Cota, 1995; Hershkovitz & Zimmer, 1997; Nyffeler, 2002). No obstante, la identificación de especies es un proceso complejo, para el cual se requiere información de caracteres macromorfológicos y micromorfológicos (Arias & Flores, 2013).

Las cactáceas son perennes, presentan tallos, suculentos y fotosintéticos, con una gran diversidad de especies arborescentes, arbustivas, trepadoras y epífitas, presentan una atrofia hasta estados vestigiales del limbo de las hojas o su transformación en escamas, espinas o glóquidas (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978; Arias & Flores, 2013). Hay tres caracteres estructurales únicos para esta familia: presencia de aréolas, el meristemo apical de

la rama está organizado en cuatro zonas distintivas y un ovario sumido en el receptáculo. El carácter más evidente son las aréolas, pequeños braquiblastos con nudos completamente reducidos, cubiertos por una capa de tricomas multicelulares, que dan origen a flores, brotes y raíces (Boke, 1941; Gibson & Nobel, 1986; Leuenberger, 1986; Mauseth, 1988; Arias & Flores, 2013). Al surgir las flores de las areolas, generan un brote corto, que se compone de conjuntos de hojas especializadas que realizan funciones específicas en el proceso de reproducción sexual; consta de un perianto, androceo y gineceo, lo que en conjunto se le conoce como flor (Mandujano *et al.*, 2010; Martínez-Ramos *et al.*, 2017).

Las flores en las cactáceas suelen ser hermafroditas, presentan un ovario ínfero, siendo la condición más común en la familia, y los frutos pueden ser carnosos o secos, conspicuos y de forma globosa a oblonga, con colores que incluyen desde amarillo hasta rojo y púrpura (Mandujano *et al.*, 2010; Arias & Flores, 2013). Posiblemente la forma, tamaño y color de las flores varían en función de los hábitos de los animales que actúan como polinizadores (Mandujano *et al.*, 2010; Martínez-Ramos *et al.*, 2017).

La familia Cactaceae está compuesta de cuatro subfamilias: Cactoideae, Pereskioideae, Opuntioideae y Maihuenoideae (Anderson, 2001), no obstante, Maihuenoideae presenta un bajo soporte filogenético, por lo que se reconocen ampliamente tres subfamilias (Bárceñas *et al.*, 2011). La subfamilia Opuntioideae está constituida por alrededor de 220-350 especies (Griffith & Porter, 2009). Dentro de la subfamilia Opuntioideae, el género *Opuntia*, es el más diverso con aproximadamente 200 especies (Porrás-Flórez *et al.*, 2017). En este género, es común la presencia de un ovario ínfero, los estambres son numerosos y con mucho polen, presentando un arreglo en espiral, el polen es nutritivo y grande (Rosa & Pimienta, 1986; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). En la actualidad hay evidencias que indican que la riqueza de especies y la complejidad taxonómica en Opuntioideae es resultado de la influencia, en parte, de varios eventos evolutivos y factores ambientales (Arias & Flores, 2013).

El género *Opuntia* se distribuye ampliamente; sin embargo, en México prospera en zonas áridas y semiáridas, donde se observa la mayor diversidad de especies (Muñoz-Urias *et al.*, 2008). *Opuntia* presenta dos centros importantes de diversidad: la zona del Desierto

Chihuahuense y la región centro-oeste (Jalisco, Guerrero y Estado de México) (Golubov *et al.*, 2005), comúnmente se le conoce como nopales y es de gran importancia biológica, cultural, económica y social (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978; Reyes-Agüero *et al.*, 2005). Los individuos de este género se caracterizan por sus cladodios articulados (crecimiento determinado), hojas pequeñas cilíndricas a cónicas, que tempranamente se pierden, las flores crecen solitarias y en el ápice de los cladodios (Fuentes-Pérez *et al.*, 2009).

Las flores de *Opuntia*, al igual que otros miembros de cactáceas, son hermafroditas, aunque por atrofia en alguna estructura del androceo o gineceo también pueden ser unisexuales (Del Castillo & González-Espinosa, 1988; Pimienta-Barrios & Del Castillo, 2002; Díaz & Cocucci, 2003; Fuentes-Pérez, *et al.*, 2009); son de colores atractivos y, fragancias suaves y dulces (Martínez-Ramos, 2016). Los estigmas pueden ser pegajosos y con lóbulos (Grant & Hurd, 1979; Nerd & Mizrahi, 1955; Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Martínez-Ramos, 2016), en algunas especies el nectario se encuentra en la base del estilo (Grant & Hurd, 1979), su antesis por lo general dura entre 8 y 11 horas (Rosas & Pimienta, 1986; Mandujano *et al.*, 1996; Reyes-Agüero *et al.*, 2005; Martínez-Ramos, 2016), pero también hay especies que pueden abrir un segundo día (Rosa & Pimienta, 1986; Martínez-Ramos, 2016).

Dentro de *Opuntia* los cambios morfológicos y anatómicos por presiones ambientales, han provocado una alta plasticidad adaptativa en las especies del género, reflejándose en la variación intra e interespecífica (Muñoz-Urias *et al.*, 2008). Las variaciones del género pueden encontrarse en el hábito de crecimiento, pubescencia en los tallos, longitud de espinas, número por areolas, tiempos de presentación de las fenofases vegetativas y reproductivas, así como en la forma, el color, el peso y la composición química del fruto, siendo caracteres morfológicos muy plásticos (Wallace & Fairbrithers, 1986; Pimienta-Barrios & Mauricio-Leguizamo, 1989; Pimienta-Barrios, 1994; Pimienta-Barrios & Muñoz-Urias, 1995; Fordyce, 2006; Muñoz-Urias *et al.*, 2008).

El género muestra una marcada variación morfológica al grado de que su taxonomía se vuelve confusa (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978; Scheinvar, 1995; Reyes-Agüero *et al.*, 2005; Muñoz-Urias *et al.*, 2008), ejemplo de esto sería, las especies que

presentan flores con diferentes morfos florales (coloraciones) como *O. engelmannii* var *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt & Pinkava, donde en ocasiones presenta flores amarillas y anaranjadas en la misma planta u *O. phaeacantha* Engelm. con un rango de color en las flores de amarillo a rosa (Majure & Puente, 2014). Otro factor importante en la evolución del género *Opuntia*, es la hibridación (Anderson, 2001; Scheinvar *et al.*, 2011).

Majure & Puente (2014), mencionan que la problemática taxonómica en la delimitación de especies en *Opuntia* puede ser resultado de: 1) Una gran cantidad de hibridación que derivan en un mosaico de características expresadas por la progenie, 2) Especies morfológicamente variables, donde los caracteres a menudo depende de variables ambientales, 3) Un mal muestreo de los caracteres de la especie en todos sus rangos, 4) Falta de datos biólogos como recuento de cromosomas, 5) Déficit de estudios detallados sobre la morfología en la distribución de especies, y 6) Falta de datos filogenéticos.

1.3. La variación morfológica en las plantas

Uno de los atributos universales observados en las poblaciones naturales de los organismos es la diversidad fenotípica de gran parte de sus caracteres (Hart & Clark, 1997), denominada variación morfológica. En las plantas la variación morfológica puede ser muy evidente en el cuerpo primario y en la gran diversidad de flores (Martínez-Gordillo *et al.*, 2014).

En el cuerpo primario de las plantas, las variaciones morfológicas se pueden presentar en los tres órganos que lo conforman: raíz, tallo y hojas, siendo las últimas dos las más evidentes. El tallo tiene la misma disposición en las angiospermas, el cual presenta, nudos, entrenudos, yemas, hojas, flores, frutos y ramas (Mauseth, 1988; Martínez-Gordillo *et al.*, 2014), y puede cumplir funciones de transporte y almacenamiento de agua (Watson, 1986; Zlotnik & Ponce, 2013). Dependiendo el grupo de plantas, el tallo puede presentar diferentes modificaciones, para diversas funciones, por ejemplo: existen tallos especializados en almacén de agua, para favorecer la reproducción asexual, como estructuras para trepar, de defensa, para realizar la fotosíntesis o la combinación de éstos, tal es el caso de los cladodios en *Opuntia*, que se caracterizan por ser tallos aplanados que almacenan agua y asumen una función fotosintética (Mauseth, 1988; Martínez-Gordillo *et al.*, 2014). Otra variación muy común se observa en las hojas que se modifican, como en el caso de las cactáceas, donde las

hojas son modificadas en espinas, para evitar la pérdida de agua (Mauseth, 1988; Martínez-Gordillo *et al.*, 2014).

En las angiospermas, la corola por lo general es colorida y forma la parte llamativa de la flor, ésta puede presentar variaciones morfológicas. Se pueden clasificar por sus ejes de simetría como actinomorfas (con más de un eje de simetría) y zigomorfas (con un eje de simetría); pueden presentar los pétalos libres o connados y con base en esto se pueden clasificar de dos maneras: polipétala cuando presenta los pétalos libres o simpétala cuando presentan los pétalos connados (Bell, 1991; Cruz & Rosas, 2013). Las variaciones y atributos como el color, el tamaño, la forma y el olor de las flores, se encuentra íntimamente ligada a los polinizadores (Crepet, 1979; Crane *et al.*, 1995; Grimaldi, 1999; Pérez-Tejada & Pérez, 2013), en las cactáceas podemos encontrar la presencia de un perianto y un pericarpelo que cubre la cámara ovárica.

La variación de las flores en colores y formas ha favorecido la evolución de distintos síndromes de polinización (Armbruster *et al.*, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Martínez-Gordillo *et al.*, 2014). Todas las variaciones de las flores favorecen a las angiospermas en el medio que se desarrollan, ya que también son importantes en la identificación taxonómica de grupos o especies y son ecológicamente relevantes por la gran cantidad de adaptaciones que presentan y las interacciones que establecen con otros organismos (Galen, 1999).

1.4. Aspectos de la ecología de la polinización

Las plantas, por su sesilidad han desarrollado sistemas de reproducción complejos (Mandujano *et al.*, 2010; Martínez-Gordillo, 2013; Martínez-Ramos, 2016), la necesidad de una planta de atraer animales con el propósito de que la polinicen depende de su sistema sexual y de la estructura floral (Anaya-Lang, 2003), siendo esta última la unidad funcional básica de la reproducción sexual (Barret, 2003). En la actualidad, la interacción entre planta-animal es considerada como una de las más complejas y singulares (Johnson & Steiner, 2000), en algunas ocasiones ésta es una relación de beneficio mutuo entre individuos de diferentes especies (Chalcoff *et al.*, 2014).

De todas las interacciones plantas-animal, la polinización es una de la más estudiadas, consiste en la transferencia de polen del androceo al estigma del gineceo (Galen, 1999; Ollerton *et al.*, 2011; Pérez-Tejada & Pérez, 2013). Por otra parte, la herbivoría y la florivoría pueden tener repercusiones en la fertilidad de la planta y en la modificación de las estructuras florales que atraen a los polinizadores (McCall & Irwin, 2006; Martínez-Peralta & Mandujano, 2012). En la mayoría de los casos las flores dependen de los polinizadores para poder realizar el movimiento de polen viable entre éstas (Galen, 1999; Búrquez & Sarukhán, 1980; Ollerton *et al.*, 2011). Para que pueda ocurrir esto, las flores ofrecen una amplia diversidad de recompensas para atraer a estos vectores bióticos (Raguso, 2004; Schiestl & Johnson, 2013; Briseño-Sánchez, 2016).

Las angiospermas presentan varios atractivos para los polinizadores, como el color, la forma, el tamaño, néctar, polen, fragancias y aceites, longevidad, horario de apertura y cierre de la flor, la fenología, el despliegue floral, entre otras. La expresión de cada uno de los componentes florales se ve reflejada en el éxito reproductivo de la planta, pues afecta fenómenos como: patrones de forrajeo, calidad de visita, número de visitas y el costo de producción de los atractivos o recompensas a los visitantes (Navarro *et al.*, 2000; Pichersky & Gershenzon, 2002; Raguso, 2004; Pacini & Franchi, 2008; Golubov & Mandujano, 2009).

Dentro de los atractivos florales se pueden distinguir dos grupos: atractivos primarios (recompensas) y atractivos secundarios (indicadores) (Sedgley & Griffin, 1989). Los primeros son generalmente néctar, polen, resinas y partes florales, mientras que los atractivos secundarios pueden ser morfológicos, coloración, fragancias, despliegues florales, etc., que constituyen una serie de estímulos visuales, olfativos, táctiles, entre otros. Los atractivos florales son determinantes para la polinización y el éxito reproductivo de las plantas (Sedgley & Griffin, 1989). Sin embargo, se ha observado que los atractivos primarios en *Passiflora caerulea* por sí solos no evocan una conducta de visita por parte de los polinizadores (Varela *et al.*, 2016), por lo que los atractivos secundarios son importantes en la polinización.

El atractivo floral primario, por excelencia, es el néctar, para el cual se ha demostrado que hay una correlación positiva entre su producción y alguna medida de adecuación, cuando ocurre un incremento en la producción de néctar se provoca un incremento en la tasa de

visitas, que a su vez lleva a un incremento a la exportación e importación de polen (Brandenburg *et al.*, 2009; Golubov & Mandujano, 2009).

Los atractivos florales secundarios más estudiados son la fenología y sincronía floral. La fenología reproductiva es el estudio de los patrones temporales de los recursos, en plantas abarca desde la formación de botones, hasta la maduración de frutos (Gordo & Sanz, 2005; Yang & Rudolf, 2010; Ramírez-Bullón *et al.*, 2014) y como varían los patrones de los recursos en el tiempo (Mantovani *et al.*, 2003; Ochoa-Gaona *et al.*, 2008). El estudio de la fenología reproductiva en plantas ayuda a comprender los patrones reproductivos y vegetativos de éstas y de los animales que de ellas dependen, entre ellos herbívoros, polinizadores, y frugívoros (Justiniano & Fredericksen, 2000, Mantovani *et al.*, 2003; Ochoa-Gaona *et al.*, 2008).

La sincronía floral hace referencia al número de flores abiertas en una población al mismo tiempo, y es considerada como una estrategia que permite concentrar la mayor cantidad de recompensas florales en un mismo tiempo y espacio, garantizando la polinización exitosa de las flores (Martínez-Peralta & Mandujano, 2012). El grado de sincronía floral (y también de frutos) tiene relevancia ecológica y evolutiva en diferentes escalas, desde la floración intraindividual en una población o interespecífica en todo el paisaje (Freitas & Bolmgren, 2008). Por ejemplo, cuando se presenta una alta sincronía floral se maximiza la influencia de las relaciones de cada individuo con un visitante, aumentando el efecto del forrajeo por parte de los polinizadores (Schemske, 1977). Por otro lado, una asincronía entre frutos maduros en las especies de una comunidad puede ser interpretada como una adaptación para reducir la competencia de los dispersores de semillas y maximizar la reproducción de la planta (Wheelwright, 1985). Los estudios sobre sincronía floral ayudan a entender cómo las plantas pueden mejorar su éxito reproductivo (Freitas & Bolmgren, 2008).

En la polinización se ha acuñado el término de síndromes, que se basa en la idea de que la morfología actual de las flores es producto de su historia evolutiva con un grupo particular de polinizadores (Proctor *et al.*, 1996; Stebbins, 1970; Fenster *et al.*, 2004; Pérez-Tejada & Pérez, 2013), por ejemplo, en la familia Cactaceae los síndromes de polinización son quiropterofilia (murciélagos), ornitofilia (aves), falenofilia (mariposas nocturnas) y, más

frecuentemente, melitofilia (abejas) (Wyatt, 1983; Mandujano *et al.*, 2010; Martínez-Peralta & Mandujano, 2012).

El género *Opuntia* presenta, preferentemente melitofilia o polinización por abejas (Mandujano *et al.*, 2010), en la mayoría de las veces presentan un largo período de floración, flores grandes, colores atractivos (amarillos, púrpuras, rosas y blancos), fragancia leve y suave, numerosas anteras con polen muy nutritivo, estilete saliendo del centro de los estambres, estigmas pegajosos y grandes, lóbulos de estigmas que facilitan el aterrizaje de insectos y ocasionalmente nectarios (Grant *et al.*, 1979; Osborn *et al.*, 1988; Nerd & Mizrahi, 1995; Lenzi & Orth, 2012). El estudio de la relación planta-animal que presenta el género *Opuntia* es sumamente importante, debido a la fuerte relación que presentan las diferentes especies del género con las abejas (Grant & Hurd, 1979).

Es importante realizar estudios taxonómicos y ecológicos de los morfos florales presentes en las especies vegetales, ya que pueden coadyuvar para realizar una delimitación taxonómica, la cual llevará al reconocimiento de las especies, subespecies o variedades (Narbona *et al.*, 2014), por ejemplo, los casos de *Streptanthus glandulosus* (Brassicaceae) o *Primula vulgaris* (Primulaceae) (Mayer *et al.*, 1994; Shipunov *et al.*, 2011).

El estudio de las variaciones morfológicas en cactáceas, en especial las variaciones en el color floral contribuyen a un modelo simple para el entendimiento de la adaptación de las plantas (Hoballah *et al.*, 2007; Narbona *et al.*, 2014), estos estudios pueden abordarse a nivel inter- o intraespecífico (Narbona *et al.*, 2014), ejemplo de esto sería en los miembros de *Nopalea* donde se sugiere que los cambios morfológicos en la flor estuvieron ligados con cambios de polinizadores de insectos a colibríes (Majure *et al.*, 2012) y por ende en su adecuación.

2. Objetivos

Objetivo general

Determinar si hay diferencias en las características morfológicas, fenológicas y la frecuencia de visitantes entre los morfos florales de *Opuntia streptacantha* Lem., presentes en una población silvestre en el municipio de Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Objetivos particulares

1. Determinar si los morfos florales amarillo y anaranjado en *O. streptacantha* presentan diferencias morfológicas vegetativas, reproductivas y fenológicas.
2. Comparar la frecuencia de visitantes florales entre los morfos florales amarillo y anaranjado en *O. streptacantha*

3. Hipótesis

- a. Los dos morfos florales de *O. streptacantha* presentarán, al menos, una diferencia significativa en su morfología.
- b. La frecuencia de visitantes en los morfos florales será diferente, debido a las diferencias morfológicas y coloración presentes en la flor.
- c. La diferencia de visitantes florales entre los morfos florales de *O. streptacantha* ejercerán una presión sobre la variación de las flores.

4. Materiales y Métodos

4.1. Sitio de estudio

El municipio de Cadereyta de Montes colinda con los municipios de Peñamiller, Pinal de Amoles y San Joaquín al norte; al este con los municipios de Pacula y Zimapán, Hidalgo; al sur con el municipio de Ezequiel Montes y el estado de Hidalgo; y al oeste con los municipios de Ezequiel Montes y Tolimán. Su cabecera municipal se ubica a 71 kilómetros de la capital del estado, con una altitud de 2,070 msnm (INAFED, 2017). Este estudio se llevó a cabo en el área silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío” (Fig. 1). Sus coordenadas geográficas son 20°41'15.8"N y 99°48'17.7"O, con una altitud de 2,046 m s. n. m. el tipo de vegetación es de matorral xerófilo crasicale. El clima es de tipo BS1 kw (w) semi-seco, templado con lluvias en verano. La temperatura promedio anual oscila entre 12° y 19°C y la precipitación promedio anual es de cerca de 550 mm al año (<http://www.concyteq.edu.mx/JB/inicio.html>). De acuerdo con las condiciones climáticas existentes en la región, la vegetación se encuentra compuesta por diversas especies entre las que sobresalen las cactáceas y pequeñas partes boscosas de pinos y encinos, en lo que corresponde a la Sierra Gorda (INAFED, 2017).

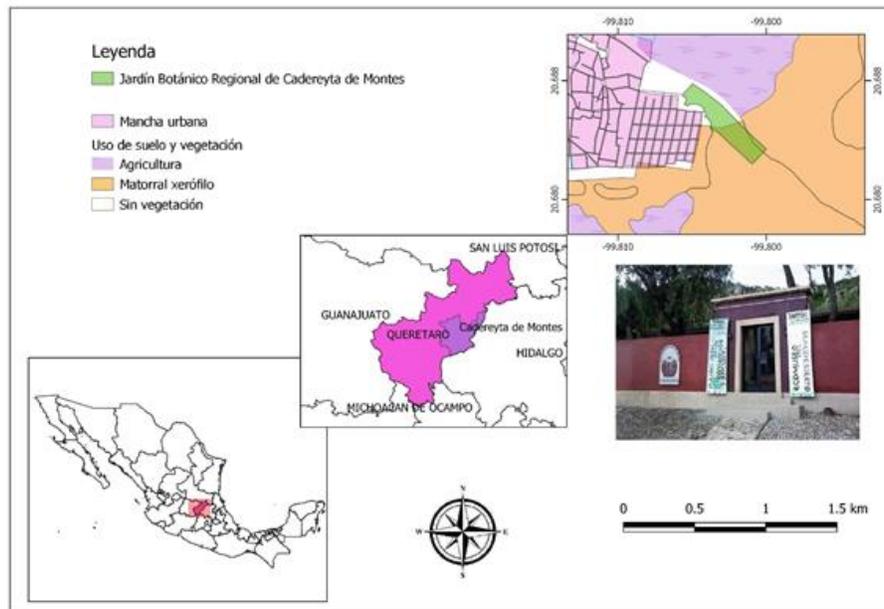


Fig. 1. Ubicación del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro, México. Elaborado por Cristina Ramírez Gutiérrez y Linda M. Martínez R. con cartas de CONABIO (2008). División Política Estatal. Versión 2. Escala 1:250000. (Martínez-Ramos, 2019).

4.2. *Especie de estudio*

Opuntia streptacantha Lem., generalmente es una planta arborescente o arbustiva, de hasta 4 m alto tiene los tallos con cladodios 18-30 cm largo, 14-18 cm ancho, ascendentes, obovados a suborbiculares, glabros, sin podarios, aréolas 2-4 mm largo, distantes entre sí 1.3-2.5 cm, pelos (0-)1-2, 1-3 mm largo, rígidos, quebradizos, negruzcos, deciduos, glóquidas amarillas a rojizas, espinas 3-5(-7), 0.5-2 cm largo, 0.6-1.1 mm ancho, subuladas, rectas, las inferiores adpresas, blancas a grises, negruzcas con la edad, sin vainas. Flores 6-7 cm largo; pericarpelo 2-3 cm largo, 2.1-2.2 cm ancho, obovoide, glóquidas cortas, rojizas, deciduas, perianto rotado, segmentos del perianto (tépalos) externos 0.5-3.5 cm largo, 0.6-1.5 cm ancho, obovados, ápice acuminado, margen superior ligeramente denticulado, amarillos, o anaranjados, tépalos internos 2.5-3.3 cm largo, 1.5-1.7 cm ancho, obovados, ápice acuminado a ligeramente retuso, amarillos a anaranjados; estambres 0.8-1.1 cm largo, más cortos que los tépalos, filamentos verde-amarillentos a rojos; estilo 2-2.2 cm largo, blanco-amarillento, lóbulos del estigma 8-10, ca. 5.0 mm largo, verdes. Frutos 4-4.2 cm largo, 3.5-5 cm ancho, globosos a obovoides, amarillos a rojos, glóquidas cortas, pulpa roja; semillas 3.8-4.5 mm largo, ca. 2.6 mm ancho (Arias *et al.*, 2012).

Esta especie es endémica de México y se distribuye en los estados de Aguascalientes, Durango, Ciudad de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Tlaxcala y Zacatecas (Hunt *et al.*, 2006), y crece en elevaciones de 1,600 a 2,400 m. (Arias *et al.*, 2017).

La especie generalmente se encuentra en matorral xerófilo o pastizal; llega a formar comunidades llamadas “nopaleras”, sobre sustrato riolítico o aluvial, manejada en huertos familiares (Arias *et al.*, 2012). De acuerdo con Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada (1978) es una especie silvestre de notable manejo en varias regiones del país, por los frutos comestibles. Y se le conoce como: “Cardón”, “cenizo”, “chaveño” o “nopal cardón” (Arias *et al.*, 2012).

Opuntia streptacantha presenta su floración de marzo a junio y su fructificación de junio a septiembre (Arias *et al.*, 2012). En el valle de México, se ha reportado que las flores pueden abrir hasta dos días y entre sus polinizadores se encuentran *Apis mellifera*, *Bombus* sp., *Diadasia rinconis* y *Perdita azteca* (Huerta, 1995) y puede ocurrir una autopolinización

gracias a la visita de hormigas (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Además, *Opuntia streptacantha* es un alimento tradicional de pobladores del Altiplano Mexicano, se pueden consumir los cladodios o nopales como ensalada y el fruto como alimento de temporada (Torres-Ponce *et al.*, 2015). Con los frutos aparte de ser consumidos como fruta fresca, se elaboran diversos productos como queso de tuna, jalea, colonche, melcocha y miel (López-González *et al.*, 1997). *Opuntia streptacantha* se ha utilizado en la medicina, se le atribuye un efecto hipoglucemiante por su alto contenido de pectina y fibra (Andrade-Cetto & Wiedenfeld, 2011). Los cladodios se han utilizado para ayudar a controlar los niveles altos de colesterol, esto gracias al alto contenido de fibra y se sugiere que su consumo regular puede ayudar a la prevención de la obesidad y diabetes (Torres-Ponce *et al.*, 2015).

4.3. Diseño experimental

4.3.1. Morfología

Herborizado

Primero se colectó material biológico para la elaboración de ejemplares herborizados de cada uno de los morfos florales, amarillo (MA) y anaranjado (MN), de *O. streptacantha*, como complemento se generó una clave taxonómica de las especies del género *Opuntia* del sitio de estudio para su fácil identificación en campo.

Para la herborización, se seleccionaron cladodios maduros, sanos y con estructuras reproductivas (botones, flores o frutos), éstos fueron cortados en la unión con el cladodio anterior, y junto a las estructuras reproductivas fueron prensadas en campo. A los cladodios se le realizó un corte longitudinal con una navaja de campo, y con una cuchara se eliminó la mayor parte del parénquima, intentando no dañar la epidermis, se les aplicó sal de mesa para que tuviera un mejor secado (Radford *et al.*, 1974).

Las flores se cortaron a la mitad, siguiendo su plano de simetría, evitando perder estructuras. Las flores y frutos fueron preservados separados del cladodio, para evitar que se dañaran (Cascante, 2008). Después, en el laboratorio se pasó al secado, que se realizó en una estufa a no más de 38°C, durante aproximadamente una semana, el material biológico se iba revisando día con día, para hacer cambios constantes del papel mojado, evitando que el material se viera afectado por factores externos (Cascante, 2008).

Una vez seco el material, fue sometido durante cuatro días a temperaturas de -20° C, con la finalidad de eliminar los hongos e insectos que pudieran existir y prevenir infecciones posteriores (Arnelas *et al.*, 2012).

Los ejemplares se montaron en cartulina, se cosió el cladodio con hilo blanco, las flores fueron pegadas con silicón y se anexó una bolsa con las semillas del fruto. La etiqueta con los datos importantes del ejemplar (como: el nombre científico, familia, localidad, autores, etc.) se elaboró para su correcta identificación (Arnelas *et al.*, 2012), y además se anexó la foto de la flor, como prueba del color de ésta en fresco.

a. Variación morfológica de cladodios y espinas

Se midieron 20 cladodios maduros y 20 cladodios jóvenes de 10 individuos reproductivos de *O. streptacantha* de ambos morfos florales, tomando como estándar, que presentaran fruto, botón o flor, o los tres y una altura aproximada de 3 m. Los datos morfológicos tomados de cada cladodio fueron de carácter cuantitativo, tomando como referencia los parámetros dados (medidas del cladodio y aréolas) por Muñoz-Urias *et al.*, (2008). (Cuadro 1 y Fig. 2). Las medidas en mm fueron tomas con un vernier digital (Marca Truper) y las medidas en cm se tomaron con un flexómetro (Marca Truper).

Cuadro 1. Caracteres morfológicos tomadas en los cladodios de los morfos florales en *Opuntia streptacantha*. (ver Fig. 2). Modificado de Muñoz-Urias *et al.*, (2008).

Caracteres morfológicos
(1) Largo de cladodio (cm)
(2) Ancho de cladodio (cm)
(3) Distancia máxima de la parte apical a la más ancha (cm)
(4) Distancia máxima de la parte basal a la más ancha (cm)
(5) Número de series de areolas
(6) Tamaño de areola (mm)
(7) Distancia entre areolas (cm)
(8) Distancia entre líneas (cm)

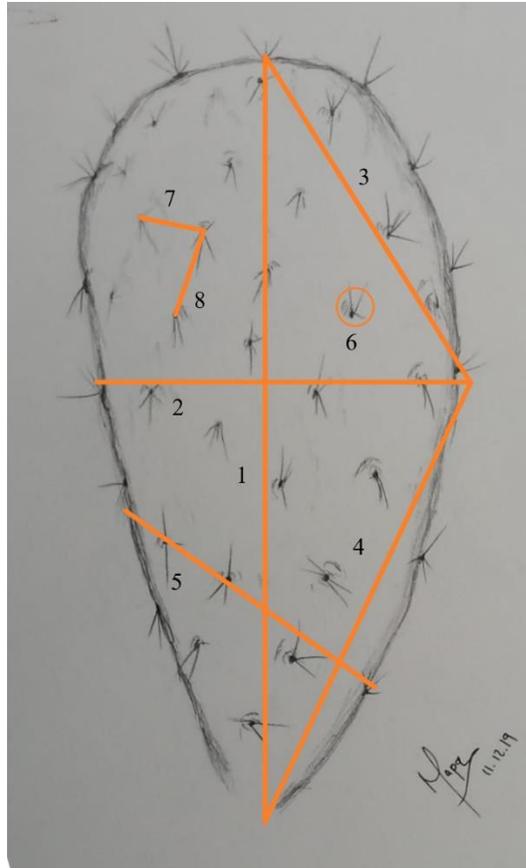


Fig. 2. Caracteres morfológicos analizados en los cladodios de *Opuntia streptacantha*. (1) largo del cladodio (cm); (2) ancho del cladodio (cm); (3) distancia máxima de la parte apical a la más ancha (cm); (4) distancia máxima de la parte basal a la más ancha (cm); (5) número de series de aréolas; (6) tamaño de la aréola (mm); (7) distancia entre aréolas (cm); (8) distancia entre líneas (cm). Ilustración: Mariana Paola. Bravo-Corea (Mapa).

También, se midieron las espinas de los cladodios de 10 individuos de ambos morfos florales de *O. streptacantha*, tomando como estándar, que fueran cladodios jóvenes y se midieron las espinas de la aréola central de tres cladodios por individuo ($n= 10$ individuos MA y $n= 10$ individuos MN). Los datos fueron tomados en campo y son de carácter cualitativo y cuantitativo, estos últimos fueron tomados con un vernier digital (Marca Truper). Los parámetros fueron elegidos tomando como referencia las características de las espinas de tamaño, cantidad, color y posición en la aréola que muestra López-Borja *et al.*, (2017), (Cuadro 2).

Cuadro 2. Caracteres morfológicos tomados en las espinas de los cladodios jóvenes de los morfos floral amarillo y anaranjado en *Opuntia streptacantha*.

Caracteres morfológicos	
Cuantitativos	
Largo de las espinas (mm)	
Número de espinas	
Cualitativos	
Color de la espina	
Tipo de espina (recta o subulada)	

b. *Variación morfológica floral*

La colecta de flores de *O. streptacantha* consistió en obtener: 33 flores de cada morfo floral. Las flores fueron fijadas en frascos con trapa de rosca en FAA (Formaldehído, alcohol, acético) (Kiernan, 2002). En el laboratorio se tomaron los caracteres cuantitativos y un carácter cualitativo (tipo de simetría), tomando como referencia las características (de perianto, pericarpelo y órganos reproductivos) que muestra Martínez-Ramos *et al.*, (2017) (Cuadro 3 y Fig. 3). Los caracteres se midieron con un vernier digital (Marca Truper).

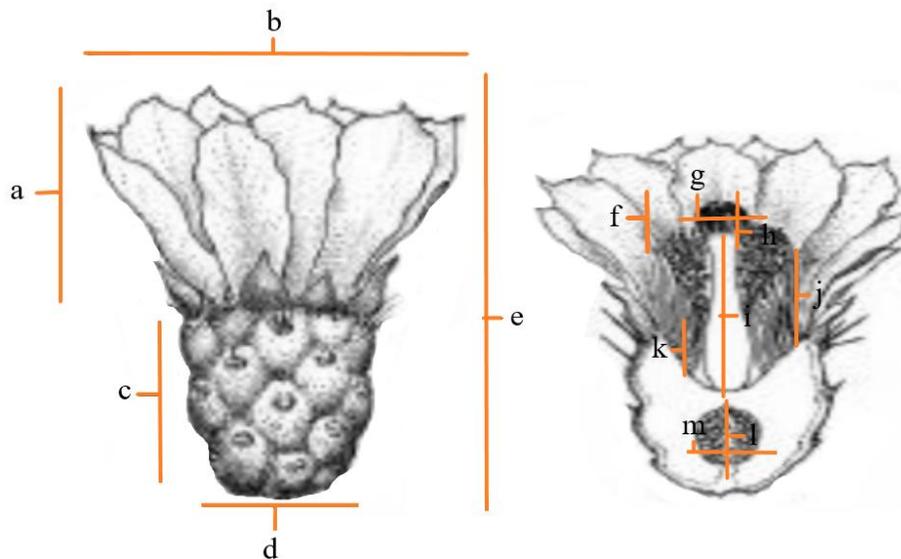


Fig. 3. Caracteres morfológicos analizados en las flores de *Opuntia streptacantha*. (a) largo de los segmentos del perianto (mm); (b) apertura de la corola (mm); (c) altura pericarpelo (mm); (d) ancho pericarpelo (mm); (e) largo de la flor (mm); (f) distancia entre antera y estigma (mm); (g) ancho del estigma (mm); (h) largo del estigma (mm); (i) altura del estilo (mm); (j) altura del estambre más largo (mm); (k) altura del estambre más corto (mm); (l) diámetro polar de la cámara ovárica (mm); (m) diámetro ecuatorial de la cámara ovárica (mm). Dibujos tomados de: Scheinvar, L. & G. Manzanero (2009).

Cuadro 3. Caracteres morfológicos evaluados en las flores de ambos morfos florales, amarillo y anaranjado, en *Opuntia streptacantha*. (ver Fig. 3) Modificado de Martínez-Ramos *et al.*, (2017)

Caracteres morfológicos
(a) Largo de los segmentos del perianto (mm)
(b) Apertura de la corola (mm)
(c) Altura pericarpelo (mm)
(d) Ancho pericarpelo (mm)
(e) Largo de la flor (mm)
(f) Distancia entre antera y estigma (mm)
(g) Ancho del estigma (mm)
(h) Largo del estigma (mm)
(i) Altura del estilo (mm)
(j) Altura del estambre más largo (mm)
(k) Altura del estambre más corto (mm)
(l) Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica (mm)
(m) Diámetro polar de la cámara ovárica (mm)
Estambre más largo (mm)
Estambre más chico (mm)
Número de estambres
Número de óvulos
Número de lóbulos
Número de granos de polen por antera

c. Variación morfológica de frutos y semillas

Se colectaron 40 frutos ($n= 20$ de MN y $n= 20$ de MA), formados a partir de una polinización abierta o control natural, de 10 individuos reproductivos diferentes, tomando dos frutos de cada uno. Los caracteres fueron elegidos tomando como referencia las características de los frutos de tamaño, forma y color que muestra López-Borja *et al.*, (2017) (Cuadro 4).

Los datos fueron tomados en el laboratorio y son de carácter cuantitativo y cualitativo, los primeros fueron tomados con un vernier digital (Marca Truper) y en los cualitativos, se usó el código de colores HTML para dar una mejor determinación del color y en la determinación de forma se basó en la clasificación dada por Moreno (1984).

Cuadro 4. Caracteres morfológicos evaluados en los frutos de los morfos florales anaranjado y amarillo de *Opuntia streptacantha*.

Caracteres morfológicos
Cuantitativos
Diámetro del fruto (mm)
Longitud del fruto (mm)
Número de series espiraladas
Número de semillas
Cualitativos
Color externo del fruto
Color de la pulpa del fruto
Color de glóquidas
Forma de fruto

Posteriormente se midieron las semillas de los frutos recolectados, de cada fruto se tomaron 10 semillas de forma aleatoria ($n= 200$ semillas, por morfo floral), se fotografiaron y se midieron con el programa Adobe Photoshop CS6, los caracteres obtenidos eran de tipo cuantitativo (tamaño) y cualitativo (forma y color) (Cuadro 5), los primeros se obtuvieron en mm, y en los cualitativos se usó el código de colores HTML para dar una mejor determinación del color y en la determinación de forma se basó en la clasificación dada por Moreno (1984).

Cuadro 5. Caracteres morfológicos medidos en las semillas de los morfos florales amarillo y anaranjado de *Opuntia streptacantha*.

Caracteres morfológicos
Cuantitativos
Longitud de semilla (mm)
Ancho de semilla (mm)
Cualitativos
Tipo de semilla
Color de semilla
Forma de semilla

d. Análisis estadísticos

En los caracteres cuantitativos tomados en las flores, cladodios, espinas, frutos y semillas, se obtuvo su media y el error estándar (EE). Para los datos con variables continuas se realizó

una prueba de *t-pareada* para comparar los grupos y para los datos con variables discretas se realizó un Modelo Lineal Generalizado con distribución Poisson (Wasserman, 2004). Dichos análisis se realizaron en el programa JMP 10.

Adicionalmente, se realizó un análisis de taxonomía numérica (Sokal & Sneath, 1963; Cuadras, 1981, Palacios *et al.*, 2020), de componentes principales (PCA), se tomaron en cuenta los caracteres morfológicos de todas las estructuras medidas previamente, el análisis se realizó en el programa R versión 3.5.3 (R Development Core Team, 2019), con las librerías “kazzam” (Schmidt, 2017) y “ggplot2” (Wickham, 2016)

Además, se realizó un análisis discriminante, una técnica multivariada que busca funciones discriminantes que maximizan los contrastes entre los grupos y determinará su posible separación (López-Borja *et al.*, 2017; Palacios *et al.*, 2020), se realizó el análisis tomando en cuenta los caracteres de flor y cladodio, se anexaron datos de dos especies más: *Opuntia tomentosa* y *Opuntia cantabrigiensis* (Galicía-Pérez *et al.*, datos no publicados) ambas especies se encuentran en el mismo sitio de estudio y presentan una sincronía floral muy alta, junto a los morfos florales de *Opuntia streptacantha* (Martínez-Ramos, 2019; ob. pers.), el análisis se realizó en el programa R, versión 3.5.3., con las librerías “mice” (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011), con la función *lda* del paquete “MASS” (Venables & Ripley, 2002) y “ggplot2” (Wickham, 2016).

4.3.2. Aspectos de la ecología de la polinización

a. Fenología reproductiva

El patrón fenológico se describió con el registro mensual de estructuras reproductivas: botones, flores en anthesis, flores en post-anthesis y frutos ($n= 10$ individuos de MA y $n= 10$ individuos de MN). Las visitas mensuales al sitio de estudio fueron de abril del 2018 a abril del 2019. Con los datos, se realizaron fenogramas con el paquete ggplot2 (Wickham, 2016) del programa R, versión 3.5.3 (R Development Core Team, 2019), donde se muestra los picos de floración y fructificación, y también para observar si hay un traslape o desfase en las fenofases, entre los morfos de flores amarillo y anaranjado.

La sincronía floral de cada morfo floral, se evaluó con el índice de Marquis (1998), que considera el número de flores abiertas por censo y la proporción que representan estas flores con respecto al total de flores.

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

Donde, S es el grado de sincronía, x_t número de flores abiertas por censo, $(\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t})$ es la proporción que representan las flores abiertas con respecto al total de flores, y Pt representa en número de individuos que florecen en cada censo y la proporción que éstos representan del total de individuos censados. Este índice adquiere valores de 0 a 1, un valor cercano a uno representa sincronía perfecta y un valor cercano a cero representa asincronía.

La sincronía floral entre MA y MN se calculó con el índice de Mahoro (2002), modificado por Osada *et al.* (2003), para la versión modifica se considera el número relativo de flores abiertas en cada individuo a un nivel interespecífico (en este caso, entre MA y MN).

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

Donde s_i es el grado de sincronía de la especie A con la especie B, $y_{i,j}$ es la proporción de flores abiertas de la especie A desde ($j = 1$) hasta el censo j , del número total de flores abiertas durante la temporada y $\Psi_{i,j}$ es el promedio de flores abiertas de la especie B ($y_{k,j}$). El índice obtiene valores de 0 a 1, un valor cercano a uno representa sincronía perfecta y un valor cercano a cero representa asincronía entre los morfos florales.

b. *Visitantes florales*

Se observaron 34 flores de ambos morfos florales (de abril a mayo de 2018; de polinizadores, florívoros, robadores de néctar, etc). Las observaciones para el registro de visitantes florales se llevaron a cabo entre las 9:00 y las 19:00 h, el tiempo de observación fue de quince minutos cada hora, anotando el número de visitantes que llegaban a las flores

y su comportamiento. Los insectos que no se pudieron identificar en campo, se colectaron o fotografiaron para su determinación taxonómica (identificados por la aplicación Naturalista). Se realizó un Modelo Lineal Generalizado, con distribución Poisson (Wasserman, 2004), para comparar la frecuencia total de visitantes entre morfos, este análisis se llevó a cabo en el programa JMP 10.

También, con los datos se realizó un gráfico con el paquete ggplot2 (Wickham, 2016), para comparar la frecuencia de visitantes por morfo floral en el tiempo y una red de interacción con el paquete Bipartite (Dormann *et al.*, 2008) en la cual, a nivel de red se estimó la métrica de superposición de nicho (SN); ésta corresponde a la similitud en los patrones de interacción (por ejemplo el uso de un mismo recurso), los valores que toma van de 0 a 1, valores cercano a cero indica una partición de nicho elevada y valores cercanos a uno, una superposición de nicho total (Blüthgen, 2010), y a nivel de especie se calcularon métricas relevantes para describir el rol ecológico de cada visitante en la red. La fuerza de la especie es una métrica que mide la suma de las dependencias de cada especie y así poder cuantificar la relevancia de una especie, a través de las interacciones que tenga (Bascompte *et al.*, 2006; Poisot *et al.*, 2012; Munguía-Soto, 2016), También, se evaluaron los componentes núcleo y periféricos en la red. Cuando el valor es mayor a uno, muestra las especies con el mayor número de interacciones con relación a otras especies del mismo nivel, constituyendo un núcleo de la red generalista, cuando el valor es menor a uno, se observan a las especies con menor número de interacciones en relación con otras especies del mismo nivel, constituyendo una periferia de la red especialista (Dáttilo *et al.*, 2013; Munguía-Soto, 2016). Finalmente, se midió el índice de servicio de polinización (PSI), el cual mide la importancia de cada visitante como polinizador para la comunidad de plantas, el índice toma valores de 0 a 1, valores cercanos a cero indican irrelevancia de la especie como polinizador y valores cercanos a uno corresponden a la importancia máxima como polinizador (Dormann, 2011; Aguado *et al.*, 2019). El gráfico de la red y los análisis de las métricas se realizaron en el programa R, versión 3.5.3 (R Development Core Team, 2019).

5. Resultados

5.1. Morfología

Herborizado

Los ejemplares se depositaron en el Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), folios: 0166986 y 0166985 (Fig.4), éstos se complementaron con la clave taxonómica y dos ilustraciones de las flores en fresco (Fig.5).

Clave taxonómica del género *Opuntia* en el JBRCM

- 1.-Plantas arbustivas, hasta 2 m de altura.....2
- 2.-Cladodios de 12 a 20 cm de altura, sin tono glauco. Flor amarillenta con tonos rojizos, hermafrodita. Fruto globoso, púrpura.....*Opuntia cantabrigiensis*
- 2.- Cladodios de 15 a 40 cm de altura, con tono glauco. Flor amarilla sin tonos rojizos, unisexual. Fruto anchamente subgloboso, verde amarillento a purpurino ...*Opuntia robusta*
- 1.- Plantas arborescentes, de 2 a 4 m de altura.....3
- 3.- Cladodios oblongos a ovalados, aréolas sobre podarios evidentes, pubescentes. Fruto ovoide a subgloboso, rojo.....*Opuntia tomentosa*
- 3.-Cladodios ovados a suborbiculares, aréolas sin podarios, glabros. Fruto ovoide, magenta.....4
- 4.- Flor amarilla de 6 cm de largo, pericarpelo de 3 a 4 cm de largo*Opuntia streptacantha* morfo floral amarillo.
- 4.-Flor anaranjada de 5 cm de largo, pericarpelo de 3 cm de largo*Opuntia streptacantha* morfo floral anaranjado.

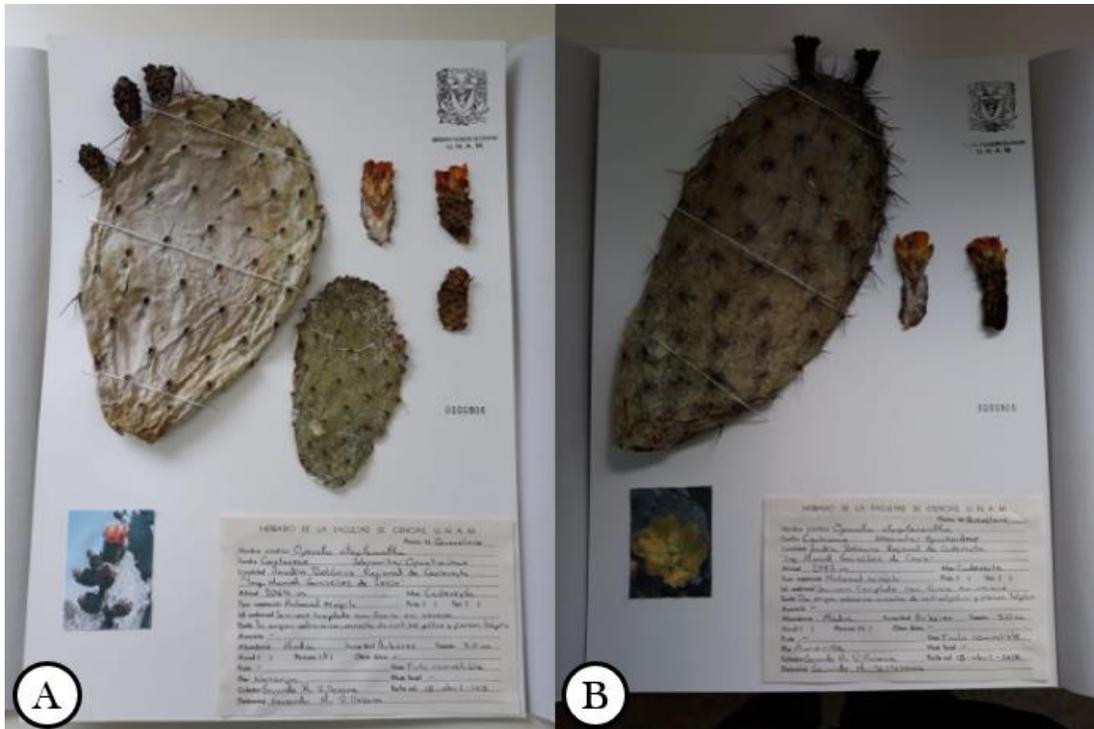


Fig. 4. Herborizados de *Opuntia streptacantha*, depositados en FCME. A) Morfo floral amarillo (número id: 0166985). B) Morfo floral anaranjado (número id: 0166986). Foto: G. Manzanarez-Villasana.

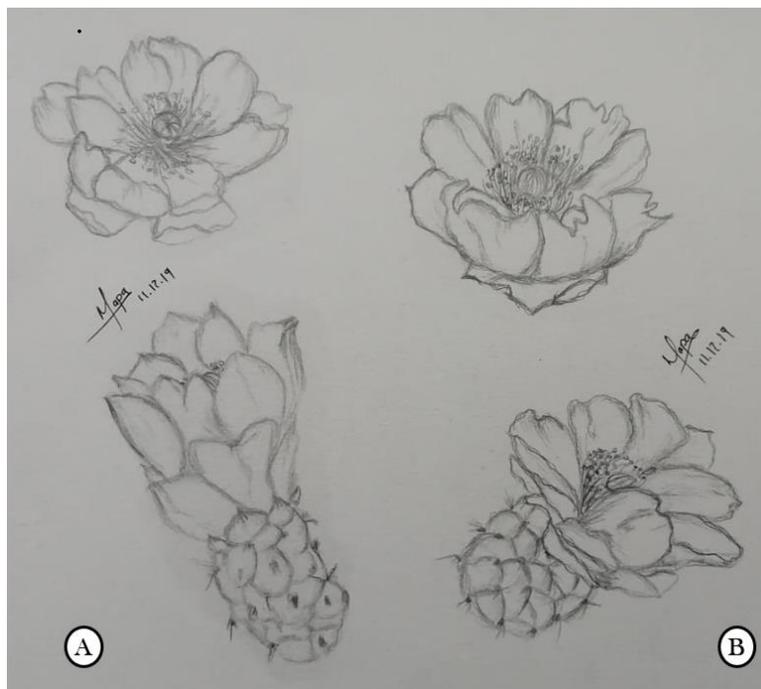


Fig. 5. Ilustraciones de las flores de *Opuntia streptacantha*. A) Morfo floral amarillo. B) Morfo floral anaranjado. Ilustraciones: Mariana Paola. Bravo-Corea (Mapa).

a. *Variación morfológica de cladodios y espinas*

En los caracteres evaluados en los cladodios se encontraron solo dos diferencias significativas entre MA y MN en los cladodios adultos, en el largo del cladodio ($t= 2.3425$, $p= 0.0245$) y en el número de series de aréolas ($t= 2.0604$, $p= 0.0463$) (ANEXO, CUADRO A), siendo MN el que presenta las medidas de mayor tamaño, para los cladodios jóvenes no se encontraron diferencias significativas, ambos presentaron cladodios ovados (Fig.6).

MA y MN presentaron dos tipos de espinas, rectas y subuladas, en ambos casos, las espinas rectas son más grandes que las subuladas ($f= 4.5164$, $p= 0.0348$) (ANEXO, CUADRO B). Las espinas presentan una coloración amarilla o blanca, esto sin importar el tipo de espina que sea. No se encontró una diferencia significativa entre el número de espinas por aréola entre morfos florales ($\chi^2= 0.3569$, $p= 0.5502$) (ANEXO, CUADRO C).

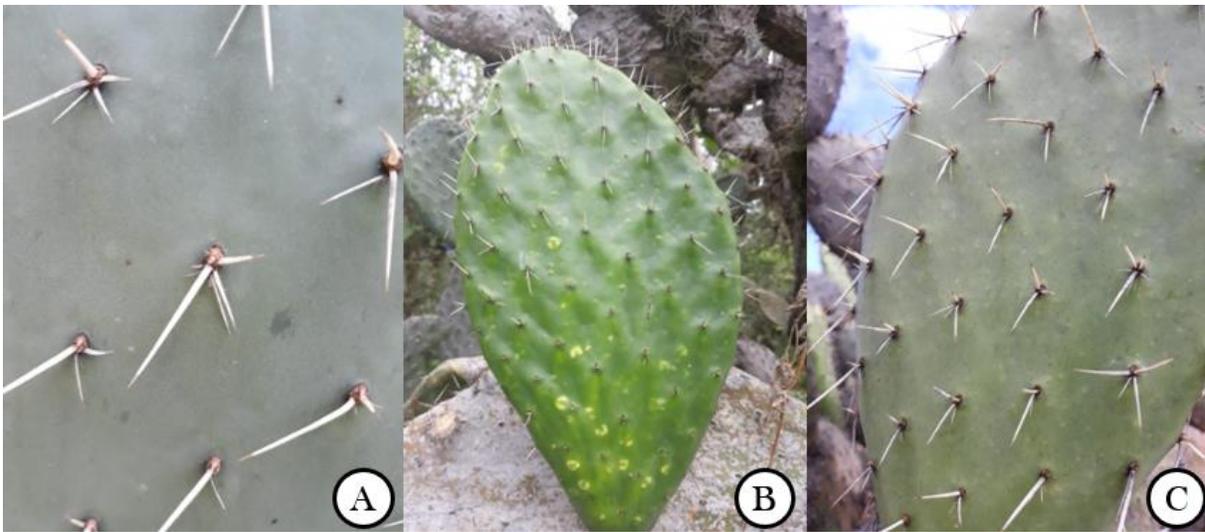


Fig.6. Cladodios de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Morfo floral amarillo; A) Aréolas y espinas de cladodio. Morfo floral anaranjado: B) Cladodio joven y C) Aréolas y espinas de cladodio. Foto: G. Manzanarez-Villasana.

b. Variación morfológica floral

Entre los morfos de *O. streptacantha* (Fig. 7), se encontraron diferencias significativas en la mayoría de los caracteres evaluados (ANEXO, CUADRO D). Las únicas similitudes entre los morfos florales se encuentran en la parte reproductiva femenina de las flores, específicamente en el estigma, tanto en el largo ($t=-0.01$, $p= 0.9883$) y el ancho ($t= 1.90$, $p= 0.0617$), así como en el número de lóbulos que presentan ($\chi^2= 2.5047$, $p= 0.1135$) (Fig. 10 y 11). MA en la mayoría de los caracteres presenta las medidas y conteos de un valor más elevado (ANEXO, CUADRO E), exceptuando el ancho del pericarpelo, diámetro ecuatorial de la cámara ovárica, número de estambres y números de granos de polen, los cuales son mayores para MN (Figs. 8, 9, 10, 11 y 12). Ambos morfos florales presentan flores actinomorfas.

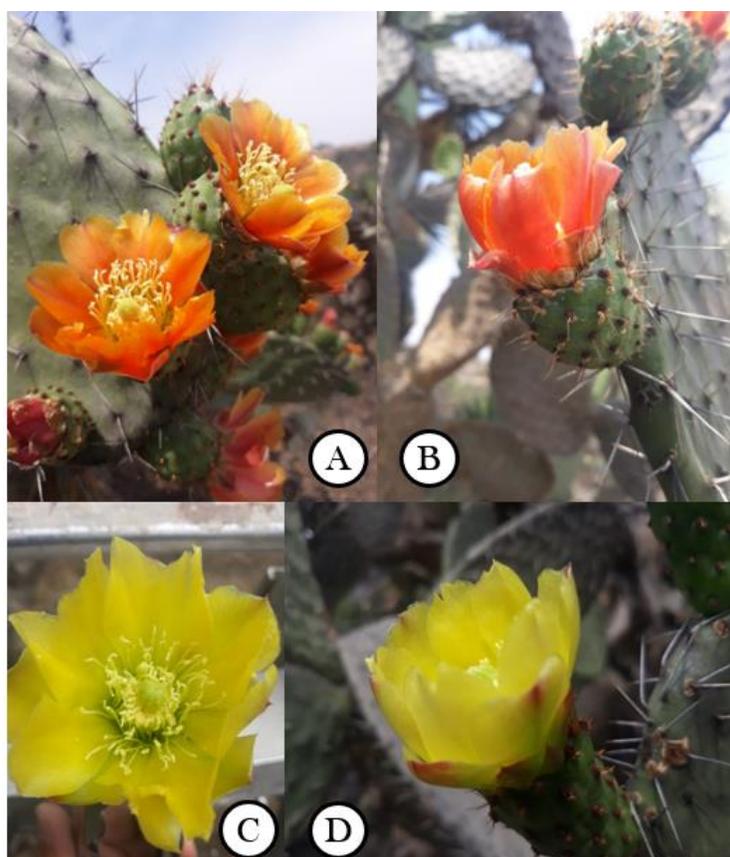


Fig. 7. Morfos florales de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. A) y B) Flores del morfo floral anaranjado. C) y D) Flores del morfo floral amarillo. Foto: G. Manzanarez-Villasana.

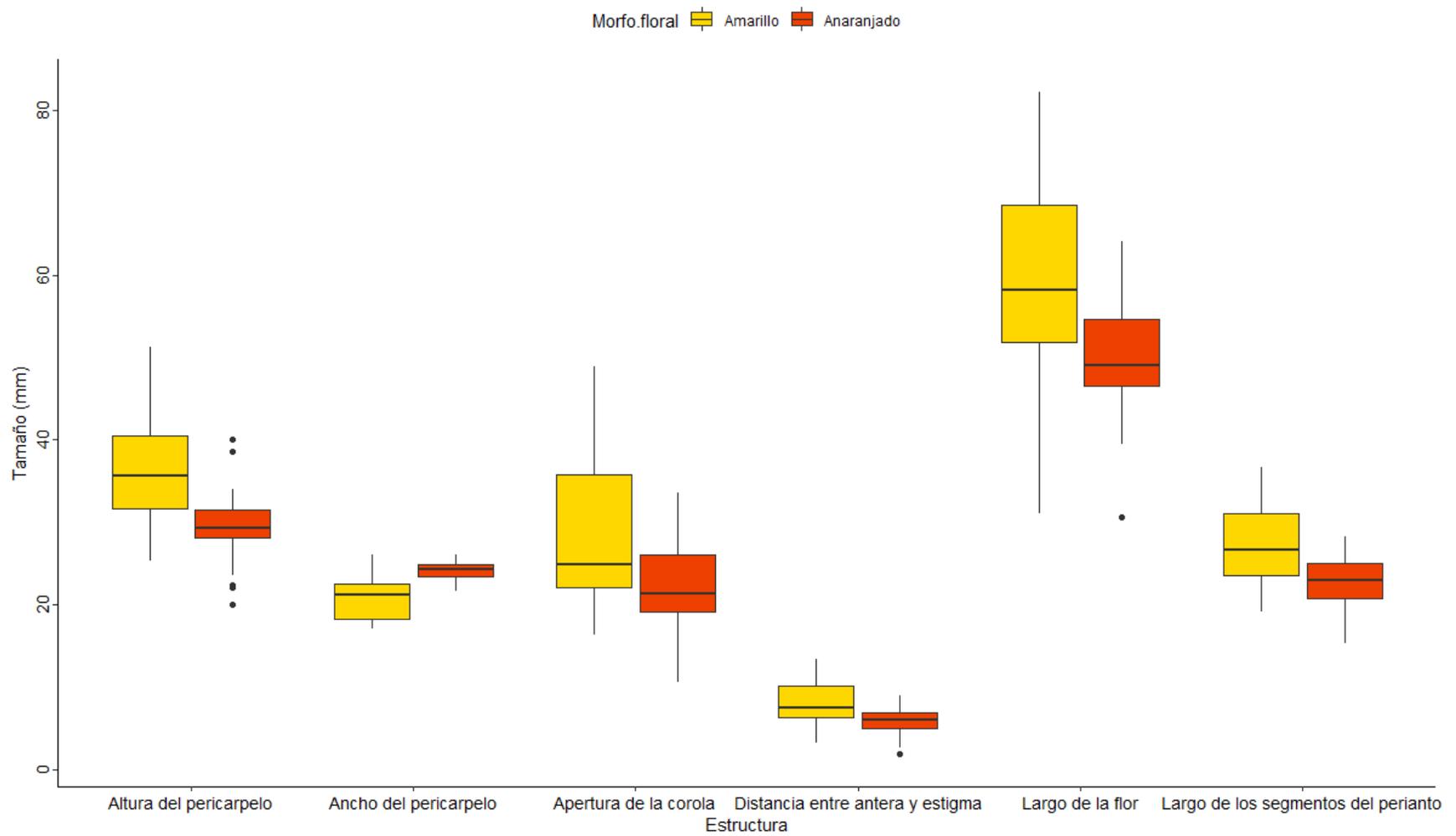


Fig.8. Distribución de las medidas morfológicas en las flores de *Opuntia streptacantha*. $n= 33$ flores anaranjadas y $n= 33$ flores amarillas. Datos del año 2018, en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

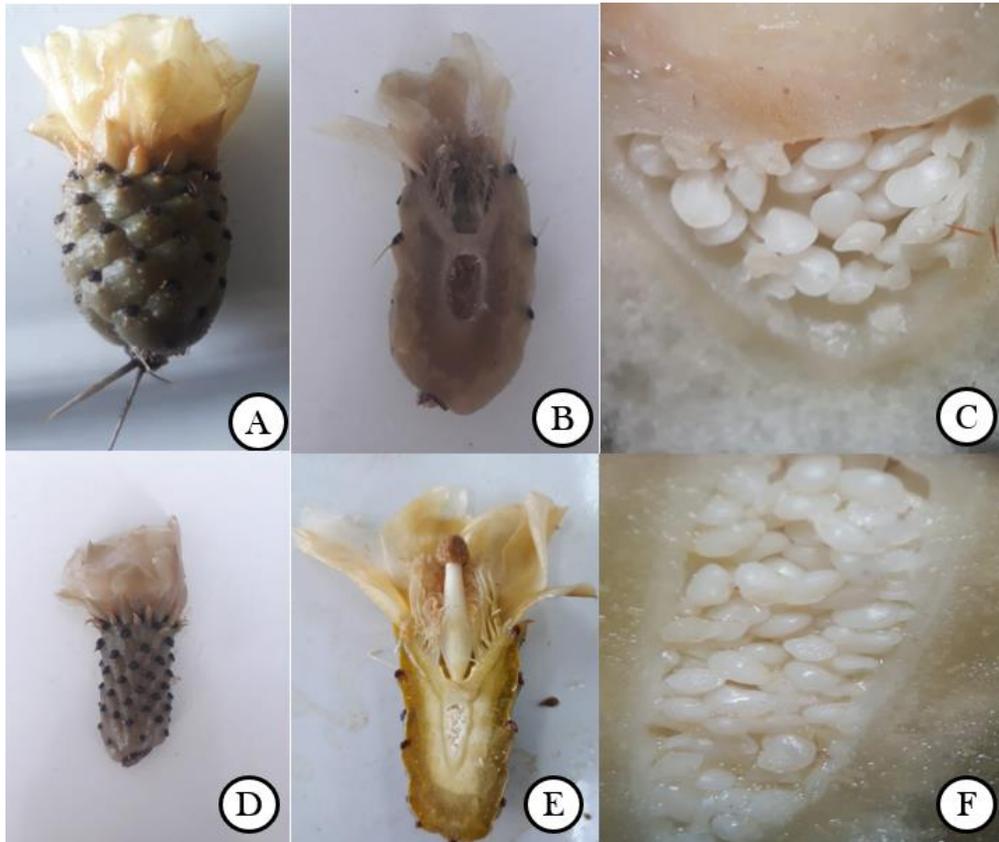


Fig.9. Flores de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Morfo floral anaranjado: A y B) Flor corte longitudinal. C) Cámara ovárica. Morfo floral amarillo: D y E) Flor corte longitudinal. F) Cámara ovárica. Foto: G. Manzanarez-Villasana.



Fig.10. A) Óvulo del morfo floral anaranjado. B) Granos de polen del morfo floral amarillo. Foto: G. Manzanarez-Villasana.

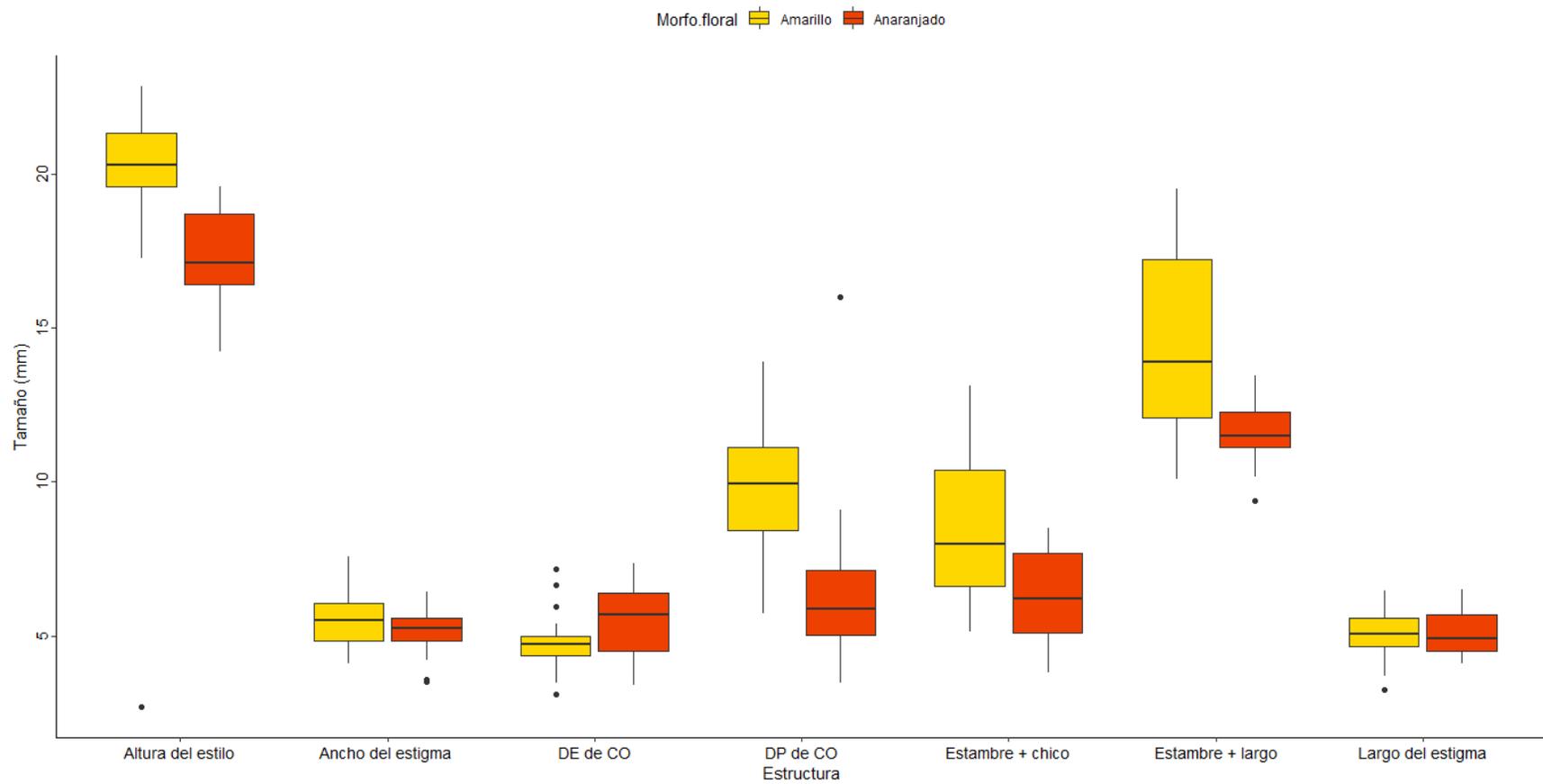


Fig.11. Distribución de las medidas morfológicas en las estructuras reproductivas de las flores de *Opuntia streptacantha* $n= 33$ flores anaranjadas y $n= 33$ flores amarillas. DE de CO: Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica. DP de CO: Diámetro polar de la cámara ovárica. Datos del año 2018, en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

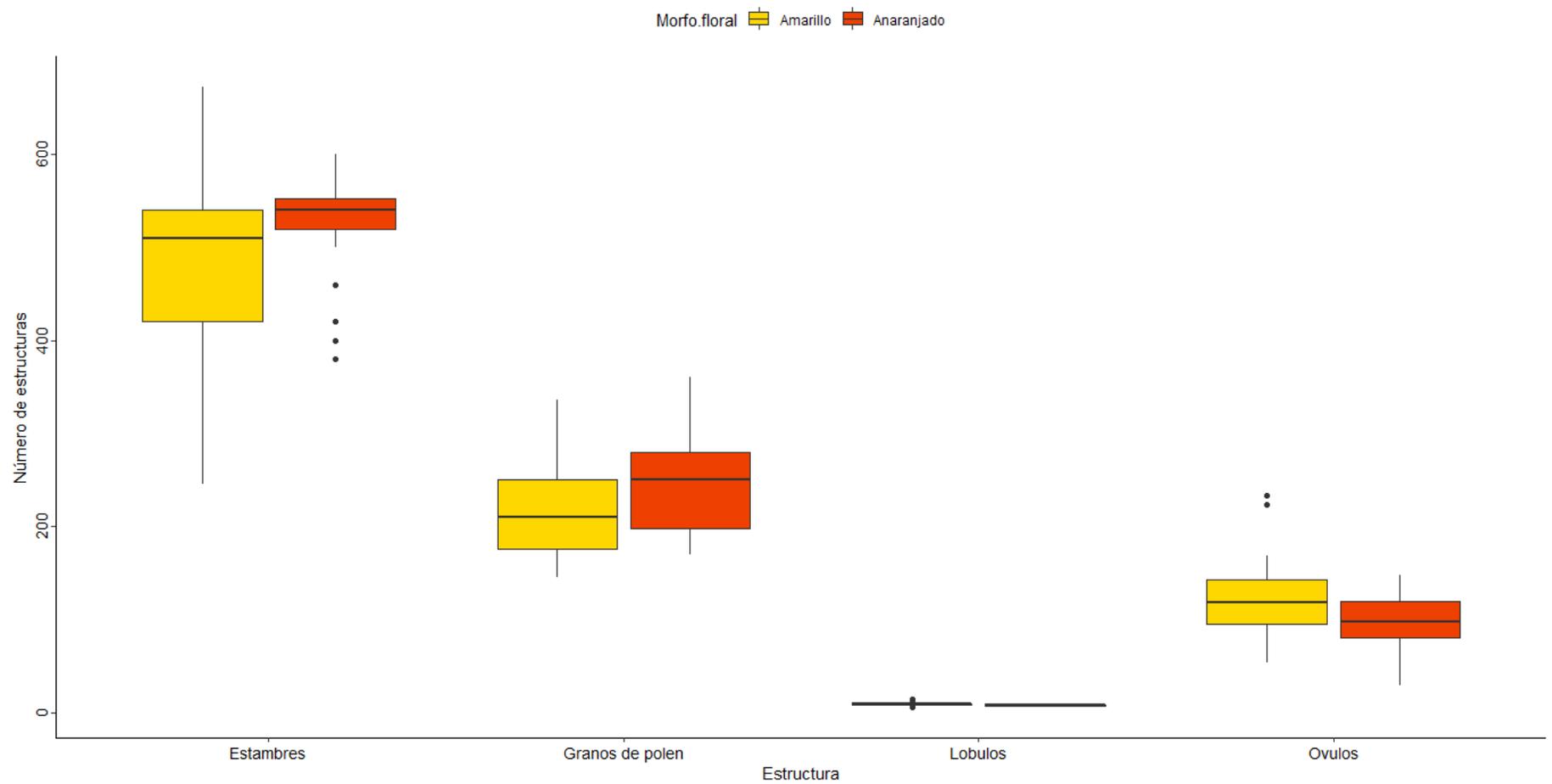


Fig.12. Distribución de los conteos en las estructuras reproductivas de las flores de *Opuntia streptacantha* $n= 33$ flores anaranjadas y $n= 33$ flores amarillas. Datos del año 2018, en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

c. Variación morfológica de frutos y semillas

Solo uno de los caracteres del fruto (Fig. 13) mostró una diferencia significativa entre MA y MN, siendo MA el que presenta un fruto de mayor longitud ($t= 4.09, p= 0.0002$) (Fig. 14), el diámetro del fruto ($t= -0.30, p= 0.7648$) (ANEXO, CUADRO F), el número de semillas ($\chi^2= 0.0370, p= 0.8475$) y series espiraladas ($\chi^2= 0.1125, p= 0.7373$) no presentó diferencias entre morfos florales (Fig. 15) (ANEXO, CUADRO G), ambos presentaron un fruto ovado, el color externo del fruto es magenta (color con el código #8D3244 del sistema HTML), la pulpa es de color similar al color vino (color con el código #bb1749 del sistema HTML) y el color de las glóquidas es dorado opaco (color con el código #706b58 del sistema HTML).

Entre ambos morfos florales se encontraron diferencias significativas en el tamaño de las semillas (Fig.16). Ambos presentan una semilla de tipo funiculada, con una forma ovada a amorfa y de color café claro (color con el código #886a52 del sistema HTML) (ANEXO, CUADRO H).

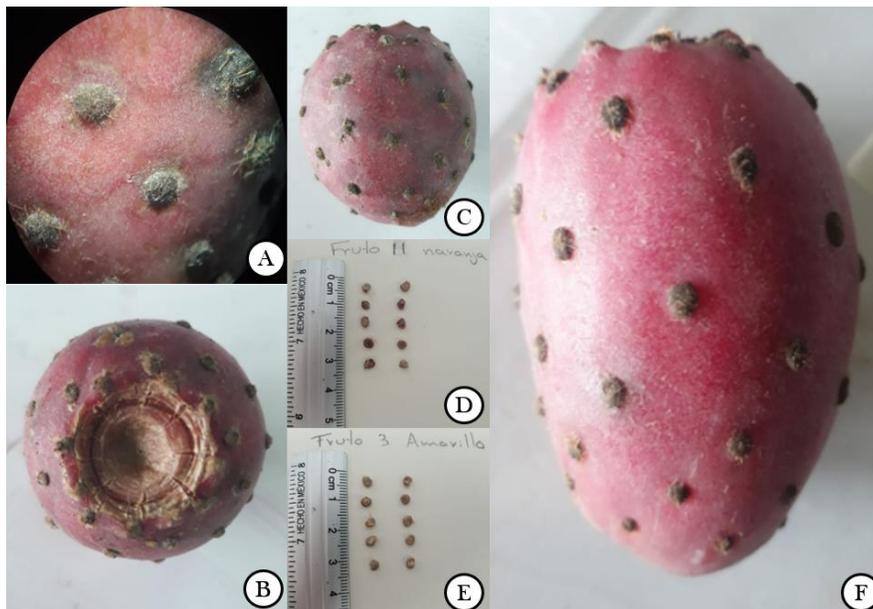


Fig.13. Frutos y semillas de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Morfo floral amarillo: A) Glóquidas. E) Semillas y F) Fruto. Morfo floral anaranjado: B) Vista aérea del fruto. C) Fruto. D) Semillas. Foto: G. Manzanarez-Villasana.

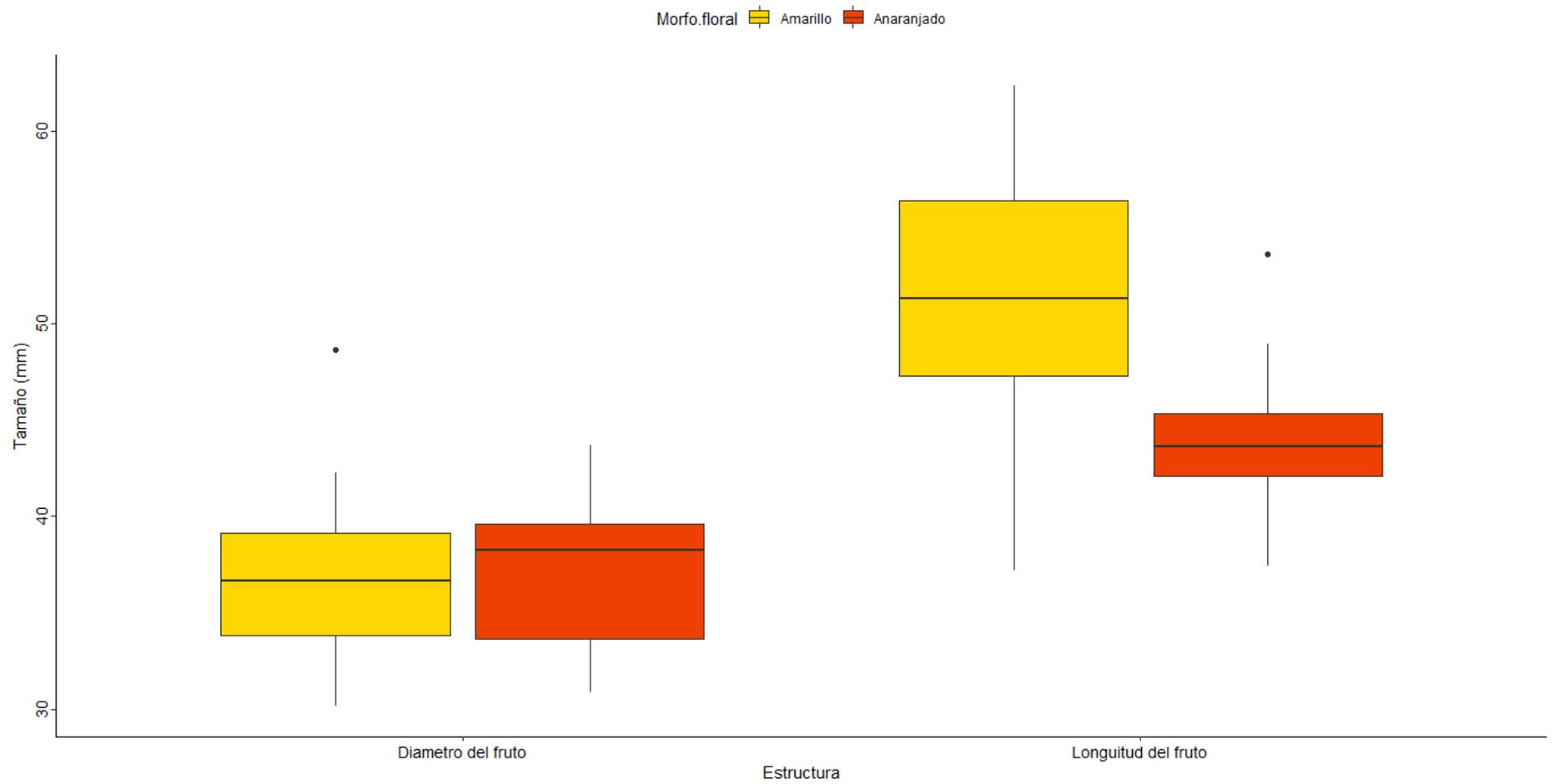


Fig.14. Distribución de las medidas morfológicas de los frutos de *Opuntia streptacantha*. $n= 20$ frutos del morfo floral anaranjado $n= 20$ frutos del morfo floral amarillo. Datos del año 2018, en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

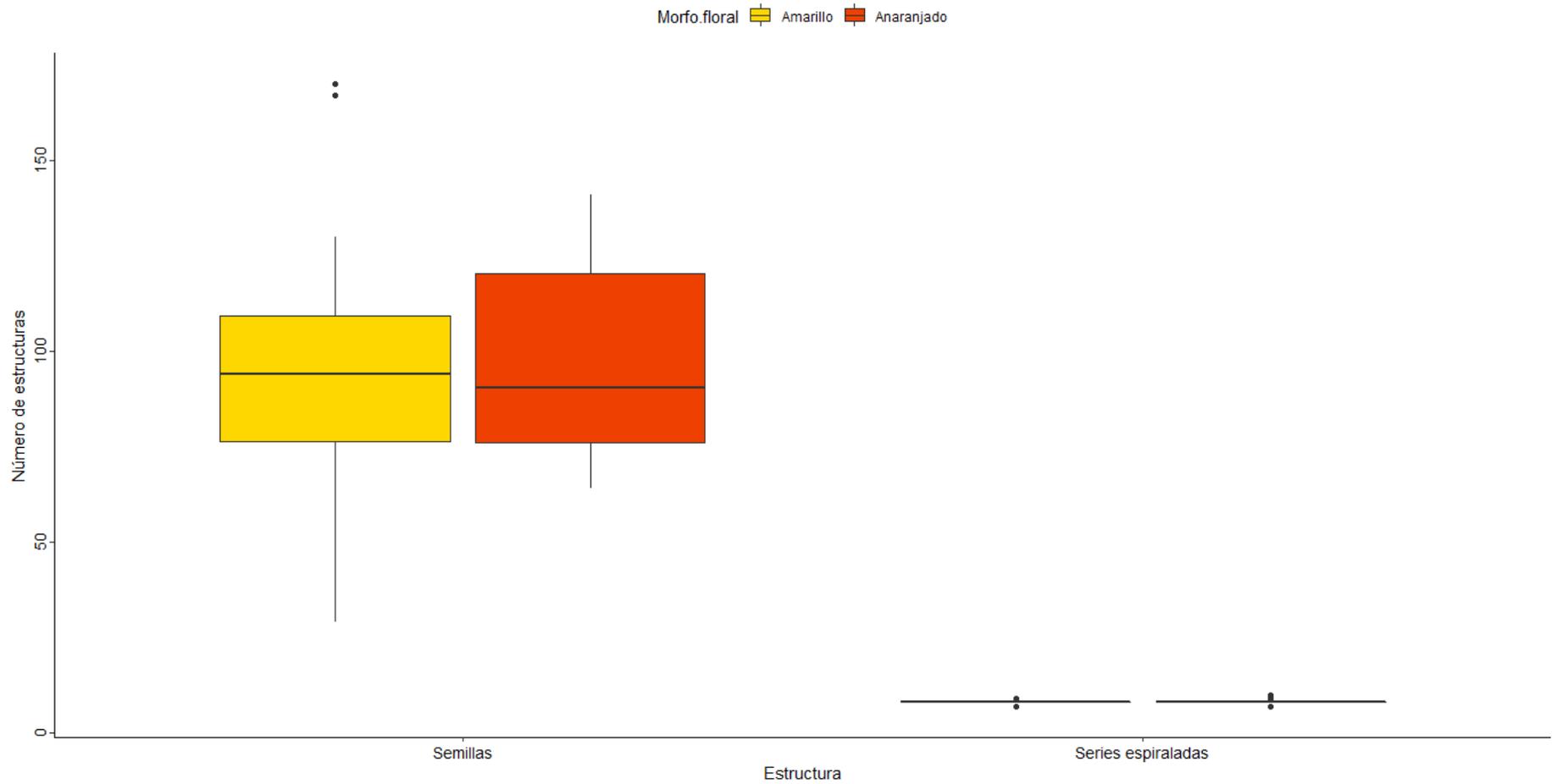


Fig.15. Distribución de los conteos en los frutos de *Opuntia streptacantha*. $n= 20$ frutos del morfo floral anaranjado $n= 20$ frutos del morfo floral amarillo. Datos del año 2018, en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

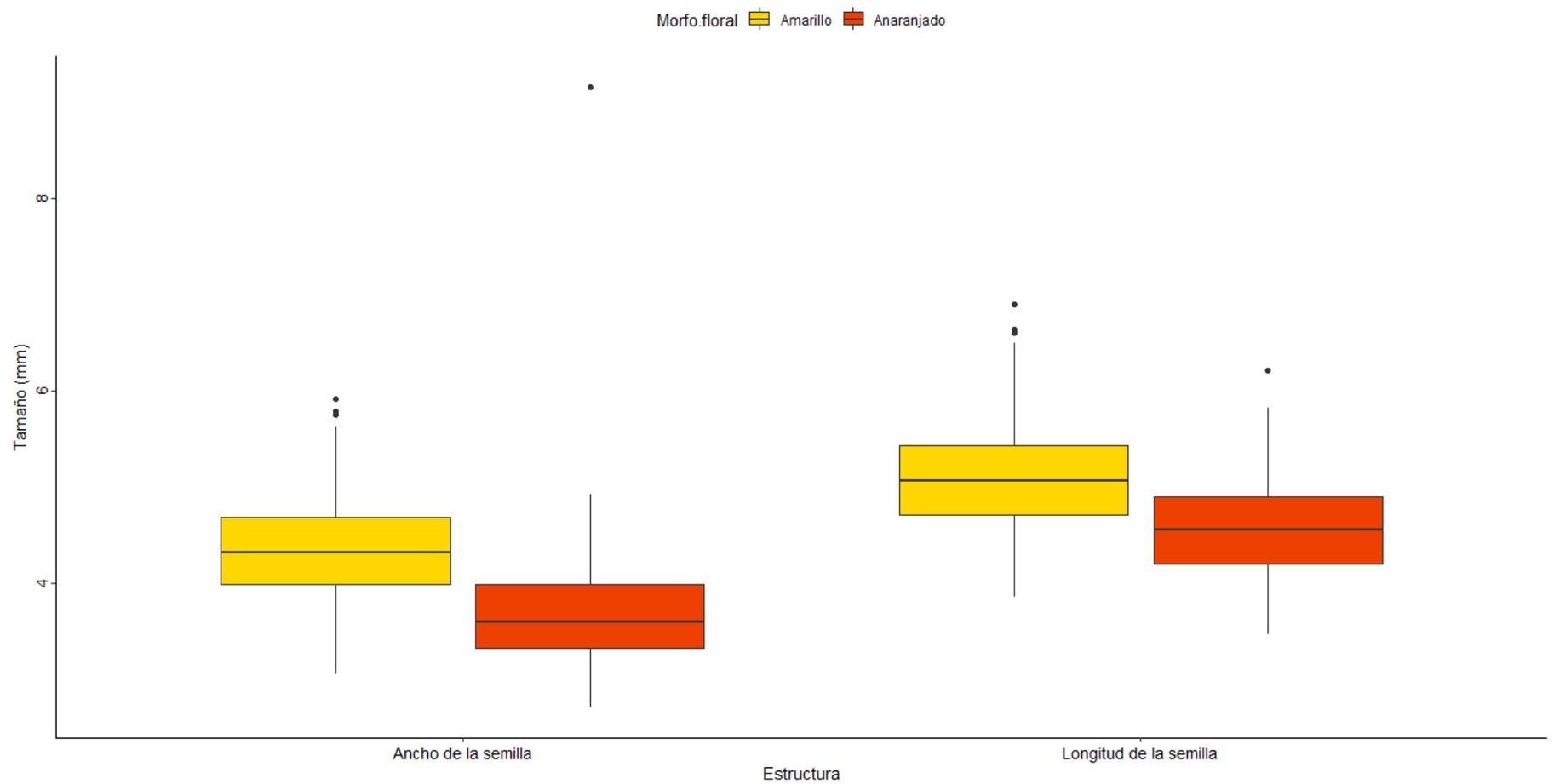


Fig.16. Distribución de las medidas morfológicas de las semillas de *Opuntia streptacantha*. $n= 200$ semillas de los frutos del morfo floral anaranjado $n= 200$ semillas de los frutos del morfo floral amarillo. Datos del año 2018, en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

De los caracteres morfológicos, se tomaron en cuenta los que presentaban diferencias significativas entre los morfos florales para el PCA y el análisis discriminante.

El PCA mostró siete componentes principales que explican el 79% de la variación total (Cuadro 8). El PCA 1 explica el 28.27 % y el PCA 2 explica el 13.89%, ambos representaron el 42.15% de la variación total (Fig.17).

MN tiene una distribución más estrecha y compacta que MA. Esto podría significar que MN se revela como un grupo más estable y reconocible a partir de un subconjunto menor de caracteres (6 de 19). Esto difiere con MA, este morfo floral aparece más disperso, esto significa que hay varios caracteres y de bajo peso que explican la variación (13 de 19). (ANEXO, CUADRO I y J).

Cuadro. 8. Extracción de componentes principales total, con los componentes principales de la flor y cladodio, y datos de frutos (longitud y ancho del fruto y número de series espiraladas) y semillas (número, longitud y ancho de semillas) de los morfos florales amarillo y anaranjado de *Opuntia streptacantha*. Datos del año 2018. En el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Componente	Eigenvalor	% de variación	% acumulativo	Caracteres ponderados por componente
I	5.3707	28.27	28.27	Apertura de la corola, largo de los segmentos del perianto, altura pericarpelo, estambre más largo, diámetro polar de la cámara ovárica.
II	2.6384	13.89	42.15	Número de estambres, longitud del fruto.
III	2.2727	11.96	54.14	Largo de cladodio
IV	1.4682	0.07	61.84	Longitud de semilla, ancho de semilla.
V	1.3148	0.06	68.76	Altura del estilo
VI	1.0131	0.05	74.09	Número de óvulos
VII	0.9332	0.04	79.00	Ancho pericarpelo, diámetro ecuatorial de la cámara ovárica, granos de polen en una antera.

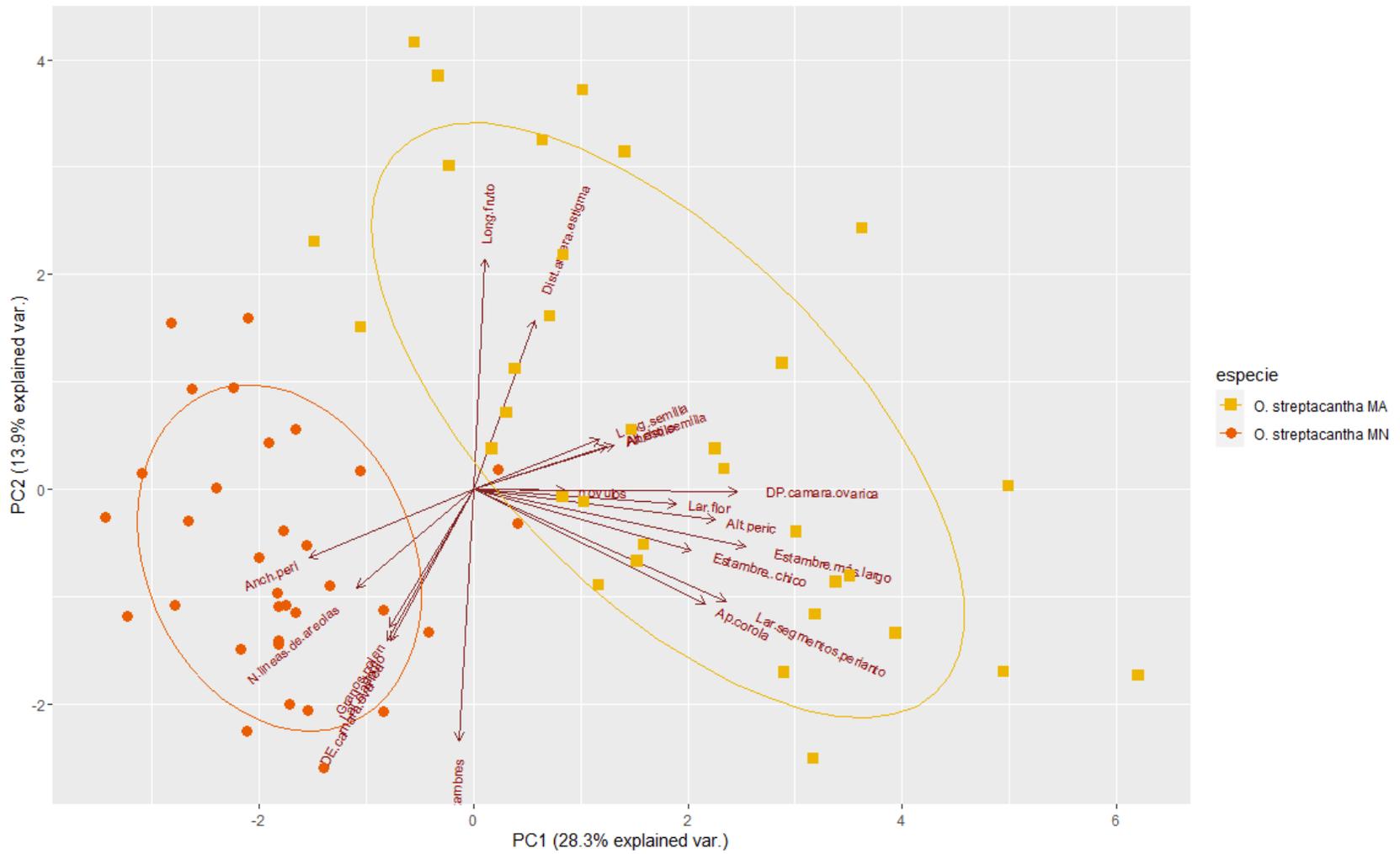


Fig.17. Distribución de los individuos analizados de *Opuntia streptacantha* y comportamiento de los vectores-variables con base en los PCA 1 y PCA 2

El análisis discriminante total explicó el 90% de la variación en las dos primeras funciones discriminantes. El valor propio de la primera función discriminante explicó el 75.39% de la variación y el valor propio de la segunda función discriminante explicó el 14.70% de la variación. El análisis discriminante total separó completamente a *O. cantabrigiensis* de las otras especies, *O. tomentosa* también se ve conglomerada con MA y MN se encuentran separada de *O. tomentosa*, pero presenta un pequeño traslape con MA (Fig. 18).

La clasificación de asignación de grupos muestra que el 93% de los individuos analizados tuvieron una clasificación correcta al asignarse en su propia especie, mientras que solo el 7% fueron clasificadas en otra especie. MA fue el morfo floral de la especie *Opuntia streptacantha* con el menor número de individuos con una asignación correcta (Cuadro 9). (ANEXO, CUADRO K).

Cuadro. 9. Clasificación de los individuos por las medidas de la flor y los cladodios con el análisis discriminante. Datos del año 2018. En el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Especie	<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	<i>Opuntia streptacantha</i> <i>MA</i>	<i>Opuntia streptacantha</i> <i>MN</i>	<i>Opuntia tomentosa</i>	<i>Individuos clasificados correctamente</i>
<i>O. cantabrigiensis</i>	16	0	0	0	16
<i>O. streptacantha</i> <i>MA</i>	0	27	0	0	27
<i>O. streptacantha</i> <i>MN</i>	0	3	33	2	33
<i>O. tomentosa</i>	0	3	0	31	31
<i>Total de individuos</i>	16	33	33	33	115 (100%) / 107 (93%)

5.2. Aspectos de la ecología de la polinización

a. Fenología reproductiva

La fenología reproductiva presentó una diferencia entre ambos morfos florales. La floración del MN inicia en el mes de febrero y dura hasta el mes de junio (Fig.19), el pico de floración para este morfo floral es el mes de mayo (Fig.22). Por otro lado, la floración de MA comienza en el mes de marzo y dura hasta el mes de junio (Fig.19), el pico de floración para este morfo es el mes de abril (Fig. 21), por lo tanto, hay un desfase de un mes de inicio de floración entre morfos florales.

La fructificación en MN inicia en el mes de abril y dura hasta el mes de noviembre (Fig. 20). El pico de fructificación para este morfo es el mes de junio (Fig. 22). Por otro lado, la fructificación de MA comienza en el mes de junio y dura hasta el mes de octubre (Fig.20), el pico de fructificación para este morfo es el mes de julio (Fig. 21). MN presenta un adelanto de dos meses en el inicio y un atraso de un mes en el término de la fructificación con respecto a MA.

MN presentó flores y frutos los meses de abril, mayo y junio, mientras que MA presentó flores y frutos solo el mes de junio. Los meses de noviembre a enero MA no tuvo ninguna estructura reproductiva, por otro lado, los meses de diciembre y enero fueron en los que MN presentó este mismo patrón.

De acuerdo con el índice de Marquis (1998), en la población de *O. streptacantha* la sincronía floral en el período de floración es alta para MA ($S= 0.94$, $EE= 0.2498$) y MN ($S= 0.91$, $EE= 0.2089$). Para el índice de Mahoro (2002) modificado por Osada *et al.* (2003), la sincronía floral en el mismo periodo entre MA y MN es alta ($s_i= 0.86$).

Floración

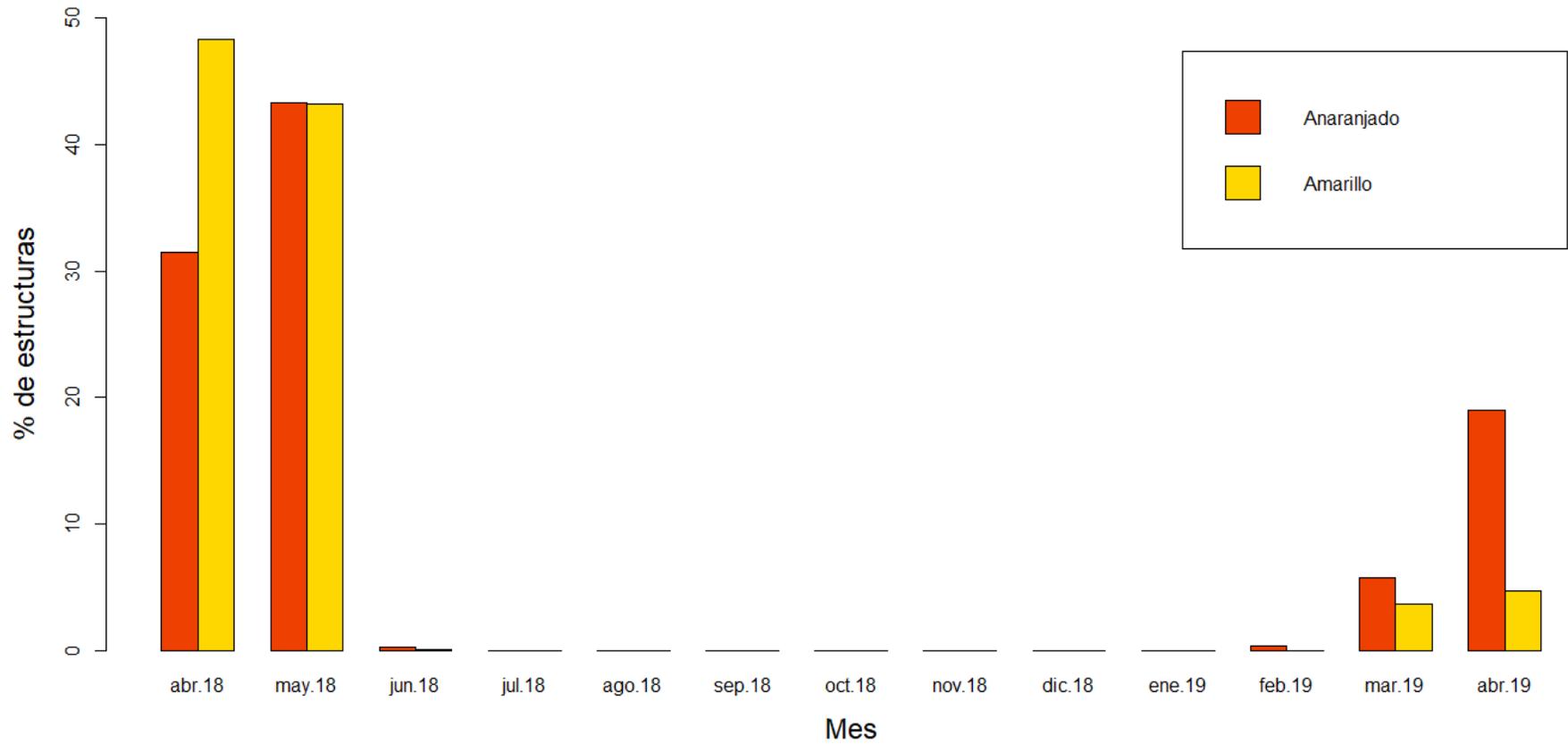


Fig.19. Floración de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Temporada de floración de morfos florales. $n= 10$ individuos anaranjados y $n= 10$ individuos amarillo. Datos de abril 2018 a abril 2019.

Fructificación

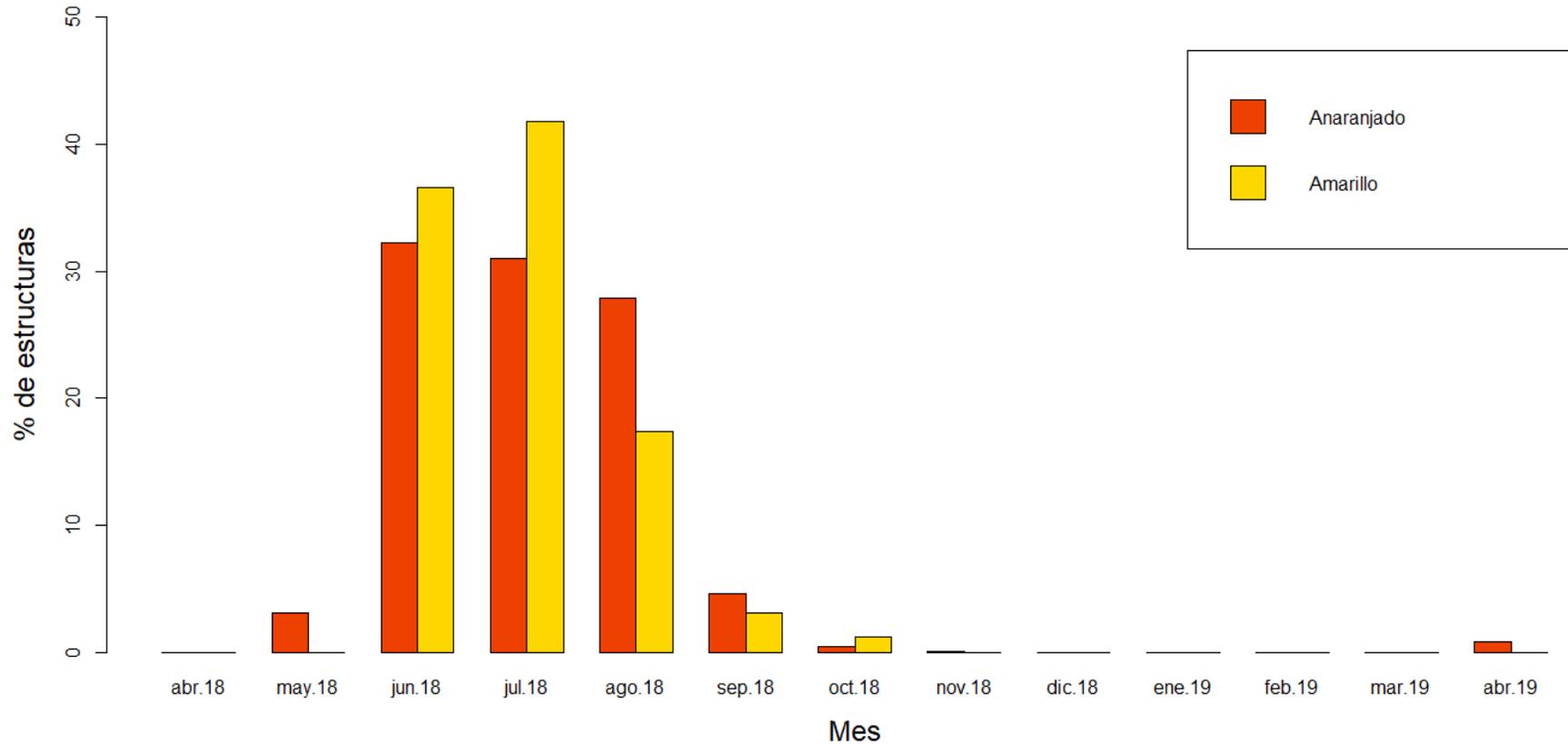


Fig.20. Fructificación de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Temporada de fructificación de morfos florales. $n=10$ individuos anaranjados y $n=10$ individuos amarillo. Datos de abril 2018 a abril 2019.

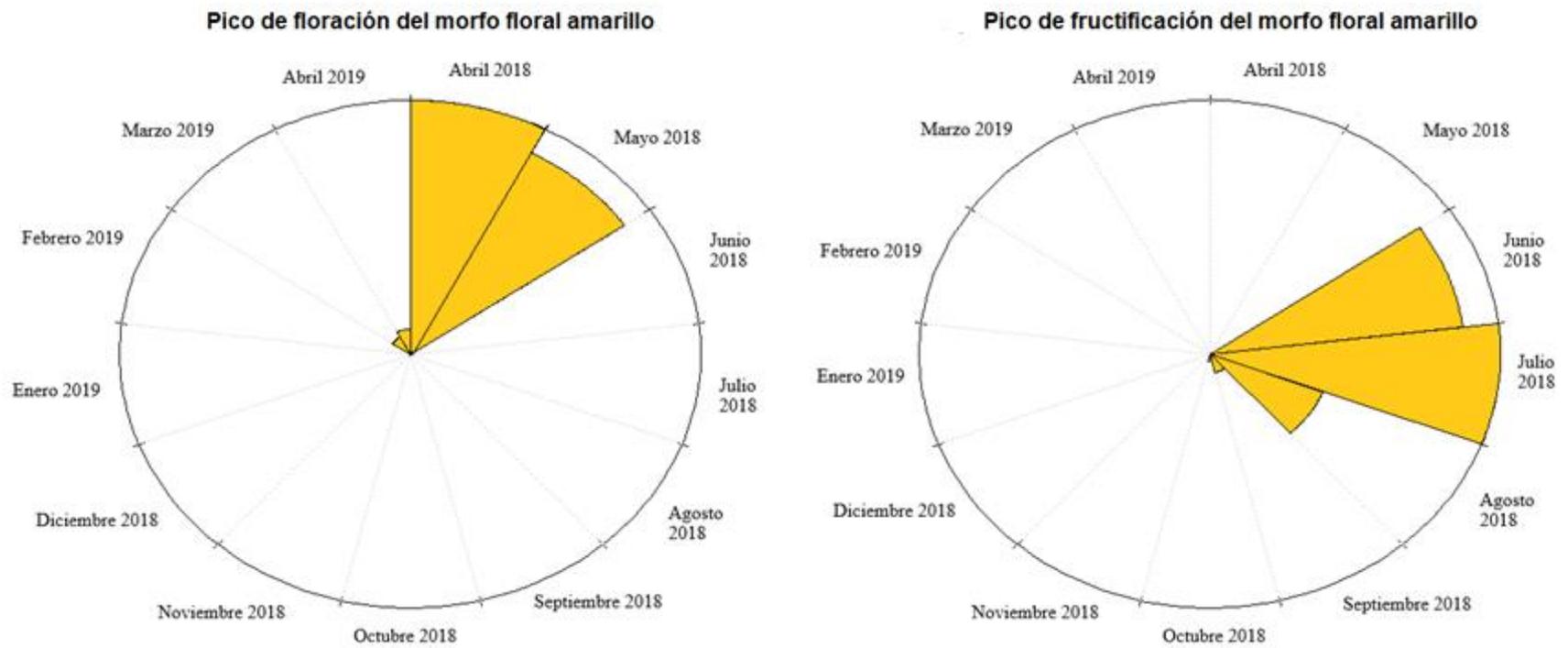


Fig.21. Fenología reproductiva de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. A) Pico de floración del morfo floral amarillo. B) Pico de fructificación del morfo floral amarillo. $n= 10$ individuos amarillo. Datos de abril 2018 a abril 2019.

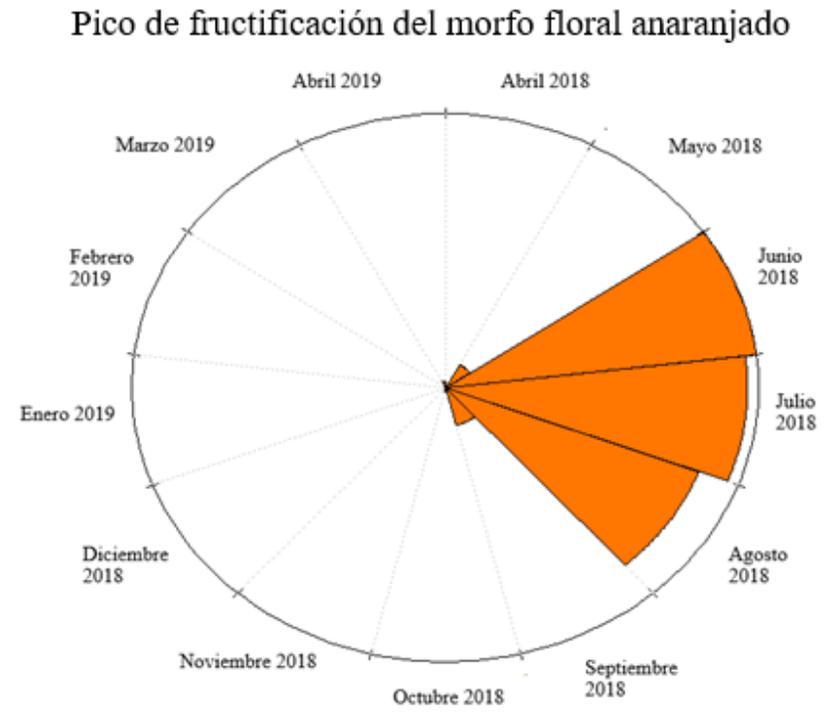
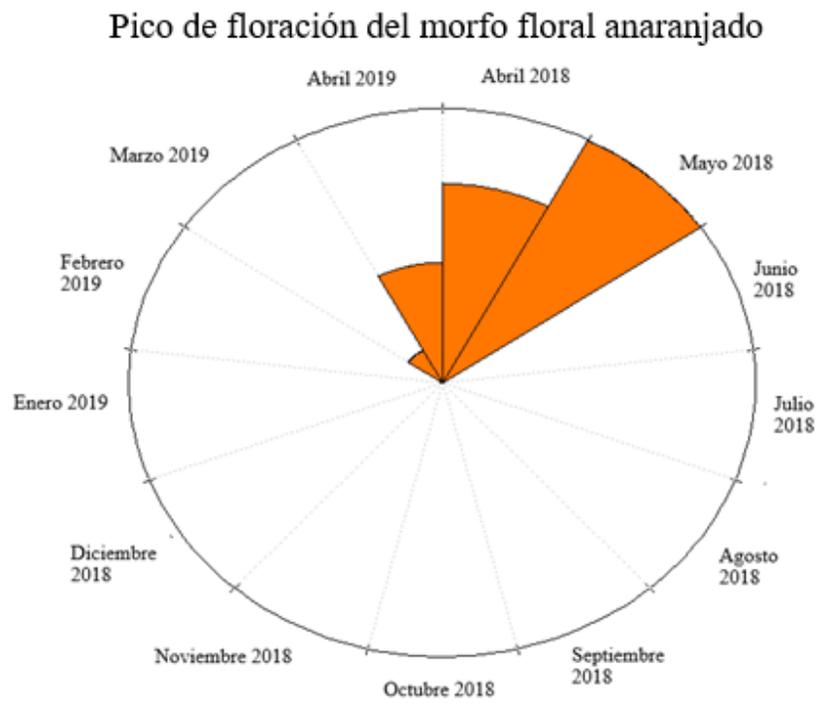


Fig.22. Fenología reproductiva de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. A) Pico de floración del morfo floral anaranjado. B) Pico de fructificación del morfo floral anaranjado. $n= 10$ individuos anaranjados. Datos de abril 2018 a abril 2019.

b. Visitantes florales

Los visitantes florales (Fig. 23), comenzaron su actividad a partir de las 10:00 h, en ambos morfos florales, a lo largo del día se observa una diferencia entre la frecuencia total de visitantes entre MN y MA (Fig. 24).

MN presenta una frecuencia menor de visitantes en comparación a MA (Cuadro 10) y ambos morfos florales se diferenciaron en su pico máximo de visitantes, donde MN lo tuvo a las 11:00 h, y MA a las 13:00 h. Para ambos morfos, se observa una caída de la frecuencia de visitantes a las 14:00 h, para luego pasar a un incremento y finalmente disminuir con las visitas a las 18:00 h.

Cuadro. 10. Modelo lineal generalizado con distribución Poisson donde se muestran las diferencias significativas entre el número visitas. g.l.= 1 $n= 15$ flores del morfo floral anaranjado. $n= 15$ flores del morfo floral amarillo.

Variable	Morfo	Media \pm Error Estándar	Morfo	Media \pm Error Estándar	χ^2	p
Número total de visitas	Amarillo	48.33 \pm 21.4404	Anaranjado	22.666 \pm 10.2016	142.3803	<0.0001*

En este estudio se identificaron los siguientes visitantes florales (Cuadro 11):

Dos diferentes especies de colibríes fueron registradas (orden Apodiformes) de la familia Trochilidae, de los cuales una no se logró identificar, la otra pertenece al género *Archilochus*, ésta fue observada únicamente en MN. En ambos morfos florales los individuos de la familia Trochilidae realizaron la misma actividad, la de consumir néctar.

En MA y MN se encontraron los órdenes Araneae y Diptera, éstos presentaron una actividad similar, la cual consistió en posarse brevemente en el perianto, sin tener contacto con las anteras o el estigma de la flor, al igual de no buscar algún recurso.

En el orden Coleoptera, se logró identificar la subfamilia Dasytinae, de la cual no se pudo identificar la especie, los coleópteros estuvieron presentes en ambos morfos florales, teniendo una mayor frecuencia en el morfo floral amarillo, todos tuvieron la misma conducta

en ambos morfos, se encontraban sólo en el perianto, caminando entre este, en ocasiones llegaban a estar en las anteras (posiblemente consumiendo el polen), pero en ningún momento tocaban el estigma de la flor.

Finalmente, el orden Hymenoptera fue el que mayor número de visitantes presentó en ambos morfos florales. De las abejas se lograron identificar siete especies, pertenecientes a cuatro familias, la familia Apidae fue la de mayor abundancia, en la cual se identificaron: *Apis mellifera* la de mayor abundancia para ambos morfos florales, *Bombus pensylvanicus* con una mayor abundancia en MA, *Diadasia rinconis* con una alta abundancia para ambos morfos y *Melissoides* sp., la cual se observó únicamente en MA.



Fig.23. Visitantes florales observados en *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. A y C) *Diadasia rinconis* tomando polen. B) *Diadasia rinconis* tomando néctar. D) *Lithurgus* sp. tomando polen. E) *Apis mellifera* tomando néctar. F) *Apis mellifera* tomando polen. Foto: G. Manzanarez-Villasana y T. Fernández.

Visitantes de los morfos florales

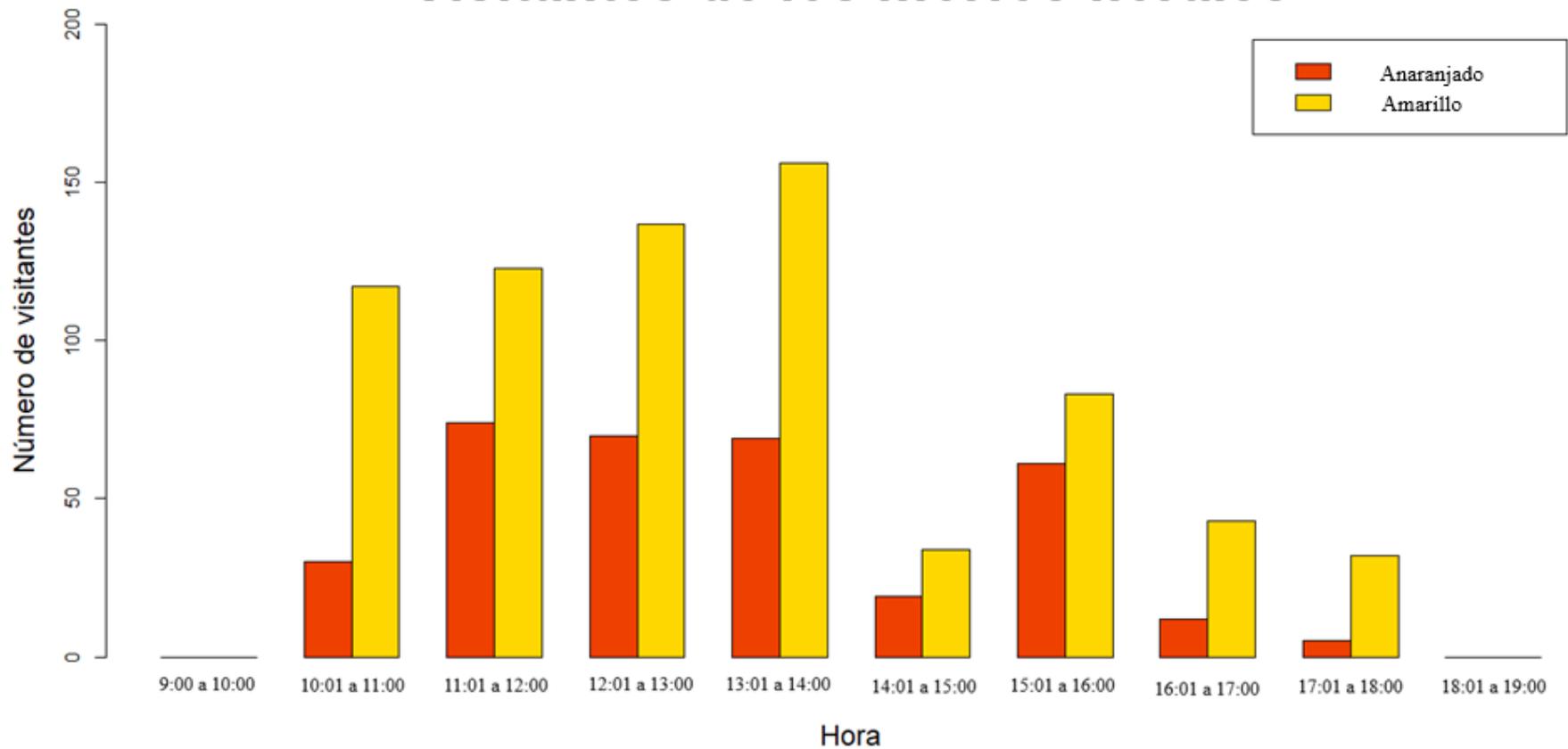


Fig.24. Frecuencia de visitantes de *Opuntia streptacantha* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Visitantes de morfos florales en el tiempo. $n=34$ flores observadas amarillo y $n=34$ flores observadas anaranjadas. Datos del año 2018.

Cuadro. 11. Frecuencia absoluta de especies que visitan los morfos florales de *Opuntia streptacantha* ($n=34$ flores observadas amarillo y $n=34$ flores observadas anaranjadas). Registros de la temporada reproductiva 2018, en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Orden: Familia	Especie	Amarillo	Anaranjado
Apodiformes			
Trochilidae	<i>Archilochus</i> sp.	0	4
	Morfo tipo 1 (no identificado)	4	2
Araneae			
-	Morfo tipo 1 (no identificado)	1	2
Coleoptera			
Melyridae	Dasytinae (Subfamilia)	161	37
Diptera			
Culicidae	Morfo tipo 1 (no identificado)	12	11
Muscidae	Morfo tipo 1 (no identificado)	4	10
Hymenoptera			
Adrenidae	<i>Macrotera</i> sp.	20	0
Apidae	<i>Apis mellifera</i>	301	154
	<i>Bombus pensylvanicus</i>	22	8
	<i>Diadasia rinconis</i>	98	46
	<i>Melissoides</i> sp.	1	0
Formicidae	<i>Liometopum</i> sp.	55	42
Halictidae	<i>Lasioglossum</i> sp.	8	4
Megachilidae	<i>Lithurgus</i> sp.	36	16
Vespidae	<i>Ancistrocerus</i> sp.	2	4

Las otras tres familias de abejas fueron: Adrenidae con una especie observada (*Macrotera* sp.), la cual fue únicamente registrada para MA, Halictidae (*Lasioglossum* sp.) y Megachilidae (*Lithurgus* sp.) ambas observadas para ambos morfos florales. Para todas las especies de abejas, se registraron las mismas actividades, éstas consistieron en tomar néctar, tomar polen, tener contacto con el estigma y/o posar en el perianto (Fig. 23). MA fue el que presentó mayor número de visitas y diversidad de abejas.

Para el caso de las hormigas se identificó un género, *Liometopum* sp. (Formicidae) el cual se observó en ambos morfos, y en ningún momento se observó que las hormigas estuvieran dentro de la flor, solo realizaban contacto con el pericarpelo de las flores, y en algunas ocasiones hacían contacto con la parte externa del perianto.

Por último, de las avispas se registró una especie *Ancistrocerus* sp. (Vespidae), la cual tuvo contacto con las anteras de la flor, esta actividad fue la misma para ambos morfos florales.

En cuanto; a las métricas evaluadas en la red de interacción (Fig. 25), a nivel de la red se encontró un traslape en el nicho de los visitantes florales (HL: 0.8077) y en las especies vegetales (LL: 0.9637). A nivel de especie, *Apis mellifera* fue la que presentó mayor relevancia en la red (métrica de fuerza de las especies) y el PSI más elevado de todos los visitantes (Cuadro 12). Se encontraron tres especies de la periferia (*Archilochus* sp., *Macrotera* sp. y *Melissoides* sp.) y tres especies especialistas, siendo dos abejas (*Macrotera* sp. y *Melissoides* sp) especialistas de MA y un colibrí (*Archilochus* sp.) especialista de MN.

Cuadro. 12. Métricas de la red (en Fig. 25) a nivel de especie (visitantes florales) Registros de la temporada reproductiva 2018, en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Visitante floral	Fuerza de las especies	Núcleo/Periferia	PSI
<i>Archilochus</i> sp.	0.0117	-1.9321*	0.0117
Trochilidae (Morfo tipo 1)	0.0113	0.4830	0.0056
Araneae	0.0072	0.4830	0.0043
Dasytinae (Subfamilia)	0.3305	0.4830	0.2006
Culicidae	0.0488	0.4830	0.0240
Muscidae	0.0362	0.4830	0.0219
<i>Macrotera</i> sp.	0.0275	-1.9321*	0.0275
<i>Apis mellifera</i>	0.8675*	0.4830	0.4275*
<i>Bombus pensylvanicus</i>	0.0538	0.4830	0.0284
<i>Diadasia rinconis</i>	0.2702	0.4830	0.1350
<i>Melissoides</i> sp.	0.0013	-1.9321*	0.0013
<i>Liometopum</i> sp.	0.1992	0.4830	0.0964
<i>Lasioglossum</i> sp.	0.0227	0.4830	0.0112
<i>Lithurgus</i> sp.	0.0966	0.4830	0.0488
<i>Ancistrocerus</i> sp.	0.0145	0.4830	0.0087

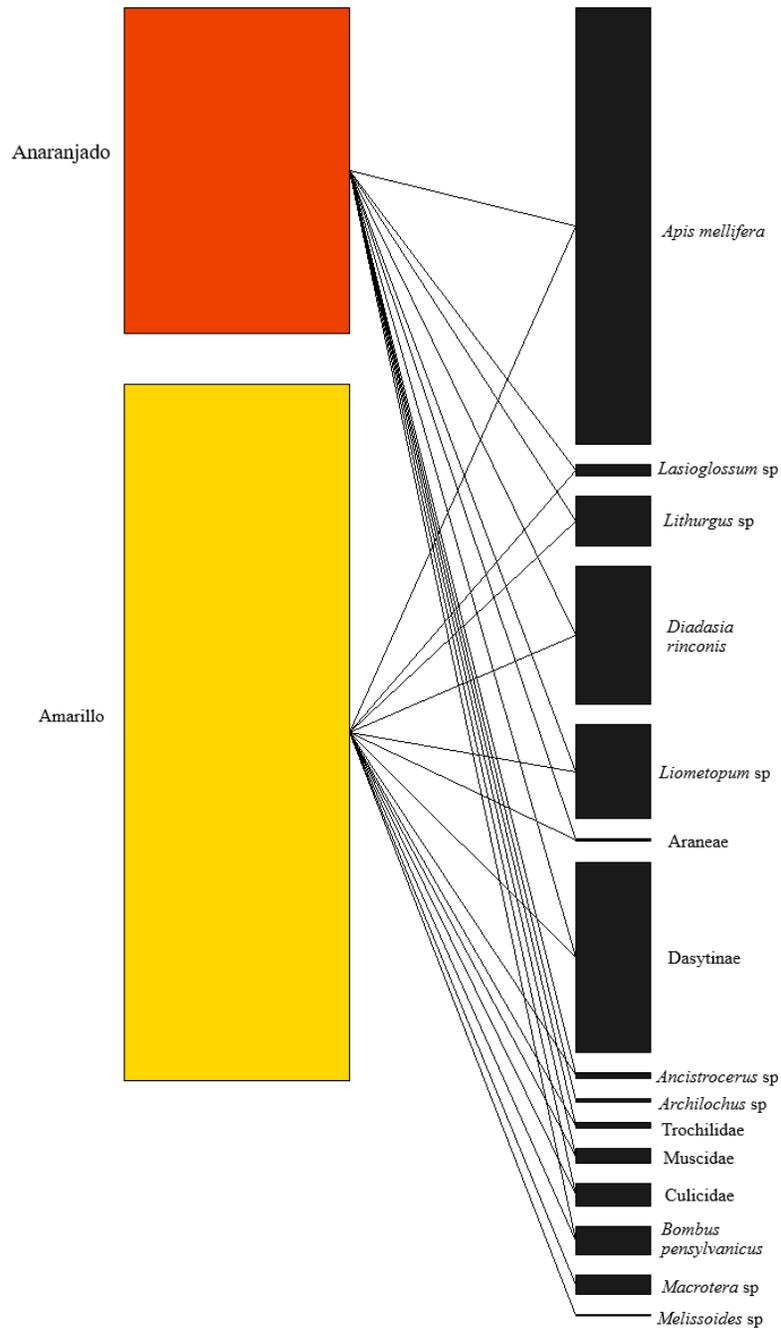


Fig.25. Red de interacción de morfos florales (parte izquierda) de *Opuntia streptacantha* y visitantes (parte derecha) donde el ancho de las bandas representa la frecuencia de visitas. En Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Datos del año 2018.

6. Discusión

6.1. Morfología

En las cactáceas, existe un notable número de especies que mantienen variaciones morfológicas (Arias, 1989). En el género *Opuntia* se ha documentado una variación morfológica amplia (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978; Pimienta-Barrios & Muñoz-Urías, 1995; Scheinvar, 1995; Muñoz-Urías *et al.*, 2008; López-Borja *et al.*, 2017), que puede ser observada tanto en poblaciones silvestres como cultivadas (Pimienta-Barrios *et al.*, 1987).

Los caracteres morfológicos del género *Opuntia* son el principal criterio de clasificación y separación de especies (Del Castillo, 1999). No obstante, solamente se utilizan los caracteres de tallos y hábito de las plantas. En este estudio, se encontró que el mayor peso de la variación morfológica en *O. streptacantha* se encuentra asociado a la flor, tanto en la parte externa de ésta como en las estructuras reproductivas, el análisis estadístico de *t-pareada* mostró que MA, presenta las estructuras de mayor tamaño. Caso similar se puede observar en el género *Ipomoea* (Convolvulaceae), en donde la mayor variación morfológica se encuentra en la flor, la cual exhibe un gran abanico de variación (por ejemplo, el color, tamaño de la flor, síndromes de polinización, etc.) siendo *I. purpurea* la especie más documentada (Chemás-Jaramillo & Bullock, 2002; Galetto *et al.*, 2002; Carranza, 2008; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011).

Los cladodios y espinas, a pesar de ser una de las características morfológicas más llamativas, presentaron pocas diferencias entre MA y MN, esto puede deberse a que ambos se encuentran bajo presiones ambientales similares o bajo un riesgo de daño semejante. Gibson & Nobel (1986), mencionan que las especies de cactáceas que habitan en regiones con un riesgo de daño para los meristemos apicales, éstas desarrollan una cobertura densa de espinas, una pubescencia gruesa o ambas. En *Opuntia*, el desarrollo de espinas puede ser una respuesta natural al forrajeo de ciertos herbívoros (López-Borja *et al.*, 2017).

El análisis estadístico de *t-pareada* mostró que los frutos MA tienen una mayor longitud y presenta semillas de mayor tamaño en comparación a MN; sin embargo, no hay una diferencia en el número de semillas que presenta cada uno de los frutos. Varios estudios

demonstraron que el tamaño de las semillas puede variar dentro de las poblaciones y dentro de plantas en una misma especie (Janzen, 1977; Cavers & Steel, 1984; Winn & Gross, 1993; Sakai & Sakai, 1996). Vargas *et al.* (2003), encontraron que en diferentes regiones y en la misma población, la especie *Phaseolus lunatus* (Fabaceae) presenta una gran variación en los caracteres de los frutos y semillas. Otro factor por tomar en cuenta es el éxito reproductivo de la especie, ya que el tipo de sistema reproductivo que una planta con flor presenta, puede condicionar de alguna manera la producción de frutos y semillas, ya que muchas dependen de la eficacia de la polinización (Galetto *et al.*, 2002).

El empleo de métodos multivariados ayuda a reconocer los límites taxonómicos entre un grupo de taxones cercanamente relacionados y morfológicamente similares (López-Borja *et al.*, 2017). En este trabajo se utilizaron a dos tipos de análisis: PCA y análisis discriminante.

En el PCA se encontró que el largo de los segmentos del perianto, diámetro polar de la cámara ovárica, el estambre más largo y la apertura de la corola fueron los caracteres que más peso de la variación contenida en el primer componente, rasgos que pueden verse asociados con la atracción de polinizadores para asegurar un éxito reproductivo. Los trabajos de morfometría floral en cactáceas son escasos, pero se ha reportado que hay variación en el color de las flores de algunas especies como en: *Lophophora diffusa* (Briseño, 2019), donde se han reportado flores blancas o rosas en los individuos de la población y en *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Martínez-Peralta, 2008; Martínez-Peralta *et al.*, 2014), donde va de color blanco con la línea de los tépalos más oscura, hasta magenta, existiendo tonalidades intermedias. En algunos estudios del género *Ipomoea* se ha encontrado una relación positiva entre el tamaño de la flor y los visitantes florales (Elle & Carney, 2003). El sistema de reproducción puede tener un efecto sobre la variación morfológica de los individuos de las poblaciones, Delgado-Dávila (2016) encontró que especies del género *Ipomoea*, con un sistema de autocompatibilidad, presentaban rasgos florales y ecológicos más bajos que las especies con un sistema de autoincompatibilidad, donde los aspectos morfológicos y ecológicos puede ser diferentes por el sistema de reproducción.

En el análisis discriminante se incluyeron a *O. tomentosa* y a *O. cantabrigiensis*, ya que son especies que presentaron similitud con alguno de los morfos florales, por ejemplo: las flores amarillas de *O. cantabrigiensis* y las flores anaranjadas de *O. tomentosa* (observación personal). El análisis separó completamente a *O. cantabrigiensis* de *O. tomentosa*, MA y MN, sugiriendo que estos tres últimos se encuentran morfológicamente agrupados, dando la posibilidad de que existan algunos individuos con fenotipos intermedios entre estas especies. Arroyo-Cosultchi *et al.* (2010), aplicaron un análisis discriminante para determinar si *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* son especies independientes, encontrando que, con base a los caracteres morfométricos, se pueden separar y clasificar como especies diferentes y no hay una evidencia de la existencia de una subespecie o variedad, puesto que no hubo fenotipos intermedios entre las especies.

Es probable que la existencia de MA y MN en *O. streptacantha* se deba a un intercambio génico con las especies que coexisten en el mismo sitio de estudio, siendo *O. tomentosa* la que morfológica y fenológicamente tiene mayor número de similitudes con MA; Scheinvar & Rodríguez-Fuentes (2003), propusieron la subespecie *Opuntia streptacantha* subsp. *aguirrana*, en la altiplanicie mexicana, la cual probablemente esté restringida a una micro-región de esta zona, es una planta arbustiva, con cladodios obovados, flores amarillas con algunos tintes rojizos, fruto obovoide a cilíndrico o piriforme, rosado rojizo, presenta una floración extremadamente tardía en otoño y comienza a fructificar en el invierno. Los autores mencionan que esta subespecie puede reconocerse gracias a un activo intercambio génico entre las demás especies de *Opuntia* de la región (*O. streptacantha*, *O. hyptiacantha*, *O. cochineria*, *O. leucotricha*, *O. robusta*, *O. engelmannii*, *O. joconostle* y *O. rastrera*).

La variación morfológica en *O. streptacantha*, posiblemente puede darse por la hibridación que presentan las poblaciones con fenología similar (Rodríguez-Zapata, 1981; López-Borja *et al.*, 2017), como consecuencia de los visitantes y polinizadores florales que comparten las especies del género (García, 1984). En el sitio donde se establecen ambos morfos florales de *O. streptacantha* existen otras especies de cactáceas, algunas del género *Opuntia*, *O. robusta*, *O. tomentosa* y *O. cantabrigiensis*. Cárdenas-Ramos (2019) observó para el mismo sitio de estudio que las cuatro especies coinciden en alguna fase del periodo reproductivo.

Una pronunciada diferenciación morfológica con baja diferenciación genética se interpreta comúnmente como evidencia para una selección divergente y la adaptación a hábitats locales (Helsen *et al.*, 2009). Reyes-Agüero *et al.* (2005) mencionaron que se requiere investigaciones morfológicas, fisiológicas, bioquímicas, genéticas y taxonómicas para aumentar el conocimiento de los efectos ambientales en la diversidad del género *Opuntia*.

6.2. Aspectos de la ecología de la polinización

En las plantas con un sistema reproductivo xenógamo, los polinizadores son cruciales para la reproducción sexual y este sistema reproductivo puede verse afectado por el patrón de floración de la población (Martínez-Peralta & Mandujano, 2012).

De manera general, los picos de floración de MA y MN fueron únicos, esto concuerda con lo mencionado en varios trabajos (Lenzi & Orth, 2012, Salomón-Montijo *et al.*, 2016, Anna-Aguayo *et al.*, 2017), donde se menciona que las cactáceas hasta ahora estudiadas presentan un solo pico de floración (unimodal), aunque hay especies que florecen durante todo el año y con varios picos de floración (Mandujano *et al.*, 2010). Los dos morfos florales de *O. streptacantha* tuvieron su pico de floración en diferente mes, esto puede ser una estrategia para asegurar el éxito reproductivo de ambos o pueden ser una respuesta al ambiente. La diferencia en la floración puede ser consecuencia de una respuesta fisiológica individual de la planta y a eventos ambientales, los cuales provocan una temprana o una tardía floración, eventos como: horas de luz, temperaturas altas o bajas, lluvias, etc. (Fenner, 1998, Matías-Palafox *et al.*, 2017). Sin embargo, dichos factores no fueron tomados en cuenta en este estudio, los cuales podrían estar influyendo en los diferentes picos de floración que presentan los morfos florales.

Los morfos florales de *O. streptacantha* presentaron unos índices de sincronía muy altos, ya sea del mismo morfo (índice de Marquis (1998)) o entre morfos (índice de Osada *et al.* (2003)). En ambos casos la floración fue corta, del mes de marzo a mayo, esto se debe a que en los desiertos o en los semidesiertos los eventos reproductivos como la floración y la fructificación suelen ser limitados por la disponibilidad de agua (Martínez-Ramos, 2019). Matías-Palafox *et al.* (2017) mencionan que, bajo ambientes contrastantes, las especies que

presenta una estrategia de un único periodo de floración presentarán un incremento en su éxito reproductivo, en comparación a las que presentan una floración continua.

La floración simultánea entre MA y MN puede traer consigo una ventaja para los individuos y la población. Rathcke & Lacey (1985) mencionan que la floración simultánea entre diferentes especies puede traer ventajas, ya que la floración de una especie incrementa la tasa de visitas de otra especie. Martínez-Ramos (2019) encontró para el mismo sitio de estudio que *O. tomentosa* y *O. streptacantha* (sin una diferenciación de morfos) presentaban un alto índice de sincronía floral interespecífica, agregando que esto podría favorecer el flujo entre estas especies. Matías-Palafox *et al.* (2017) encontraron que durante el pico de floración de *Astrophytum ornatum* y *Turbinicarpus horripilus*, que cohabitan en la misma área, ambas especies comparte una sincronía en la floración, presentan un síndrome de polinización de melitofilia y visitantes en común, esto podría promover una competencia interespecífica o promover una facilitación cuando existe una escasez de polinizadores.

Las características de las fenofases reproductivas implican patrones temporales de los recursos que estarán disponibles para polinizadores y dispersores de semillas (Elzinga *et al.*, 2007; Briseño, 2019), y en algunos casos la competencia por los polinizadores ha influido en la fenología de algunas especies silvestres (Waser, 1979; Pleasants, 1980). Las poblaciones de una especie vegetal pueden estar sujetas a variaciones en la abundancia y composición del conjunto de visitantes florales con los que interactúa (Valverde *et al.*, 2014). La variación puede ser en el espacio, en el tiempo (Petanidou *et al.*, 2008), en características intrínsecas de la planta (tamaño poblacional, fenotipo, agregación, etc.) o extrínsecas a ésta (abundancia local de polinizadores, dinámica temporal de los mismos, plantas acompañantes, etc.) (Herrera, 1995, Valverde *et al.*, 2014).

De manera general, los morfos florales de *O. streptacantha* presenta un síndrome de polinización de melitofilia, ya que la mayoría de los visitantes fueron abejas, esto concuerda con lo reportado por Mandujano *et al.* (2010), sobre el género *Opuntia*, que presenta un síndrome de polinización melitofílico. Munguía-Soto (2016) reportó para el mismo sitio de estudio, que la mayor frecuencia y el mayor número de abejas se presentan en *O. streptacantha*, mencionando que *Lithurgus planifrons* puede considerarse como especialista

en esta especie, en este trabajo, se vio la presencia de abejas de este género, las cuales no presentaron una preferencia hacia uno de los morfos florales.

No siempre hay una sincronización perfecta entre la abundancia de polinizadores y el pico de floración, lo cual puede provocar la aparición y desaparición de algunos visitantes florales (Valverde *et al.*, 2014). La frecuencia de visitas total, a lo largo del día, difiere entre morfos florales, siendo el MA el que mayor número de visitantes recibe. Para el MA se registraron dos visitantes exclusivos *Macrotera* sp. y *Melissoides* sp., mientras que para el MN se registró a *Archilocus* sp. como visitante especialista, la frecuencia de visitantes difiere entre los morfos florales, esto puede sugerir una diferencia en las recompensas (ej. cantidad de néctar) que otorga cada uno. Unos polinizadores podrían favorecer el flujo intra morfo floral, permitiendo la separación a largo plazo si fuesen los polinizadores más efectivos.

En general, la interacción en la red, no se encontró una tendencia hacia alguno de los morfos florales, ya que los visitantes van por ambos recursos (métrica de *sobrelapamiento* de nicho). Una explicación se puede encontrar en que ambos morfos presentan una floración al mismo tiempo, incrementando los recursos y así evitando una competencia (Vidal & Ramírez, 2005). A nivel de especie, la mayoría de los visitantes se encuentran en un proceso de volverse generalistas o especialistas (métrica de núcleo periferia), el único visitante que tuvo una fuerza de la especie alta fue *Apis mellifera*, por ende, se puede considerar como una especie con alta importancia en la red de interacción (métrica PSI). El hecho de que *Apis mellifera* presente una fuerza de la especie alta en ambos morfos, apoya la idea de que esta especie explota una amplia variedad de plantas (Percival, 1974; Whitney, 1984; Roubik, 1983), y esto posiblemente tenga un impacto negativo, ya que esta especie no suele ser un polinizador eficiente en las plantas nativas (Santos *et al.*, 2012; Munguía-Soto, 2016).

La preferencia por parte de los visitantes y polinizadores florales hacia diferentes morfos florales se puede asociar al éxito reproductivo, si un morfo presenta un bajo éxito reproductivo se puede deber a una baja cantidad de recompensas florales o al tamaño de la flor, lo que provoca que los polinizadores pasen por alto esas flores, y vayan a otra flor que también ofrecen esos recursos, pero con un morfo distinto; sin embargo, la preferencia para

los morfos florales pueden variar de un sitio a otro, entre diferentes grupos de polinizadores y en diferentes épocas del año (Briseño, 2019).

La distribución de la coloración en el espectro azulado en las angiospermas tiene tintes claramente evolutivos (Anaya-Lang, 2003). Para *O. streptacantha* la diferencia de color puede presentar una característica evolutiva y ecológica muy importante. Anaya-Lang (2003), menciona que existe un patrón en la frecuencia relativa de la delfinidina, cianidina y pelargonidina en los distintos taxas, la frecuencia varía de acuerdo con el tipo de flora y parece ser que se presenta una selección natural de los colores particulares en distintos ambientes, de acuerdo con los polinizadores más activos presentes en el sitio. La diversidad, abundancia y persistencia de los visitantes florales puede tener profundas implicaciones en la coevolución entre planta-polinizador (Cane *et al.*, 2005, Valverde *et al.*, 2014).

En la otra cara de la moneda, se ha considerado que el color de la flor como uno de los factores que pueden influir el comportamiento de los polinizadores, sin embargo, los estudios sobre la respuesta de éstos a diferencias en el color de las flores han mostrado resultados contradictorios (Galletto *et al.*, 2002), dejando en discusión sí, la discriminación de color es de gran importancia evolutiva o solo un factor entre muchos otros y que su importancia es relativa (Elam & Linhart, 1988). Ejemplo de esto sería el trabajo realizado por Smithson & Macnair (1997), donde observaron que los abejorros prefieren el fenotipo más común ante una misma cantidad de recompensa por flor, y solo eligen a los fenotipos raros cuando no encuentran néctar en las flores comunes.

7. Conclusión

Lo expuesto a lo largo de este trabajo permite arribar a las siguientes conclusiones:

- La morfología de MA y MN presentaron diferencias significativas, los análisis estadísticos realizados en el trabajo mostraron que el mayor número de diferencias están asociados a la flor. Las flores son más grandes en MA.
- La fenología de los morfos florales MA y MN presenta un ligero desfase, al igual que su pico máximo de floración y fructificación, y la cantidad de estructuras reproductivas presentadas cambia entre morfos.
- MA y MN presentaron una sincronía floral muy elevada para cada morfo floral y entre ellos.
- La existencia de MA y MN en *O. streptacantha* puede estar directamente relacionada con la interacción que tienen con los visitantes florales, en este trabajo se encontró una diferencia en la cantidad de visitas que recibe cada uno y algunas especies son exclusivas de cada morfo.
- Las modificaciones encontradas en las flores de *O. streptacantha* pueden estar asociadas con una posible hibridación con *O. tomentosa* favoreciendo la aparición de ambos morfos florales.
- Durante el trabajo se sembraron las bases y se demostró que existe una diferencia entre ambos morfos florales en *Opuntia streptacantha*, además del color de las flores. Para poder realizar una buena determinación de si es una especie nueva, una subespecie o un híbrido, se tienen que realizar trabajos de flujo de polen, recompensas florales, genética poblacional, sistemática, moleculares y aspectos micro-morfológicos, esto para asegurar una adecuada clasificación.

Referencias

- Aguado, D., C. Gutiérrez-Chacón & M.C. Muñoz (2019). Estructura funcional y patrones de especialización en las relaciones planta-polinizador de un agroecosistema en el valle del cauca, Colombia *Acta biológica colombiana* 24(2): 331-342.
- Anaya-Lang, A.L (2003). *Ecología química* Plaza y Valdés S.A., México. Pp. 205-208.
- Anderson, E.F (2001). *The Cactus Family* Timber Press. Portland, Oregon. Usa. Pp. 776.
- Andrade-Ceto, A. & H. H. Wiedenfeld. (2011) Anti-hyperglycemic effect of *Opuntia streptacantha* Lem. *Journal of Ethnopharmacology* 133: 940-943.
- Anna-Aguayo, A.I.S., C.M. Schaffner, J. Golubov, J. López-Portillo, J. García-Franco, G. Herrera-Meza y A.J. Martínez. (2017) Behavioral Repertoires and Interactions between *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the Native Bee *Lithurgus littoralis* (Hymenoptera: Megachilidae) in Flowers of *Opuntia huajuapensis* (Cactaceae) in the Tehuacán Desert *Florida Entomologist* 100: 396-402.
- Arias, S (1989). Variación morfológica de *Astrophytum ornatum* (DC.) Wev. (Cactaceae) en cuatro poblaciones de las zonas áridas Queretana e Hidalguense Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM, México, D.F.
- Arias, S, S. Gama-López. L.U. Guzmán-Cruz. & B. Vázquez-Benítez (2012). Cactaceae Juss. En: *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán fascículo 95* R. Medina-Lemos (ed.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 213-216.
- Arias, S & J. Flores (2013). La familia Cactaceae. En: *Biología de Angiospermas* J. Márquez, M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco & S. Vázquez (eds.). UNAM. CDMX. México. Pp. 492-504.
- Arias, S., H. Arreola, M. Cházaro, C. Gómez-Hinostrosa, H.M. Hernández & T. Terrazas, (2017). *Opuntia streptacantha* (amended version of 2013 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T152896A121615882. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T152896A121615882.en>. Downloaded on 12 May 2020.
- Armbruster, W.S., C.B. Fenster & M.R. Dudash (2000). Pollination “principles” revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. *Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie.* 39:179-200.
- Arnelas, I., V.R. Invernón., M. de la Estrella., E. López. & J.A. Devesa (2012). Manual de laboratorio de Botánica, el herbario, recolección, procesamiento, e identificación de plantas vasculares *Reduca (Biología)* 5(2): 15-24.
- Arroyo-Cosultchi, G., T. Terrazas., S. Arias & L. López-Mata. (2010) Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 86: 53-64

- Bárceñas, R.T., C. Yesson & J.A. Hawkins. (2011). Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 37(5): 470-489
- Barret, S (2003). Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond *Philosophical transactions of the Royal Society*. 358: 991-1004.
- Barthlott, W. & D.R. Hunt (1993). Cactaceae En: *The families and genera of vascular plants* K. Kubitzki (ed.). Springer-Verlag, Berlín. Pp. 161-197.
- Bell, A (1991). *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford: Oxford University Press. Oxford.
- Blüthgen, N (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide *Basic and Applied Ecology* 11(3): 185-195.
- Boke, N.H (1941). Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachuanus* and *Opuntia cylindrica*. *American Journal of Botany* 28:656-664.
- Brandenburg, A., A. D. Olivo, R. Bshary & C. Kuhlemeier (2009). The Sweetest Thing. Advances in Nectar Research. *Current Opinion in Plant Biology* 12:486-490.
- Bravo-Hollis, H. & H. Sánchez-Mejorada (1978). *Las cactáceas de México vol. 1* Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Briseño-Sánchez, M.I. (2016) Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala-UNAM, Estado de México, México.
- Briseño-Sánchez, M.I. (2019). Contribución de los eventos reproductivos y el crecimiento clonal en la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología-UNAM, Ciudad de México, México.
- Búrquez, A. & J. Sarujhán (1980). Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaselous coccineus* L.I. relaciones planta-polinizador *Boletín de la sociedad Botánica de México* 39: 5-27.
- Cane, J.H., R. Minckley, L., Kervin & T. Roulston (2005). Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 85(3): 319-329.
- Cárdenas-Ramos, D (2019). Florivoría en *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae), en Cadereyta de Montes, Querétaro Tesis de Maestría. Instituto de Ecología-UNAM, Ciudad de México, México.
- Carranza, E. (2008). Diversidad del género *Ipomoea* L. (Convolvulaceae) en el estado de Michoacán, México *Flora del Bajío y Regiones adyacentes* Fascículo complementario XXIII Instituto de Ecología A.C., Xalapa, México, pp. 126.
- Cascante, A. (2008). *Guía para la recolecta y preparación de muestras botánicas*. Museo Nacional de Costa Rica, San José, Costa Rica.

- Cavers, P. & M. Steel. (1984). Patterns of change in seed weigh over time on individual plants. *The American Naturalist* 124: 324-335.
- Cevallos-Ferriz, S. (2013). Aparición de las angiospermas en el registro fósil En: *Biología de Angiospermas* J. Márquez, M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco & S. Vázquez (eds.). UNAM. CDMX. México. Pp. 396.
- Chalcoff, V.R., C.L. Morales., M.A. Aizen., Y. Salsa., A.E. Rovere., M. Sabatino., C. Quintero. & M. Tadey. (2014). Interacciones planta-animal, la polinización En: *Ecología e historia natural de la patagonia Andina* Raffaele, E., De torres Curth, M., Morales, C.L., y Kitzberg, T. (eds.). CONICET.
- Chemás-Jaramillo, A.C. & S.H. Bullock. (2002). Sistema reproductivo de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae). En: *Historia natural de Chamela* F. Noguera, J.H. Rivera., A.N. García-Aldrete, A.N. & M. Quesada (eds.). D.F. México, Instituto de Biología, UNAM. Pp. 137-142.
- Crane, P.R., E.M. Friis & K. R. Pedersen. (1995). The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 37:27-33
- Crepet, L. (1979). Insect Pollination: A Paleontological Perspective. *BioScience*. 29(2):102-108.
- Cruz, R. & L. U. Rosas. (2013). La flor En: *Biología de Angiospermas* J. Márquez, M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco & S. Vázquez (eds.). UNAM. CDMX. México. Pp. 44-52.
- Cuadras, C.M. (1981). *Métodos de Análisis Multivariante*. Funibar. D.L. XII:642
- Dáttilo, W., P.R. Guimaraes & T.J. e Izzo. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos* 122(11): 1643-1648.
- Del Castillo, R. & M. González-Espinosa. (1988). Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae) *Agrociencia* 71: 185-196.
- Del Castillo, R.F. (1999). Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia* En: *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal* R.J.R Aguirre & J.A. Reyes-Aguero (eds.), Pp. 360-389. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí.
- Delgado-Dávila, R., S. Martén-Rodríguez & G. Huera-Ramos. (2016). Variation in floral morphology and plant reproductive success in four *Ipomoea* species (Convolvulaceae) with contrasting breeding systems *Plant Biology*. 18: 903-912.
- Díaz, L. & A.A. Cocucci. (2003). Functional fynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds *Plant Biology* 5: 531-539.
- Dormann, C., B. Gruber & J. Fruend. (2008). Introducing the Bipartite Package: analyzing Ecological Networks *R News* 8(2): 8-11.
- Dormann, C. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialization in pollination networks *Network Biology* 1: 1-20.

- Elam, D.R. & Y.B. Linhart. (1988). Pollination and seed production in *Ipomopsis* aggregate: differences among and within flower color morphs. *American Journal of Botany* 75: 1262-1274.
- Elle, E. & R. Carney. (2003). Reproductive assurance varies with flowers size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae) *American Journal of Botany* 90: 888-896.
- Elzinga, C.L., D.W. Salzer., J.W. Willoughby & J.P. Gibbs. (2001). *Monitoring plant and animal populations*. Blackwell Science, Inc., Great Britain.
- Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 78-91.
- Fenster, C.B., W.S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash & J.D. Thomson. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 35:375-403.
- Fordyce, J. (2006). The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity *The Journal of Experimental Biology* 209: 2377-2383.
- Freitas, L. & K. Bolmgren. (2008). Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. *Brazilian Journal of Botany* 31(4): 721-724
- Fuentes-Pérez, M., T. Terrazas & S. Arias. (2009). Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae) de México *Polibotánica* 27: 89-102.
- Galen, C. (1999). Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience* 49(8):631-640
- Galetto, L., A. Fioni & A. Calviño. (2002). Éxito reproductivo y calidad de frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana* 40:1-4
- García, S.R. (1984). Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia* spp., en San Luis Potosí y Zacatecas Tesis profesional Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gibson, A.C. & P.S. Nobel (1986). *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Golubov, J., M.C. Mandujano & F. Mandujano (2005). Diversidad alfa y beta en *Opuntia* y *Agave*. En: *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma* G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). CONABIO. México. Pp. 221-230.
- Golubov, J & M.C. Mandujano (2009). ¿Por qué los polinizadores visitan a las flores? *Casa del tiempo* 21: 39-41.
- Gordo, O. & J.J. Sanz (2005). Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146:484-495.

- Grant, V. & P.D. Hurd (1979). Pollination of the southwestern *Opuntias*. *Plant Systematics and Evolution* 133: 15-28.
- Grant, V. K. A. Grant. & P. D. Hurd (1979). Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution* 132: 313–320.
- Griffith, M.P. & J.M. Porter (2009). Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae) *International Journal of Plant Sciences* 170(1):107-116.
- Grimaldi, D. (1999). The Co-Radiations of Pollinating Insects and Angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86(2): 373-406.
- Hart, D.L. & A.G. Clark (1997). *Principles of population genetics* Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Helsen, P., P. Verduck, A. Tye, & S. Van Dongen (2009). Low levels of genetic differentiation between *Opuntia echios* varieties on Santa Cruz (Galapagos) *Plant Systematic Evolution* 279: 1-10.
- Herrera, C.M. (1995). Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers *Ecology* 76: 1516-1524.
- HersHKovitz, M.A. & E.A. Zimmer (1997). On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46:217-232.
- Hoballah, M.E., T. GÜbitz, J. Stuurman, L. Broger., M. Barone., T. Mandel., A. Dell'Ólivo., M. Arnold & C. Kuhlemeier (2007). Single gene-mediated shift in pollinator attraction in *Petunia*. *The Plant Cell* 19:779-790.
- Huerta, F.M. (1995). Algunos aspectos de la polinización de *Opuntia streptacantha* Lemaire. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 40: 68-72.
- Hunt, D.R., N. Taylor. & G. Charles (2006). *The New Cactus Lexicon. 2 vols.* DH Press. Milborne Port.
- INAFED. H. Ayuntamiento de Cadereyta de Montes. Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México: Estado de Querétaro de Arteaga. Cadereyta de Montes. <http://siglo.inafed.gob.mx/enciclopedia/EMM22queretaro/municipios/22004a.html> (Consultado el: 28/11/17, a las 11:15 pm).
- Janzen, D. (1977). Variation in seed size within a crop of a Costa Rica *Mucuna andreana* (Leguminosae) *American Journal of Botany* 64:347-349.
- Johnson, S.D & K.E. Steiner (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems *Trends Ecology Evolution*. 15: 190-193.
- Justiniano, M.J. & T.S. Fredericksen (2000). Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276–281.
- Kiernan, J.A. (2002). Histological and histochemical methods: theory and practice. Arnold publisher. London.

- Lenzi, M. & A.I. Orth (2012). Floral visitors of the *Opuntia monacantha* (Cactaceae) in sandbank of the Florianópolis, SC, Brazil *Acta Biológica Paranaense* 40(1-2): 19-32.
- Leuenberger, B.E. (1986). *Pereskia* (Cactaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 41:1-141.
- López-Borja, E., R.L. Romo-Campos., H.J. Arreola-Nava., A. Muñoz-Urias. & S. Loza-Cornejo (2017). Variación morfológica en *Opuntia jaliscana* (Cactaceae) *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 74(1): 1-11.
- López-González, J. L., J. M. Fuentes-Rodríguez. & A. Rodríguez-G'ámez (1997). Industrialización de la tuna cardona (*Opuntia streptacantha*) *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 2: 169-175.
- Mahoro, S. (2002). Individual flowering: Schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae) *Canadian Journal of Botany* 80: 82-92.
- Majure, L.C., R. Puente, M.P. Griffith, W.S. Judd, P.S. Soltis & D.S. Soltis. (2012). Phylogeny of *Opuntia* s.s (Cactaceae): clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American Journal of Botany* 99:847-864
- Majure, L.C. & R. Puente. (2014). Phylogenetic relationships and morphological evolution in *Opuntia* s.str. and closely related members of tribe Opuntieae. *Succulent Plant Research* 8:9-30
- Mandujano, M.C., C. Montaña & L. Eguiarte (1996). Reproductive Ecology and Inbreeding Depression in *Opuntia rastera* (Cactaceae) in Chihuahuan Deseert; ¿Why are sexually derived recruits so rare? *American Journal of Botany* 83: 63-70.
- Mandujano, M.C, I. Carrillo-Ángeles, C. Martínez-Peralta & J. Golubov (2010). Reproductive Biology of Cactaceae. En: *Desert Plants: Biology and biotechnology* K.G. Ramawat (ed.). Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.
- Mantovani, M., A.R. Ruschel, M. Sedrez dos Reis, A. Puchalski & R.O. Nodari (2003). Fenología reproductiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica *Revista Árvore* 27: 451-458.
- Marquis, R.J. (1998). Phenological variation in the neotropical understory shrub piperarieianum: causes and consequences. *Ecology*. 69: 1557-1565.
- Martínez-Gordillo, M. (2013). Las angiospermas: innovadoras del reino Plantae En: *Biología de Angiospermas* J. Márquez, M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco & S. Vázquez (eds.). UNAM. CDMX. México. Pp. 10-19.
- Martínez-Gordillo, M., I. Fragoso, S. Valencia, R. Cruz, S. Cristians, M. Elías, L. Ginez & J. Jiménez (2014). *Atlas de familias de angiospermas de México*. Universidad Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Martínez-Peralta, C. (2008). *Ariocarpus korschoubeyanus* (Lemaire) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 53:96.

- Martínez-Peralta, C & M.C. Mandujano (2012). Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae) *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57(4): 114-127.
- Martínez-Peralta, C., F. Molina-Freaner, J. Golubov, A. Vázquez-Lobo & M. C. Mandujano (2014). A comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic cacti. *International Journal of Plant Sciences* 175(6):663-680
- Martínez-Ramos, L.M. (2016). Flujo de polen de *Opuntia tomentosa* Salm-Dick en Cadereyta de Montes, Querétaro, México Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias-unam, Ciudad de México, México.
- Martínez-Ramos, L.M., M. Mejía-Rojas., M. Rojas-Aréchiga., & M.C. Mandujano (2017). La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Thelocactus leucacanthus* spp. *schmollii*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 62 (1): 13-22
- Martínez-Ramos, L.M. (2019). Flujo polínico y su efecto en el éxito reproductivo de *Opuntia tomentosa* Tesis de maestría. Instituto de ecología-UNAM, Ciudad de México, México.
- Matías-Palafox, M.L., C.L. Jiménez-Sierra, J. Golubov & M.C. Mandujano (2017). Reproductive ecology of the threatened “star cactus” *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success *Botanical Sciences* 95(2): 1-14.
- Mauseth, J.D. (1988). *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company. California.
- Mayer, M.S., P.S. Soltis & D.E. Soltis (1994). The evolution of the *Streptanthus glandulosus* complex (Cruciferae): genetic divergence and gene flow in serpentine endemics. *American Journal of Botany* 81:1288-1299
- McCall, A. & R.E. Irwin. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory *Ecology letters* 9: 1351-1365.
- Moreno, N. (1984). *Glosario botánico ilustrado* Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa. Ver.
- Munguía-Soto, E.O. (2016). Facilitación en la polinización por abejas especialistas y generalistas del semidesierto queretano Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de México, Unidad Iztapalapa, Ciudad de México, México.
- Muñoz-Urías, A., G. Palomino-Hasbach., T. Terrazas., A. García-Velázquez & E. Pimienta-Barrios (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.
- Narbona, E., M.L. Buide., I. Casimiro-Soriguer., & J.C. del Valle. (2014). Polimorfismos de color floral: causas e implicaciones evolutivas. *Ecosistemas* 23(3): 36-47.
- Navarro, L., C. Rosas & G. Ayensa (2000). Recompensas florales y éxito reproductivo. *Portugaliae Acta Biol* 19:121-126.

- Nerd, A. & Y. Mizrahi (1995). Reproductive biology En: *Cultivation and Uses of Cactus Pear* G. Barbera., P. Inglese. & E. Primienta-Barrios. (eds.). FAO, Roma. Pp. 79-58.
- Nyffeler, R. (2002). Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from TRNK/MATK and TRL-TRNF sequences. *American Journal of Botany* 89(2): 312-326
- Ochoa-Gaona, S., I. Pérez Hernández. & H.J. de Jong (2008). Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México *Revista de Biología Tropical* 56(2): 657-673.
- Ollerton, J., R. Winfree & S. Tarrant (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321-326.
- Osada, N., S. Sugiura, K. Kawamura, M. Cho & H. Takeda (2003). Community-level flowering phenology and fruit set: Comparative study of 25 woody species in a secondary forest in Japan *Ecological Research* 18:711-723.
- Osborn, M. M. P. G. Kevan & M. A. Lane (1988). Pollination biology *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (cactaceae) in southern Colorado *Plant Systematics and Evolution* 159: 85-94.
- Pacini, E.L. & G. Franchi (2008). Types, evolution and significance of plant-animal interactions- *Rediconti Lincei* 19:75-101
- Palacios, F.X., M.J. Apodaca. & J.V. Crisci. (2020). Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Percival, M.S. (1974). Floral ecology of Coastal Scrub in Southeast Jamaica *Biotropica* 6: 104-169.
- Pérez-Tejada C.D. & J.R. Pérez (2013). La biología de la polinización En: *Biología de Angiospermas* J. Márquez, M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco & S. Vázquez (eds.). UNAM. CDMX. Pp. 101-105.
- Petanidou, T., A.S. Kallimanis, J. Tzanopoulos, S.P. Sgardelis & J.D. Pantis (2008). Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization *Ecology Letters* 11(6): 564-575.
- Pleasants, J.M. (1980). Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology* 61: 1466-1469.
- Pichersky, E. & J. Gershenzon (2002). The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology* 5:237-243.
- Pimienta-Barrios, E. A. Delgado-Alvarado & R. Mauricio-Leguizano (1987). Evaluación de la variación en formas de Nopal (*Opuntia* spp) tunero en la Zona Centro de México *Strategies for Classification and Management of Native Vegetation for Food Production in Arid Zones*. 82-86

- Pimienta-Barrios, E. & R. Mauricio-Laguizamo (1989). Variación en componentes del fruto maduro entre formas de nopal (*Opuntia* spp.) tunero *Revista Fitotecnia Mexicana* 12:183-196.
- Pimienta-Barrios, E. (1994). Prickly pear (*Opuntia* spp.): a valuable fruit crop for the semi-arid lands of Mexico *Journal of Arid Environments* 28:1-11.
- Pimienta-Barrios, E. & A. Muñoz-Urías (1995). *Domestication of opuntias and cultivated varieties*. En: *Cultivation and Uses of Cactus Pear*. G. Barbera., P. Inglese. & E. Pimienta-Barrios. (eds.). FAO, Roma. Pp. 58-61.
- Pimienta-Barrios, E. & R.F. Del Castillo (2002). Reproductive biology En: *Cacti: Biology and Uses* P.S. Nobel (Ed.). University of California Press. Berkeley. Pp. 75-90.
- Poisot, T., E. Canard, N. Mouquet & M.E. Hochberg (2012). A comparative study of ecological specialization estimators *Methods in Ecology and Evolution* 3(3): 537-544.
- Porrás-Flórez, D., S. Albesiano. & L. Arrieta-Violet (2017). El género *Opuntia* (Opuntioideae-Cactaceae) en el departamento de Santander, Colombia *Biota Colombiana* 18(2): 111-131.
- Proctor, M., P. Yeo & A. Lack (1996). *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland, OR.
- Ramírez-Bullón, N. A. Ceroni-Stuva., & V. Castro-Cepero (2014). Fenología de cuatro especies de Cactáceas del cerro Umarcata. Valle del río chillón. Canta-Lima, Perú *Ecología aplicada* 13(2): 1726-2216.
- R Development Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.r-project.org>.
- Radford, A. E., W. C. Dickinson., J. R. Massey. & C. R. Bell (1974). *Vascular plant systematics*. Harper and Row Publishers, New York.
- Raguso, R. A. (2004). Flowers as sensory billboards: progress towards an integrated understanding of floral advertisement. *Current Opinion in Plant Biology* 7:434-440.
- Rathcke, B. & E.P. Lacey. (1985). Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214
- Ramírez-Barahona, S., S. Hervé. & S. Magallón. (2020). The delayed and geographically heterogeneous diversification of flowering plant families. *Nature ecology & evolution* 4: 1232-1238
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre., J. Rogelio. & J.L. Flores (2005). Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México *Interciencia* 30: 476-484
- Reyes-Agüero, J.A., J. Aguirre. & A. Valiente-Banuet (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: a review *Arid Environmental* 64: 549-585.

- Rodríguez-Zapata, O. (1981). Fenología reproductiva y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis profesional, Universidad Autónoma de Nuevo León, México.
- Rosas, C. & E. Pimienta (1986). Polinización y dase progámica en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) *Tunero fitotecnica* 8: 164-176.
- Rosas-Guerrero, V., M. Quesada, W.S. Armbruter, R. Pérez-Barrales & S.D. Smith (2011). Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea* *Evolution*. 65: 350-364.
- Roubik, D.W. (1983). Experimental community studies: time-series tests of competition between African and Neotropical bees *Ecology* 64: 971-978
- Sakai, S. & A. Sakai (1996). Why is there variation in mean seed among plants within single populations? Test of the fertilization efficiency hypothesis *American Journal of Botany* 83: 1454-1457.
- Salomón-Montijo, B., A. Reyes-Olivas, & B.H. Sánchez-Soto (2016). Fenología reproductiva de *Stenocerus thurberi* (Cactaceae) en una región de transición del norte de Sinaloa, México *Gayana Botánica* 73: 381-390.
- Santos, G.M.D.M., C.M. Aguiar. J. Genini., C.F. Martins, F.C. Zanella & M.A. Mello (2012). Invasive africanized honeybees change the structure of native pollination networks in brazil *Biological invasions* 14(11): 2369-2378.
- Scheinvar, L. (1995). Taxonomy of utilized opuntias. En: *Cultivation and Uses of Cactus* Pear G. Barbera., P. Inglese. & E. Primienta-Barrios. (eds.). FAO, Roma. Pp. 20-27.
- Scheinvar, L. & Rodríguez-Fuentes, A. (2003). Nueva subespecie de *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) de la altiplanicie mexicana *Anales del Instituto de Biología*. 74(2): 303-311.
- Scheinvar, L & G. Manzanero (2009). *Opuntia chiangiana*, una nueva especie de Cactaceae de Oaxaca, México *Novon* 19: 222-228.
- Scheinvar, L., G. Olalde. & D. Sule (2011). *Especies silvestres de nopales mexicanos* Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. GE005. Méico D.F.
- Schemske, D.W. (1977). Flowering phenology and seed set in *Claytonia virginica* (Portulacaceae) *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 104:254-263.
- Schiestl, F.P. & S.D. Johnson (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution* 28:307-315.
- Schmidt D (2017). *Guide to the kazaam Package*. R package vignette, <https://cran.r-project.org/package=kazaam>.
- Sedgley, M. & A.R. Griffin. (1989). *Sexual reproduction of tree crops*. Academic Press, London

- Shipunov, A., Y. Kosenko. & P. Volkova (2011). Floral polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris* Huds. Primulaceae) of the Northeastern Black Sea coast. *Plant Systematics and Evolution* 296:167-178
- Smithson, A. & M.R. Macnair. (1997). Negative Frequency-dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards. *Evolution* 51: 715-723
- Sokal, R.R. & P.H.A. Sneath (1963). *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco and Londres, Freeman and Cía.
- Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2004). The Origin and Diversification of Angiosperms *American Journal of Botany* 91: 1614–1626.
- Stebbins, G.L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:307-326.
- Torres-Ponce, R.L., D. Morales-Corral., M.D.L. Ballinas-Casarrubias. & G.V. Nevárez-Moorillón (2015). El nopal: planta del semidesierto con aplicaciones en farmacia, alimentos y nutrición animal *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 6(5): 1129-1142.
- Valverde, J., J. Calatayd, J.M. Gómez & F. Perfectti (2014). Variación intraestacional en los visitantes florales de *Erysimum medihispanicum* en Sierra Nevada *Ecosistemas* 23(3): 83-92.
- van Buuren. S & K. Groothuis-Oudshoorn. (2011). “mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R.” *Journal of Statistical Software*, 45(3), 1-67
- Varela, G., A. Coccuci & A.N. Sérsic (2016). Función de la corona en *Passiflora caerulea* (Passifloraceae) como atrayente de sus vectores de polinización *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 51(1): 99-110.
- Vargas, E.M., E. Castro, G. Macaya & J.O. Rocha (2003). Variación del tamaño de frutos y semillas en 38 poblaciones silvestres de *Phaseolus lunatus* (Fabaceae) del Valle Central de Costa Rica *Revista de Biología Tropical* 31(3-4): 707-724.
- Vargas, P. (2012). Angiospermas En: *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos* P. Vargas y R. Zardoya (eds.). Impulso. S. A. Pp. 115-123
- Venables WN, Ripley BD (2002). *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York.
- Vidal, M. del C. & N. Ramírez (2005). Especificidad y nicho de polinización de especies de plantas de un bosque deciduo secundario *Ecotropicos* 18 (2): 73-88.
- Villaseñor, J.L. (2003). Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México *Interciencia* 28: 160-167.
- Villaseñor, J. L., & E. Ortiz (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 134–142.
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of México *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.

- Waser, M.N. (1979). Pollinator availability as determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*) *Oecología*. 39: 7-121.
- Wasserman, L. (2013). *All of Statistics: A Concise Course in Statistical Inference*. Springer Science & Business Media.
- Watson, M.A. (1986). Integrated physiological units in plants. *Trends in Evolution and Ecology* 1(5): 119-123.
- Wallace, R.S & D. Fairbrithers (1986). Isoelectrically focussed seed proteins of populations of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. (Cactaceae) *Biochemical Systematics and Ecology* 14:365-369.
- Wallace, R.S. & J.H. Cota (1995). An intron loss in the chloroplast gene *rpoCl* support a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Current Genetics* 29:275-281.
- Wheelwright, N.T. (1985). Competition for dispersers, and the timing of flowering in *Frasera speciose* (Gentianaceae) *Ecology* 66:521-527.
- Whitney, G.G. (1984). The reproductive biology of raspberries and plant-pollinator community structure *American Journal of Botany* 71: 887-894.
- Wickham H (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Winn, A. & K. Gross. (1993). Latitudinal variation in seed weight and flower number in *Prunella vulgaris* *Oecología* 93: 55-62.
- Wyatt, R. (1983). Pollination and Breeding System. En: *Pollination biology* L. Real (ed.). Academic Press, Orlando Florida, USA.
- Yang, L.H. & V.H.W., Rudolf (2010). Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters* 13:1-10
- Zlotnik E.A. & S.M. Ponce (2013). El tallo En: *Biología de Angiospermas* J. Márquez, M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco & S. Vázquez (eds.). UNAM. CDMX. Pp. 30.

ANEXO

1- Cuadros de morfología

CUADRO A. Prueba de *t-pareada* donde se muestran las diferencias significativas entre los cladodios de los morfos florales y entre edades. g.l.= 1 *n*= 20 anaranjado joven, *n*= 20 anaranjado viejo, *n*= 20 amarillo joven y *n*= 20 amarillo viejo.

Carácter	Termino	Media ± Error Estándar del morfo floral amarillo	Media ± Error Estándar del morfo floral anaranjado	t	p
Largo del cladodio (cm)	Morfo floral	24.4325 ± 1.0620	25.5075 ± 1.3491	-1.39	0.1686
	Viejo	30.1500 ± 4.1836	33.2250 ± 4.1182	2.3425	0.0245*
	Joven	18.7150 ± 2.5083	17.7900 ± 2.6633	-1.13	0.2653
Ancho del cladodio (cm)	Morfo floral	13.745 ± 0.5854	13.555 ± 0.6228	0.30	0.7632
	Viejo	15.9400 ± 2.7325	16.5000 ± 1.7621	0.7702	0.4467
	Joven	11.5500 ± 3.2448	10.6100 ± 3.2390	-0.9169	0.3650
Número de líneas de areolas	Morfo floral	8.2 ± 0.1934	8.65 ± 0.2042	-1.64	0.1052
	Viejo	8.3500 ± 1.1367	9.1000 ± 1.1652	2.0604	0.0463*
	Joven	8.0500 ± 1.3168	8.2000 ± 1.2814	0.3650	0.7171
Tamaño de areolas (mm)	Morfo floral	2.771 ± 0.1164	2.7652 ± 0.1091	0.05	0.9614
	Viejo	3.2850 ± 0.6626	3.2155 ± 0.6807	-0.3271	0.7453
	Joven	2.2570 ± 0.3434	2.3150 ± 0.3190	0.5533	0.5833
Distancia máxima de la parte apical a	Morfo floral	13.8 ± 0.6481	14.0075 ± 0.7712	-0.47	0.6421

la más ancha (cm)	Viejo	17.3250 ± 2.5145	18.4400 ± 2.1406	1.509 9	0.1395
	Joven	10.2750 ± 1.4186	9.5750 ± 1.7029	- 1.412 4	0.1662
Distancia máxima de la parte basal a la más ancha (cm)	Morfo floral	13.985 ± 0.5483	14.3322 ± 0.6973	-0.81	0.4231
	Viejo	16.8750 ± 2.3036	18.2410 ± 2.2263	1.906 8	0.0641
	Joven	11.0950 ± 1.3408	10.4235 ± 1.6759	- 1.399 1	0.1703
Distancia entre areolas (mm)	Morfo floral	23.5037 ± 1.1331	24.0542 ± 1.1736	-0.56	0.5778
	Viejo	29.0860 ± 5.7045	30.0370 ± 5.6512	0.529 6	0.5994
	Joven	17.9215 ± 2.6995	18.0715 ± 2.4104	0.185 3	0.8539
Distancia entre líneas (mm)	Morfo floral	25.799 ± 1.2641	26.328 ± 1.3647	-0.59	0.5577
	Viejo	32.8620 ± 4.2738	33.7045 ± 5.4938	0.541 3	0.5916
	Joven	18.7360 ± 2.8141	18.9515 ± 2.8602	0.240 1	0.8115

CUADRO B. ANOVA anidado donde se muestran las diferencias significativas de las medidas de las espinas entre los morfos florales y tipos de espina. g.l.= 1

Carácter	Termino	F	p
Medida de espina	Morfo floral	0.3823	0.5371
	Tipo de espina	4.5164	0.0348*

CUADRO C. Modelo lineal generalizado con distribución Poisson donde se muestran las diferencias significativas entre el número de espinas por aréola. g.l.= 1 $n= 30$ anaranjado. $n= 30$ amarillo.

Carácter	Morfo	Media ± Error Estándar	Morfo	Media ± Error Estándar	χ^2	p
Número de espinas	Amarillo	3.6333 ± 0.4901	Anaranjado	3.9333 ± 0.5208	0.9966	0.3181

CUADRO D. Prueba de *t-pareada* donde se muestran las diferencias significativas entre las flores de los morfos florales. g.l.= 1 $n= 33$ anaranjado y $n= 33$ amarillo.

Carácter	Media ± Error Estándar del morfo floral amarillo	Media ± Error Estándar del morfo floral anaranjado	t	p
Apertura de corola (fijada en FAA) (mm)	27.8715 ± 1.5787	21.9542 ± 1.0061	3.16	0.0024 *
Largo de la flor (mm)	58.8154 ± 2.0340	50.0324 ± 1.1928	4.21	<.0001 *
Altura pericarpelo (mm)	36.4266 ± 1.1329	29.32 ± 0.7640	5.20	<.0001 *
Ancho pericarpelo (mm)	20.8663± 0.4136	24.2069 ± 0.1731	-7.45	<.0001 *
Largo del estigma (mm)	5.0924 ± 0.1367	5.0951 ± 0.1250	-0.01	0.9883
Ancho del estigma (mm)	5.5775 ± 0.1632	5.1718 ± 0.1374	1.90	0.0617
Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica (mm)	4.8454 ± 0.1455	5.4833 ± 0.1826	-2.73	0.0082 *
Diámetro polar de la cámara ovárica (mm)	9.8315 ± 0.3744	6.3978 ± 0.3931	6.32	<.0001 *
Estambre más largo (mm)	14.6578 ± 0.4907	11.5433 ± 0.1649	6.02	<.0001 *
Estambre más chico (mm)	8.5936 ± 0.4457	6.3896 ± 0.2342	4.38	<.0001 *

Distancia entre antera y estigma	7.8806 ± 0.4078	5.8624 ± 0.2828	4.07	0.0001 *
Largo de los segmentos del perianto (mm)	27.0505 ± 0.9291	22.5006 ± 0.5519	4.21	<.0001 *
Altura del estilo (mm)	19.9930 ± 0.5883	17.3690 ± 0.2532	4.10	0.0001 *

CUADRO E. Modelo lineal generalizado con distribución Poisson donde se muestran las diferencias significativas entre las flores de los morfos florales. g.l.= 1 $n= 33$ anaranjadas y $n= 33$ amarillos.

Carácter	Media ± Error Estándar del morfo floral amarillo	Media ± Error Estándar del morfo floral anaranjado	χ^2	p
Número de estambres	469.0303 ± 20.0967	523.6969 ± 10.1515	99.391416	<.0001*
Número de granos de polen	215.5757 ± 8.9414	247.3333 ± 9.2667	71.95386	<.0001*
Número de óvulos	118.0606 ± 7.3354	97.666 ± 4.7291	63.717666	<.0001*
Número de lóbulos	8.8484 ± 0.3141	7.7272 ± 0.1461	2.5047	0.1135

CUADRO F. Prueba de *t-pareada* donde se muestran las diferencias significativas entre los frutos de los morfos florales. g.l.= 1 $n= 20$ anaranjado. $n= 20$ amarillo.

Carácter	Morfo	Media ± Error Estándar	Morfo	Media ± Error Estándar	t	p
Longitud del fruto (mm)	Amarillo	51.282 ± 1.5902	Anaranjado	43.925 ± 0.8380	4.09	0.0002*
Diámetro del fruto (mm)	Amarillo	37.1145 ± 0.9470	Anaranjado	37.4975 ± 0.8474	-0.30	0.7648

CUADRO G. Modelo lineal generalizado con distribución Poisson donde se muestran las diferencias significativas entre el número de espinas. g.l.= 1 $n= 20$ anaranjado. $n= 20$ amarillo.

Carácter	Morfo	Media \pm Error Estándar	Morfo	Media \pm Error Estándar	χ^2	p
Número de semillas	Amarillo	97.05 \pm 7.5726	Anaranjado	97.65 \pm 5.6121	0.0370	0.8475
Número de series espiraladas	Amarillo	7.85 \pm 0.1094	Anaranjado	8.15 \pm 0.1817	0.1125	0.7373

CUADRO H. Prueba de *t-pareada* donde se muestran las diferencias significativas entre las semillas de los morfos florales. g.l.= 1 g.l.= 1 $n= 200$ anaranjado. $n= 200$ amarillo.

Carácter	Morfo	Media \pm Error Estándar	Morfo	Media \pm Error Estándar	t	p
Longitud de semilla (mm)	Amarillo	5.1029 \pm 0.0390	Anaranjado	4.5546 \pm 0.2015	10.23	<.0001*
Diámetro de semilla (mm)	Amarillo	4.5354 \pm 0.0366	Anaranjado	3.6749 \pm 0.0421	4.18	<.0001*

2- PCA

CUADRO I Importancia de los componentes

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
Desviación estándar	2.3175	1.6243	1.5075	1.2117	1.1468	1.0065	0.9660	0.8701
Proporción de la variancia	0.2827	0.1389	0.1196	0.0772	0.0692	0.0533	0.0491	0.0398
Proporción acumulada	0.2827	0.4215	0.5412	0.6184	0.6876	0.7409	0.7900	0.8299
Eigenvalor	5.3707	2.6384	2.2727	1.4682	1.3148	1.0131	0.9332	0.7570

	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16
Desviación estándar	0.7761	0.7313	0.6697	0.5980	0.5540	0.5123	0.4520	0.4318
Proporción de la variancia	0.0317	0.0281	0.0236	0.0188	0.0161	0.0138	0.0107	0.0098
Proporción acumulada	0.8616	0.8897	0.9133	0.9322	0.9483	0.9621	0.9729	0.9827
Eigenvalor	0.6023	0.5348	0.4485	0.3576	0.3070	0.2625	0.2043	0.1864

	PC17	PC18	PC19
Desviación estándar	0.3851	0.3023	0.2966
Proporción de la variancia	0.0078	0.0048	0.0046
Proporción acumulada	0.9905	0.9953	1.0000
Eigenvalor	0.1483	0.0913	0.0880

CUADRO J Loadings de cada uno de los componentes principales

Carácter	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
Apertura de la corola	0.3171	-0.2233	0.0495	-0.1075	0.2241	-0.2665	0.0814	-0.0045
Largo de los segmentos del perianto	0.3445	-0.2179	0.1063	0.0351	0.1762	0.0224	0.0035	0.0501
Largo de la flor	0.2777	-0.0293	-0.3090	0.0155	0.2470	0.1808	-0.1410	-0.3141
Altura pericarpelo	0.3302	-0.0599	-0.2308	-0.0279	-0.0026	0.0682	-0.0064	-0.3519
Ancho pericarpelo	-0.2247	-0.1341	-0.0728	0.1937	0.1675	-0.1444	0.4469	-0.2440
Largo de cladodio	-0.1179	-0.2938	-0.4084	0.2626	-0.0606	0.1091	-0.1195	-0.0057
Número de óvulos	0.1245	-0.0032	-0.3695	-0.1304	-0.1127	-0.6152	0.0899	0.0263
Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica	-0.1124	-0.2939	-0.2526	0.1579	-0.2782	-0.0679	0.4750	0.0871
Diámetro polar de la cámara ovárica	0.3601	-0.0039	-0.2326	-0.1095	0.0552	0.0444	0.0760	-0.0571
Estambre más largo	0.3710	-0.1119	0.1541	-0.0199	0.0901	0.0065	-0.0043	0.2422
Estambre más chico	0.2975	-0.1182	0.1458	0.1124	-0.2469	0.2868	0.1357	0.3181
Distancia entre antera y estigma	0.0835	0.3290	-0.2983	-0.1787	-0.2866	-0.0890	-0.0874	0.3633
Altura del estilo	0.1919	0.0866	-0.0487	-0.2335	-0.5762	0.2031	0.1088	-0.2313
Granos de polen en una antera	-0.1150	-0.2688	0.1746	-0.2826	-0.2811	-0.3372	-0.4427	-0.2837
Número de estambres	-0.0205	-0.4892	-0.0457	-0.0235	0.02333	-0.1365	-0.2039	0.4461
Número de series de areolas	-0.1596	-0.1916	-0.3583	0.1359	-0.0494	0.3245	-0.3820	0.0431
Longitud del fruto	0.0153	0.4475	-0.2804	0.1337	0.2371	-0.1497	-0.1091	0.2307
Longitud de semilla	0.1718	0.0965	0.1140	0.5651	-0.0995	-0.2396	-0.2937	-0.1508
Ancho de semilla	0.1822	0.0842	0.1476	0.5384	-0.3178	-0.1549	-0.0047	-0.0299

Carácter	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13	PC14	PC15	PC16
Apertura de la corola	0.1624	-0.0235	0.0822	-0.2719	0.2714	-0.2983	0.4250	0.2232
Largo de los segmentos del perianto	-0.1408	0.0966	-0.3404	0.04867	0.0830	-0.4154	-0.2157	-0.1047
Largo de la flor	0.1240	-0.2830	-0.1248	0.3085	-0.2147	-0.1014	-0.2020	-0.3517
Altura pericarpelo	-0.1458	0.0164	0.4040	0.1419	-0.2496	0.2566	0.3993	0.1507
Ancho pericarpelo	-0.6081	-0.4096	-0.0032	-0.0751	0.1668	-0.0042	-0.0394	-0.0196
Largo de cladodio	0.2281	-0.0630	-0.2525	-0.2463	0.2944	0.4610	-0.0438	0.0651
Número de óvulos	-0.2114	0.4403	-0.0970	0.0208	-0.2369	0.1071999 7	-0.2470	0.0267
Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica	0.4274	0.0137	0.3044	0.1058	-0.0192	-0.2944	0.0078	-0.3049
Diámetro polar de la cámara ovárica	0.0990	0.0239	-0.0611	-0.0337	0.3990	0.0882	-0.2729	0.2539
Estambre más largo	-0.0568	-0.0878	0.1450	-0.0135	0.0950	0.3007	0.1055	-0.3381
Estambre más chico	-0.2966	0.1096	0.3084	-0.0811	0.0610	0.1480	-0.2924	-0.0987
Distancia entre antera y estigma	-0.0664	-0.4940	0.0917	0.2892	0.1934	-0.1671	-0.0202	0.2383
Altura del estilo	-0.0864	-0.1230	-0.3347	-0.4765	-0.1735	-0.1274	0.1514	-0.1257
Granos de polen en una antera	-0.06275	-0.1008	0.1772	0.0682	0.3496	0.0306	-0.0810	-0.3491
Número de estambres	-0.0838	-0.3105	-0.1965	-0.0323	-0.4295	0.0554	0.1492	0.0608
Número de series de areolas	-0.3510	0.3195	0.1521	-0.0017	0.1214	-0.3914	0.1429	0.0599
Longitud del fruto	-0.0696	0.0230	0.0340	-0.3370	0.0962	-0.0152	0.2155	-0.5154
Longitud de semilla	0.1086	-0.2090	0.2678	-0.3312	-0.2019	-0.1634	-0.3003	0.1907
Ancho de semilla	-0.0628	0.1067	-0.3550	0.4273	0.1697	0.0528	0.3569	-0.0429

Carácter	PC17	PC18	PC19
Apertura de la corola	0.2931	0.1651	0.3057
Largo de los segmentos del perianto	0.1781	-0.2264	-0.5652
Largo de la flor	0.1525	0.1714	0.3660
Altura pericarpelo	0.0724	-0.3029	-0.3036
Ancho pericarpelo	-0.0663	0.0466	0.0245
Largo de cladodio	0.3249	0.0774	-0.1912
Número de óvulos	0.0775	0.2116	0.0463
Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica	-0.1265	-0.0706	-0.0946
Diámetro polar de la cámara ovárica	-0.5853	-0.3025	0.1859
Estambre más largo	-0.3332	0.5682	-0.2599
Estambre más chico	0.3682	-0.1677	0.3380
Distancia entre antera y estigma	0.1749	0.1014	-0.1731
Altura del estilo	-0.0812	0.0801	0.0054
Granos de polen en una antera	0.0235	-0.1785	0.0207
Número de estambres	-0.2070	-0.2693	0.1601
Número de series de areolas	-0.1959	0.2315	0.0522
Longitud del fruto	-0.0038	-0.3414	0.0260
Longitud de semilla	-0.0987	0.0754	-0.0759
Ancho de semilla	-0.0605	-0.0509	0.1755

3- Análisis discriminante

CUADRO K. Análisis discriminante total de las diferentes especies.

Variable	Función discriminante		
	1	2	3
Variación explicada (%)	75.39	14.70	9.91
Variación explicada acumulada (%)	75.39	90.09	100
Variable original	Matriz de estructura		
Apertura de la corola	-0.1269868796	0.030800620	-0.011992341
Largo de los segmentos del perianto	-0.0351133113	-0.090871643	-0.102008119
Largo de la flor	0.0627614231	0.021055652	-0.017440705
Altura pericarpelo	0.0551409745	-0.081242460	-0.093919855
Ancho pericarpelo	-0.0855993540	0.451913070	0.081387277
Número de lóbulos	0.0001369485	-0.008562182	-0.051644663
Largo de cladodio	0.1524651617	0.094795872	0.150790064
Ancho de cladodio	-0.3283677048	0.156175060	-0.012858573
Distancia de la parte apical a ancho	0.1136789937	0.191245282	-0.266529695
Distancia de la parte basal a ancho	-0.1767220560	-0.160475791	-0.008616197