



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO SOBRE LA
BIOLOGÍA FLORAL Y REPRODUCTIVA DE
OPUNTIA STRICTA (HAW.) HAW. (CACTACEAE)
EN LA DUNA COSTERA DE LA RESERVA
ESTATAL "EL PALMAR", YUCATÁN, MÉXICO**

Tesis que presenta

RICARDO GAUMER ARAUJO

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Opción Recursos Naturales

Mérida, Yucatán, México. Julio 2012



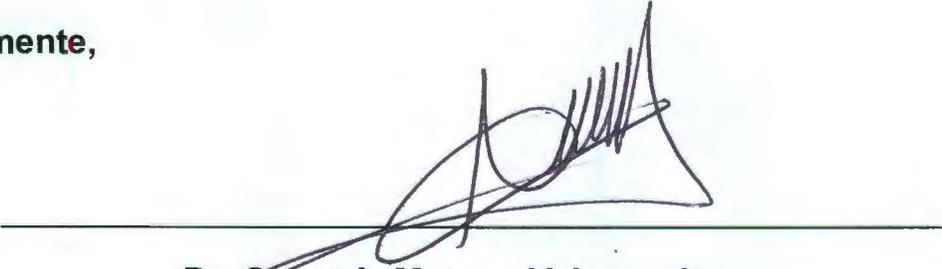


RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado “Contribución al conocimiento sobre la biología floral y reproductiva de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. (Cactaceae) en la duna costera de la reserva estatal “El Palmar”, Yucatán, México” fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. Ma. Azucena Canto Aguilar, dentro de la Opción Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,



Dr. Oscar A. Moreno Valenzuela

Director Académico

Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC.

Mérida, Yucatán, México; a 04 de julio de 2012.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Ricardo Gaumer Araujo

DEDICATORIA

*A la memoria de Muchito Gaumer,
cuyo dulce recuerdo permanece
latente en la suave brisa de Dzilam,
mezclado en los colores del ocaso*

AGRADECIMIENTOS

Al CONACyT por la beca no. 236092 otorgada y al Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. por todas las facilidades académicas.

A la unidad de Posgrado, especialmente a la Lic. Gilma Michel, a Landy Rodríguez y Alejandra Arceo por su ayuda en la tramitología y por su admirable paciencia y amabilidad que las caracteriza.

A la Universidad Autónoma de Yucatán en especial a la Biol. Teresita Cid Sánchez por facilitarme el uso de sus instalaciones y material de laboratorio. También agradezco a mis estimadas Reyna M. May y Tzab, Gloria M. Cetz Zapata, Magnolia del Carmen Tzec Gamboa y Candita M. Euan Canul (Candy) por toda su ayuda en el soporte y asistencia técnica además de su grata compañía.

A mi directora de Tesis, la Dra. Ma. Azucena Canto Aguilar por la dirección académica, logística y financiera, además de sus buenos consejos y aportaciones que brindaron las directrices para el desarrollo del presente trabajo. Gracias por tu paciencia.

A los miembros del comité de evaluación: Dra. Ivonne Sánchez del Pino, Dra. Mónica Medrano Martínez, Dr. J. Salvador Flores Guido, Dra. Ma. Azucena Canto Aguilar y Dr. Roger Orellana Lanza por todos los comentarios y sugerencias que permitieron el desarrollo y enriquecimiento de la presente investigación. Gracias por su tiempo.

A la Técnica Ma. Rosalina Rodríguez Román por toda su asistencia logística y sus motivadores consejos y al Dr. Enrique Reyes Novelo por brindar su tiempo en la identificación de los insectos colectados.

A Don Sal por sus palabras motivadoras, su confianza, su comprensión y sus sabios consejos que me proporcionaron ese empujoncito necesario para seguir en la jugada. Muchísimas gracias doc.

A mis compañeros del Laboratorio de Interacciones planta-animal, B. Malena. Lizama Canto, César H. Canché Collí, Raymundo M. González Ramírez, jefecita Azu y a la jefecita segunda al mando Marororororo...Never change.

A Juani G. Tzeec Tuz, Cinthya Delgado Martínez, Reyna Ma. Calvo Fierro, Jeri Domínguez, María Camarena Hernández e Iván, E. Domínguez Tec por proporcionarme hospedaje y comida en sisal durante el trabajo de campo, por su amistad, su compañía y por los divertidos momentos que hicieron mi estancia en ese bello puerto doblemente gratificante. Muchas gracias comunidad del tremendo ojo fue un placer conocerles.

A Edilia de la Rosa Manzano por su compañerismo adjunto a sabios consejos, a Diego Angulo por brindarme un asilo durante las materias fuera del estado y su amistad, y a Jeanett Escobedo Sarti, cuyo trabajo de maestría fue una guía para éste, además por compartir amablemente sus experiencias académicas, sus útiles consejos de pasillo y bibliografía importante para la sustentación de esta tesis. Mil gracias.

A Karla J. Irigoyen Aguilar, Esther E. Borges Uicab, Ileana C. Yam Quintal, Pamela Medina van Berkum, Merly A. Cen Puc, Lorenzo A. Sodá Tamayo, Mauricio Gómez Hernández, L. David Canseco Balam y Mariela Herrera León por todo su apoyo en campo y en laboratorio, su entusiasmo, su optimismo y por hacer el trabajo de campo...mucho más agradable. Su ayuda fué fundamental para la obtención de los datos así que parte de esta tesis es suya también chavos, aú, aú, aú!!!.

A mis camaradas de la licenciatura: Chava, Abiga, Maricarmen, Beto, Chino, Diane, Anuar, Lupis, Emma y Nef por su apoyo moral, ratos de esparcimiento y por estar pendientes cuando uno se entrega a la anacoresis magistral; a la fundación TeoDoris por la extensión de beca otorgada en los últimos meses, por su confianza y paciencia a lo largo de todo este tiempo y por recordarme la antigua filosofía del Dalay la cual no recordaba.

Y como olvidar un agradecimiento muy especial a Hiatzy Zapata y Marisol García, motivo de inspiración, gracias por sus útiles consejos, por sus constantes presiones y por su gran apoyo que se encuentra tácito entre las hojas de esta tesis. Su amistad es un recurso invaluable.

Finalmente, dejando claro que el presente trabajo es producto, no sólo del que escribe sino de mucha gente que ha contribuido en cierto modo en su desarrollo, agradezco a todos y cada uno de ustedes y en caso de cualquier omisión ruego me disculpen.

ÍNDICE DE FIGURAS	v
ÍNDICE DE CUADROS	vii
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO I	5
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES GENERALES	6
Estrategias reproductivas en plantas	6
Polinización	7
Recompensas florales	9
Aspectos sobre la variación de la morfología floral	10
Sistemas de expresión sexual	11
Sistemas de apareamiento	12
Sistemas de incompatibilidad	13
Familia Cactaceae y el género <i>Opuntia</i>	14
Antecedentes de " <i>Opuntia stricta</i> "	15
Sitio de estudio	17
OBJETIVO GENERAL	20
Objetivos específicos	20
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL	21
Selección de individuos y trabajo de campo	21
Exclusión floral	21
BIBLIOGRAFÍA	23
CAPÍTULO II. CARACTERÍSTICAS FLORALES Y DINÁMICA DE LOS VISITANTES DE <i>OPUNTIA STRICTA</i> (HAW.) HAW. (CACTACEAE)	33
INTRODUCCIÓN	33
MATERIALES Y MÉTODOS	34
Variabilidad floral	34
Número de granos de polen:	34
Tamaño de los granos de polen:	35
Atributos florales:	36

Índice

Producción de néctar	38
Dinámica de visitantes florales.....	39
Análisis estadísticos	40
RESULTADOS	43
Características florales	43
Producción de néctar.....	49
Dinámica de visitantes florales.....	51
DISCUSIÓN	56
Morfología floral.....	56
Producción de néctar.....	58
Dinámica de visitantes florales.....	59
BIBLIOGRAFÍA	62
CAPÍTULO III. ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS PRESENTES EN <i>OPUNTIA STRICTA</i> (HAW.) HAW.	69
INTRODUCCIÓN	69
MATERIALES Y MÉTODOS	70
Sistemas reproductivos.....	70
Análisis estadísticos	76
RESULTADOS	77
Sistemas reproductivos.....	77
DISCUSIÓN	83
BIBLIOGRAFÍA	84
CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	89
DISCUSIÓN GENERAL	89
CONCLUSIONES	91
PERSPECTIVAS	92
BIBLIOGRAFÍA	93
ANEXOS	97
ANEXO 1. Componentes del dispositivo de exclusión unifloral diseñado para la manipulación de las flores de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	97

ANEXO 2. Valores promedio de los atributos florales para los 21 individuos de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	98
ANEXO 3. Matriz de correlación de los atributos florales seleccionados de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. basada en el coeficiente de de Pearson y el método UPGMA.	100
ANEXO 4. Volumen de néctar a lo largo del día de 30 individuos de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	101
ANEXO 5. Concentración de néctar a lo largo del día de 30 individuos de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	102
ANEXO 6. Visitantes florales de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. En la duna costera de Sisal, Hunucmá, Yucatán.	103
ANEXO 7. Visitas totales y densidad floral de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. para ambas temporadas.	105
ANEXO 8. Temperatura y precipitación correspondientes a los años de estudio.	106

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Fotografías de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	15
Figura 2. Mapa de la ubicación del área de estudio.	18
Figura 3. Estrategia experimental.....	22
Figura 4. Esquema de la división por zonas de la cuadrícula para la selección sistemática de los granos de polen.....	36
Figura 5. Características florales registradas de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw..	38
Figura 6. Diagrama de ordenación de los atributos florales de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.. ..	45
Figura 7. Diagrama de ordenación por individuo basado en el análisis de componentes principales de los atributos florales de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	46
Figura 8. Dendrograma (UPGMA) de los atributos florales de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. basado en coeficiente de similitud de Pearson..	47
Figura 9. Tasa de producción de néctar de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	50
Figura 10. Cambio en la concentración del néctar de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. a lo largo del día.....	51
Figura 11. Tasa de visitas florales de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. a lo largo del día correspondiente a la primera temporada.....	53
Figura 12. Tasa de visitas florales de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. a lo largo del día correspondiente a la segunda temporada.	54
Figura 13. Visitas totales relacionadas con la densidad floral por individuo en <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw..	55
Figura 14. Comparación entre el volumen y visitantes florales de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	56

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Atributos florales de una población de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. en Sisal, Yucatán.....	43
Cuadro 2. Autovalores derivados del análisis de componentes principales y la proporción de variación explicada.....	44
Cuadro 3. Autovectores de los dos componentes principales seleccionados.....	45
Cuadro 4. Variación intra e inter-individual de los atributos florales de <i>O. stricta</i> (Haw.) Haw.....	48
Cuadro 5. Listado de visitantes florales para <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw. en la primera y segunda temporada.....	51
Cuadro 6. Particularidades de las pruebas de polinización aplicadas a flores de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	74
Cuadro 7. Producción de frutos por temporada y por prueba de polinización en <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	78
Cuadro 8. Integración de la producción y maduración de frutos por prueba de polinización en <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	78
Cuadro 9. Comparación entre las pruebas de polinización respecto al número de frutos maduros en <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	79
Cuadro 10. Comparación entre las pruebas de polinización respecto al tiempo de maduración de frutos en <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	80
Cuadro 11. Producción de semillas por prueba de polinización en <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	80
Cuadro 12. Diferencias entre las pruebas de polinización respecto al número de semillas potencialmente viables en frutos de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	81
Cuadro 13. Diferencias entre las pruebas de polinización respecto al número de semillas abortadas en frutos de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	81
Cuadro 14. Índice del éxito reproductivo relativo según pruebas de polinización en <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	82
Cuadro 15. Estrategias reproductivas. Índices de autogamia, autofertilidad y autocompatibilidad de <i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.....	83

RESUMEN

En una población de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. (Cactaceae) se evaluaron tres aspectos sobre su biología en condiciones naturales de crecimiento en matorral de dunas costeras al noroeste del estado de Yucatán, México. 1) *Morfología floral*: Se examinó la variabilidad intra- e inter-individual de 21 rasgos florales y se caracterizó el patrón de disponibilidad-producción-concentración de néctar; 2) *Dinámica de visitantes florales*: Se identificaron a los visitantes florales y se describió su comportamiento en cuanto a la tasa de visita; y 3) *Sistemas reproductivos*: Se aplicaron cinco pruebas de polinización, se registró el número de frutos y semillas producidos por cada prueba y se calcularon los índices de autogamia, autofertilidad y autocompatibilidad. La proporción de varianza explicada debida a diferencias entre y dentro de individuos es significativa en atributos relacionados con el tamaño de las flores y a las estructuras reproductivas. Las dimensiones del nectario, el volumen del ovario y el número de granos de polen por antera son atributos cuya proporción de varianza explicada sólo es significativa debida a diferencias dentro de individuos, mientras que en el número de segmentos internos, la proporción de varianza explicada sólo es significativa debida a diferencias entre individuos. El néctar se encuentra disponible desde la antesis. Se presentó una mayor tasa de producción de néctar a la hora después de la antesis y posteriormente fue disminuyendo. La concentración, en cambio, aumento con el paso del tiempo. Se encontraron 18 especies de visitantes florales pertenecientes a ocho familias y cuatro órdenes. *Carpophilus* sp. y *Apis mellifera* son responsables respectivamente del 70.3% y 27.4% del total de visitas registradas a flores de *O. stricta* para la temporada del 2010, y responsables del 81% y 7.1% respectivamente, para la temporada del 2011. La autopolinización presentó mayor producción de semillas (105.3 ± 49.5) que la polinización cruzada (81 ± 40.8), polinización libre (75 ± 35.2), autopolinización espontánea (63.8 ± 44.2) y agamospermia (21 ± 6.9). No se encontraron diferencias significativas entre la autopolinización, la polinización libre y la autopolinización espontánea en el número de frutos. La agamospermia puede estar presente. *Opuntia stricta* es una especie autocompatible con la capacidad de autofecundarse sin la intervención de polinizadores con una relativamente alta variación en la morfología floral y con incertidumbre de verdaderos polinizadores constantes.

ABSTRACT

Three biological aspects were evaluated under natural growth conditions in an *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. (Cactaceae) population in coastal dune scrub in the northeast of Yucatan state, Mexico. 1) *Floral morphology*: Intra- and inter-individual variability was evaluated for 21 floral traits and the nectar availability-production-concentration pattern characterized. 2) *Floral visitor dynamic*: Floral visitors were described and visit rate quantified. 3) *Reproductive systems*: Five pollination tests were applied, the number of fruits and seeds produced per test quantified and rates calculated for autogamy, self-fertility and self-compatibility. The variance proportion explained by intra- and inter-individual differences was significant in flower size and reproductive attributes. For nectary dimensions, ovary volume and pollen grains per anther, only intra-individual differences provided a significant explanation of the variance proportion. In contrast, inter-individual differences significantly explained the variance proportion for number of internal segments. Nectar was available beginning at anthesis. Nectar production was highest one hour after anthesis and decreased thereafter. Nectar concentration increased over time. Floral visitors consisted of 18 species from 8 families and 4 orders. In the 2010 season, *Carpophilus* sp. was responsible for 70.3% of visits and *Apis mellifera* for 27.4%. In 2011, *Carpophilus* sp. was responsible for 81% of visits and *Apis mellifera* for 7.1%. Self-pollination resulted in higher seed production (105.3 ± 49.5) than cross-pollination (81 ± 40.8), free pollination (75 ± 35.2), spontaneous self-pollination (63.8 ± 44.2) and agamospermy (21 ± 6.9). No significant differences in the number of fruits produced were observed between self-pollination, free pollination and spontaneous self-pollination. Agamospermy may be present. *Opuntia stricta* is a self-compatible species capable of self-fertilization without pollinator intervention, with relatively high variation in floral morphology and uncertainty in terms of true constant pollinators.

INTRODUCCIÓN

Las cactáceas conforman una familia nativa del continente americano integrada por aproximadamente 2000 especies, cuyas adaptaciones al medio ambiente y estrategias reproductivas han sido objetivo de gran interés científico (Nassar *et al.*, 2007; Rebman y Pinkava, 2001). Los primeros estudios sobre la polinización en cactáceas se remontan a hace más de un siglo (Mandujano *et al.* 2010), aunque sólo se han investigado los sistemas reproductivos en menos del 5% de las especies (Nassar *et al.*, 2007; Nobel, 2002).

Opuntia stricta (Haw.) Haw. es un cactus originario de la región sureste de Norteamérica y costa este de México, Bermudas, Indias Occidentales y norte de Sudamérica, asociada a la vegetación de duna costera (Böhm, 2008). En estos ambientes semiáridos, las cactáceas representan una fuente indispensable de alimento y agua para las comunidades de animales que ahí se desarrollan, jugando un papel importante en las interacciones bióticas (Nobel, 2002).

La mayoría de los estudios sobre la biología floral y reproductiva de *O. stricta* se concentran en las región de Sudáfrica donde esta especie se halla naturalizada y es considerada una plaga (Aguirre-Muñoz y Mendoza-Alfaro, 2009; Reyes-Agüero *et al.*, 2006 y citas ahí). *O. stricta* aparece como una especie invasora en otras partes del mundo y está catalogada entre las 100 especies exóticas invasoras más peligrosas, además posee características reproductivas de gran interés por el impacto que puede causar en las poblaciones nativas de otros países.

El presente trabajo contribuye con información descriptiva básica sobre la biología floral y reproductiva de una población de *O. stricta* que habita en la vegetación de duna costera al noroeste del estado de Yucatán. Esta información constituye una plataforma para futuras investigaciones en cuestiones de ecología, biología de la conservación, biología evolutiva, y manejo de recursos florísticos de interés científico o de divulgación. Particularmente, los datos generados en este estudio son esenciales para comprender la reproducción de la especie y planificar estrategias adecuadas para su conservación, manejo (*in situ* o *ex situ*) o reintroducción frente al aumento de las presiones antropogénicas.

ANTECEDENTES GENERALES

Estrategias reproductivas en plantas

Básicamente, existen dos tipos de reproducción: Asexual y sexual. La reproducción asexual se produce por procesos mitóticos en las células que pueden desarrollar individuos sin la fusión de los gametos, de tal manera que se no se forman genotipos nuevos. La reproducción asexual (apomixia o apomixis) presenta dos modalidades, la propagación vegetativa y la agamospermia (Richards, 1997).

La propagación vegetativa (o clonal) consiste en la formación de nuevos individuos (llamados ramets) a partir de un meristemo (estolones, bulbos, rizomas, raíces, etc), o por la fragmentación de las partes de la planta progenitora (esquejes). Todos los individuos originados a partir de la propagación vegetativa poseen el mismo genotipo, también llamados clones, que en su conjunto conforman un genet. Aunque este tipo de reproducción es menos costosa que la sexual, más eficiente para colonizar nuevos ambientes y mantener genotipos adaptados a las condiciones ambientales existentes, la diversidad genética se reduce y generalmente los clones crecen cerca de la planta progenitora, incrementando la competencia de los recursos disponibles (Barrett, 2000a; Richards, 1997).

Por otro lado, la agamospermia, definida como la producción de semillas fértiles sin la fusión entre los gametos (Richards, 1997; Prince, 1959) puede ocurrir principalmente por tres vías: Cuando un "embrión adventicio" se desarrolla directamente de una célula esporofítica fuera del saco embrionario; cuando la célula madre de la megaspóra pasa por alto o no completa la meiosis y se divide para formar un saco embrionario sin reducción cromosómica (diplosporia); o cuando el saco embrionario sin reducción cromosómica se desarrolla de una célula esporofítica que se diferencia a partir de la nucela (aposporia; Spielman *et al.*, 2003; Estrada-Luna *et al.*, 2002). En algunas plantas la agamospermia puede presentarse bajo ciertos estímulos dados por las condiciones ambientales, genéticas o químicas (Spielman *et al.*, 2003; van Dijk, 2003; Richards, 1997) y en algunos casos se han encontrado semillas de origen sexual y asexual en el mismo fruto. Sin embargo, algunas especies con aposporia o embrión adventicio necesitan de la polinización para desarrollarse (Richards, 1997).

La agamospermia permitiría la reproducción incluso en ausencia de polinizadores y, considerando que puede ser inducida por condiciones ambientales, este tipo de reproducción podría ser favorecido en ambientes con condiciones climáticas extremas. En este sentido, esta estrategia ayudaría a la permanencia de un genotipo bien adaptado al medio, brindándole a los clones una mayor capacidad de dispersarse, evitando la competencia por recursos con sus progenitores (Richards, 1997).

Se han encontrado 35 familias y 400 especies que presentan reproducción asexual por agamospermia (Koltunow *et al.*, 1995). En el género *Opuntia* este fenómeno es frecuente, y en poblaciones silvestres de *O. robusta*, *O. cochinera*, *O. leucotricha*, *O. rastrera*, *O. streptacantha*, *O. joconostle* y *O. stricta* generalmente ocurre por poliembrionía, es decir, múltiples embriones originados a partir de un embrión adventicio que invade el saco embrionario y que coexisten con un embrión de origen sexual (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

La reproducción sexual implica la unión de los gametos que conlleva a la segregación y recombinación de las características parentales. Una de las ventajas de la reproducción sexual es que se produce un aumento de variación genética. Teóricamente, la ventaja de la reproducción sexual recae en el hecho que las combinaciones de caracteres que son transmitidos de manera diferencial entre la progenie, brindan la posibilidad de que algunas de esas combinaciones funcionen bien en un ambiente temporal y espacialmente heterogéneo. Sin embargo, la reproducción sexual conlleva un gasto energético mayor comparado con la reproducción asexual al producir recursos y estructuras que no se traducen directamente en descendientes como pétalos, pigmentos, néctar, aromas, etc.) (Richards, 1997).

Polinización

En plantas, la unión de los gametos generalmente se realiza a través de agentes (agua, viento o animales) que transporta los granos de polen desde las anteras de una flor hasta los estigmas de esa u otra flor (Barrett, 2002a).

Algunos autores proponen que en casi un 90% de las angiospermas la polinización la realizan animales (ver por ejemplo Kearns *et al.*, 1998; Fægri y van der Pijl, 1979). Este hecho se ha considerado como un factor clave en la evolución y diversificación de las angiospermas, dado que está estrechamente relacionado con la enorme diversidad de

Capítulo I

estructuras y estrategias reproductivas presentes en este grupo de organismos (Parra-Tabla y Bullock, 1998).

Las flores polinizadas por animales presentan varios atributos morfológicos y funcionales como el color y la forma de la corola, la simetría, la disposición, el tamaño, la longevidad, horario de apertura y cierre, la época de floración, el despliegue floral, la presencia de néctar, polen, aromas, aceites, entre otras, que modifica la probabilidad y la frecuencia de visitas recibidas, el tiempo y la efectividad de las visitas, el patrón de forrajeo, la cantidad de polen removido de las anteras y depositado en los estigmas, entre otras, por parte de los polinizadores (Fægri y van der Pijl, 1979).

En el estudio de la polinización, tradicionalmente se ha interpretado que existen asociaciones significativas entre ciertas características florales y determinados tipos de polinizadores, lo que se conoce como *síndrome de polinización*. En estos síndromes se supone que las características florales son adaptaciones que han sido modeladas por la interacción con los polinizadores, y se asume que la interacción entre flores y polinizadores es un sistema altamente especializado (Fenster *et al.*, 2004). Recientemente esta idea tradicional ha sido criticada por diversos autores, debido a la acumulación de evidencias que sugieren que los sistemas de polinización tienden a ser sistemas más bien generalistas (Johnson y Steiner, 2000; Parra-Tabla y Bullock, 1998). Sin embargo, algunos autores sugieren que el espectro de polinizadores puede ser una medida de la especialización si se consideran grupos funcionales, es decir, grupos de especies con comportamiento similar dentro de la flor (e.g. esfíngidos nocturnos, murciélagos, abejas pequeñas recolectoras de polen, etc.) (Fenster *et al.*, 2004; Johnson y Steiner, 2000; Ollerton, 1996).

Las cactáceas son reconocidas como un grupo altamente especializado respecto a sus sistemas de polinización cuyas flores están frecuentemente polinizadas por animales (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Grant y Grant, 1979). Dentro de la familia encontramos varios síndromes de polinización, por ejemplo, especies de los géneros *Rathbunia*, *Peniocereus*, *Nopalea* y *Pachycereus* son polinizadas principalmente por colibríes; especies de los géneros *Epiphyllum*, *Cereus*, *Trichocereus*, *Acanthocereus* y *Selenicereus* polinizadas por esfíngidos; especies de los géneros *Pachycereus* y *Stenocereus*

polinizadas por murciélagos nectarívoros; y el género *Opuntia* y su relación con abejas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Cota, 1993).

La polinización por abejas (Melitofilia) está asociada a ciertas características florales, por ejemplo, flores de antesis diurna con simetría radial, tubo floral corto y amplio en forma de disco o copa, o flores zigomórficas con efectos de profundidad, colores vivos (amarillo o azul), con o sin guías de néctar, aromas sutiles y con producción de néctar que generalmente está escondido pero no muy profundo (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002; Fægri y van der Pijl, 1979). La melitofilia se considera un sistema poco eficiente en el depósito-recepción del polen y en el flujo de polen intra-específico promoviendo, bajo ciertas circunstancias, fenómenos como la autopolinización o la hibridación (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002; Schmitt, 1980).

Recompensas florales

La dinámica entre los agentes polinizadores y las flores se establecen por medio de atractivos (forma, tamaño, aromas, colores, etc.) o recompensas (néctar, polen o aceites). En la mayoría de los casos, la búsqueda de alimento es la razón más importante para que un animal visite una flor, de tal manera que la cantidad y disponibilidad del alimento influye marcadamente en su comportamiento (Harder y Thomson, 1989; Real y Rathcke 1988; Fægri y van der Pijl, 1979).

Entre las recompensas más importantes se encuentran el néctar y el polen (Fægri y van der Pijl, 1979). Los granos de polen representan al conjunto de microsporas que dan lugar a los gametofitos masculinos (Moreno, 1984), sin embargo, en algunas plantas, además de la reproducción, el polen tiene la función secundaria como atrayente. La atracción de los polinizadores a través de esta estrategia, implica la destrucción misma de los gametofitos masculinos (microsporas), por ello, el polen se produce en grandes cantidades para compensar la pérdida del polen consumido por los polinizadores y aumentar la probabilidad que algunos granos se depositen en el estigma y completen la reproducción (Fægri y van der Pijl, 1979).

El polen representa una fuente de energía por su contenido de proteínas y lípidos. Según Fægri y van der Pijl (1979), algunos estudios han arrojado que el polen está compuesto por 16-30% de proteínas, 1-7% de almidón, 0-15% de azúcares, 3-10% de lípidos y 1-9%

Capítulo I

de cenizas. Cualquier factor que afecte el estado nutricional de las plantas puede afectar la cantidad y la calidad del polen producido (Cruden, 2000).

Algunos estudios sugieren que flores sin néctar y polinizadas por abejas producen una mayor cantidad de granos de polen que las especies que proveen sólo néctar como recompensa (Cruden, 2000). En muchas otras especies, sin embargo, ambas recompensas están presentes en simultáneo. Cuando el néctar es la recompensa principal, la presentación del polen suele estar sincronizada con la secreción del néctar (Fægri y van der Pijl, 1979). Pero cuando el polen es la recompensa principal, el néctar puede actuar como un auxiliar energético para el polinizador durante la colecta del polen, o estar ausente (Scogin 1985; Fægri y van der Pijl, 1979).

El néctar es considerado la principal recompensa para los polinizadores y juega un papel importante en la reproducción de las plantas (Perret, 2001). El néctar es una secreción del floema, compuesto principalmente por sacarosa, glucosa, fructosa y agua (Richards, 1997). El contenido de azúcares del néctar por flor varía enormemente entre especies, entre individuos de una población, entre flores de un mismo individuo y entre nectarios de una misma flor (Herrera *et al.*, 2006). Factores como la posición de la flor, hora del día, condiciones meteorológicas (humedad, temperatura, etc.), vigor de la planta, frecuencia de visitas florales, entre otros, influyen en la producción y en la cantidad de azúcares disponibles en el néctar (Chalcoff *et al.*, 2006; Zimmerman, 1988).

La accesibilidad, composición química y concentración del néctar tiene un efecto en la preferencia de los polinizadores y por lo tanto en su atracción. Varios estudios han encontrado una relación significativa entre algunas de las propiedades del néctar con diferentes grupos de visitantes florales (Adekanmbi y Ogundipe, 2009; Galetto y Bernardello, 2003; Lotz y Nicolson, 1996; Stiles y Freeman, 1993; Martínez del Rio, 1990; Pyke y Waser, 1981; Baker, 1975; Stockhouse, 1975; Percival, 1974; Wykes, 1952).

Aspectos sobre la variación de la morfología floral

Las flores son órganos complejos conformados por módulos interrelacionados (cáliz, corola, androceo y gineceo; Ordano *et al.*, 2008). Estas estructuras generalmente muestran cierto grado de variabilidad que puede ser influenciado por factores genéticos y

ambientales sobre la cual actúa la selección natural (Ramírez *et al.*, 2010; Armbruster y Schwaegeler, 1996).

La integración fenotípica es un término referido a la variación coordinada de las características florales que se derivan de las relaciones genéticas y funcionales entre dichos rasgos (Pérez *et al.*, 2007; Cheverud, 1984). Estudios sobre la selección natural de los caracteres florales han encontrado, evidencias que apoyan la integración floral por efecto de la selección de los polinizadores (Williams y Conner, 2001; Conner, 1997; Conner y Sterling, 1995). Otros estudios han encontrado heterogeneidad significativa en los patrones de correlaciones fenotípicas que no proporciona evidencia sobre la integración floral (Ordano *et al.*, 2008; Herrera *et al.*, 2002).

Aunque existen muchas evidencias empíricas que demuestran que cuando las relaciones entre las plantas y sus polinizadores son muy estrechas o intensas, la co-evolución se produce por procesos de selección direccional (Parra-Tabla y Bullock, 2002). En casos de interacciones más complejas o menos intensas la selección puede ser disruptiva o no estabilizante dando lugar a procesos de co-evolución disufa, es decir, cuando el cambio evolutivo de un especie es guiado por presiones selectivas de un grupo de especies y no de una única especie (Janzen, 1980).

Una falta de correlación entre los caracteres florales se ha asociado a un sistema mixto de polinización, el cual no está sujeto a presiones selectivas direccionales, lo que permite el acceso a más de un tipo de polinizador a las recompensas florales ofrecidas (Ramírez *et al.*, 2010).

Sistemas de expresión sexual

Aunque la polinización es un proceso crucial en la reproducción de las plantas, existen otros mecanismos previos a la polinización que tienen consecuencias directas en la forma de apareamiento de los individuos. Estos mecanismos, conocidos como sistemas de expresión sexual¹, hacen referencia a la forma en que se encuentran acomodadas las

¹ Los sistemas de expresión sexual (en inglés *breeding systems*) pueden encontrarse en la literatura como sinónimo de sistemas sexuales, sistemas reproductivos o tipos de sexualidad (Neal y Anderson, 2005; Barrett, 2002a; Richards, 1997).

estructuras reproductivas masculinas y femeninas en distintos niveles: dentro de una misma flor, entre flores de un mismo individuo y entre flores de distintos individuos. Por ejemplo, en la mayoría de las angiospermas (~90% de las especies) los órganos sexuales masculino y femenino, se encuentran en una misma flor. Esta disposición permite a las flores dispersar y recibir polen brindando mayor eficiencia en la economía de los recursos y en la asignación de atrayentes, aumentando la adecuación de las funciones materna y paterna. Sin embargo, en flores hermafroditas puede haber conflictos durante la polinización y el apareamiento propiciando que los óvulos sean fecundados con granos de polen de la misma flor (autofecundación) trayendo consigo los efectos negativos de la endogamia (Barrett, 2002b; Fetscher, 2001). Para evitar los efectos delateros de la endogamia, en especies con flores hermafroditas, las estructuras sexuales suelen estar espacial (hercogamia) o temporalmente (dicogamia) separadas (Richards, 1997).

Tradicionalmente, los sistemas de expresión sexual en los que los órganos sexuales masculinos y femeninos están separados, por ejemplo, en distintos individuos (como la dioecia) se han interpretado como mecanismos que promueven el entrecruzamiento, reduciendo los efectos negativos de la endogamia a causa de la autofertilización. Así, numerosas evidencias empíricas muestran que plantas que se autofecundan presentan menos alelos por locus y menores niveles de diversidad genética, y también están más diferenciadas que especies que se reproducen principalmente por fecundación cruzada (Abarca-García y López-Villalobos, 2007; Barrett y Harder, 1996).

Sistemas de apareamiento

En la reproducción también es importante el origen de los granos de polen que llegan a los estigmas, ya que en algunas especies la fecundación dependerá si éstos provienen de la misma flor o de otra (Richards, 1997). Los sistemas de apareamiento están influenciados por los sistemas de expresión sexual y también por muchos otros rasgos florales (como la hercogamia o la dicogamia) que pueden afectar la transferencia de polen dentro y entre individuos.

Cuando los óvulos de una flor son fecundados por polen procedente de esa misma flor se produce la autogamia -en sentido estricto-, mientras que si la autofecundación se produce con polen de otra flor del mismo individuo este tipo de autogamia se conoce como

geitonogamia. En algunos casos la autogamia se produce de manera espontánea, sin que sea necesario un vector de transporte de polen. Sin embargo, en otras especies está necesariamente mediada por animales polinizadores (autogamia facilitada, o en la geitonogamia). En especies clonales puede ocurrir la transferencia de polen individuos separados pero que comparten la misma información genética (también geitonogamia). La xenogamia implica la transferencia de polen entre flores de diferentes individuos (diferentes ramets y diferentes genets; Richards, 1997).

Sistemas de incompatibilidad

Los sistemas de incompatibilidad consisten en mecanismos fisiológicos que impiden la autofertilización, y están basados en la habilidad de las células de la epidermis estigmática para distinguir la presencia de polen similar (genéticamente), e inhibir la germinación y el desarrollo del tubo polínico. En especies con sistemas de expresión sexual autoincompatibles, es esperable una tasa de fecundación cruzada cercana a uno. Los sistemas de autoincompatibilidad pueden ser homomórficos (no existen diferencias morfológicas entre individuos incompatibles) o heteromórficos (como la heterostilia, en el que sí existen diferencias morfológicas entre individuos de la misma población, lo que permite diferenciar individuos cuyos cruces son fértiles) La autoincompatibilidad podría ser también gametofítica o esporofítica, dependiendo de si la reacción de incompatibilidad con el tejido materno está mediada por el genotipo haploide del grano de polen, o por el genotipo diploide de la antera que produjo el grano de polen. Esta enorme diversidad de mecanismos de autoincompatibilidad parecen haber sido favorecidos también por la selección natural para evitar los efectos adversos de la endogamia (Richards, 1997).

En especies que no presentan ningún tipo de sistema de autoincompatibilidad, las plantas pueden producir descendencia mixta, es decir, tanto por autofecundación como por fecundación cruzada. Este sistema de reproducción mixto parece ser el más frecuente entre las angiospermas (Goodwillie *et al.*, 2005), a pesar de que la mayoría de los modelos teóricos lo han considerado como un sistema evolutivamente inestable (Lande y Schemske, 1985). Lloyd (1980) menciona que en ambientes donde existen intensas interacciones bióticas y abióticas, aparentemente, se favorece la selección hacia aquellos elementos donde exista un incremento de la recombinación genética mediante el entrecruzamiento. Sin embargo, ante los retos que imponen los ambientes heterogéneos

o condiciones ambientales severas, una población con fecundación mixta puede mantener las ventajas de una mayor diversidad genética (producto del entrecruzamiento) o asegurar la permanencia de su genotipo en la comunidad vía autogamia (Abarca-García y López-Villalobos, 2007; Ægisdóttir *et al.*, 2007).

Familia Cactaceae y el género *Opuntia*

Cerca del 70% de las especies que conforman a la familia Cactaceae se encuentran concentradas en las zonas áridas y semiáridas de Estados Unidos, México, Perú, Chile y Argentina (Mandujano *et al.*, 2010; Nobel, 2002). México es considerado uno de los centros de diversificación de las cactáceas con una riqueza de 660 especies (Ortega-Baes y Godínez-Álvarez, 2006).

La familia Cactaceae tradicionalmente se divide en tres subfamilias: Pereskioideae, Cactoideae y Opuntioideae (Nobel, 2002). Esta última se caracteriza por tener areolas con gloquidios (pelos caedizos con púas apicales y retrorsas), granos de polen poliporados y semillas envueltas totalmente por el funículo (Nobel, 2002; Rebman y Pinkava, 2001). El género representativo de la subfamilia es *Opuntia (sensu stricto)*, considerado uno de los más diverso de la familia con 191 especies y el de mayor distribución geográfica (Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Guzmán *et al.*, 2003). El género *Opuntia* se distribuye desde Canadá, cerca del Círculo Ártico hasta La Patagonia, Argentina, incluyendo el Caribe y las Islas Galápagos (Piña *et al.*, 2007; Stevens, 2001).

México representa el centro de diversificación del género, donde se localizan 83 especies que habitan diversos ambientes (Guzmán *et al.*, 2003). En particular, según Golubov y colaboradores (2005), la zona del desierto Chihuahuense, el área del Bajío y las serranías asociadas al Eje Neovolcánico son áreas de mayor diversidad de *Opuntia*. En contraste, las Sierras de Chiapas y Guatemala, la Llanura Costera del Golfo Sur y la Península de Yucatán son áreas de menor riqueza para el género (Esparza, 2010). Las poblaciones de *Opuntia* se desarrollan principalmente en climas semiáridos. En estos ambientes, donde la disponibilidad de agua es un factor limitante, las cactáceas juegan un papel importante dentro de las interacciones biológicas por que representan una fuente indispensable de alimento y agua para las comunidades de animales que ahí se desarrollan (Nobel, 2002).

Antecedentes de “*Opuntia stricta*”

***Opuntia stricta* (Haw.) Haw².** [Sinónimos: *Cactus strictus* Haworth; *Cactus dillenii* Ker Gawl.; *O. dillenii* (Ker Gawl.) Haw.; *O. inermis* (de Candolle) de Candolle; *O. stricta* var. *dillenii* (Ker Gawl.) L. D. Benson]: Es un cactus de crecimiento arbustivo que se ramifica desde la base alcanzando una altura promedio de 1 m (Figura 1). El tallo está modificado en cladodios oblongos, aplanados y articulados con los márgenes más o menos ovalados. Las areolas son escasas pero prominentes, con fieltro blanco o café y numerosas espinas de origen foliar, encorvadas, cilíndricas y amarillas, con bandas horizontales café (Bravo-Hollis, 1978). Rodeando a las espinas, se encuentran numerosos gloquidios de color amarillo con longitudes de 7 a 10 mm. Las flores, de simetría radial crecen solitarias y dispuestas generalmente en el margen de los cladodios (Figura 1 B, C, D).



Figura 1. Fotografías de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. A: Hábito; B: Flor: Vista desde arriba; C: Flor: Vista lateral; D: Flor de antesis avanzada: Vista lateral; E: Fruto maduro.

Los segmentos externos del perianto son cortos y verdes mientras que los segmentos internos son alargados, anchos, amarillos y muy vistosos. Los filamentos del estambre

² Nombre aceptado por el Jardín Botánico de Missouri (*Missouri Botanical Garden*, 2009)

Capítulo I

son amarillos verdosos y sensibles al tacto, plegándose hacia el estigma. El estilo es grueso y blanco terminando en un estigma que lleva entre cinco a siete lóbulos. El néctar es secretado por un nectario ubicado en la base del hipantio³. La antesis es diurna, la flor dura un día y el periodo de floración ocurre de marzo a julio (Chan-Vermont *et al.*, 2002). El fruto es piriforme hasta subgloboso, angosto en la base y púrpura al madurar (Figura 1 E).

En 1978, Bravo-Hollis indica que *O. stricta* se distribuye desde la costa de Carolina de Sur, Estados Unidos, hasta el norte de Sudamérica y el Caribe (Bermudas, Indias Occidentales y Cuba). En México se encuentra en el litoral del Golfo de México (Tamaulipas, Istmo de Tehuantepec, Yucatán y Quintana Roo) y crece como introducida en parte de las costas del Mediterráneo y Australia (Bravo-Hollis, 1978). Las poblaciones nativas habitan altitudes cercanas al nivel del mar, asociadas a las dunas costeras (Böhm, 2008 y citas ahí).

Los estudios sobre la biología floral y reproductiva de *O. stricta* son escasos en América. Spears en 1987 estudia la ecología de la polinización de *O. stricta* y *Centrosema virginianum* con un enfoque comparativo entre poblaciones insulares y continentales en el estado de Florida, Estados Unidos. En el 2006, Reyes-Agüero y colaboradores realizaron una extensa revisión sobre la biología reproductiva del género *Opuntia* en el cual se incluye *O. stricta*, sin embargo, los datos para esta especie fueron tomados de investigación realizadas en África. En un estudio realizado por Lizama (2007) sobre diversidad de abejas en la duna costera del estado de Yucatán, se mencionan las especies que visitan, entre otras plantas, a *O. stricta*.

Esta especie atraviesa por dos problemas:

- 1) La vegetación de duna costera en México presenta un fuerte deterioro producto de las actividades humanas y la incidencia de huracanes (Torres *et al.*, 2010; Moreno-Casasola, 2004). Particularmente en el Estado de Yucatán, se ha estimado una pérdida de aproximadamente la mitad de este ecosistema debido, principalmente a la construcción

³ Según Souza y Zárate (1988), el hipantio o hipanto es el receptáculo cóncavo formado por la fusión de las bases de las envolturas florales y el androceo sobre el cual aparentemente nacen el cáliz, la corola y los estambres.

de carreteras y casas veraniegas, y al establecimiento de basureros clandestinos y plantaciones de cocotero (Torres *et al.*, 2010; Moreno-Casasola, 2004; Flores y Espejel, 1994).

2) Según Soberón y colaboradores (2001), las especies de *Opuntia* (entre ellas *O. stricta*) en México son susceptibles al ataque potencial de la palomilla del nopal, *Cactoblastis cactorum* (Berg; Lepidoptera: Pyralidae). Esta polilla sudamericana (de Argentina, Uruguay, Paraguay y sur de Brasil) se introdujo a Australia, Sudáfrica, y después a algunas islas del Caribe (Antigua, Gran Caimán, Monserrat y Nevis) usada como control biológicos de algunas especies de *Opuntia*, que habían sido introducidas en dichos lugares convirtiéndose en una plaga (Hernández *et al.*, 2007). En 1989 *C. cactorum* llegó a la Península de Florida afectando a las especies de *Opuntia* nativas y dispersándose hacia el oeste de Estados Unidos alcanzando Texas, Nuevo México y Arizona donde han sido atacadas *O. lindheimeri* y *O. stricta* (Zimmermann *et al.*, 2007). Soberón y colaboradores (2001), consideran al sureste de México como la segunda posible ruta de invasión después de la porción noroeste de México. Este hecho se aseveró en el 2006 cuando se reportó una población de *C. cactorum* en Isla Mujeres e Isla Contoy (costa de Cancún), México, (Zimmermann *et al.*, 2007).

Sitio de estudio

Ubicación: El presente trabajo se realizó en la Reserva Ecológica Estatal “El Palmar”, ubicada al noreste de Mérida y al norte del municipio de Hunucmá, estado de Yucatán, México, entre las coordenadas 90°00'00"-90°22'30' longitud Oeste y 20°55'00"-21°11'00" latitud Norte (Figura 2). La reserva El Palmar fue decretada el 29 de enero de 1990 como Zona Sujeta a Conservación Ecológica con una extensión de 50,177.39 hectáreas que incluyó 36 km de línea de costa cuya vegetación se encuentra en un estado adecuado de conservación (Morales-Arjona *et al.*, 2006).

Clima: Esta zona costera se caracteriza por un clima cálido seco con lluvias en verano, baja precipitación anual (438 mm año⁻¹) y temperaturas anuales alrededor de los 26°C (Orellana *et al.*, 1999; INEGI, 1989). La temporada de secas abarca los meses de marzo y mayo, cuando se presentan las mínimas precipitaciones de 0 a 20 mm y las más altas temperaturas que ascienden hasta los 43°C (CNA, 2006). La temporada de lluvias se

Capítulo I

presenta entre los meses de junio y octubre, siendo septiembre el mes con mayor precipitación (120 mm, promedio; Morales-Arjona *et al.*, 2006). La temporada de nortes se presenta durante los meses de noviembre a febrero. Se caracteriza por la afluencia de vientos polares, acompañada de bajas presiones atmosféricas, bajas temperaturas y lluvias (PRONATURA, 1996). La temperatura promedio para esta temporada es de 23.8°C y la precipitación de 25mm.

Fisiografía y topografía: De acuerdo con la descripción realizada por Duch (1988), la franja costera se distingue por la ausencia casi total de declives y el perfil costero también es muy suave, salvo por ligeras ondulaciones que resultan de la formación de pequeñas dunas costeras sobre la barra arenosa.

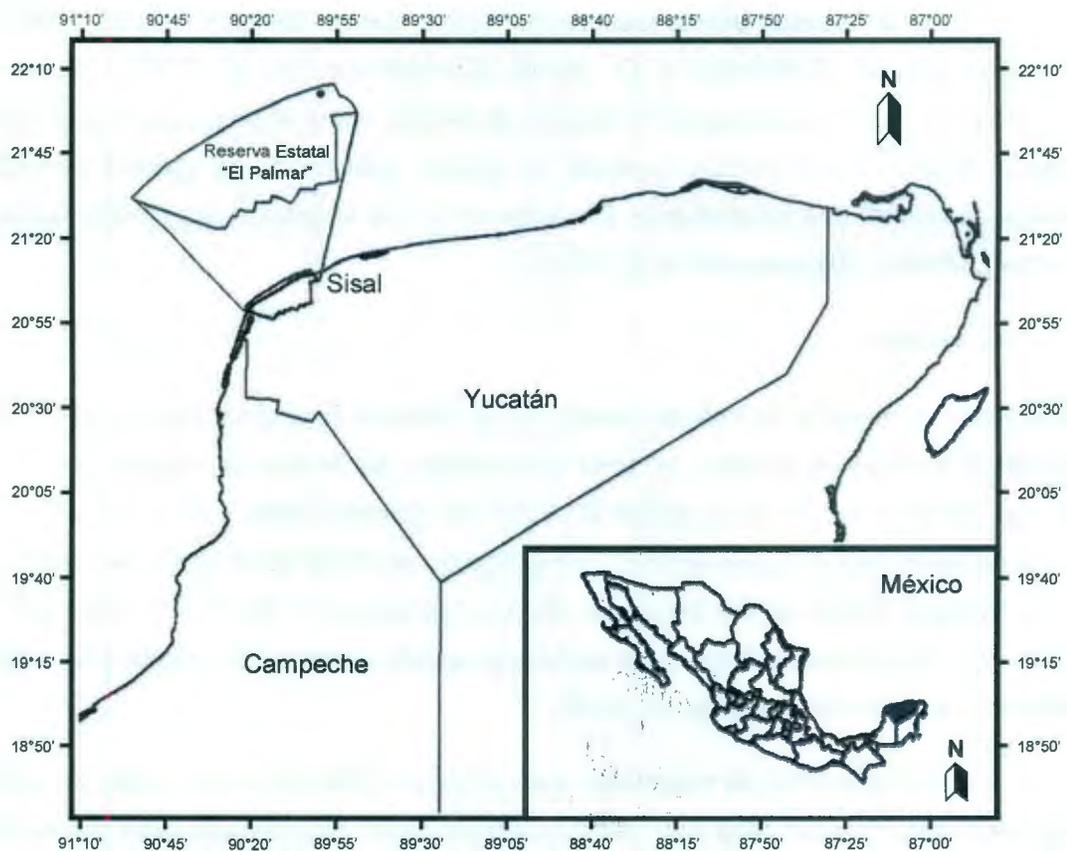


Figura 2. Mapa de la ubicación del área de estudio. (*) Localización de la población estudiada de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. Mapa tomado y modificado de Morales-Arjona *et al.*, 2006.

Suelos: La zona de duna costera se encuentran conformada por depósitos arenosos que se correlacionan con suelos del tipo regosol calcárico; estos son suelos profundos, sin piedras, de color amarillo y textura arenosa, sin estructura y con limitada capacidad de retención de agua (PRONATURA, 1996; Duch, 1988).

Vegetación: La vegetación natural del área de estudio corresponde a matorral de duna costera en la cual se presenta una mezcla de comunidades vegetales herbáceas, arbustivas y arbóreas principalmente en dos zonas: la zona de pioneras y la zona de matorrales. Cada una de estas zonas se caracteriza por la presencia de especies que indican diferentes grados de salinidad y estabilidad del sustrato (Morales-Arjona *et al.*, 2006; Flores y Espejel, 1994).

La zona de matorrales presenta dos fases de desarrollo: La primera fase se establece frente de la playa y constituye una barrera de arbustos rompe-vientos, de hojas suculentas y follaje denso, cuyas principales especies son: *Suriana maritima* L., *Tournefortia gnaphalodes* (L.) R. Br. Ex Roem. Y Schult., *Hymenocallis littoralis* (Jacq.) Salisb. y *Scaevola plumieri* (L.) Vahl. La segunda fase corresponde al interior de la duna, una zona donde la arena se encuentra fija y la altura de la vegetación varía entre 3 y 5 metros. Entre los principales arbustos que conforman al matorral de duna costera del área de estudio son *Bravaisia berlandieriana* (Nees) T.F. Daniel, *Agave angustifolia* Haw. var. *angustifolia*, *Opuntia stricta*, *Cascabela gaumeri* (Helms.) Lippold, *Cordia sebestena* L., *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck, *Pithecellobium keyense* Britton, *Gossypium hirsutum* L., *Bonellia macrocarpa* (Cav.) B. Ståhl y Källersjö y *Coccoloba uvifera* (L.) L. (Carnevali *et al.*, 2010; Flores y Espejel, 1994; Moreno-Casasola y Espejel, 1986).

OBJETIVO GENERAL

Describir aspectos básicos de la biología floral y reproductiva de *Opuntia stricta* en condiciones naturales de la duna costera de la Reserva Ecológica Estatal “El Palmar”, Yucatán, México.

Objetivos específicos

1. Examinar el patrón de variabilidad intra e inter individual de los caracteres florales relacionados con la atracción de los visitantes florales y las estructuras reproductoras en una población de *O. stricta*.
2. Examinar la variabilidad individual y caracterizar el patrón de producción y los cambios en la concentración del néctar a lo largo del día.
3. Identificar a los visitantes florales de *O. stricta*, describir su comportamiento en cuanto a la frecuencia de visita a lo largo del día y compararlo con el patrón de producción de néctar.
4. Determinar cuál es el sistema reproductivo de *O. stricta* mediante pruebas de polinización controladas.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Selección de individuos y trabajo de campo

La colección de datos se realizó en una población de *O. stricta* ubicada en el primer kilómetro del acceso Este a la Reserva Ecológica Estatal “El Palmar” (21°09'40.3" N, 90°03'08.2" W).

El trabajo de campo se realizó en dos temporadas (Figura 3): La primera temporada comprendió los meses de abril a julio del 2010, en ella se llevó a cabo un inventario sobre la cuantificación de néctar, el registro de visitantes florales, así como la evaluación de los sistemas reproductivos. Para ello, se seleccionaron 30 individuos considerando: 1) como individuo al conjunto de plantas que forman grupos aislados (sin unión superficial aparente) separados entre sí por lo menos cinco metros de distancia (Mandujano, 2007); y 2) que cada individuo tuviera al menos nueve botones florales, cantidad necesaria para el registro de todos los datos.

La segunda temporada comprendió los meses de marzo a junio del 2011 en la cual se llevó a cabo la medición de los atributos florales, el registro de visitantes florales, así como la evaluación de los sistemas reproductivos. Para ello se seleccionaron 21 individuos considerando: 1) el mismo criterio de la primera temporada; y 2) que cada individuo tuviera al menos 25 botones florales, cantidad necesaria para el registro de todos los datos.

Por otro lado, se llevó a cabo la colecta de seis ejemplares botánicos como referencia (con sus respectivas réplicas) con base en la metodología citada por Flores y Tun (1997). Estos ejemplares fueron depositados en el “Herbario CICY” del Centro de Investigación Científica de Yucatán y el “Herbario Alfredo Barrera Marín” del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán.

Exclusión floral

Para evitar que los visitantes florales extrajeran néctar o polen de las flores, los botones fueron aislados con mallas circulares de aproximadamente 30 cm de diámetro que se colocaron en los botones florales empleando un “dispositivo de exclusión uniflora” que facilita la colocación de las redes en presencia de los gloquidios de *O. stricta* (Anexo 1).

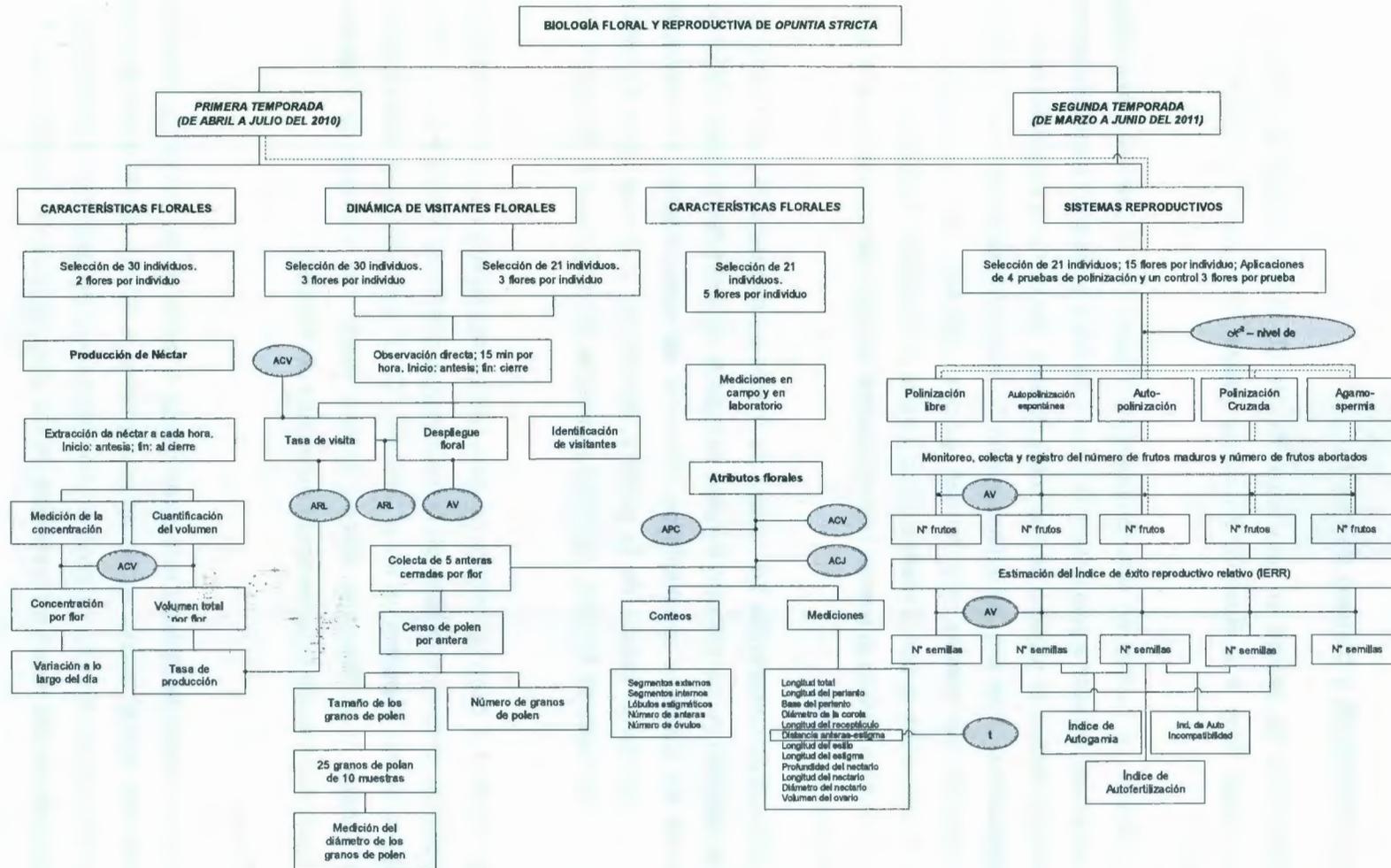


Figura 3. Estrategia experimental. Los óvalos en color gris representan los análisis estadísticos: APC: Análisis de Componentes Principales; ACV: Análisis de Componentes de Varianza; ARL: Análisis de Regresión Lineal; ACJ: Análisis de Conglomerados Jerárquicos; χ^2 : Prueba de Chi-cuadrada; AV: Análisis de Varianza; t: t-Student.

BIBLIOGRAFÍA

- Abarca-García, C. A. y A. López-Villalobos (2007). La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: Una interpretación de su significado evolutivo, en: Ecología Molecular, Eguiarte, L. E., V. Souza y X. Aguirre (comps). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 183-214.
- Adekanmbi, O. y O. Ogundipe (2009). Nectar source for the honey bee (*Apis mellifera adansonii*) revealed by pollen content. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici*, 37, 211-217.
- Aguirre-Muñoz, A., R. Mendoza-Alfaro, H. Arredondo-Ponce Bernal, L. Arriaga-Cabrera, E. Campos-González, S. Contreras-Balderas, M. E. Gutiérrez, F. J. Espinosa-García, I. Fernández-Salas, L. Galaviz-Silva, F. J. García-de León, D. Lazcano-Villarreal, M. Martínez-Jiménez, M. E. Meave-del Castillo, R. A. Medellín, E. Naranjo-García, M. T. Olivera-Carrasco, M. Pérez-Sandi, G. Rodríguez-Almaraz, G. Salgado-Maldonado, A. Samaniego-Herrera, E. Suárez-Morales, H. Vibrans y J.A. Zertuche-González (2009). Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en: Capital natural de México. Dirzo R., R. González e I. J. March (comps). Estado de conservación y tendencias de cambio, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 277-318.
- Armbruster, W.S. y K.E. Schwaegeler (1996). Causes of covariance of phenotypic among populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 9, 261-276.
- Ægisdóttir, H.H., D. Jerpersen, P. Kuss y J. Stöcklin (2007). No inbreeding depression in an outcrossing alpine species: The breeding systems of *Campanula thyrsoides*. *Flora*, 202, 218-225.
- Baker, H.G. (1975). Sugar concentrations in nectars from hummingbirds flowers. *Biotropica*, 7, 37-41.

Capítulo I

- Barrett, S.C.H. (2002a). The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetic*, 3, 274-284.
- Barrett, S.C.H. (2002b). Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154-159.
- Barrett, S.C.H. y L.D. Harder (1996). Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 73-79.
- Böhm, H. (2008). *Opuntia dillenii* – An interesting and promising Cactaceae taxon. *Journal of the Professional for Cactus Development*, 10, 148-170.
- Bravo-Hollis, H. (1978). *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 743 p.
- Carnevali, F. C., J. L. Tapia-Muñoz, R. Duno de Stefano, e I. Ramírez-Morillo (eds). (2010). *Flora ilustrada de la Península de Yucatán: Listado florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. 328 p.
- Chalcoff, V.R., M.A. Aizen y L. Galetto (2006). Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. *Annals of Botany*, 97, 413-421.
- Chan-Vermont, C., V. Rico-Gray y J.S. Flores (2002). *Guía ilustrada de la flora costera representativa de la Península de Yucatán*. Etnoflora Yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán, México. 133 p.
- Cheverud, J.M. (1984). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, 36, 44-50.
- CNA (2006). *Datos meteorológicos de dos estaciones Sisal y Celestún, Yucatán*. Comisión Nacional del Agua, Gerencia Regional Península de Yucatán. Subgerencia Regional Técnica. Jefatura de Proyectos de Aguas Superficiales.
- Conner, J.K. (1997). Floral evolution in wild radish: The role of pollinator, natural selection, and genetic correlations among traits. *International Journal of Plant Sciences*, 158, S108-S120.

- Conner, J.K. y A. Sterling (1995) Testing hypothesis of functional relationships: A comparative survey of correlation patterns among floral traits in five insect-pollinated plants. *American Journal of Botany*, 82, 1399-1406.
- Cota, J.H. (1993). Pollination syndromes in the genus *Echinocereus*: A review. *Cactus and Succulents Journal*, 65, 19-26.
- Cruden, R.W. (2000). Polen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution*, 222, 143-165.
- Duch, G. J. (1988). *La conformación territorial del Estado de Yucatán. Los componentes del medio físico*. Centro Regional de la Península de Yucatán, Universidad Autónoma de Chapingo, México. 427 p.
- Esparza, S.S. (2010). Distribución geográfica del género *Opuntia* (Cactaceae) en México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 91 p.
- Estrada-Luna, A.A., W. Huanca-Mamani, G- Acosta-García, G. León-Martínez, A. Becerra-Flora, R. Pérez-Ruíz y J.P. Vielle-Calzada (2002). Beyond promiscuity: From sexuality to apomixis in flowering plants. *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 38, 146-151.
- Fægri, K. y L. van der Pijl (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford. 244 p.
- Fenster, C.B., W.S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash y J.D. Thomson (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 375-403.
- Fetscher, A.E. (2001). Resolution of male-female conflict in a hermaphrodite flower. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences*, 268, 525-529.
- Flores, J. S. e I. Espejel (1994). *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. Etnoflora Yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán, México. 135 p.
- Flores, J. S. y J. Tun (1997). *Manual para herbarios*. Etnoflora Yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán, México. 29 p.

Capítulo I

- Galetto, L., A. Fioni y A. Calviño (2002). Éxito reproductivo y calidad de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana*, 40, 25-32.
- Galetto, L. y G. Bernardello (2003). Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Systematics and Evolution*, 238, 69-86.
- Golubov, J., M. C. Mandujano y F. Mandujano (2005). Diversidad alfa y beta en *Opuntia* y *Agave*. en: Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma, Halffter, G., S. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds). Monografías tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Grupo Diversitas México, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. España. pp. 221-228.
- Goodwillie, C., S. Kalisz y C.G. Eckert (2005). The evolutionary enigma of mixed mating systems in plant: Occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 47-79.
- Grant, V. y K.A. Grant (1979). The pollination spectrum in the Southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution*, 133, 29-37.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila (2003). *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 315 p.
- Harder, L.D. y J.D. Thomson (1989). Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *The American Naturalist*, 133, 323-344.
- Hernández, J., H. Sánchez, A. Bello y G. González (2007). Preventive programme against the cactus moth *Cactoblastis cactorum* in México. en: Area-wide control of insect pest. From research to field implementation, Vreysen, M. J. B., A. S. Robinson y J. Hendrichs (eds). Springer. Netherlands. pp. 345-350.

- Herrera, C.M., R. Pérez y C. Alonso (2006). Extreme intraplant variation in néctar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany*, 93, 575-581.
- Herrera, C.M., X. Cerdá, M.B. García, J. Guitián, M. Medrano, P.J. Rey y A.M. Sánchez-Lafuente (2002). Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 108-121.
- INEGI (1989). Carta climática. Escala 1:1000000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.
- Janzen, D.H. (1980). When is it coevolution? *Evolution*, 34, 611-612.
- Johnson, S.D. y K.E. Steiner (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 140-143.
- Kearns, C.A. D.W. Inouye y N.M. Waser (1998). Endangered mutualism: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 29, 83-112.
- Koltunow, A.M., R.A. Bicknell y A.M. Chaudhury (1995). Apomixis: Molecular strategies for the generation of genetically identical sedes without fertilization. *Plant Physiology*, 108, 1345-1352.
- Lande, R. y D.W. Schemske (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants I. Genetics models. *Evolution*, 39, 24-40.
- Lloyd, D.G. (1980). The distribution of gender in four angiosperms species illustrating two evolutionary pathways to dioecy. *Evolution*, 34, 123-134.
- Lizama, C. B. M. (2007). Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoideae) en función de las perturbaciones que sufre la vegetación de duna costera en Yucatán. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal. México. 74 p.

Capítulo I

- Lotz, C.N. y S.W. Nicolson (1996). Sugar preferences of a nectarivorous passerine bird, the Lesser double-collared Sunbird (*Nectarinia chalybea*). *Functional Ecology*, 10, 360-365.
- Mandujano, M.C. (2007). La clonación y sus efectos en la biología de poblaciones. en: *Ecología molecular*, Eguiarte, L. E., V. Souza y X. Aguirre (comps). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 215-244.
- Mandujano, M. C., I. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta y J. Golubov (2010). Reproductive Biology of Cactaceae, en: *Reproductive Biology of Cactaceae*, Ramawat, K. G. Springer. Berlin. pp. 197-230.
- Martínez del Río, C. (1990). Sugar preferences in hummingbirds: The influence of subtle chemical differences on food choice. *The Condor*, 92, 1022-1030.
- Missouri Botanical Garden, 2009. *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. [Online] (Actualizado julio 2008). Disponible en: <http://www.tropicos.org/Name/5100435>. [Acceso 25 mayo 2010].
- Morales-Arjona, L. J., J. E. Sosa-Escalante y G. A. Piña-Herrera (2006). *Programa de Manejo Reserva Estatal El Palmar*. Gobierno del Estado, Secretaría de Ecología, México. 129 p.
- Moreno, N. P. (1984). *Glosario botánico ilustrado*. Compañía Editorial Continental, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, México. 285 p.
- Moreno-Casasola, P. 2004. Playas y dunas del Golfo de México. Una visión de su situación actual. en: *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*, Caso, M., I. Pisanty y E. Ecurra (comps). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología, Harte Research Institute for Gulf of México Studies. pp. 491-520. [Online] (Actualizado 15 febrero 2010) Disponible en: <http://www1.inecol.edu.mx/costasustentable/esp/publicaciones.htm> [Acceso 25 Mayo 2010].

- Nassar, J.M., N. Ramírez, M. Lampo, J.A. González, R. Casado y F. Nava (2007). Reproductive biology and mating system estimates of two andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany*, 99, 29-38.
- Neal, P.R. y G.J. Anderson (2005). Are "mating systems" "breeding systems" of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? Or is it the other way around? *Plant Systematics and Evolution*, 250, 173-185.
- Nobel, P. S. (ed). (2002). *Cacti: Biology and uses*. University of California Press, United States of America. 280 p.
- Ollerton, J. (1996). Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: The apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology*, 84, 767-769.
- Ordano, M., J. Fornoni, K. Boege y C.A. Domínguez (2008). The adaptative value of phenotypic floral integration. *New Phytologist*, 179, 1183-1192.
- Orellana, R., M. Balam., I. Bañuelos, E. Miranda, J. González-Iturbe, F. Herrera y J. López (1999). Climatología. en: Atlas de procesos territoriales de Yucatán. Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán. México. pp. 164-166.
- Ortega-Baes, P. y H. Godínez-Álvarez (2006). Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation*, 15, 817-827.
- Parra-Tabla, V. y S. H. Bullock (2002). La polinización en la selva tropical de Chamela. en: Historia natural de Chamela, Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp 499-515.
- Percival, M. (1974). Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. *Biotropica*, 6, 104-129.
- Pérez, F., M.T.K. Arroyo y R. Medel (2007). Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1730-1738.

Capítulo I

- Perret, M., A. Chautems, R. Spichiger, M. Peixoto y V. Savolainen (2001). Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany*, 87, 267-273.
- Pimienta-Barrios, E. y R. F. del Castillo (2002). Reproductive biology. en: *Cacti: Biology and uses*, Nobel, P. S. (ed) University of California Press. United States of America. pp. 75-90.
- Piña, H.H., C. Montaña y M.C. Mandujano (2007). Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology*, 193, 305-313.
- Price, S. (1959). Critique on apomixis in sugarcane. *Economic Botany*, 13, 67-74.
- PRONATURA (1996). *Sistema de Monitoreo Ambiental y Centro de Datos de Biodiversidad para los humedales de la costa del Estado de Yucatán, México*. University of Colorado, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México. 132 p.
- Pyke, G.H. y N.M. Waser (1981). The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica*, 13, 260-270.
- Ramírez, N., J.M. Nassar, L. Valera, V. Garay, H. Briceño, M. Quijada, Y.A. Moret y J. Montilla (2010). Variación morfométrica floral en *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alverson (Bombacaceae). *Acta Botánica Venezuelica*, 33, 83-102.
- Real, L. y B.J. Rathcke (1988). Patterns of individual variability in floral resource. *Ecology*, 69, 728-735.
- Rebman, J.P. y D.J. Pinkava (2001). *Opuntia* cacti of North of America – An overview. *Florida Entomologist*, 84, 474-483.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre y A. Valiente-Banuet (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*, 64, 549-585.
- Richards, A. J. (1997). *Plant breeding systems*. Chapman & Hall, United Kindom. 529 p.
- Schmitt, J. (1980). Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution*, 34, 934-943.

- Scogin, R. (1985). Nectar constituents of the Cactaceae. *The Southwestern Naturalist*, 30, 77-82.
- Soberón, J., J. Golubov y J. Sarukhán (2001). The importance of *Opuntia* in México and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist*, 84, 486-492.
- Souza, S. M., y S. Zárate (1988). *Flora Mesoamericana. Glosario para Spermatophyta*. Missouri Botanical Garden, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, British Museum, México. 88 p.
- Spielman, M., R. Vinkenoog y R.J. Scott (2003). Genetic mechanisms of apomixis. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 358, 1095-1103.
- Spears, E.E. (1987). Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology*, 75, 351-362.
- Stevens, P.F. 2001. Angiosperm phylogeny website. [Online] (Actualizado junio 2008) Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. [Acceso 25 de Mayo de 2011].
- Stiles, G.F. y E. Freeman (1993). Patterns in floral néctar characteristic of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica*, 25, 191-205.
- Stockhouse, R.E. (1975). Nectar composition of hawkmoth-visited species of *Oenothera* (Onagraceae). *Great Basin Naturalist*, 35, 273-274.
- Torres, W., M. Méndez, A. Dorantes y R. Durán (2010). Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86, 37-51.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco (1996). Ecological relationships between columnar-cacti and néctar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 103-119.

Capítulo I

- van Dijk, P.J. (2003). Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: Insights from *Taxacarum* and *Chondrilla*. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 358, 1113-1121.
- Williams, J.L. y J.K. Conner (2001). Sources of phenotypic variation in floral traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 88, 1577-1581.
- Wykes, G.R. (1952). An investigation of the sugar present in the néctar of flowers of various species. *New Phytologist*, 51, 210-215.
- Zimmerman, M. (1988). Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. en: *Plant reproductive Ecology: Patterns and strategies*, Lovett-Doust, J. y L. Lovett-Doust (eds). Oxford University Press. Oxford. pp. 157-178.
- Zimmermann, H., S. Bloem y H. Klein (2007). *Cactoblastis cactorum*. *Biología, historia, amenaza, monitoreo y control de la palomilla del nopal*. Food and Agriculture Organization, International Atomic Energy Agency, México. 93 p.

CARACTERÍSTICAS FLORALES Y DINÁMICA DE LOS VISITANTES DE *OPUNTIA STRICTA* (HAW.) HAW. (CACTACEAE)

INTRODUCCIÓN

El estudio de la variación de las características florales es un aspecto importante para el entendimiento de las interacciones planta-polinizador (Eynard y Galetto, 1999). Según Ramírez y colaboradores (2010), las características reproductivas, en especial las dimensiones florales muestran cierto grado de variación morfológica como producto de la variabilidad genética de cada especie sobre la cual actúa la selección natural.

Dada la importancia de las flores en el proceso reproductivo de las plantas a través de la polinización, en la literatura es frecuente encontrar investigaciones sobre la variación de los caracteres florales como el resultado de la adaptación de las plantas a sus polinizadores (Ramírez *et al.*, 2010; Sakai *et al.*, 1999; Armbruster, 1988). En este sentido, según Herrera (1988), la variabilidad morfológica de las flores puede ser interpretada y valorada en el contexto de posibles presiones selectivas que los polinizadores ejercen sobre las características florales. Es importante señalar que otros factores como las condiciones ambientales, los patrones biogeográficos, las limitaciones intrínsecas del desarrollo de la planta y la deriva génica influyen también sobre los patrones de correlaciones fenotípicas de las dimensiones florales (Eguiarte *et al.*, 2007; Eynard y Galetto, 1999; Cheverud, 1984).

La variación morfológica de los atributos florales ha sido abordada desde una perspectiva geográfica, comparada entre poblaciones distribuidas a lo largo de gradientes ambientales que están sujetas a condiciones bióticas y abióticas diferentes (Galetto *et al.*, 2002; Herrera, 1990a y citas ahí). Una perspectiva menos estudiada ha sido la variación intraespecífica de los caracteres morfométricos y su influencia en aspectos del éxito reproductivo de los individuos, tales como el comportamiento de forrajeo de los visitantes, la tasa de entrecruzamiento y la producción de semillas (Herrera, 1990b).

El objetivo del presente capítulo se centró en la evaluación morfométrica y merística de algunas características florales y el patrón de producción de néctar de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. para examinar su variabilidad a nivel intra e inter individual y dilucidar los atributos que tienen una importancia potencial en la interacción con sus visitantes florales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Variabilidad floral

La colecta de datos para las características florales se llevó a cabo en la segunda temporada, específicamente en los meses de abril a junio del 2011. Para ello se seleccionaron y eligieron 21 individuos de la población de *O. stricta*. Para cada individuo se escogieron cinco botones florales (105 flores en total) los que fueron rotulados en la superficie del receptáculo. La selección de los botones estuvo sujeta a las siguientes condiciones: 1) disponibilidad de botones florales el día de la colecta; y 2) accesibilidad de las flores de cada individuo.

A cada flor seleccionada se le registró la siguiente información:

Número de granos de polen:

Una vez ubicados los botones florales seleccionados, cada botón fue aislado con redes según la metodología descrita en el Capítulo I, en el apartado de Estrategia Experimental: Exclusión Flora (Pág. 21).

Recién abierto el botón, tomando como criterio el momento en el que los segmentos internos del perianto presentaron un diámetro de apertura que permitiese introducir unas pinzas, se colectaron al azar cinco estambres con las anteras cerradas⁴ depositándolos individualmente en frascos de Eppendorf rotulados. Se obtuvo un total de 525 frascos con sus respectivos estambres (5 estambres x 5 flores x 21 individuos).

A cada frasco se le agregó 500 μ l de una solución de alcohol al 70% y jabón líquido con el fin de preservar y segregar los granos de polen. Posteriormente se realizó un censo en el cual, cada frasco pasó por un proceso de centrifugado durante 10 min a 140 rpm. Una vez sedimentado el polen, se retiró el excedente de la solución de alcohol al 70% y jabón líquido (450 μ l de la solución) con una micropipeta hasta dejar una cantidad de 40 μ l en el frasco. Regularmente se verificó si el excedente de líquido extraído contenía granos de polen.

⁴ La dehiscencia de las anteras fue determinada por observación directa.

Para incluir en el censo a los granos de polen que permanecieron dentro de la antera, ésta fue separada y se contaron los granos de polen que contenía la antera empleando un microscopio óptico y el objetivo de 4x.

Por otro lado, con una micropipeta se extrajeron cuidadosamente los 40 µl restantes que contenían a los granos de polen precipitados, evitando que quedaran residuos en el frasco y se contaron todos los granos de polen con un microscopio óptico empleando el objetivo de 40x con ayuda de una cuadrícula, usada sólo como referencia espacial. El número total de granos de polen por antera se expresó como el producto de la suma de los granos de polen en los 40 µl más los granos de polen contados dentro de la antera.

Estimación del número de granos de polen por flor: Esta estimación se calculó multiplicando el promedio del número de granos de polen por antera por el número de anteras totales más las cinco anteras utilizadas para el censo:

$$\text{Granos de polen por flor} = \left[\frac{\sum_{i=1}^{n=5} X_i}{5} \right] \cdot \left[AT + 5^* \right]$$

Donde:

X_i = Total de granos de polen por antera contados de cada frasco.

$\frac{\sum_{i=1}^{n=5} X_i}{5}$ = Promedio del número de granos de polen por antera.

n = Total de anteras colectadas.

AT = Total de anteras de una flor (ver apartado *Atributos florales*, página 37 para una descripción detallada de la metodología empleada en el recuento de anteras por flor).

*5 = Anteras colectadas para la estimación del número de granos de polen por antera.

Tamaño de los granos de polen:

Para tener una referencia del tamaño promedio de los granos de polen, se midieron 25 granos de polen de cada uno de 10 frascos seleccionados al azar de las muestras usadas para la estimación del número de granos de polen por flor. Para la selección de los 25 granos de polen de cada frasco se realizó un muestreo sistemático como se explica a

Capítulo II

continuación: La cuadrícula de 4 cm^2 divididos en 64 cuadros de 0.0625 cm^2 , se dividió en cinco zonas de 0.75 cm^2 (12 subcuadros), descartando los cuadros de las esquinas (Figura 4). En cada zona se seleccionó al primer grano de polen observado el cual también servía de referencia, luego se seleccionaba el más cercano y luego el más cercano a éste último, repitiendo este método hasta seleccionar los cinco granos para cada zona.

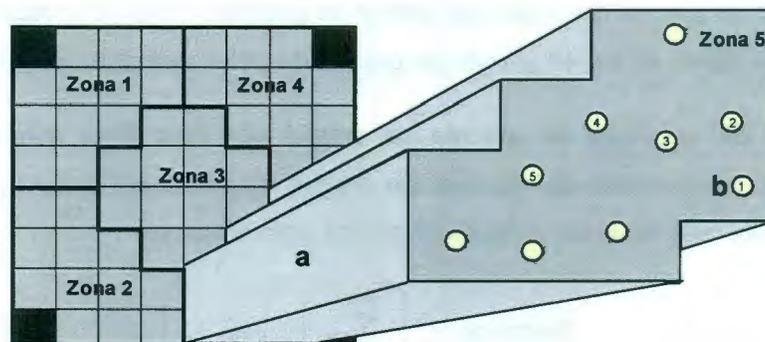


Figura 4. Esquema de la división por zonas de la cuadrícula para la selección sistemática de los granos de polen. a: Zona ampliada; b: Granos de polen enumerados, el número 1 representa al primero en ser medido, los números subsecuentes representan los granos de polen más cercanos respecto al grano de polen anterior.

Para la medición de cada grano se utilizó en particular un microscopio óptico que tenía un micrómetro insertado en el diafragma del ocular derecho, utilizando siempre el objetivo de $40 \times$ (Alfaro-Bates *et al.*, 2010). Como los espacios del micrómetro no tienen una medida estándar, se calculó un factor de conversión para el objetivo de $40 \times$ calibrando el micrómetro del ocular con un micrómetro de platina. Posteriormente, todos los valores registrados por el micrómetro de ocular fueron multiplicados por el factor de conversión ($^{\circ}\text{Fc}=2.4$) utilizando la micra (μm) como unidad de medida.

Atributos florales:

Al finalizar la colecta de los estambres, las flores seleccionadas fueron desembolsadas para permitir que continuara su proceso normal de antesis y así evitar un efecto de las redes sobre las variables de interés.

Entre las 12 y 13 horas del día, las flores fueron cosechadas, retirándoles los gloquidios para facilitar y agilizar su manipulación. Después, con un calibrador vernier digital (General® UltraTech®) se llevó a cabo la medición en campo de los siguientes atributos: longitud total, longitud de la corola, longitud del receptáculo, ancho menor y mayor del receptáculo, diámetro de la base de la corola, diámetro de la corola y la distancia entre la cumbre de las anteras y la base del estigma (en adelante distancia anteras-estigma; Figura 5).

Al concluir con las mediciones en campo, las flores fueron trasladadas al laboratorio. A cada flor se le retiró el estilo junto con el estigma. Después se midió la longitud del estilo y la longitud del estigma, y se contaron los lóbulos estigmáticos. Una vez retirado el estilo, los segmentos internos y externos del perianto fueron separados del resto de la flor y contados por separado (Figura 5).

Posteriormente, las flores fueron diseccionadas realizando un corte longitudinal medio, después, con el calibrador digital se midieron los siguientes atributos: la longitud y diámetro del nectario, y la profundidad del nectario (expresada como la distancia que hay entre el nivel superior de las anteras y la parte superior del nectario) (Figura 5). También se midió el ancho menor, ancho mayor y longitud del ovario y se calculó el volumen aproximado del ovario empleando la fórmula del volumen para un elipsoide (Stewart, 2008):

$$V = (4/3) * \pi * a * b^2$$

Donde:

a = Semieje mayor del elipsoide (representado por la mitad de la longitud del ovario).

b = Semieje menor del elipsoide (representado por la mitad del ancho ponderado). Para compensar las diferencias de anchura que presenta el ovario en comparación con un elipsoide ideal, se calculó el ancho ponderado del ovario dividiendo entre dos el resultado de la suma de los valores del ancho menor y el ancho mayor.

Al finalizar las mediciones, a cada flor diseccionada, se le cortaron los estambres, los cuales se depositaron en una caja de Petri y se contaron todas las anteras. Del ovario se

Capítulo II

extirparon todos los óvulos agregando una o dos gotas de agua destilada, y se depositaron en una caja de Petri donde fueron contados (Figura 5).

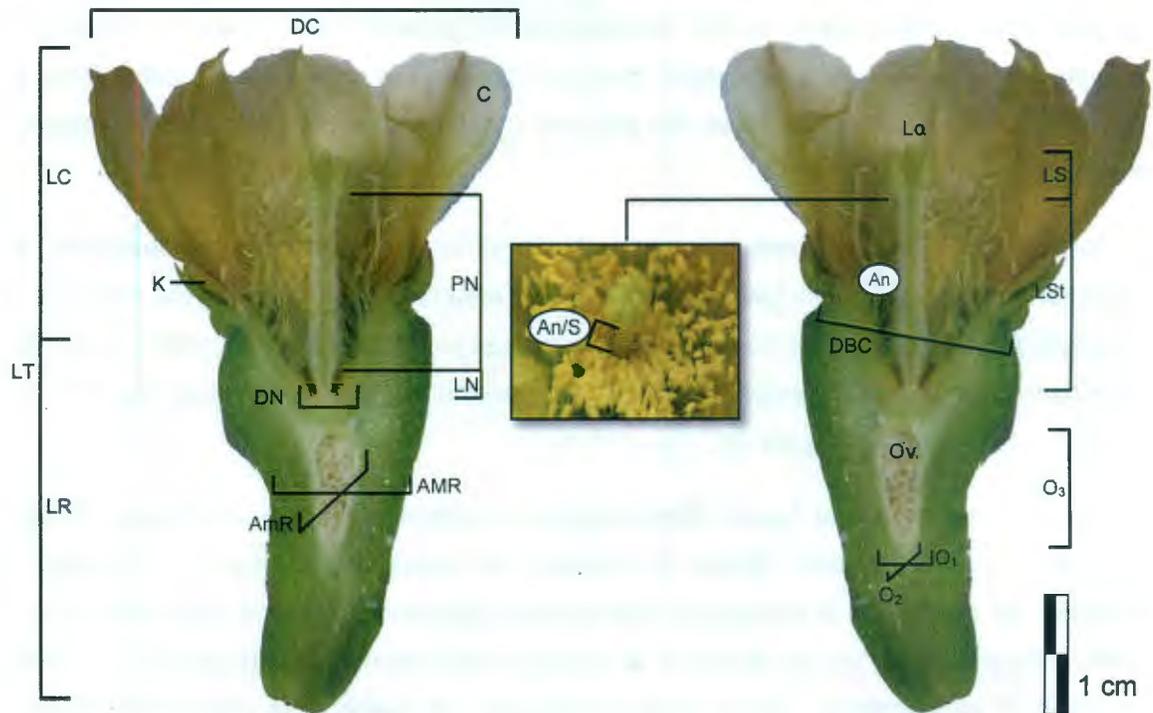


Figura 5. Características florales registradas de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw.: LT: Longitud total; LR: Longitud del receptáculo; AmR y AMR: Ancho menor y mayor del receptáculo respectivamente; LC: Longitud de la corola; DBC: Diámetro de la base de la corola; DC: Diámetro de la corola; K: Número de segmentos externos; C: Número de segmentos internos; An: Número total de anteras; An-S: Distancia anteras-estigma; LSt: Longitud del estilo; LS: Longitud del estigma; Lo: Número de lóbulos estigmáticos; O₁, O₂ y O₃: Ancho menor, ancho mayor y longitud del ovario (para el cálculo del volumen aproximado del ovario); Ov: número de óvulos; PN, LN y DN: Profundidad, longitud y diámetro del nectario respectivamente.

Producción de néctar

Para cuantificar la tasa de producción (cantidad de néctar que se secreta en por intervalo de una hora después de una primera extracción al inicio de la antesis) se realizaron extracciones en la primera temporada abarcando los meses de abril y mayo del 2010. Para medir la producción de néctar a lo largo de la antesis, se seleccionaron 30 individuos de la población de *O. stricta*. Para cada individuo se escogieron dos flores en estado de

botón. Cada botón fue aislado con base a la metodología descrita en el Capítulo I, en el apartado de Estrategia Experimental: Exclusión Floral (Pág. 21).

Como la antesis no ocurre sincrónicamente, la primera extracción dependió de la hora de apertura de cada flor. Una vez abiertas las flores, hasta que los estambres y el estigma estuvieran claramente visibles, se les retiraba parcialmente la red para introducirle una micropipeta de vidrio calibrada con capacidad de 5 μl (aforada a cada 1 μl , de la marca Blaubrand® IntraMark y Drummond®) hasta alcanzar la cámara del néctar ubicada en la base del hipantio, por debajo del nivel de donde se insertan los estambres (Figura 5).

Posteriormente se extrajo todo el néctar con ayuda de un aspirador. La primera cantidad de néctar extraído se utilizó para medir la concentración de azúcar ($^{\circ}\text{Brix}$ expresado como gramos de sacarosa en 100 g de líquido) con un refractómetro de mano (marca Bellingham + Standley Ltd. Modelo Eclipse. Rango: 0-50% de sacarosa). La calibración del refractómetro se realizó cada día antes de empezar las extracciones de néctar. Cabe mencionar que la micropipeta se introdujo "n" veces en la misma flor hasta que el volumen de néctar extraído en las tres últimas introducciones resultara cero, solo así se consideraba que ya se había extraído todo el néctar.

Una vez realizada la primera extracción de néctar, la flor se volvía a cubrir con la red y el procedimiento antes descrito se repetía en intervalos de una hora hasta el cierre de la flor, es decir, hasta que los segmentos internos del perianto cubrían completamente a los estambres y al estigma. El volumen néctar obtenido por ambas flores fue promediado para obtener el volumen de néctar por individuo. La tasa de producción de néctar ($\mu\text{l/hr}$) fue medida a intervalos de una hora después de la primera extracción que se realizó al momento de la antesis (Kearns e Inouye, 1993). El volumen total de néctar por flor se estimó sumando la cantidad néctar en cada evento de extracción por individuo.

Dinámica de visitantes florales

La dinámica de los visitantes florales se realizó abarcando los meses de abril y mayo del 2010 de la primera temporada (coincidiendo con las extracciones de néctar, Pág. 38) y en junio del 2011 de la segunda temporada. Las visitas florales se registraron por observación directa simultáneamente en tres flores abiertas seleccionadas de 30 y 21 individuos para la primera y segunda temporada respectivamente. Las observaciones se

Capítulo II

iniciaron cuando se produjo la antesis de las flores. Cada observación tuvo una duración de 15 min, repitiéndose en intervalos de una hora hasta el cierre floral. Generalmente el observador se encontró alejado de cada individuo aproximadamente 5 m para reducir el efecto sobre las visitas.

En cada observación de 15 min se identificó al visitante floral y se registró el número de visitas que recibía cada flor y se calculó la tasa de visita individual expresada como la suma del total de visitas de las tres flores por individuo en intervalos de una hora. Para cada intervalo de tiempo, se calculó la tasa de visita promedio expresada como la suma de la tasa de visita por individuo dividida entre el número de individuos. Para cada observación e individuo seleccionado se registró el número total de flores abiertas (densidad floral) y si éstas recibían visitas para verificar el efecto de la densidad floral sobre la tasa de visita. Fuera del tiempo de observación, se llevó a cabo la toma de fotografías y la colecta de los visitantes directamente introduciéndolos en frascos de Eppendorf a los cuales se les agregó alcohol al 70% para la preservación del ejemplar colectado (Villareal *et al.*, 2006).

Para la identificación preliminar se emplearon guías fotográficas, y para la identificación final a nivel de género o especie, los ejemplares recogidos fueron llevados con el Dr. Enrique Reyes Novelo del Centro de Investigaciones Regionales Dr. Hideyo Noguchi. En el caso de las aves (colibríes), estas fueron reconocidas en campo usando las guías de identificación Howell y Webb (2007).

Análisis estadísticos

Características florales: Para la descripción de la variación de los atributos florales de la población estudiada, para cada atributo se estimó la media, la desviación estándar (d.e.), la mediana, el coeficiente de variación ($CV = \text{desviación estándar} / \text{media}$) y el rango.

Para determinar la existencia de la separación espacial entre las anteras y el estigma (hercogamia), se realizó un análisis de comparación de medias a través de la prueba t-Student para muestras relacionadas ($\alpha = 0.05$), comparando la longitud promedio del estilo (equivalente a la altura promedio de la base del estigma) y la altura promedio de los estambres. Esta última variable se calculó sumando para cada observación la profundidad y la longitud del nectario. La prueba se realizó en el programa IBM SPSS 19 Statistics.

Previamente a los análisis estadísticos, se realizó la verificación de la distribución normal de los datos. Las variables "longitud total", "diámetro de la corola", "número de granos de polen por antera", "número de granos de polen por flor" y "volumen del ovario" presentaron una distribución asimétrica positiva (frecuencias altas hacia el lado derecho de la distribución), por lo que fueron transformadas calculando la raíz cuadrada de la variable ($y = \sqrt{x}$); sin embargo, en el caso del "volumen del ovario" se requirió el logaritmo natural ($y = \ln x$) para ajustarlo al supuesto de normalidad. El "número de óvulos presentó una distribución asimétrica negativa por lo que fue transformada elevando los valores de la variable al cuadrado ($y = x^2$). La variable "distancia entre las anteras y el estigma" se excluyó para ambos análisis por la frecuente presencia de ceros. El tamaño de los granos de polen también fue excluido, ya que se estimó siguiendo una metodología diferente al resto de las variables (Pág. 35).

Se realizó un análisis de componentes principales (APC) con los atributos florales para conocer la variación global de la morfología, identificar a las variables más importantes en términos de su peso en la variación y para encontrar de patrones de variación morfológica dentro de la población usando el procedimiento PRINCOMP del paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System ver. 9.1.3. Institute, Cary, NC, USA). Este mismo análisis se repitió descartando diez variables que resultaron redundantes o ecológicamente irrelevantes (longitud del receptáculo, ancho menor y mayor del receptáculo, longitud de la corola, diámetro de la base de la corola, número de segmentos externos, número de granos de polen por flor, longitud del estigma, longitud del nectario y diámetro del nectario). Para representar gráficamente los resultados se utilizó el programa SigmaPlot (versión 11.0) para Windows.

Para explorar la relación entre los atributos florales, con la matriz de similitud generada por el APC se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico representado gráficamente mediante un dendrograma con los valores estandarizados de los atributos florales. Para este análisis se utilizó el coeficiente correlación de Pearson, que mide el grado de covarianza entre distintas variables relacionadas linealmente, y el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA por sus siglas en inglés) en el programa MVSP (Multi-Variate Statistical Package, versión 3.10b, Sokal y Rohlf, 2006; Kovach, 1995).

Capítulo II

Posteriormente, se estimaron los componentes de varianza para cuantificar la proporción de variación de las características morfológicas debida a la varianza entre flores dentro de individuos y la debida a la variación entre individuos. Se calcularon los componentes, su valor z asociado y su nivel de significación estadística usando el procedimiento MIXED (Modelos Lineales Mixtos), la orden COVTEST (test for covariance parameters) y el método de estimación de máxima verosimilitud restringida (REML por sus siglas en inglés) del paquete estadístico SAS (Zar, 2010; Littell *et al.*, 1996; Steel y Torrie, 1985).

Producción y disponibilidad de néctar: Para estimar el nivel de variación entre flores de un mismo individuos y entre individuos en el volumen total y la concentración del néctar, se realizaron análisis de componentes de varianza usando el procedimiento MIXED y el método de estimación REML del paquete estadístico SAS.

Dinámica de polinizadores: La variación de la tasa de visita promedio (basada en la suma de la tasa de visitas individual dividida entre el número de individuos) se evaluó a nivel intra e inter-individual para cada temporada empleando el análisis de componentes de varianza usando el procedimiento MIXED con el método de estimación REML del paquete estadístico SAS.

Para evaluar el efecto de la densidad floral en la dinámica de los visitantes, previamente se verificó si el número de visitas totales registradas por individuo presentó variación significativa entre temporadas. Para ello se realizó un análisis de varianza del número de visitas totales recibidas por cada individuo en dos temporadas usando el procedimiento GLIMMIX (Modelo Lineal Generalizado Mixto) del paquete estadístico SAS considerando la distribución Poisson de los datos, la función de enlace log y la técnica de estimación de máxima verosimilitud (Statistical Analysis System ver. 9.1.3. Institute, Cary, NC, USA). A este análisis se le asignó como covariable la densidad floral, determinando la variabilidad del número de visitas y el número de flores entre temporadas.

El análisis anterior condujo a evaluar el efecto de la densidad floral sobre el número de visitas separadamente por temporada. Posteriormente se realizaron análisis de regresión lineal (variable de respuesta: visitas totales por individuo), determinando su significancia empleando análisis de varianza con el procedimiento GLIMMIX, considerando la distribución Poisson de los datos, la función de enlace log y la técnica de estimación de

máxima verosimilitud en el programa SAS. Las gráficas se elaboraron con el programa SigmaPlot (ver. 11.0).

Comparación entre la producción de néctar y el comportamiento de los visitantes florales: De manera independiente, se realizaron cuatro análisis de regresión lineal relacionando el volumen de néctar, el número de visitas totales por individuo, el número de visitas de *Carpophilus* sp. y el número de visitas de *Apis mellifera* (variables dependientes), con las horas del día (variable independiente). Los datos fueron transformados a logaritmo del volumen del néctar y el cuadrado del número de visitas para ajustarlos a los supuestos de normalidad y homocedasticidad. La validación del modelo se llevó a cabo mediante análisis de varianza.

RESULTADOS

Características florales

En el Cuadro 1 se presentan los valores de los estadísticos obtenidos para cada uno de los 21 rasgos florales medidos a nivel de población, es decir, para el conjunto de los datos globales. Los valores promedio a nivel de individuo se presentan en el Anexo 2.

Cuadro 1. Atributos florales de una población de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. en Sisal, Yucatán. d.e.: desviación estándar; CV: Coeficiente de Variación.

Atributo floral	Media \pm (d.e.)	Mediana	CV	Rango
Longitud total ^{1*}	88.9 \pm (11.4)	91	12.8	64.9-113.6
Longitud del receptáculo ^{1*}	55.7 \pm (7.7)	54.9	13.8	40.3-75.6
Ancho menor del receptáculo ^{1*}	20.3 \pm (2.9)	20.1	14.2	15-28.8
Ancho mayor del receptáculo ^{1*}	25.2 \pm (3.7)	25.3	14.6	16-33.2
Longitud de la corola ^{1*}	33.2 \pm (5.5)	34.8	16.6	18.6-42.8
Diámetro de la base de la corola ^{1*}	25.7 \pm (3.4)	25.6	13.2	18.6-33.3
Diámetro de la corola ^{1*}	40.3 \pm (7.1)	39.6	17.6	26.4-64
Número de segmentos externos ¹	9.7 \pm (1.7)	10	17.5	5-14
Número de segmentos internos ¹	9.8 \pm (1.9)	10	19.4	6-14
Número de anteras ¹	364.1 \pm (60)	364	16.5	202-510
Número de granos de polen por antera ¹	523.7 \pm (124)	506.8	23.7	289-869
Número de granos de polen por flor ¹	193936.6 \pm (64633.9)	190220	33.3	61246-422334
Tamaño de los granos de polen ^{2**}	120.7 \pm (14.5)	120	12	88.8-168
Distancia anteras-estigma ^{1*}	1.7 \pm (1.5)	1.7	88.2	0-6.1
Longitud del estilo ^{1*}	24.5 \pm (2.5)	25	10.2	17.9-28.5

¹ n = 105 flores de 21 plantas; ² n = 250 granos de polen de 10 anteras; * mm; ** μ m; *** μ l.

Capítulo II

Cuadro 1. (Continuación). Atributos florales de una población de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. en Sisal, Yucatán. d.e.: desviación estándar; CV: Coeficiente de Variación.

Atributo floral	Media \pm (d.e.)	Mediana	CV	Rango
Longitud del estigma ^{1*}	6 \pm (1)	6	16.7	3.8-8.7
Número de lóbulos estigmáticos ¹	7 \pm (1.5)	7	21.6	4-13
Volumen del ovario ^{1***}	197.1 \pm (138.6)	160.7	70.3	10.4-768.3
Número de óvulos ¹	218.2 \pm (56.1)	224	25.7	86-357
Profundidad del nectario ^{1*}	20.2 \pm (2.6)	20	12.9	13.7-28.2
Longitud del nectario ^{1*}	3.2 \pm (0.7)	3.1	21.8	1.6-5.7
Diámetro del nectario ^{1*}	5.6 \pm (1.1)	5.5	19.6	2.6-8

¹ n: 105 flores de 21 plantas; ² n: 250 granos de polen de 10 anteras; * mm; ** μ m; *** μ l.

La longitud del estilo presentó diferencias significativas respecto a la altura de las anteras ($t_{104; 0.05} = -4.933$; $P < 0.0001$) de tal manera que el estilo presenta una altura promedio superior a la altura promedio de las anteras.

Del análisis de componentes principales realizado sobre el conjunto de las diez características florales seleccionadas de *O. stricta*, se desprende que los dos primeros componentes explican un total del 60.03% de la variación encontrada (Cuadro 2).

Cuadro 2. Autovalores derivados del análisis de componentes principales y la proporción de variación explicada. CP: Componente principal.

CP	Autovalor	Proporción de la varianza total explicada	
		Absoluta (%)	Acumulada (%)
1*	4.9431	49.43	49.43
2*	1.0597	10.60	60.03
3	0.8172	8.17	68.20
4	0.7637	7.64	75.84
5	0.5999	6.00	81.84
6	0.5367	5.37	87.20
7	0.3970	3.97	91.17
8	0.3571	3.57	94.74
9	0.3053	3.05	97.80
10	0.2203	2.20	100

*Componentes principales seleccionados.

El primer componente explica el 49.4% de la variación total mostrando una asociación positiva con todas las variables (Cuadro 3, Figura 6). El segundo componente explica el

10.6% mostrando una relación positiva con la longitud del estilo (LSt), el número de las anteras (An), la profundidad del nectario (PN), el volumen del ovario (VolOv) y el número de óvulos (Ov) (Cuadro 3, Figura 6). La longitud total (LT), el diámetro de la corola (DC), el número de segmentos internos (C), el número de lóbulos estigmáticos (Lo) y el número de granos de polen por antera (GPA_n) presentaron una asociación negativa con el segundo componente (Cuadro 3, Figura 6).

Cuadro 3. Autovectores de los dos componentes principales seleccionados. Para cada componente principal (CP) el coeficiente positivo y negativo de mayor valor está resaltado en negrillas.

Atributo Floral	CP1	CP2	Atributo Floral	CP1	CP2
Longitud total	0.3824	-0.1793	Volumen del ovario	0.2933	0.1746
Número de anteras	0.3179	0.0732	Número de óvulos	0.3523	0.0542
Granos de polen por antera	0.2941	-0.3113	Diámetro de la corola	0.2362	-0.3672
Longitud del estilo	0.3656	0.3324	Número de segmentos internos	0.3259	-0.1782
Número de lóbulos	0.3370	-0.1952	Profundidad del nectario	0.2164	0.7190

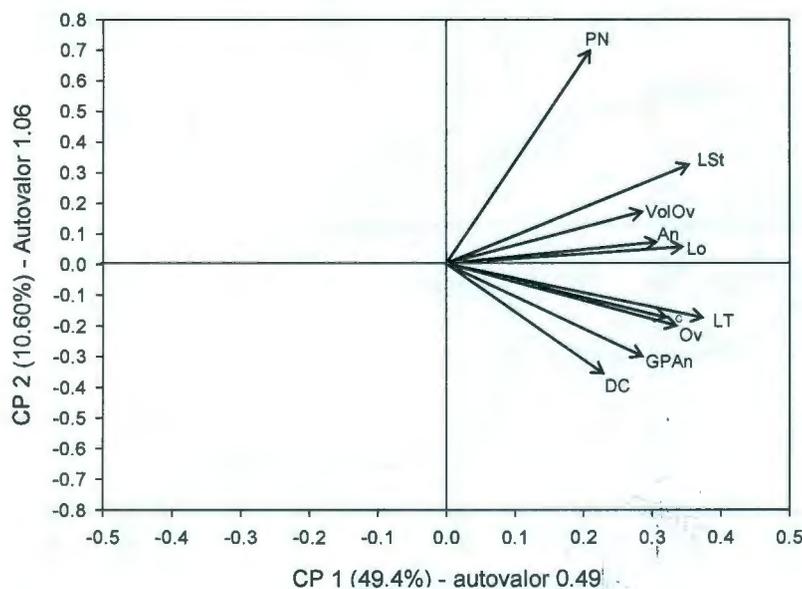


Figura 6. Diagrama de ordenación de los atributos florales de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. basado en el análisis de componentes principales. LT: longitud total; DC: diámetro de la corola; C: número de segmentos internos; LSt: longitud del estilo; Lo: número de lóbulos estigmáticos; An: número total de anteras; GPA_n: número de granos de polen por antera; PN: profundidad del nectario; VolOv: volumen del ovario y Ov: número de óvulos.

Capítulo II

En la figura 7 se presentan los valores de los dos componentes principales para cada flor de los 21 individuos seleccionados, donde se puede observar la formación de cuatro sectores conformados por flores con características comunes.

El sector I está compuesto principalmente por flores que presentaron mayor profundidad del nectario. El sector II está formado por flores de mayor tamaño con numerosas anteras, estilos de mayor longitud, mayor volumen ovárico y estigmas con mayor número de lóbulos. El sector III incluye a las flores con corolas de mayor diámetro, menor profundidad del nectario, mayor número de granos de polen por antera y mayor número de óvulos. En el sector IV se encuentran las flores de menor tamaño, con menos óvulos y granos de polen por antera, menor número de anteras y lóbulos estigmáticos, estilos más cortos, nectarios menos profundos, corolas de menor diámetro y ovarios de menor volumen.

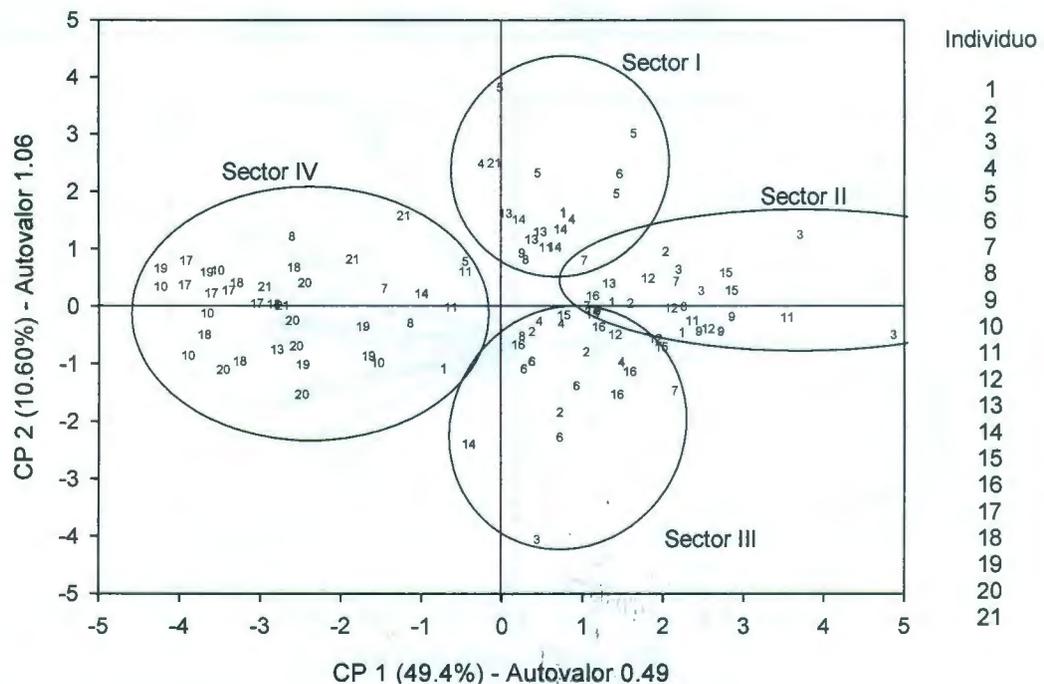


Figura 7. Diagrama de ordenación por individuo basado en el análisis de componentes principales de los atributos florales de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. En la grafica se representan cada una de las observaciones utilizadas para el análisis, es decir, las cinco flores seleccionadas de cada uno de los 21 individuos muestreados. Cada sector constituye un conjunto de flores con características comunes (ver texto).

El análisis de agrupamiento jerárquico muestra un agrupamiento representado por coeficientes de similitud inferiores al 70% entre los atributos florales seleccionados (Figura 8; Anexo 3). La longitud total y la longitud del estilo presentaron mayor similitud con un coeficiente del 65%. Se puede apreciar la baja similitud entre los atributos al no presentarse grupos de atributos relacionados, por ejemplo, con el androceo (número de granos de polen por antera contra el número de anteras totales), el gineceo (el volumen del ovario y el número de óvulos contra el número de lóbulos estigmáticos) y la atracción de los polinizadores (profundidad del nectario y diámetro de la corola contra el número de segmentos internos), con excepción del volumen del ovario y el número de óvulos que se encuentran agrupados con una similitud del 53.2%.

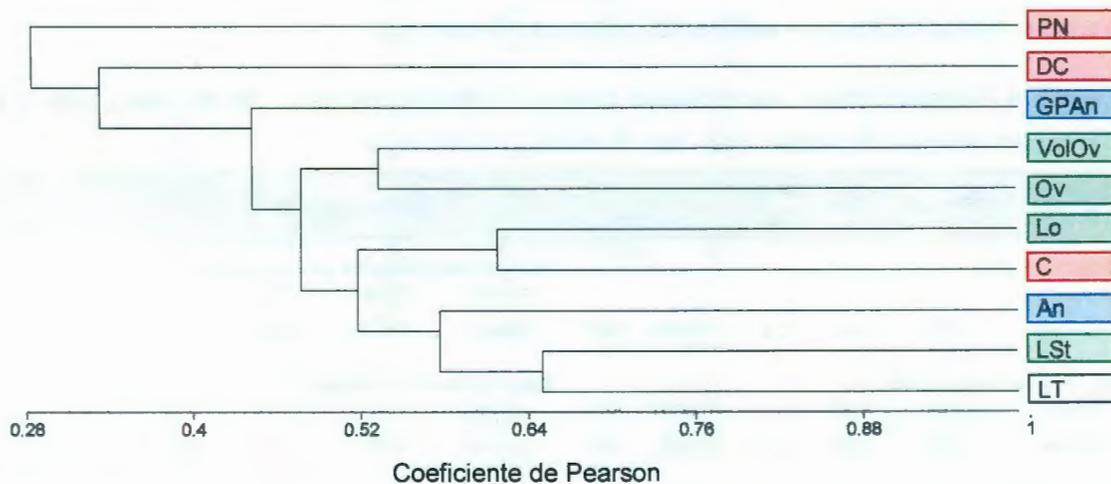


Figura 8. Dendrograma (UPGMA) de los atributos florales de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. basado en coeficiente de similitud de Pearson. Atributos relacionados con: (●) gineceo; (●) androceo; (○) tamaño; y (●) elementos de atracción. LT: longitud total; DC: diámetro de la corola; C: número de segmentos internos; LSt: longitud del estilo; Lo: número de lóbulos estigmáticos; An: número total de anteras; GPaAn: número de granos de polen por antera; PN: profundidad del nectario; VolOv: volumen del ovario y Ov: número de óvulos.

Variabilidad de las características florales: El análisis de los componentes de la varianza indicó que la proporción de varianza explicada por las diferencias entre flores dentro de individuos y por las diferencias entre individuos es significativa en atributos relacionados con el tamaño de las flores (longitud del receptáculo y de la corola, diámetro de la corola y

Capítulo II

la longitud total) y su posible capacidad reproductiva (longitud del estilo y del estigma, distancia anteras-estigma, y número de antera, lóbulos estigmáticos, óvulos y granos de polen) (Cuadro 4). En atributos asociados a la atracción de polinizadores como el número de segmentos externos, la profundidad, la longitud y diámetro del nectario y otros como el número de granos de polen por antera y el volumen del ovario, la proporción de varianza explicada por diferencias entre individuos no fue significativa, pero sí lo fue la variación intra-individual, de tal manera que estos atributos difieren dentro de cada individuo, pero esa variación se mantiene relativamente constante entre los individuos de la población (Cuadro 4). Por otro lado, en el caso del número de segmentos internos, la proporción de varianza explicada por diferencias dentro de los individuos no presentó variación significativa, pero sí lo fue la variación inter-individual, pudiendo identificar individuos con mayor o menor número de segmentos internos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Variación intra e inter-individual de los atributos florales de *O. stricta* (Haw.) Haw. d.e.: desviación estándar; P: probabilidad; Var.: Porcentaje de Varianza.

Atributo floral	Estimado	d.e.	valor z	P	Var. (%)	Atributo floral	Estimado	d.e.	Valor z	P	Var. (%)
Longitud total^a						Número de granos de polen por flor^a					
Intra-ind.						Intra-ind.	2394	369.6	6.48	<0.0001	42.2
Inter-ind.	0.23	0.08	2.8	0.0028	58.7	Inter-ind.	3284.6	1192.4	2.75	0.0029	57.8
Longitud del receptáculo^a						Distancia anteras-estigma^a					
Intra-ind.	38.46	6.09	6.3	<0.0001	64.7	Intra-ind.	0.71	0.25	2.9	0.0020	30.8
Inter-ind.	20.02	8.90	2.3	0.0122	33.7	Inter-ind.	0.70	0.33	2.2	0.0158	30.6
Ancho menor del receptáculo^a						Longitud del estigma^a					
Intra-ind.	5.51	0.99	5.6	<0.0001	64.8	Intra-ind.					
Inter-ind.	2.10	1.09	1.9	0.0267	24.7	Inter-ind.	0.27	0.13	2.02	0.0215	26.9
Ancho mayor del receptáculo^a						Número de lóbulos estigmáticos^a					
Intra-ind.	6.72	1.18	5.7	<0.0001	48.4	Intra-ind.					
Inter-ind.	6.21	2.46	2.5	0.0058	44.7	Inter-ind.	1.08	0.42	2.57	0.0051	47.0
Longitud de la corola^a						Longitud del estilo^a					
Intra-ind.	7.61	1.33	5.7	<0.0001	24.2	Intra-ind.					
Inter-ind.	22.91	7.79	2.9	0.0016	72.7	Inter-ind.	3.27	1.22	2.68	0.0037	52.8
Diámetro de la base de la corola^a						Volumen del ovario^b					
Intra-ind.	4.63	0.87	5.3	<0.0001	38.5	Intra-ind.	0.13	0.07	1.78	0.0378	24.9
Inter-ind.	6.42	2.39	2.9	0.0036	53.3	Inter-ind.	0.05	0.05	1.02	0.1546	9.26

^a Significancia estadística intra e inter-individual; ^b Significancia estadística Intra-individual; ^c Significancia estadística inter-individual.

Cuadro 4. (Continuación). Variación intra e inter-individual de los atributos florales de *O. stricta* (Haw.) Haw. d.e.: desviación estándar; P: probabilidad; Var.: Porcentaje de Varianza total.

Atributo floral	Estimado	d.e.	valor z	P	Var. (%)	Atributo floral	Estimado	d.e.	valor z	P	Var. (%)
Diámetro de la corola^a						Número de óvulos^a					
Intra-ind.						Intra-ind.	3.3791E8	46859210	7.21	<0.0001	54.6
Inter-ind.	0.1287	0.05	2.4	0.0074	40.8	Inter-ind.	2.8135E8	39016372	7.21	<0.0001	45.4
Número de segmentos externos^b						Profundidad del nectario^b					
Intra-ind.	1.78	0.39	4.57	<0.0001	59.5	Intra-ind.	4.98	0.90	5.53	<0.0001	74.5
Inter-ind.	0.47	0.32	1.47	0.0703	15.6	Inter-ind.	0.85	0.66	1.28	0.1004	12.7
Número de segmentos internos^c						Longitud del nectario^b					
Intra-ind.	0.36	0.26	1.42	0.0783	9.74	Intra-ind.	0.16	0.08	2.06	0.0197	30.3
Inter-ind.	2.06	0.76	2.72	0.0033	55.4	Inter-ind.	0.02	0.04	0.60	0.2754	4.8
Número de anteras^a						Diámetro del nectario^b					
Intra-ind.	1690.2	261	6.48	<0.0001	46.0	Intra-ind.	0.62	0.18	3.40	0.0003	47.1
Inter-ind.	1980.2	735	2.69	0.0035	53.9	Inter-ind.	0.14	0.12	1.10	0.1367	10.2
Número de granos de polen por antera^b											
Intra-ind.	3.13	0.63	4.96	<0.0001	41.2						
Inter-ind.	3.51	1.37	2.55	2.55	46.2						

^a Significancia estadística intra e inter-individual; ^b Significancia estadística Intra-individual; ^c Significancia estadística inter-individual.

Producción de néctar

El volumen total de néctar producido por flor varió de 39.9 a 212 µl con una media de 73.6 µl (d.e. = 41.2; n = 30). El análisis de componentes de varianza sobre el volumen total de néctar indicó que la proporción de varianza explicada por las diferencias de las flores entre individuos es significativa (z = 3.07; P = 0.001). La proporción de varianza explicada por las diferencias entre flores dentro de individuos no fue significativa (z = 0.41; P=0.3406), es decir, el volumen de néctar en flores de un mismo individuo fue similar.

Al momento de la antesis se registró un volumen de néctar promedio de 43.4 µl (d.e. = 35.6; n = 30) (Anexo 4). La mayor tasa de producción se registró a una hora después de la antesis con una media de 18.4 µl/h (d.e. = 19.1; n = 30) y posteriormente disminuyó gradualmente hasta alcanzar una tasa promedio de 0.5 µl/h (d.e. = 1.2; n = 30) registrada a seis horas después de la antesis y cercana al cierre floral (Figura 9, Anexo 4).

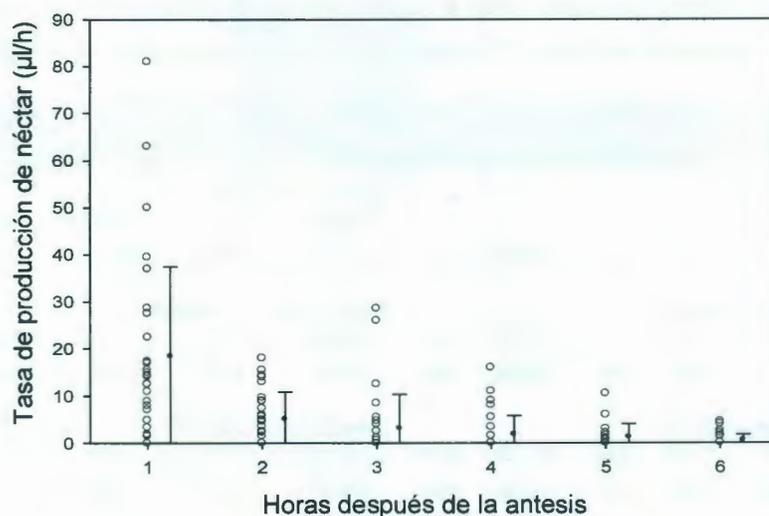


Figura 9. Tasa de producción de néctar de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. (○) registro de cada observación; (●) promedio en µl/h ± desviación estándar; n = 30. La tasa de producción de néctar fue estimada como el volumen de néctar producido en intervalos de una hora después de la primera extracción realizada momentos después de la antesis floral.

En general, la concentración del néctar por individuo varió de 23.3 a 28.3° Brix con una media de 25.3° (d.e. = 1.4; n = 30) (Anexo 5). El análisis de componentes de varianza sobre la concentración del néctar indicó que la proporción de varianza explicada por las diferencias de las flores entre individuos es significativa ($z = 2.25$; $P = 0.012$). La proporción de varianza explicada por las diferencias entre flores dentro de individuos no fue significativa ($z = 0.34$; $P = 0.366$), es decir, la concentración de néctar en flores de un mismo individuo fue similar.

En el transcurso del día la menor concentración se registró una hora después de la antesis horas con un valor de 24.8° Brix (d.e. = 1.6; n = 28), mientras que la mayor concentración se reportó seis horas después de la antesis con un valor de 27.3° Brix (d.e. = 1.3; n = 6). No se observó un patrón claro en los cambios de la concentración del néctar a lo largo del día, sin embargo, en general hay una tendencia del néctar a ser menos concentrado en las primeras horas después de la antesis que en las horas cercanas al cierre floral (Figura 10).

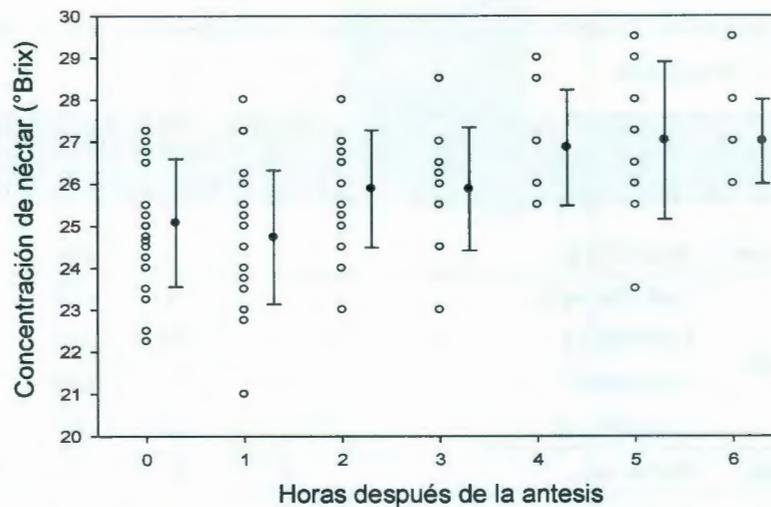


Figura 10. Cambio en la concentración del néctar de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. a lo largo del día. (○) registro de cada observación; (●) promedio en °Brix \pm desviación estándar. El cambio en la concentración del néctar fue calculado basado en el promedio de la concentración respecto a las flores que presentaron producción de néctar a la hora de la extracción desde la antesis: 0 (antesis), 1, 2, 3, 4, 5, y 6 horas con n=26, 28, 18, 10, 7, 9 y 6 individuos respectivamente.

Dinámica de visitantes florales

Las flores de *O. stricta* fueron visitadas por dos especies de colibríes (Fam. Trochilidae) y 16 especies de insectos, de los cuales ocho fueron abejas (Familias Apidae, Halictidae y Megachile), cuatro hormigas (Fam. Formicidae), una avispa (Fam. Pompilidae), un escarabajo (Fam. Nitidulidae) y dos moscas (Fam. Muscidae; Cuadro 5; Anexo 6).

Cuadro 5. Listado de visitantes florales para *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. en la primera y segunda temporada.

Orden	Familia	Especie	Anexo 6	Frecuencia de visita			
				1ª Temporada	%	2ª Temporada	%
Hymenoptera		<i>Apis mellifera</i> L.	A	2,073	27.36	422	7.1
	Apidae	<i>Eulaema polychroma</i> Mocsáry	B	1	0.01	18	0.3
		<i>Ceratina</i> sp.		14	0.19	2	0.03
		<i>Augochlora</i> sp.	C	16	0.21	76	1.27
	Halictidae	<i>Lasioglossum</i> sp.	D	16	0.21	45	0.75
		<i>Agapostemon nasutus</i> Smith	E	15	0.20	57	0.95
		<i>Augochlorella</i> sp.		13	0.17	27	0.45

Capítulo II

Cuadro 5. (Continuación). Listado de visitantes florales para *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. en la primera y segunda temporada.

Orden	Familia	Especie	Anexo 6	Frecuencia de visita			
				1 ^a Temporada	%	2 ^a Temporada	%
Hymenoptera							
	Megachilidae	<i>Megachile</i> sp.		4	0.05	0	0
		<i>Camponotus</i> sp.		6	0.08	42	0.70
	Formicidae	Formicidae I	F	23	0.30	4	0.07
		Formicidae II	G	6	0.08	22	0.37
		Formicidae III		10	0.13	155	2.59
	Pompilidae	<i>Pepsis</i> sp.	H	33	0.43	0	0
Diptera							
	Muscidae	Muscidae I	I	1	0.01	0	0
	Muscidae	Muscidae II	J	2	0.02	0	0
Coleoptera							
	Nitidulidae	<i>Carpophilus</i> sp.	K	5,329	70.33	4,847	81.02
Apodiformes							
	Trochilidae	<i>Doricha eliza</i> DeLattre y Lesson	L	7	0.09	250	4.18
		<i>Amazilia rutila</i> DeLattre		8	0.11	15	0.25
Total	8	18		7,577	100	5,982	100

Tasa de visita floral: Para la primera temporada, la tasa de visita promedio (basada en la suma del número de visitas totales de cada individuo para cada intervalo de tiempo dividida entre el número de individuos) presentó una relación positiva durante las primeras tres horas después de la antesis, alcanzando un valor máximo de 47.2 visitas promedio (d.e. = 20.4; n = 30), momento a partir del cual disminuyó progresivamente hasta el cierre floral (Figura 11 A). El análisis de componentes de varianza sobre la frecuencia de visita florales de la primera temporada indicó que la proporción de varianza explicada por las diferencias entre flores dentro y entre individuos fue significativa ($z = 0$; $z = 3.3$, $P = 0.0004$, respectivamente).

Las especies que conformaron un elemento importante en el número de visitas florales para esta temporada fueron *Carpophilus* sp. que contribuyó con un 70.3% de las 7,577 visitas totales y cuya tasa de visita máxima fue de 35.9 (d.e. = 27; n = 30) registrada tres horas después de la antesis, seguido de *Apis mellifera* que representó el 27.4% de las visitas totales, cuya tasa de visita máxima de 17.4 (d.e. = 15.4; n = 30) se registró una hora después de la antesis (Figura 11 B; Cuadro 5). Los visitantes restantes sólo

representaron el 2.3% de las visitas totales, cada uno con representación menor al 1% (Cuadro 5).

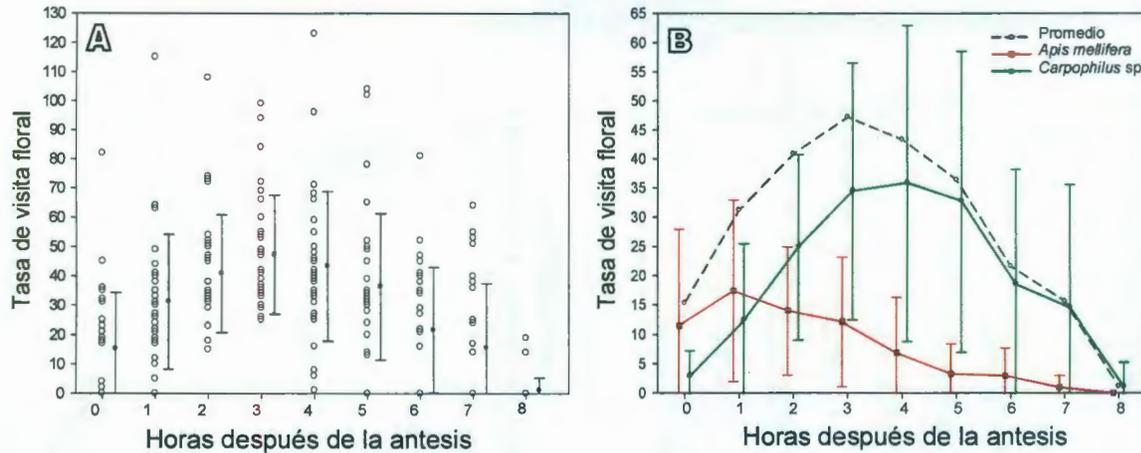


Figura 11. Tasa de visitas florales de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. a lo largo del día correspondiente a la primera temporada. A: Tasa de visitas florales: (○) registro de cada observación; (●) Tasa de visita promedio \pm desviación estándar; $n = 30$; B: Comparación de la tasa de visita floral de *Apis mellifera* (naranja) y *Carpophilus* sp. (verde). La tasa de visita promedio fue calculada basada en la suma del número de visitas totales de cada individuo para cada intervalo de tiempo dividida entre el número de individuos.

En la segunda temporada, la tasa de visita floral se mantuvo constante en las primeras tres horas después de la antesis aumentando gradualmente hasta la sexta hora cuando alcanzó el valor promedio máximo con 51.1 visitas (d.e. = 35.1; $n = 21$) disminuyendo abruptamente en las siguientes dos horas hasta el cierre floral (Figura 12 A). El análisis de componentes de varianza sobre la frecuencia de visita florales de la segunda temporada indicó que la proporción de varianza explicada por las diferencias entre flores dentro y entre individuos fue significativa ($z = 0$; $z = 3.34$, $P = 0.0004$, respectivamente).

En esta temporada *Carpophilus* sp. contribuyó con el 80% de las 5,982 visitas totales alcanzando un valor máximo de 51.4 visitas promedio (d.e. = 34.1; $n = 21$) registrado a las seis horas después de la antesis, seguido de *A. mellifera* con un 7.1%, alcanzando un valor máximo de 8.6 visitas promedio (d.e. = 11.3; $n = 21$) registrado tres horas después de la antesis (Cuadro 5; Figura 12 B). Las especies *Doricha eliza*, Formicidae III y *Augochlora* sp. presentaron un porcentaje de visita mayor respecto a la primera temporada

con 1.3, 2.6 y 4.2% respectivamente y otras especies como *Megachile* sp., *Pepsis* sp. y Muscidae I y II no fueron reportadas (Cuadro 5). El número de visitas recibidas por individuo varió significativamente entre temporadas ($F_{1,47} = 23.1$; $P = 0.0001$), encontrándose mayor número de visitas en la primera.

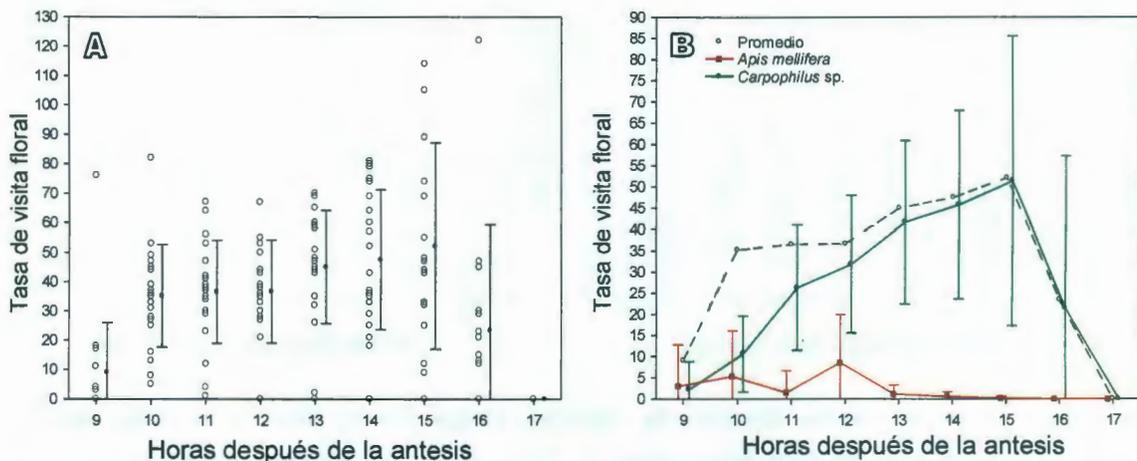


Figura 12. Tasa de visitas florales de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. a lo largo del día correspondiente a la segunda temporada. A: Tasa de visitas florales: (○) registro de cada observación; (●) Tasa de visita promedio \pm desviación estándar; $n=21$; B: Comparación de la tasa de visita floral de *Apis mellifera* (naranja) y *Carphophilus* sp. (Verde). La tasa de visita promedio fue calculada basada en la suma del número de visitas totales de cada individuo para cada intervalo de tiempo dividida entre el número de individuos.

Efecto de la densidad floral en la dinámica de visitantes: En la primera temporada el número de flores por individuo varió de 3 a 33 flores con una media de 16 flores por individuo (d.e. = 9.8; $n = 30$) y en la segunda temporada varió de 9 a 18 flores con una media de 13 flores por individuo (d.e. = 2.8; $n = 21$). Para ambas temporadas, el 100% de las flores por individuo se registraron como visitadas (Anexo 7).

El total de visitas por individuos con respecto al número de flores varió significativamente entre individuo ($F_{1,47} = 15.7$; $P = 0.0003$) y entre temporada ($F_{1,47} = 5.53$; $P = 0.025$). Debido a esto, el efecto de la densidad de flores por individuo se analizó por separado entre temporadas, teniendo los siguientes resultados:

Para la primera temporada, el análisis de regresión sugiere que las visitas por individuo estuvieron influenciadas positivamente en un 17.5% ($R^2 = 0.175$) por el número de flores abiertas, siendo el modelo de regresión significativo ($F_{1,28} = 172.3$; $P = 0.0001$; Figura 13 A). Para la segunda temporada, el número de flores abiertas no influyó significativamente ($F_{1,19} = 0.72$; $P = 0.406$) en las visitas registradas por individuo ($R^2 = 0.001$; Figura 13 B).

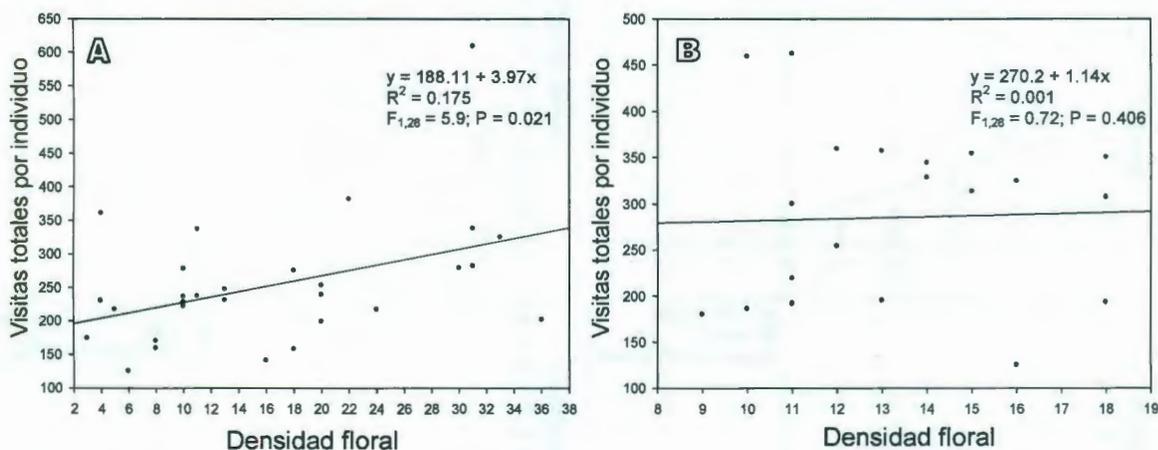


Figura 13. Visitas totales relacionadas con la densidad floral por individuo en *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. A: primera temporada, $n = 30$; B: segunda temporada $n = 21$. Las visitas totales por individuo basadas en la suma del número de visitas de las tres flores observadas.

Comparación entre la disponibilidad de néctar y el comportamiento de los visitantes florales: El análisis de regresión sugiere que el patrón general de disminución de la disponibilidad del néctar como se muestra en la figura 6, está explicado en un 49% en función del tiempo ($R^2 = 0.49$; $F_{1,102} = 99.45$; $P = 0.0001$; Figura 14 A).

Por otro lado, el comportamiento de los visitantes florales (considerando a todas las especies) en el tiempo está explicado en un 31% por el modelo de regresión ($F_{1,268} = 122.3$; $P = 0.0001$; Figura 14 B). Analizando por separado el número de visitas florales entre *Carpophilus* sp. y *Apis mellifera*, los cuales contribuyeron en un 97.7% de las visitas totales para la primera temporada (cuadro 5), observamos que el comportamiento de *Carpophilus* sp., en relación al tiempo solo se explica en un 2% ($R^2 = 0.02$; $F_{1,268} = 4.14$; $P = 0.043$; Figura 14 C) de tal manera la presencia de esta especie en las flores de *O. stricta* no coincide con el patrón de disponibilidad de néctar (Figura 14 A, C). Con respecto a

Apis mellifera, el número de visitas disminuyó en el tiempo, esta variación es explicada en un 30% por modelo de regresión ($R^2 = 0.30$; $F_{1,268} = 113.2$; $P = 0.0001$; Figura 14 D).

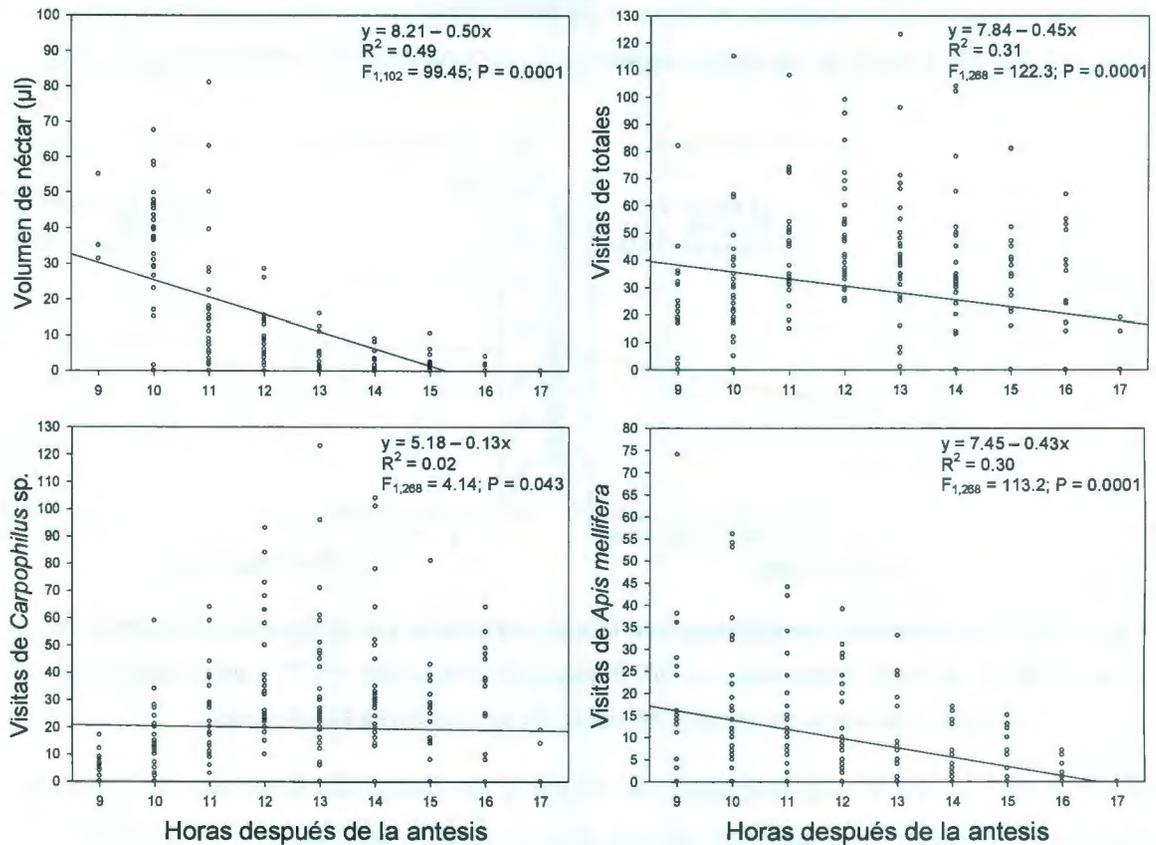


Figura 14. Comparación entre el volumen y visitantes florales de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. A: Disponibilidad de néctar (μl) a lo largo del día; B: Visitas totales a lo largo de día; C: Visitas florales de *Carpophilus* sp. a lo largo del día; D: Visitas florales de *Apis mellifera* a lo largo del día. Datos tomados de la primera temporada en la cual la colecta de néctar y el registro de polinizadores se realizaron en los mismos individuos y en los mismos días.

DISCUSIÓN

Morfología floral

Los resultados indican que la variabilidad de los caracteres florales de *O. stricta* ocurre tanto dentro como entre los individuos de la población estudiada. En términos de integración fenotípica, si bien, estos datos no están disponibles para *O. stricta*, el patrón

de relación multivariada de los caracteres florales nos da indicios de que posiblemente no hay una tendencia hacia la variación coordinada de los atributos florales, al no observarse agrupaciones de flores definidas por las características individuales (Sector I, II y III, Figura 7). Sin embargo, en el sector IV hay una agrupación de individuos cuyas mismas flores comparten características comunes mostrando cierto grado de integración morfológica (Figura 7). En estudios con *Viola cazortensis* (Herrera, 1990b, 1988), *Helleborus foetidus* (Herrera *et al.*, 2002) y nueve especies de la familia Rosaceae (Ordano *et al.*, 2008) se reportaron bajos niveles de integración floral a nivel inter-poblacional como resultado de la variabilidad significativa de los caracteres morfológicos entre los individuos.

Los coeficientes de correlación inferiores al 60% para la mayoría de los atributos florales de *O. stricta* puede ser un indicio de una posible variación independiente de los atributos dentro de los individuos de la población. Según investigaciones como las de Williams y Conner (2001), Conner y Sterling (1995) y Conner y Via (1993) se esperaría menor (co)varianza de los rasgos florales si éstos estuvieran determinados por presiones selectivas por parte de los polinizadores. En contraste, trabajos como los de Herrera y colaboradores (2002), Armsbruster y colaboradores (1999) y Herrera (1990b), no proveen evidencia de la influencia de los polinizadores en la covarianza fenotípica en especies con bajos niveles de integración floral. Los resultados de *O. stricta* presentan cierta similitud con la conclusión de los tres últimos autores mencionados, hacen falta estudios de determinen si la variabilidad intra e inter-individual encontrada en *O. stricta* está sujeta a selección por los visitantes florales.

Un aspecto importante de la morfología floral es su influencia sobre la reproducción de las plantas. La distancia anteras-estigma o hercogamia, obtuvo un elevado coeficiente de variación, derivado de que el 33% de las flores presentaron cero para dicha característica, es decir, no separación entre anteras y estigma en un tercio del total de flores medidas. Por otro lado, el hecho de que la altura media del estigma resultara mayor que la altura media de los estambres, nos da indicios de que algunas flores presentaron hercogamia de aproximadamente medio centímetro mientras que en algunas flores, la base del estigma estuvo al mismo nivel que las anteras y en otras por debajo. Similar a nuestros resultados, Grant y colaboradores (1979) documentaron que en las flores de *O. lindheimeri*, el estigma se localizó por arriba de los estambres durante el periodo de mayor floración,

Capítulo II

pero a finales de la temporada de floración los estambres y el estigma alcanzaron el mismo nivel.

Producción de néctar

Las flores de *O. stricta* producen cantidades y concentraciones similares a otros congéneres de las islas Galápagos aunque el patrón de disponibilidad difiere en el inicio de la producción (Grant y Grant, 1981). En *O. echios* y *O. helleri*, dos especies cuyo néctar es aprovechado por aves, la producción ocurre a una o dos primeras horas posterior a la antesis (Grant y Grant, 1981), por su parte, en *O. stricta*, generalmente el néctar está disponible desde la antesis, y por la cantidad de néctar, es razonable pensar que se acumule previamente a la apertura de la flor. Otras especies como *O. lindheimeri*, *O. pittieri* y *O. melanosperma* no producen néctar (Scogin, 1985; Grant *et al.*, 1979).

La concentración reportada para *O. stricta* contrasta con los valores de concentración óptima para los visitantes florales. Por ejemplo, para *Apis mellifera* la concentración óptima es del 60% (Roubik y Buchmann, 1984); para abejas solitarias del 16 al 50% (Baker, 1975), para *Camponotus* sp. 40% (Kim *et al.*, 2011), para colibríes entre el 13-30% (Baker, 1975). Sin embargo, esto no limita el hecho de que un visitante floral pueda consumir un néctar cuya concentración no se encuentre en el rango óptimo (Nicolson, 2007).

En un estudio sobre la ecología de la vegetación de la costa del sureste de Jamaica, Percival (1974), registró un mayor número y diversidad de visitantes en función de la concentración de néctar entre el 11-20% y el 21-30% de sacarosa. Estos rangos de concentración permitirían un espectro más amplio de visitantes (mariposas, colibríes, abejas solitarias, abejas sociales, avispas, hormigas, escarabajo y moscas) en comparación con flores cuya concentración de néctar fue menor y mayor al 10 y 30% respectivamente. Esto parece brindar una señal de que la concentración del néctar de *O. stricta*, que se encuentra entre el 22.8 y 28.3%, permite el consumo generalizado del néctar en un ambiente semiárido.

Dinámica de visitantes florales

La frecuencia de visita para el 2010 y 2011 estuvo encabezada por *A. mellifera* con diferencias significativas entre los dos años. Para el 2011, el número de visita de esta especie se redujo en un 80%. Posiblemente, esta diferencia en frecuencia pudiese haber sido influenciada por los cambios en la temperatura y precipitación en la zona de estudio. En los meses de marzo y abril del 2011 hubo un incremento de temperatura de 2.3 y 1.1°C respectivamente y una disminución de la precipitación en comparación con el 2010 (datos no publicados de la UMDI, 2012; Anexo 7). Un incremento de la temperatura puede modificar el patrón de forrajeo de las abejas, sustituyendo la colecta de néctar por la búsqueda de agua para la termorregulación de los nidos (Heinrich, 1993).

Asociado a la disminución de la frecuencia de visita de *A. mellifera* durante la primera temporada (2011), se aprecia un incremento de la frecuencia de visita de las abejas nativas (*Eulaema polychroma*, *Augochlora* sp., *Lassioglossum* sp., *Agapostemon* sp. y *Augochlorella* sp.), aunque siempre con valores inferiores respecto a *A. mellifera*. Posiblemente la baja riqueza de especies y frecuencia de visita de las abejas nativas fue el resultado de la competencia con *A. mellifera*, una especie introducida. Estudios como los de Shavit y colaboradores (2009) y Kato y colaboradores (1999), encontraron una reducción en la tasa de visita de abejas nativas por la presencia de abejas introducidas y mencionan que este desplazamiento puede acentuarse cuando los recursos disponibles son escasos. Otros estudios mencionan que cuando varias especies de abejas compiten por un recurso limitado, una especie es dominante sobre las otras provocando que las especies, generalmente las de menor tamaño, sean desplazadas disminuyendo su número o se vean forzadas a aprovechar otra clase de recursos (Biesmeijer *et al.*, 1999 y citas ahí). Esto concuerda con nuestros resultados, ya que *A. mellifera* es de mayor tamaño en comparación con el resto de las especies de abejas, con excepción de *E. polychroma*.

Además de las abejas, en el presente trabajo se registraron visitantes florales de diferentes taxa cuyo papel en la polinización es incierto como el caso del escarabajo del género *Carpophilus*. El hecho de que *O. stricta* presentara una elevada frecuencia de visita de *Carpophilus* sp. (Coleoptera: Nitidulidae) parece ser un fenómeno que se mantiene en otras especies de Opuntias. En 1979, Grant y Hurd, y Grant y Connell

Capítulo II

encontraron que *O. basilaris*, *O. nicholii*, *O. littoralis*, *O. lindheimeri*, *O. discata*, *O. chlorotica*, *O. compressa* y *O. edwardsii*, para el suroeste de Estados Unidos, son habitadas por dos especies de *Carpophilus* (*C. pallipenis* y *C. floralis*), aunque aclaran que estos escarabajos también fueron observados en flores de otras plantas pertenecientes a distintos grupos taxonómicos, por lo que no son visitantes exclusivos del género *Opuntia*. La presencia de *Carpophilus* también ha sido reportada para *O. imbricata* al sur del Colorado, E.E.U.U (McFarland *et al.*, 1989), *O. rastrera* en el norte de México (Mandujano *et al.*, 1996) y *O. quimilo* en Sudamérica (Nattero y Malerba, 2011).

El efecto de la visita de *Carpophilus* a las flores de *Opuntia* no es del todo claro. Sin embargo, una idea hipotética, derivada de las observaciones en campo y apoyado por Nattero y Malerba (2011) y Pimienta-Barrios y del Castillo (2002), consiste en que *Carpophilus* juega un papel indirecto en el proceso de polinización ya que en la llegada de estos coleópteros a las flores y en su marcha hacia el nectario, se van abriendo paso entre las anteras, provocando que éstas se agrupen al centro (por tigmotaxis) teniendo contacto con el estigma y propiciando la autopolinización en cierto grado. Posteriormente, cuando la densidad de escarabajos aumenta en concomitancia con su comportamiento de mordisquear los estambres y su constante movimiento, documentado por Grant y Hurd (1979), provoca el colapso de los estambres, dejando a las anteras separadas del estigma, reduciendo ahora el contacto anteras-estigma por tigmotaxis y propiciando en cierta medida el uso del estigma como plataforma de aterrizaje para otros organismos como las abejas. En estudios realizados con *Impatiens capensis* (Zimmerman y Cook, 1985), la presencia de este tipo de organismos en las flores disminuye el tiempo de permanencia de los polinizadores en una misma flor propiciando la polinización cruzada, fenómeno que pudiera ocurrir en la interacción *Opuntia-Carpophilus*.

En el caso de las hormigas, nueve especies han sido reportadas por Oliveira y colaboradores (1999) asociadas a los nectarios extraflorales de *O. stricta* en las costas de La Mancha, Veracruz, de las cuales tres son del género *Camponotus*. Este género también se ha asociado a la extracción de néctar en flores de cactáceas de antesis nocturna como *Neoraimondia arequipensis* (Novoa *et al.*, 2005). En el caso de los colibríes, éstos fueron encontrados como visitantes y posibles polinizadores de otros congéneres como *Opuntia spinosissima*, *O. rubecens* (Negrón-Ortiz, 1998), *O. máxima* y *O. tomentosa* (Grant y Hurd, 1979).

Algunos estudios señalan que los visitantes florales, en especial las abejas responden fuertemente a la densidad floral o al tamaño de las flores (Makino *et al.*, 2007; Grindeland *et al.*, 2005; Mitchell, 1994). En *O. stricta*, la densidad floral correspondiente al 2010 presentó una relación positiva con la frecuencia de visita que contrasta con los resultados del 2011. Varios factores como las condiciones microclimáticas, la calidad y disponibilidad de la recompensa, la distancia entre individuos, entre otros (Torres-Díaz *et al.*, 2007; Paini, 2004) pueden afectar la tasa de visita a las flores por lo que los datos proporcionados por este estudio no son concluyentes, sin embargo, es importante notar que el número de flores por individuo presentó menor variabilidad en el 2011 (rango: 9-18) que en el 2010 (rango: 8 a 33 flores) lo que posiblemente haya interfiriendo en la capacidad de los visitantes florales de distinguir entre individuos con base a la su densidad floral (Anexo 6).

Las comparaciones entre los cambios del volumen de néctar y el comportamiento de los visitantes florales en relación al tiempo proveen las siguientes evidencias circunstanciales:

1) La coincidencia del patrón de visita de *A. mellifera* y la disponibilidad de néctar en relación al tiempo nos da indicios de una posible explotación de néctar y tasas de visitas correlacionadas. Sin embargo, esta información debe ser tratada con cautela por los siguientes puntos: 1a) Aunque la cantidad de néctar que pueden consumir los diferentes visitantes no está disponible, los volúmenes de néctar producidos por hora no son suficientes para justificar la cantidad de visitantes que llegan en el transcurso de un día y en un momento dado; 1b) El patrón de *A. mellifera* posiblemente sea la respuesta al aumento gradual de la temperatura diaria y la incidencia de luz a lo largo del día (Kleinert-Giovannini e Imperatriz-Fonseca, 1986); 1c) El aumento de la abundancia de *Carpophilus* en una flor en relación al tiempo, puede considerarse como un factor que influyó en la frecuencia de visita de *A. mellifera*; y 1d) El patrón de *A. mellifera* posiblemente responde con mayor intensidad a la disminución de la disponibilidad del polen (dato no disponible).

2) La no coincidencia del patrón de visita de *Carpophilus* sp. con la tasa de producción de néctar nos lleva a suponer que esta especie de escarabajo aprovecha las flores de distinta manera que el resto de los polinizadores. Grant y Connell (1979), documentaron (con base en observaciones de *O. compressa* realizadas por Connell en 1956) que las

Capítulo II

flores de *Opuntia* representan para *Carpophilus* spp. sitios de reproducción y depósito de huevos, cuyas larvas se alimentan de las partes florales senescentes.

BIBLIOGRAFÍA

- Armbruster, W.S., V.S. Di Stilio, J.D. Tuxill, T. Christopher F. y J.L. Velásquez R. (1999). Covariance and decoupling of floral and vegetative trait in nine neotropical plants: A re-evaluation of Berg's correlation-Pleidiades concept. *American Journal of Botany*, 86, 39-55.
- Armbruster, W.S. (1988). Multilevel comparative analysis of the morphology, function, and evolution of *Dalechampia* blossoms. *Ecology*, 69, 1746-1761.
- Baker, H.G. (1975). Sugar concentrations in nectars from hummingbirds flowers. *Biotropica*, 7, 37-41.
- Biesmeijer, J.C., J.A.P. Richter, M.A.J.P. Smeets y M.J. Sommeijer. (1999). Niche differentiation in nectar collecting stingless bees: The influence of morphology, floral choice and interference competition. *Ecological Entomology*, 24, 380-388.
- Cheverud, J.M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American zoologist*, 36, 44-50.
- Conner, J.K. y A. Sterling (1995) Testing hypothesis of functional relationships: A comparative survey of correlation patterns among floral traits in five insect-pollinated plants. *American Journal of Botany*, 82, 1399-1406.
- Conner, J.K. y S. Via (1993). Patterns of phenotypic and genetic correlations among morphological and life-history traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Evolution*, 47, 704-711.
- Eguiarte, L. E., V. Souza y X. Aguirre (2007). *Ecología molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 592 p.

- Eynard, C., y L. Galetto (1999). Estructura floral y variabilidad intraespecífica de *Geoffroea decorticans* (Fabaceae). *Darwiniana*, 37, 219-228.
- Galetto, L., A. Fioni y A. Calviño (2002). Éxito reproductivo y calidad de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana*, 40, 25-32.
- Galetto, L. y G. Bernardello (2004). Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* Species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of Botany*, 94, 269-280.
- Grant, V. y K.A. Grant (1979). Pollination of *Opuntia basilaris* y *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution*, 132, 321-325.
- Grant, V. y K.A. Grant. (1981). Exploitation of *Opuntia* cactus by bird on the Galápagos. *Oecologia*, 49, 179-187.
- Grant, V. y P.D. Hurd (1979). Pollination of the southwestern Opuntias. *Plant Systematics and Evolution*, 133, 15-28.
- Grant, V. y W.A. Connell (1979). The association between *Carpophilus beteles* and cactus flowers. *Plants Systematics and Evolution*, 133, 99-102.
- Grant, V., K.A. Grant y P.D. Hurd (1979). Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution*, 132, 313-320.
- Grindeland, J.M., N. Sletvold y R.A. Ims (2005). Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, 19, 383-390.
- Heinrich, B. (1993). *The host-blooded insect. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Harvard University Press, Cambridge. 583 p.
- Herrera, C.M. (1988). Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. I. Variabilidad de caracteres florales. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 45, 233-246.

Capítulo II

- Herrera, C.M. (1990a). The adaptedness of the floral phenotypic in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 2. Patterns of variation among disjunct populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40, 275-291.
- Herrera, C.M. (1990b). The adaptedness of the floral phenotypic in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 2. Reproductive correlates of floral variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40, 263-274.
- Herrera, C.M., X. Cerdá, M.B. García, J. Guitián, M. Medrano, P.J. Rey y A.M. Sánchez-Lafuente (2002). Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 108-121.
- Howell, S. y S. Webb (2007). *A guide to the birds of México and northern Central America*. Oxford University Press, Oxford. 851 p.
- Kato, M., A. Shibata y T. Yasui (1999). Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Research on Population Ecology*, 41, 217-238.
- Keams, C.A. y D.W. Inouye (1993). *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado. 583 p.
- Kim, W., T. Gilet y J.M.W. Bush (2011). Optimal concentrations in néctar feeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 16618-16621.
- Kleinert-Giovannini, A. y V.L. Imperatriz-Fonseca (1986). Flight activity and responses to climatic conditions of two subspecies of *Melipona marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponinae). *Journal of Apicultural Research*, 25, 3-8.
- Kovach, W.L. (1995). *MUSP-A Multivariate statistical package for IBM-PCs. Ver. 3.1b*. Kovach Computing Services. Pentraeth, United Kindom.
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup y R. D. Wolfinger (1996). *SAS system for mixed models*. Cary, NC. SAS Institute Inc.

- Mandujano, M.C., C. Montana y L.E. Eguiarte (1996). Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany*, 83, 63-70.
- Makino, T.T., K. Ohashi y S. Sakai (2007). How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumblebee revisitation to a plant? *Functional Ecology*, 21, 87-95.
- McFarland, J.D., P.G. Kevan y M.A. Lane (1989). Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany*, 67, 24-28.
- Mitchell, R.J. (1994). Effects of floral traits, pollinator visitation and plant size on *Ipomopsis aggregata* fruit production. *American Naturalist*, 143, 870-889.
- Nattero, J., y R. Malerba (2011). Biología de especies australes: *Opuntia quimilo* K. Schum. *Kurtziana*, 36, 79-87.
- Negrón-Ortiz, V. (1998). Reproductive biology of rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae) in the Florida keys: why is seed set vary low? *Sexual Plant Reproduction*, 11, 208-212.
- Nicolson, S.W. (2007). Nectar consumers. en: *Nectaries and nectar*, Nicolson, S. W., M. Nepi y E. Pacini (eds). Springer. Netherlands. pp. 289-341.
- Novoa, S., I. Redolfi y A. Ceroni (2005). Patrón de actividad diario de la hormiga *Camponotus sp.* en los botones florales del cactus *Neoraimondia arequipensis* subsp *roseiflora* (Werdermann y Backeberg) Ostolaza. *Ecología Aplicada*, 4, 77-81.
- Oliveira, P.S., V. Rico-Gray, C. Díaz-Castelazo y C. Castillo-Guevara (1999). Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology*, 13, 623-631.
- Ordano, M., J. Fornoni, K. Boege y C.A. Domínguez (2008). The adaptative value of phenotypic floral integration. *New Phytologist*, 179, 1183-1192.

Capítulo II

- Paini, D. (2004). The impact of the european honey bee (*Apis mellifera*) on Australian native bees. Tesis de Doctorado. Faculty of Natural and Agricultural Sciences. University of Wenster Australia. Australia. 110 p.
- Percival, M. (1974). Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. *Biotropica*, 6, 104-129.
- Pimienta-Barrios, E. y R. F. del Castillo (2002). Reproductive biology. en: *Cacti: Biology and uses*, Nobel, P.S. (ed). University of California Press, United States of America. pp. 75-90.
- Ramírez, N., J.M. Nassar, L. Valera, V. Garay, H. Briceño, M. Quijada, Y.A. Moret y G. Montilla (2010). Variación morfométrica floral en *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alvernsen (Bombacaceae). *Acta Botánica Venezuelica*, 33, 83-102.
- Roubik, D.W. y S.L. Buchmann (1984). Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of néctar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia*, 61, 1-10.
- Sakai, S., M. Kato y T. Inoue (1999). Three pollination guilds and variation in floral characteristics of bornean gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany*, 86, 646-658.
- Scogin, R. (1985). Nectar constituents of the Cactaceae. *The Southwestern Naturalist*, 30, 77-82.
- Shavit, O., A. Dafni y G. Ne'eman (2009). Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the mediterranean región of Israel – Implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences*, 57, 171-183.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf (2006). *Introducción a la bioestadística*. Reverté, S.A., México. 363 p.
- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie (1985). *Bioestadística: Principios y procedimientos*. McGraw-Hill, Colombia. 622 p.

Stewart, J. (2008). *Cálculo de una variable. Trascendentes tempranas*. Thomson, México. 639 p.

Torres-Díaz, C., L.A. Cavieres C. Muñoz-Ramírez y M.T.K. Arroyo (2007). Consecuencias de las variaciones microclimáticas sobre la visita de insectos polinizadores en dos especies de *Chaetanthera* (Asteraceae) en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80, 455-468.

UMDI 2012. Estación meteorológica de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Sisal. Datos climáticos. [Online] (Actualizado febrero 2012) Disponible en: <http://www.wunderground.com/weatherstation/WXDailyHistory.asp?ID=IYUCATAN5&graphspa>. [Acceso Febrero 2012].

Villarreal, H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A. M. Umaña (2006). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia. 235 p.

Williams, J.L. y J.K. Conner (2001). Sources of phenotypic variation in floral traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 88, 1577-1581.

Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice-Hall, New Jersey. 944 p.

Zimmerman, M. y S. Cook (1985). Pollinator foraging experimental néctar-robbing and plant fitness in *Impatiens capensis*. *American Midland Naturalist*, 113, 84-91.

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS PRESENTES EN *OPUNTIA STRICTA* (HAW.) HAW.

INTRODUCCIÓN

La reproducción es un proceso biológico esencial para la dinámica de las poblaciones y supervivencia y permanencia de las especies. Toda característica o proceso, ya sean intrínsecos o extrínsecos involucrados en la reproducción de las plantas puede considerarse como una estrategia reproductiva y como tal, incluye un sistema complejo de componentes morfológicos, fisiológicos, genéticos, ambientales, entre otros (Bawa y Beach 1981).

Para la mayoría de las angiospermas, la producción de frutos y semillas depende de la eficiencia con que los animales transportan el polen de una flor a otra o de un individuo a otro. En este sentido, la polinización es un proceso clave en la reproducción de las plantas (Barrett y Harder, 1996).

Existen mecanismos previos y posteriores a la polinización que tienen consecuencias directas en la forma de apareamiento. Las flores hermafroditas encontradas en la mayoría de las angiospermas aumentan la probabilidad de autopolinizarse al presentar ambos sexos en una misma flor (Barrett, 2010). Este fenómeno puede llevar problemas en las poblaciones con tasas de autofecundación elevadas si los costes derivados de la depresión endogámica son intensos (Richards, 1997).

Mecanismos como la hercogamia y la dicogamia pretenden evitar la autofecundación en flores hermafroditas de especies autocompatibles. Otros mecanismos involucran procesos de reconocimiento fisiológico en la superficie del estigma que inhiben la germinación del polen cuando es de la misma flor. En flores hermafroditas autocompatibles la descendencia puede ser una mezcla de semillas producto de la polinización cruzada y de la autopolinización (Abarca-García y López-Villalobos, 2007).

El estudio de las estrategias reproductivas es importante para el entendimiento de las interacciones ecológicas y el flujo genético dentro de las poblaciones (Nassar *et al.*, 2007; Galetto *et al.*, 2002). El presente capítulo tiene como objetivo determinar el sistema reproductivo de *O. stricta* mediante el cálculo del índice de éxito reproductivo relativo

estimado a partir del número de frutos y semillas resultados de la aplicación de pruebas de polinización.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistemas reproductivos

La evaluación de los sistemas reproductivos de *O. stricta* se llevó a cabo mediante cruces controlados (pruebas de polinización) realizados para la primera temporada de mayo a abril del 2010, y en los meses de marzo a mayo del 2011 para la segunda temporada. Para ello, se seleccionaron y enumeraron 30 y 21 individuos de la población para la primera y segunda temporada respectivamente.

En el caso de la primera temporada, para cada individuo se seleccionaron cuatro botones florales. La selección y manipulación de los botones estuvo sujeta a las siguientes condiciones: 1) A la disponibilidad de botones el día de la colecta, es decir, que la selección no fue de manera sincrónica ni previa; y 2) A la accesibilidad de las flores en cada individuo, seleccionando así a las flores que estuvieran en los cladodios del borde del individuo, descartando flores inaccesibles por ubicarse en los cladodios fuera de alcance.

Previamente a la antesis, por individuo, 3 botones fueron aislados con las redes de exclusión según la metodología mencionada en el Capítulo I, Apartado Estrategia Experimental: Exclusión Floral (Pág. 21). El botón restante solo fue rotulado y marcado con cinta de plástico. Las redes se retiraron al tercer día, cuando los segmentos del perianto se marchitaron.

Para la primera temporada se aplicaron tres pruebas de polinización (tratamientos) y un control a las cuatro flores seleccionadas de un individuo (una flor por prueba por tres pruebas más una flor del control). Como la aplicación de las pruebas de polinización estuvo sujeta a las condiciones particulares del día de colecta (posición de la flor dentro del individuo para su manipulación y la dehiscencia anticipada de las anteras de algunas flores), a cada individuo se le asignó un expediente en el cual se registraban las pruebas efectuadas y la fecha de aplicación hasta concluir con el número designado de flores a tratar.

En el caso de la segunda temporada, para cada individuo se eligieron 15 botones florales. La selección y manipulación de los botones estuvo sujeta a las mismas condiciones de la primera temporada.

Previamente a la antesis, por individuo, 12 botones fueron aislados con las redes de exclusión según la metodología mencionada en el Capítulo I, Apartado Estrategia Experimental: Exclusión Floral (Pág. 21). Las redes se retiraron al tercer día, cuando los segmentos del perianto se marchitaron.

Se aplicaron cuatro pruebas de polinización (tratamientos) y un control a las 15 flores seleccionadas de un individuo (tres flores por prueba por cuatro pruebas más tres flores del control). La aplicación de las pruebas de polinización estuvo sujeta a las condiciones particulares de las flores en el día de la aplicación (accesibilidad de la flor dentro del individuo para su manipulación y la dehiscencia anticipada de las anteras), por lo que a cada individuo se le asignó un expediente en el cual se registró la prueba efectuada y la fecha de aplicación hasta concluir con el número designado de flores a tratar.

La aplicación de los tratamientos se describe a continuación y se resumen en el Cuadro 6:

Polinización libre (PL): Cada flor seleccionada para la polinización libre no recibió tratamiento alguno, sólo se rotularon en la superficie del receptáculo con tinta indeleble y se señalaron con cintas de plástico.

Agamospermia⁵ (Ag): Cada flor previamente aislada, una vez abierta, se desembolsó parcialmente y utilizando un cono de exclusión estigmática⁶ (CEE), se encerró al estigma

⁵ Esta prueba se limita a evaluar la "agamospermia en ausencia total de polen", sin embargo, este fenómeno puede ocurrir por estímulo del tubo polínico que alcanza el óvulo sin fecundarlo (Spielman *et al.*, 2003). Por otro lado, Richards (1997) y Estrada-Luna y colaboradores (2002) señalan que puede ocurrir la producción de semillas de origen sexual y asexual en un mismo fruto después de la fertilización.

⁶ El Cono de Exclusión Estigmática consiste en un rectángulo de cartulina que se enrolla sobre sí mismo formando un cono, cuyo diámetro de la abertura más angosta puede ser graduado manualmente. Este cono además de separar al estigma de los estambres y reducir el depósito de polen, ayuda al proteger al estilo de las tijeras al momento de la emasculación y reducir el daño por la manipulación.

separándolo de los estambres (con las anteras cerradas) debido a que éstos son sensibles al tacto⁷ y al ser perturbados tienden a entrar en contacto con el estigma. Posteriormente, con unas tijeras de disección se cortaron desde la base todos los estambres (emasculación), y con ayuda de unas pinzas de punta curva, se retiraron de la flor. Estando el estigma protegido por el CEE, se lavaron con un chorro de agua (con ayuda de una piceta) los segmentos internos del perianto para retirar los estambres, anteras y granos de polen restantes. Después se retiró el CEE y con mucho cuidado se lavaron el estilo y el estigma (Chapman *et al.*, 2002). Después de asegurar que el estigma no estuviera contaminado con granos de polen, se cubrió por completo con una película de plástico adherente (a base de polietileno). Por último, cada flor se embolsó nuevamente.

Autopolinización espontánea (APE): La prueba de la autopolinización espontánea consistió en el asilamiento de flores sin manipulación adicional para la evaluación de la capacidad de autopolinización de las flores sin la influencia de factores externos tales como los polinizadores o visitantes florales. Es importante señalar que el término hace referencia a experimentos homólogos que en la literatura reciben nombres de autopolinización automática (Piña *et al.*, 2007), polinización automática (Escobedo, 2007), polinización espontánea (Ramírez, 2007; Nara y Webber, 2002), autopolinización no manipulada (Bustamente *et al.*, 2010), autogamia espontánea (Laporta, 2005) o autopolinización autónoma (Nassar *et al.*, 2007). Para esta prueba, los botones aislados previamente con las redes no recibieron manipulación alguna después de la exclusión. La autopolinización espontánea no se aplicó en la primera temporada por error de muestreo.

Autopolinización (AP): La autopolinización consistió en el transporte manual de los granos de polen de una flor a la superficie estigmática de la misma para evaluar la capacidad de autofecundación. Para ello, cada flor previamente aislada, se desembolsó parcialmente y con unas pinzas de punta curva, se tomó de la misma flor la cantidad necesaria de estambres con las anteras abiertas, las cuales se frotaron con suavidad

⁷ Este fenómeno es conocido como Tigmotaxis y es común en el género *Opuntia* (Schlindwein y Wittmann, 1997) y se puede presentar dos tipos según Reyes-Agüero *et al.*, 2006, que los estambres se muevan en dirección hacia el punto de contacto, o que se dirijan hacia el estilo independientemente de la ubicación del punto de contacto.

sobre toda la superficie estigmática hasta que ésta quedó saturada de polen. La polinización manual se realizó entre las 12:00 pm y 2:00 pm del día, cuando el estigma presentó una superficie húmeda, brillante y pegajosa al tacto, signo de probable receptividad. Se consideró esta señal ya que no se aplicaron pruebas para comprobar la receptividad estigmática. Una vez terminada la autopolinización, la flor se embolsó nuevamente.

Polinización cruzada (PC): La polinización cruzada consistió en el transporte manual de los granos de polen de una flor a la superficie estigmática de otra flor (ambas flores de individuo diferentes). Esta prueba se realizó en tres etapas:

1ª.- Recolecta de las flores vehículo: Se utilizó como vehículo de polen, a tres flores de individuos que se encontraron apartados al menos 100 metros de distancia de la población estudiada. A estas flores se les retiraron los gloquidios, los segmentos del perianto y el estilo, dejando sólo a los estambres y al receptáculo a manera de pincel. Posteriormente se depositaron en un recipiente de plástico para su transporte. Estas flores se usaron para aplicar polen a más de una flor hasta que su polen se agotara y cuando ocurría esto, se remplazaron con otras flores previamente cosechadas como repuesto.

2ª.- Preparación de las flores "blanco": Cada flor previamente aislada, una vez abierta se desembolsó parcialmente y utilizando un CEE se separó el estigma de los estambres. Después, con unas tijeras de disección se cortaron desde la base todos los estambres, y con ayuda de unas pinzas de punta curva, se retiraron de la flor. Estando el estigma protegido por el CEE, se lavaron con un chorro suave de agua (con ayuda de una piceta) los segmentos internos del perianto para quitar los estambres, anteras y granos de polen restantes. Después se retiró el CEE y con mucho cuidado se lavaron el estilo y el estigma (Chapman *et al.*, 2002). Posteriormente cada flor se volvió a embolsar hasta que el estigma fuera receptivo.

3ª.- Polinización cruzada: Cuando el estigma de las flores "blanco" presentó signos de aparente receptividad (superficie del estigma húmeda, pegajosa al tacto y brillante), cada flor se desembolsó nuevamente y se depositaron los granos de polen frotando con suavidad las anteras de las tres flores vehículo (una a la vez) contra la superficie

Capítulo III

estigmática de las flores "blanco" hasta que se saturarse. Después de la aplicación de la polinización cruzada, las flores se embolsaron de nuevo.

Cuadro 6. Particularidades de las pruebas de polinización aplicadas a flores de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. PL: Polinización libre; Ag: Agamospermia; APE: Autopolinización espontánea; AP: Autopolinización; PC: Polinización cruzada.

Prueba de polinización	Emasculación	Aislamiento del estigma	Exclusión con red	Polinización manual con	
				polen propio	polen ajeno
PL	x	x	x	x	x
Ag	✓	✓	✓	x	x
APE	x	x	✓	x	x
AP	x	x	✓	✓	x
PC	✓	x	✓	x	✓

x : No aplica.

Producción de frutos y semillas:

Para evaluar el efecto de las pruebas de polinización sobre la producción de semillas (número de semillas por fruto) en *O. stricta*, se llevó a cabo el seguimiento individual de la maduración de los frutos realizando inspecciones mensuales y observando su coloración. De esta manera se obtuvieron datos sobre el tiempo del desarrollo del fruto para cada prueba aplicada. Por otro lado, para evitar que los frutos fueran consumidos por los animales, el momento de colecta se determinó cuando éstos presentaron una coloración púrpura relativamente homogénea a la altura del ovario y una consistencia suave al presionarlo con los dedos.

Después de que los frutos fueron colectados, a cada uno se le extrajo el ovario maduro (la pulpa que contiene a las semillas) retirando las capas exteriores del receptáculo mediante cuatro cortes longitudinales superficiales. Para separar a las semillas de la pulpa, el ovario maduro se frotó contra la malla de un cedazo sumergido parcialmente en un contenedor de agua. Las semillas se lavaron hasta retirar la coloración púrpura, luego se secaron a temperatura ambiente al menos 24 horas. Una vez secas, se depositaron en bolsitas de celofán y se etiquetaron para su almacenamiento.

Posteriormente, se contaron las semillas potencialmente viables⁸ y las semillas abortadas⁹ para estimar el índice del éxito reproductivo relativo (IERR) de cada tratamiento de acuerdo a lo sugerido por Dafni (1992):

$$\text{IERR} = \left[\frac{\text{No. de frutos}}{\text{No. de flores tratadas}} \right] \times \left[\frac{\text{No. promedio de semillas obtenidos por fruto}}{\text{No. promedio de óvulos por flor}} \right]$$

Para determinar el sistema reproductivo de *O. stricta* se calcularon los siguientes índices a nivel de fruto y de semillas:

Índice Autogamia:

$$\frac{\text{No. Frutos/No. Flores}}{\text{No. Frutos/No. Flores}} \quad \text{Polinización automática} \quad \frac{\text{No. Semillas/No. Frutos}}{\text{No. Semillas/No. Frutos}}$$

Autopolinización

Los valores de este índice iguales a la unidad sugiere que la especie es autógama, valores entre cero y uno sugieren autogamia parcial, cuando el índice es igual a cero sugiere la existencia de mecanismos que evitan la autofecundación (Ruíz-Zapata y Arroyo, 1978).

Índice de autofertilidad:

$$\frac{\text{No. Frutos/No. Flores}}{\text{No. Frutos/No. Flores}} \quad \text{Polinización automática} \quad \frac{\text{No. Semillas/No. Frutos}}{\text{No. Semillas/No. Frutos}}$$

Polinización cruzada

Valores mayores o iguales a la unidad sugieren autocompatibilidad, autogamia y por lo tanto la no dependencia exclusiva de los polinizadores para la polinización, valores

⁸ Es importante señalar que el criterio de viabilidad fue morfológico, es decir, cuando presentaron un tamaño promedio, forma redonda, ligeramente aplanada, color café claro y sin deformaciones. Como la viabilidad no está determinada sólo por la morfología externa, ésta se consideró como potencial.

⁹ Las semillas abortadas fueron reconocidas al presentar un tamaño notablemente reducido, deformaciones y una coloración intensamente oscura, incluyendo a las semillas que no lograron finalizar su desarrollo.

Capítulo III

menores de uno muestran la tendencia a la dependencia de polinizadores (Lloyd y Schoen, 1992).

Índice de Autocompatibilidad:

$$\frac{\text{No. Frutos/No. Flores}}{\text{No. Frutos/No. Flores}} \quad \text{Autopolinización} \quad \frac{\text{No. Semillas /No. Frutos}}{\text{No. Semillas /No. Frutos}}$$

Polinización cruzada

Valores del índice de autocompatibilidad iguales a la unidad sugieren autocompatibilidad, valores entre uno y 0.2 sugieren autocompatibilidad incompleta y la autoincompatibilidad está dada por los valores inferiores a 0.2 (Ruíz-Zapata y Arroyo, 1978).

Análisis estadísticos

Frutos: Se realizó un análisis de Chi-cuadrada (χ^2) para determinar si la proporción de frutos maduros obtenidos en la primera temporada difiere entre la proporción de frutos de la segunda temporada.

Para determinar diferencias significativas entre el número de frutos obtenidos por prueba de polinización se realizó un análisis de varianza empleando pruebas de comparaciones múltiples mediante el Modelo Lineal Generalizado Mixto a través del procedimiento GLIMMIX considerando la distribución binomial de los datos, la función de enlace logit y la estimación de máxima verosimilitud (probabilidad de que un fruto llegara a la maduración o fuera abortado según la prueba aplicada).

Del mismo modo, para la variabilidad en el tiempo de maduración de los frutos obtenidos por el efecto de la prueba de polinización aplicada, se realizaron un análisis de varianza empleando comparaciones múltiples mediante el Modelo Lineal Generaliza Mixto a través del procedimiento GLIMMIX considerando la distribución Poisson de los datos, la función de enlace log y la estimación de máxima verosimilitud (número de días necesarios para alcanzar la maduración de los frutos para cada prueba).

Semillas: Para determinar las diferencias significativas entre el número de semillas potencialmente viables obtenidas por prueba de polinización, y las diferencias significativas entre el número de semillas abortadas por prueba, se realizaron análisis de varianza empleando pruebas de comparaciones múltiples mediante el Modelo Lineal

Generalizado Mixto a través del procedimiento GLIMMIX considerando la distribución Poisson de los datos, la función de enlace log y la estimación de máxima verosimilitud.

Todos los análisis antes mencionados se realizaron en el paquete estadístico SAS (ver. 9.1.3. Institute Cary, USA)

RESULTADOS

Sistemas reproductivos

Maduración y aborto de frutos: En la primera temporada, de las 120 flores tratadas en las pruebas de polinización, se obtuvieron un total de 63 frutos maduros (porcentaje de cuajado = 52.5) mientras que 57 flores (47.5%) no llegaron a desarrollar fruto maduro (Cuadro 7). El aborto de los frutos ocurrió entre 7 y 292 días con una media de 79.5 días (d.e. = 104.5; n = 57). Los frutos maduros fueron colectados entre los 154 y 326 días después de la aplicación de las pruebas de polinización con una media de 253.5 días (d.e. = 55; n = 63).

En la segunda temporada, de las 315 flores tratadas, 203 (64.4%) produjeron frutos maduros y 166 (35.6%) fueron abortadas (Cuadro 7). El aborto de los frutos ocurrió entre 14 y 274 días con una media de 80 días (d.e. = 76.8; n = 166). Los frutos maduros fueron colectados entre los 161 y 332 días después de la aplicación de las pruebas de polinización con una media de 234.2 días (d.e. = 49.1; n = 199).

Producción de frutos por prueba de polinización: Para la primera temporada, el 80% de las flores obtenidas tras la polinización cruzada produjeron frutos maduros, siendo esta prueba la de mayor producción de frutos, seguida por la polinización libre con el 66.7% y la autopolinización con el 63.3%. El 100% de las flores a las que se les sometió al tratamiento de agamospermia no produjeron ningún fruto maduro (Cuadro 7).

Para la segunda temporada, la autopolinización manual presentó el mayor porcentaje de fructificación con el 88.9% en comparación con los valores obtenidos por la polinización cruzada (82.5%), la polinización libre (81%), la autopolinización espontánea (65.1%) y la agamospermia (4.8%) (Cuadro 7).

Capítulo III

Cuadro 7. Producción de frutos por temporada y por prueba de polinización en *Opuntia stricta* (Haw.) Haw.

Prueba de Polinización	2010 ^a			2011 ^b		
	Flores	Frutos maduros	Cuajado (%)	Flores	Frutos maduros	Cuajado (%)
Polinización libre	30	20	66.7	63	51	81.0
Agamospermia	30	0	0.0	63	3	4.8
Autopolinización espontánea [†]	-	-	-	63	41	65.1
Autopolinización	30	19	63.3	63	56	88.9
Polinización cruzada	30	24	80.0	63	52	82.5
Totales	120	63	52.5	315	203	64.4

[†] Prueba no aplicada en la primera temporada; ^a Primera temporada, n = 30 plantas, para cada individuo una flor por prueba; ^b Segunda temporada, n = 21 plantas, para cada individuo, tres flores por prueba.

La proporción de frutos maduros en cada prueba de polinización (excluyendo a la autopolinización espontánea la cual no se pudo comparar por su ausencia en la primera temporada) resultaron similares para ambas temporadas con base al análisis de Chi-cuadrada ($\chi^2_{1,3} = 2.9$). Al no presentarse diferencias significativas entre la proporción de frutos por temporada, los datos se integraron en un sólo análisis (Cuadro 8).

El análisis de varianza determinó diferencias significativas entre las pruebas de polinización aplicadas en el número de frutos producidos ($F_{4,435} = 16.4$; $P < 0.0001$).

Cuadro 8. Integración de la producción y maduración de frutos por prueba de polinización en *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. d.e.: desviación estándar.

Prueba de Polinización	2010-2011			
	Flores	Frutos maduros	Fructificación (%)	Maduración* Días (d.e.)
Polinización libre PL	93	71	76.3	245.3 (58.9)
Agamospermia Ag	93	3	3.2	193.7 (33.2)
Autopolinización espontánea APE	63	41	65.1	242.5 (57.3)
Autopolinización AP	93	75	80.6	228.6 (43.2)
Polinización cruzada PC	93	76	81.7	236.1 (46.5)
Totales	435	267	61.4	

* Maduración en días promedio.

Las comparaciones múltiples entre cada tratamiento mostraron que el número de frutos para la prueba de agamosperma fue significativamente menor al resto de las pruebas (Cuadro 9). La autopolinización, polinización cruzada y polinización libre presentaron número similar de frutos no detectándose diferencias significativas. La autopolinización espontánea obtuvo menor número de frutos respecto a la autopolinización y a la polinización libre, sin embargo, no presentó diferencias significativas en relación a la polinización libre (Cuadro 9).

Cuadro 9. Comparación entre las pruebas de polinización respecto al número de frutos maduros en *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. PL: Polinización libre; Ag: Agamosperma; APE: Autopolinización espontánea; AP: Autopolinización; PC: Polinización cruzada; g.l: grados de libertad; t: valor t-Student; P: probabilidad.

Contraste de pruebas de polinización		Estimado	Error estándar	g.l.	t	P
PL	Ag	-4.5728	0.6356	430	-7.19	<0.0001
Ag	APE	-4.0237	0.6437	430	-6.25	<0.0001
APE	AP	0.8750	0.3766	430	0.00	0.0206
AP	PC	3.33E-16	0.3794	430	0.90	1.0000
PC	PL	0.3259	0.3627	430	0.90	0.3694
PL	AP	0.3259	0.3627	430	0.90	0.3694
Ag	PC	-4.8987	0.6453	430	-7.59	<0.0001
APE	PL	-0.5491	0.3597	430	-1.53	0.1276
AP	Ag	4.8987	0.6453	430	7.59	<0.0001
PC	APE	-0.8750	0.3766	430	-2.32	0.0206

El periodo de maduración de los frutos mostró diferencias significativas respecto a las pruebas de polinización ($F_{4,435} = 2511.07$; $P < 0.0001$), de tal modo que los frutos de la agamosperma tuvieron el periodo de maduración promedio más corto (media = 193.7 días; d.e. = 33.2), seguido de la autopolinización (media = 228.6; d.e. = 43.2), polinización cruzada (media = 236.1; d.e. = 46.5), autopolinización espontánea (media = 242.5; d.e. = 57.3), y polinización libre (media = 245.3; d.e. = 58.9) (cuadro 10).

Capítulo III

Cuadro 10. Comparación entre las pruebas de polinización respecto al tiempo de maduración de frutos en *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. PL: Polinización libre; Ag: Agamospermia; APE: Autopolinización espontánea; AP: Autopolinización; PC: Polinización cruzada; g.l: grados de libertad; t: valor t-Student; P: probabilidad.

Pruebas de polinización		Estimado	Error estándar	g.l.	t	P
PL	Ag	-1.7584	0.0183	430	-96.31	<0.0001
Ag	APE	-1.6187	0.0192	430	-84.44	<0.0001
APE	AP	0.0968	0.0116	430	8.35	<0.0001
AP	PC	-0.0202	0.0101	430	-2.01	0.0453
PC	PL	-0.0228	0.0100	430	-2.28	0.0228
PL	AP	-0.0430	0.0100	430	-4.29	<0.0001
Ag	PC	-1.7357	0.0183	430	-94.91	<0.0001
APE	PL	-0.1397	0.0115	430	-12.15	<0.0001
AP	Ag	1.7155	0.0183	430	93.66	<0.0001
PC	APE	-0.1170	0.0116	430	-10.13	<0.0001

Los valores significativos están resaltados en negritas.

Producción de semillas por prueba de polinización: Los frutos obtenidos tras autopolinización manual produjeron una media 105.3 semillas potencialmente viables (d.e. = 49.5; n = 76) seguido por la polinización cruzada (media = 81; d.e. = 40.8), polinización libre (media = 75; d.e. = 35.2), autopolinización espontánea (media = 63.8; d.e. = 44.2) y agamospermia (media = 21; d.e. = 24.8) (Cuadro 11).

Cuadro 11. Producción de semillas por prueba de polinización en *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. Se presenta el número de semillas media (\pm desviación estándar).

Prueba de Polinización	2010-2011			
	N° Flores	N° Frutos	Semillas	
			Viables	Abortadas
Polinización libre	93	71	75.0 (\pm 35.2)	10.9 (\pm 11.6)
Agamospermia	93	3	21.0 (\pm 24.8)	4.0 (\pm 6.9)
Autopolinización espontánea	63	41	63.8 (\pm 44.2)	5.5 (\pm 6.3)
Autopolinización	93	75	105.3 (\pm 49.5)	10.3 (\pm 9.5)
Polinización cruzada	93	76	81.0 (\pm 40.8)	8.4 (\pm 6.5)

El análisis de varianza indicó diferencias significativas entre las pruebas de polinización respecto al promedio de semillas potencialmente viables ($F_{4,435} = 638.11$; $P < 0.0001$). Comparaciones múltiples determinaron que todas las pruebas de polinización presentaron diferencias significativas entre sí (Cuadro 12).

Cuadro 12. Diferencias entre las pruebas de polinización respecto al número de semillas potencialmente viables en frutos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. PL: Polinización libre; Ag: Agamospermia; APE: Autopolinización espontánea; AP: Autopolinización; PC: Polinización cruzada; g.l: grados de libertad; t: valor t-Student; P: probabilidad.

Pruebas		Estimado	Error estándar	g.l.	t	P
PL	Ag	-4.4374	0.1267	430	-35.01	<0.0001
Ag	APE	-4.1161	0.1275	430	-32.28	<0.0001
APE	AP	0.7284	0.0225	430	32.35	<0.0001
AP	PC	0.2624	0.0170	430	15.48	<0.0001
PC	PL	0.1448	0.0187	430	7.74	<0.0001
PL	AP	0.4072	0.0177	430	23.03	<0.0001
Ag	PC	-4.5822	0.1266	430	-36.19	<0.0001
APE	PL	-0.3213	0.0239	430	-13.46	<0.0001
AP	Ag	4.8446	0.1265	430	38.30	<0.0001
PC	APE	-0.4661	0.0233	430	-19.97	<0.0001

Los valores significativos están resaltados en negritas.

Aborto de semillas por prueba de polinización: Los frutos a base de la polinización libre registraron el promedio más alto de semillas abortadas (media = 10.9; d.e. = 11.6; n = 71) seguido por la autopolinización (media = 10.3; d.e. = 9.5; n = 76), polinización cruzada (media = 8.4; d.e. = 6.5), autopolinización (media = 5.5; d.e. = 6.3) y agamospermia (media = 4; d.e. = 6.9) (Cuadro 11).

El análisis de varianza indicó diferencias significativas entre las pruebas de polinización para el promedio de semillas abortadas ($F_{4,435} = 85.52$; $P < 0.0001$). Comparaciones múltiples determinaron que todas las pruebas de polinización presentaron diferencias significativas en el número de semillas abortadas con excepción de la polinización libre y la autopolinización (Cuadro 13).

Cuadro 13. Diferencias entre las pruebas de polinización respecto al número de semillas abortadas en frutos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. PL: Polinización libre; Ag: Agamospermia; APE: Autopolinización espontánea; AP: Autopolinización; PC: Polinización cruzada; g.l: grados de libertad; t: valor t-Student; P = probabilidad.

Pruebas		Estimado	Error estándar	g.l.	t	P
PL	Ag	-4.1667	0.2914	430	-14.32	<0.0001
Ag	APE	-3.3162	0.2963	430	-11.19	<0.0001
APE	AP	0.8607	0.0758	430	11.36	<0.0001

Los valores no significativos están resaltados en negritas.

Capítulo III

Cuadro 13. (Continuación) Diferencias entre las pruebas de polinización respecto al número de semillas abortadas en frutos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. PL: Polinización libre; Ag: Agamospermia; APE: Autopolinización espontánea; AP: Autopolinización; PC: Polinización cruzada; g.l: grados de libertad; t: valor t-Student; P = probabilidad.

Pruebas		Estimado	Error estándar	g.l.	t	P
AP	PC	0.2020	0.0533	430	3.79	<0.0002
PC	PL	-0.1917	0.0535	430	-3.59	0.0004
PL	AP	0.0103	0.0507	430	0.20	0.8394
Ag	PC	-3.9750	0.2914	430	-13.64	<0.0001
APE	PL	-0.8505	0.0759	430	-11.21	<0.0001
AP	Ag	4.1769	0.2909	430	14.36	<0.0001
PC	APE	-0.6588	0.0777	430	-0.48	<0.0001

Los valores no significativos están resaltados en negritas.

Índice de éxito reproductivo relativo: Los resultados de la estimación del éxito reproductivo se presentan en el Cuadro 14. Se puede apreciar que la polinización libre (polinización en condiciones naturales) obtuvo un éxito reproductivo superior a la polinización cruzada e inferior a la autopolinización. Si bien la agamospermia fue detectada, ésta presentó el menor éxito reproductivo reflejado por el escaso número de frutos producidos y semillas viables, superada por la polinización espontánea. Las diferencias significativas encontradas a través de las comparaciones múltiples para el número de frutos y semillas (Cuadro 12) sustentan las diferencias del índice de éxito reproductivo relativo de *O. stricta* para cada pruebas de polinización.

Cuadro 14. Índice del éxito reproductivo relativo según pruebas de polinización en *Opuntia stricta* (Haw.) Haw.

Prueba de polinización	Índice del éxito reproductivo relativo
Agamospermia	0.003
Autopolinización espontánea	0.20
Autopolinización	0.36
Polinización cruzada	0.26
Polinización libre	0.31

Los cálculos de los índices de sugieren que *O. stricta* es una especie autocompatible, teniendo la capacidad de reproducirse por autogamia (Cuadro 15).

Cuadro 15. Estrategias reproductivas. Índices de autogamia, autofertilidad y autocompatibilidad de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw.

Índices	Nivel	
	Fruto	Semilla
Autogamia	0.81	1.11
Autofertilidad	0.80	1.46
Autocompatibilidad	0.99	1.32

DISCUSIÓN

Los resultados de los cruces controlados muestran que *O. stricta* es autocompatible y no necesita de vector de transporte de polen para reproducirse, dado que es capaz de producir descendencia por autogamia espontánea.

La escasa producción de frutos y semillas por agamospermia (en ausencia de polen) nos da indicios de que esta estrategia posiblemente ocurre pero no con frecuencia. Osborn y colaboradores (1986) aplicaron pruebas de polinización en *O. polyacantha* y *O. phaeacantha* en el sureste de Colorado, E.E.U.U. y reportaron que la agamospermia produjo frutos pero sin semilla, concluyendo que ambas especie no presentan dicha estrategia. Caso similar ocurre con *O. microdasys* (Piña *et al.*, 2007) y *O. rastreña* (Mandujano *et al.*, 1996), mientras que en *O. streptacantha* la prueba de agamospermia si produjeron frutos y semillas (Reyes-Agüero *et al.*, 2006 y citas ahí).

Reyes-Agüero y colaboradores (2006) mencionan que la agamospermia por poliembrionía es frecuente en poblaciones de *O. stricta*, pero este fenómeno precisa de la fecundación para que un embrión de origen asexual se desarrolle y cohabite con uno de origen sexual. Esto nos lleva a suponer que el conjunto de semillas producidas por cualquier prueba de polinización, podrían incluir semillas originadas por este fenómeno, cuya comprobación requiere la realización de pruebas de germinación. Es importante señalar que la información proporcionada por Reyes-Agüero y colaboradores (2006) se basó en estudios realizados en Sudáfrica, donde *O. stricta* es una planta invasora sujetas a condiciones ambientes diferentes a las áreas de distribución natural (Aguirre-Muñoz y Mendoza-Alfaro, 2009).

Capítulo III

Según Lloret y colaboradores (2005), las especies invasoras se caracterizan por presentar múltiples estrategias reproductivas como la propagación vegetativa y la capacidad de autofecundarse, además de tener polinizadores generalistas, atributos que posee *O. stricta*.

El número de frutos por autopolinización espontánea en comparación con la autopolinización, son evidencias indirectas del posible efecto de la hercogamia reportada en el capítulo I. En este sentido, *O. stricta* tiene la capacidad de aceptar su propio polen, pero esta capacidad depende por una parte de la cantidad de polen que entra en contacto con el estigma intrínsecamente (autopolinización espontánea) y por otra, de factores externos que faciliten la autopolinización como la estimulación del movimiento de las anteras por los visitantes florales o el transporte del polen directamente al estigma por los polinizadores. La proporción del número de frutos reportada en este estudio coincide con los resultados de Spears (1987) y Bartomeus y Vilà (2009) para *O. stricta*, en los cuales el número de frutos para la autopolinización espontánea fue inferior a lo obtenido por autopolinización.

La variabilidad en el periodo de maduración para cada prueba de polinización coincide con una generalidad planteada por Pimienta-Barrios y del Castillo (2002). Estos autores mencionan que la maduración de los frutos es asincrónica, incluso a nivel de cladodios y que esta variabilidad permitiría una disponibilidad gradual de frutos a los dispersores de semillas durante todo el año. En el caso de *O. stricta* el último fruto marcado se colectó un mes antes del comienzo del periodo de floración del 2012, pero aún había frutos inmaduros entre los individuos.

BIBLIOGRAFÍA

Abarca-García, C. A. y A. López-Villalobos (2007). La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: Una interpretación de su significado evolutivo, en: Ecología Molecular, Eguiarte, L. E., V. Souza y X. Aguirre (comps). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 183-214.

- Aguirre-Muñoz, A., R. Mendoza-Alfaro, H. Arredondo-Ponce Bernal, L. Arriaga-Cabrera, E. Campos-González, S. Contreras-Balderas, M. E. Gutiérrez, F. J. Espinosa-García, I. Fernández-Salas, L. Galaviz-Silva, F. J. García-de León, D. Lazcano-Villarreal, M. Martínez-Jiménez, M. E. Meave-del Castillo, R. A. Medellín, E. Naranjo-García, M. T. Olivera-Carrasco, M. Pérez-Sandi, G. Rodríguez-Almaraz, G. Salgado-Maldonado, A. Samaniego-Herrera, E. Suárez-Morales, H. Vibrans y J.A. Zertuche-González (2009). Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en: Capital natural de México. Dirzo R., R. González e I. J. March (comps). Estado de conservación y tendencias de cambio, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 277-318.
- Barrett, S.C.H. (2010). Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of The Royal Society B – Biological Sciences*, 365, 99-109.
- Barrett, S.C.H. y L.D. Harder (1996). Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 73-79.
- Bartomeus, I. y M. Vilà. (2009). Breeding system and pollen limitation in two supergeneralist alien plants invading Mediterranean shrublands. *Australian Journal of Botany*, 57, 109-115.
- Bawa, K.S. y J.H. Beach (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 254-274.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez (2010). Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): Effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*, 97, 2020-2030.
- Chapman, B., C. Mondragón, R. A. Bunch y A. H. Paterson (2002). Breeding and Biothecnology. en: *Cacti: Biology and uses*, Nobel, P. S. (ed). University of California Press. United States of America. pp. 255-271.
- Estrada-Luna, A.A., W. Huanca-Mamani, G- Acosta-García, G. León-Martínez, A. Becerra-Flora, R. Pérez-Ruíz y J.Ph. Vielle-Calzada (2002). Beyond promiscuity: From

Capítulo III

- sexuality to apomixis in flowering plants. *In Vitro Cellular and Developmental Biology Plant*, 38, 146-151.
- Dafni, A. (1992). *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford. p. 250.
- Galetto, L., A. Fioni y A. Calviño (2002). Éxito reproductivo y calidad de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana*, 40, 25-32.
- Laporta, C. (2005). Floral biology and reproductive system of enantiostylous *Senna corymbosa* (Caesalpinaceae). *Revista de Biología Tropical*, 53, 49-61.
- Lloret, F., F. Médail, G. Brundu, I. Camarda, E. Ritas, P. Lambdon y P.E. Hulme. (2005). Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, 93, 512-520.
- Lloyd, D.G. y D.J. Schoen (1992). Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153, 358-369.
- Mandujano, M.C., C. Montana y L.E. Eguiarte (1996). Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany*, 83, 63-70.
- Nara, A. K. y A. C. Webber (2002). Biología floral e polinização de *Aechmea beeriana* (bromeliaceae) em vegetação de baixio na amazônia central. *Acta Amazonica*, 32, 571-588.
- Nassar, J. M., N. Ramírez, M. Lampo, J.A. González, R. Casado y F. Nava (2007). Reproductive biology and mating system estimates of two andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany*, 99, 29-38.
- Osborn, M. M., P. G. Kevan y M. A. Lane (1988). Pollination biology of *Opuntia polyacantha* y *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*, 159, 85-94.

- Pimienta-Barrios, E. y R.F. del Castillo (2002). Reproductive biology. en: *Cacti: Biology and uses*, Nobel, P. S. (ed). University of California Press. United States of America. pp. 75-90.
- Piña, H.H., C. Montaña y M.C. Mandujano (2007). Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology*, 193, 305-313.
- Ramírez, N. (2007). Biología reproductiva de *Amasonia campestris* (Aubl.) Moldenke (Verbenaceae) en los llanos centrales de Venezuela. *Acta Botánica Venezolana*, 30, 385-414.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre y A. Valiente-Banuet (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*, 64, 549-585.
- Richards, A. J. (1997). *Plant breeding systems*. Chapman & Hall, United Kindom. 529 p.
- Ruíz-Zapata, T., y M.T.K. Arroyo (1978). Plant reproductive biology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230.
- Schindwein, C. y D. Wittmann (1997). Stamen movements in flower of *Opuntia* (Cactaceae) favor oligolectic pollinators. *Plant Systematics and Evolution*, 204, 179-193.
- Spears, E.E. (1987). Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology*, 75, 351-362.
- Spielman, M., R. Vinkenoog y R.J. Scott (2003). Genetic mechanisms of apomixis. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 358, 1095-1103.

DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

DISCUSIÓN GENERAL

La variación morfológica que presenta una especie está influenciada por diversos factores que van desde las diferencias genéticas entre los individuos que conforman a una población, sus limitaciones intrínsecas en el desarrollo, hasta los factores ambientales donde crecen (Armbruster y Schwaegeler, 1996). En esta investigación no se determinó el origen de dicha variación; sin embargo, considerando que los datos fueron tomados de una población que está sujeta relativamente a las mismas condiciones ambientales y que hay un importante componente de variación intra e inter-individual, podemos esperar que la variabilidad posiblemente está siendo influenciada por un significativo componente genético o por limitaciones intrínsecas de *O. stricta* dadas por los factores microclimáticos (disponibilidad de agua y nutrientes, radiación solar, exposición al viento, entre muchos otros factores) (Montenegro y Ginocchio, 1999).

Según Ordano y colaboradores (2008), en un estudio sobre el valor adaptativo en la integración floral de cuatro especies de la familia Rosaceae, una baja integración floral puede ser el resultado de una limitación en el grado de compatibilidad del fenotipo floral y los polinizadores por fluctuaciones temporales de los mismos polinizadores o por la influencia de otros agentes de selección como los herbívoros, ladrones de néctar o parásitos. Esta información apoyaría la variabilidad floral dentro y entre los individuos de la población de *O. stricta* por varias razones a la luz de los resultados: 1) *O. stricta* se distribuye en un ambiente catalogado como extremadamente dinámico (Moreno-Casasola, 2004), con condiciones ambientales cambiantes. 2) Las abejas, principal grupo de visitantes de *O. stricta*, son sensibles a los cambios de temperatura y precipitación. En este estudio se registraron frecuencias de visita significativamente diferentes entre las temporadas. 3) Además de las abejas, las flores de *O. stricta* fueron visitadas por varios tipos de animales cuya función en la polinización aún no es clara, considerándose como visitantes accidentales o ladrones de néctar por ejemplo, los escarabajos del género *Carpophilus*.

El inventario general para 36 especies de Opuntias está representado por 103 especies de himenópteros (incluye abejas y hormigas), 18 de coleópteros, dos de lepidópteros y

Capítulo IV

diez de aves (Reyes-Agüero *et al.*, 2006 y citas ahí). Entre las abejas encontradas en otras Opuntias y compartidos en esta investigación están *Apis mellifera* y los géneros *Ceratina*, *Augochlora*, *Lassioglossum*, *Augochlorella* y *Megachile*. Otros géneros como *Bombus*, *Diadasia*, *Halictus*, *Lithurge*, *Messodes*, *Perdita*, *Ashmediella*, *Cephalocolletes* y *Ptilothrix* (Nattero y Malerba, 2011; Mandujano *et al.*, 1996; Osborn *et al.*, 1988; Spears, 1987; García-Sánchez, 1984; Grant y Grant, 1979) no están distribuidos en el matorral de duna costera del noroeste de Yucatán con base a un estudio realizado en el 2009 por Reyes-Novelo y colaboradores. Por otro lado, la riqueza de especies de abejas en Yucatán es baja comparada con otras regiones de México (Reyes-Novelo *et al.*, 2009 y citas ahí), además que en ambientes con las condiciones que caracterizan al matorral de duna costera, la abundancia de abejas nativas es naturalmente baja, tanto en el número de especies como en el número de individuos por especie.

Reyes-Novelo y colaboradores (2009) reportaron para la reserva "El Palmar" treinta especies de abejas nativas, de las cuales los géneros con mayor riqueza fueron *Lassioglossum*, *Augochlora*, *Megachile* y *Ceratina* con siete, seis, cuatro y tres especies respectivamente. En el presente estudio, sólo obtuvo registró de una especie para cada uno de estos cuatro géneros, dando indicios de que *O. stricta* posiblemente tenga el potencial para recibir a un grupo más amplio de visitantes florales considerando las limitaciones geográficas en las que se basó el estudio.

Respecto al sistema reproductivo tratado en el Capítulo III, Bartomeus y Vilà (2009), en un estudio realizado en poblaciones de *O. stricta* distribuidas en el noreste de España, encontraron que la polinización cruzada produce similar número de semillas que la polinización libre, ambas superiores a la producción de semillas por autopolinización. Estos resultados contrastan con los obtenidos en la población de *O. stricta* de Sisal, en los cuales la producción de semillas potencialmente viables por fruto para la autopolinización fue superior al resto de las pruebas aplicadas.

Según Bianchi y colaboradores (2000), los niveles de autofertilización pueden variar entre poblaciones. En este sentido, las diferencias geográficas y por consiguiente las diferencias ambientales y ecológicas explicarían, al menos en parte, el contraste de los resultados del presente estudio comparado con los resultados de Bartomeus y Vilà (2009). Estos autores atribuyen el éxito de la polinización cruzada sobre la

autopolinización a la eficiencia de los polinizadores. En este sentido, el índice del éxito reproductivo relativo de la autopolinización obtenido para la población de *O. stricta* en Sisal, superior a los índices de la polinización cruzada y polinización libre sugiere que los polinizadores son menos eficientes que la autogamia; que los visitantes promueven la autopolinización por el efecto de la tigmotaxis; o que las condiciones ambientales (elevada temperatura, precipitación escasa, insolación, velocidad del viento, etc) y ecológicas (competencia, disponibilidad de recursos, abundancia de polinizadores, etc.) propician el éxito de la autogamia sobre otras estrategias reproductivas.

CONCLUSIONES

1) Los individuos de una población de *Opuntia stricta* que habitan la duna costera al noroeste del estado de Yucatán, México, en general, se caracterizaron por presentar rasgos florales con variación importante dentro de los individuos y entre individuos, por ejemplo:

La mayoría de los rasgos considerados de atracción de polinizadores y esenciales en la reproducción, presentaron variación importante a ambos niveles.

Características como el número de segmentos externos y granos de polen por antera, volumen del ovario y las dimensiones del nectario sólo variaron dentro de los individuos; en contraste, el número de segmentos internos de la flor sólo varió entre individuos.

2) La variabilidad del volumen de néctar y su concentración fue similar en las flores de un mismo individuo pero varió entre los individuos de la población.

El néctar en las flores de *O. stricta* probablemente se encuentra disponible desde la antesis.

La tasa de producción presentó su máximo una hora después de la antesis y disminuyó progresivamente hasta el cierre floral.

La concentración aumentó a lo largo del día.

3) El espectro de visitantes florales de *O. stricta* comprendió 18 especies pertenecientes a cuatro órdenes (Hymenoptera, Diptera, Coleptera y Apodiformes). La tasa de visita promedio (suma del número de visitas totales de cada individuo para cada intervalo de

Capítulo IV

tiempo dividida entre el número de individuos) varió entre las dos temporadas (primera temporada de abril a julio del 2010; segunda temporada de marzo a junio del 2011).

Las especies *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) y *Carpophilus* sp. (Coleoptera: Nitidulidae) fueron las dos especies que visitaron a las flores de *O. stricta* con mayor frecuencia en ambas temporadas (2010 y 2011).

A. mellifera presentó mayor actividad en las primeras tres horas después de la antesis. En contraste, *Carpophilus* sp. presentó mayor actividad cuatro horas después de la antesis.

El patrón de producción de néctar a lo largo del día coincidió con el patrón de visita de *Apis*.

El sistema de polinización de *O. stricta* puede considerarse como generalista por la cantidad y diversidad taxonómica de visitantes florales, asociado a la morfología floral que permite el fácil acceso a las recompensas de las flores.

4) En "El Palmar", la población de *O. stricta* se comportó como especie autógama y autocompatible. Puede producir frutos y semillas a partir de la autopolinización espontánea, autopolinización y polinización cruzada. La agamosperma en ausencia de polen ocurrió pero no pareció ser cuantitativamente importante para la reproducción en la población estudiada.

La autopolinización presentó mayor éxito reproductivo posiblemente causado por una baja eficiencia de los polinizadores; por el favorecimiento de la autogamia por los visitantes florales; por las características intrínsecas de las flores para autofecundarse; o por las condiciones ambientales propias de la zona costera que podrían causar baja abundancia de visitantes y polinizadores.

PERSPECTIVAS

Opuntia stricta al igual que otras especies del género, presentan la capacidad de reproducirse por propagación vegetativa (Apomixis). Este tipo de reproducción, ocasionalmente origina poblaciones integradas por individuos independientes pero idénticos genéticamente (clones), por ello debe considerarse la distancia entre individuos para garantizar la diversidad genética de las poblaciones. Las pruebas de paternidad

proveen una herramienta útil en este tipo de poblaciones para separar entre ramets y genets. Además servirían para generar información interesante sobre el flujo de genes, los sistemas de apareamiento, y el movimiento de polen por los polinizadores, entre otros nunca estudiados para esta especie.

Un estudio desde una perspectiva geográfica, comparando entre poblaciones a lo largo del gradiente de distribución, puede generar información sobre la respuesta del fenotipo en relación a las condiciones ambientales y presiones selectivas por parte de los polinizadores a las cuales están sujetas las distintas poblaciones.

Es importante conocer la diversidad floral que se traslapa con la floración de *O. stricta* para esclarecer el efecto que tiene este fenómeno en el aprovechamiento del recurso floral por parte de los polinizadores. A parte también sería interesante esclarecer el papel que juega *Carpophilus* sp. en la polinización, dado que debido a la constancia de la interacción con el género *Opuntia* y a la amplitud geográfica en la que ésta se produce cabría esperar que esta interacción fuese muy importante para el ciclo vital de las especies implicadas.

Por último, sería necesario completar este estudio de experimentos de polinización controlada con pruebas de germinación de semillas, supervivencia de plántulas y establecimiento de individuos hasta la edad adulta, para poder cuantificar los posibles efectos adversos derivados de la depresión endogámica.

BIBLIOGRAFÍA

- Armbruster, W.S. y K.E. Schwaegeler (1996). Causes of covariance of phenotypic among populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 9, 261-276.
- Bartomeus, I. y M. Vilà. (2009). Breeding system and pollen limitation in two supergeneralist alien plants invading Mediterranean shrublands. *Australian Journal of Botany*, 57, 109-115.
- Bianchi, M.B., M. Vilà y L. Santamaría. (2008). Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia*, 155, 761-770.

Capítulo IV

- García-Sánchez, R. (1984). Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia* spp. en San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 128 p.
- Grant, V. y K.A. Grant (1979). Pollination of *Opuntia basilaris* y *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution*, 132, 321-325.
- Mandujano, M.C., C. Montana y L.E. Eguiarte (1996). Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany*, 83, 63-70.
- Montenegro, G. y R. Ginocchio. (1999). La fenomorfología y su expresión a través del crecimiento modular en las plantas leñosas perennes. en: *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*, Orellana, R., J. A. Escamilla y A. Larqué-Saavedra (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. pp. 13-34.
- Moreno-Casasola, P. 2004. Playas y dunas del Golfo de México. Una visión de su situación actual. en: *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*, Caso, M., I. Pisanty y E. Escurra (comps). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología, Harte Research Institute for Gulf of México Studies. pp. 491-520. [Online] (Actualizado 15 febrero 2010) Disponible en: <http://www1.inecol.edu.mx/costasustentable/esp/publicaciones.htm> [Acceso 25 Mayo 2010].
- Nattero, J., y R. Malerba (2011). Biología de especies australes: *Opuntia quimilo* K. Schum. *Kurtziana*, 36, 79-87.
- Ordano, M., J. Fornoni, K. Boege y C.A. Domínguez (2008). The adaptative value of phenotypic floral integration. *New Phytologist*, 179, 1183-1192.
- Osborn, M. M., P. G. Kevan y M. A. Lane (1988). Pollination biology of *Opuntia polyacantha* y *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*, 159, 85-94.

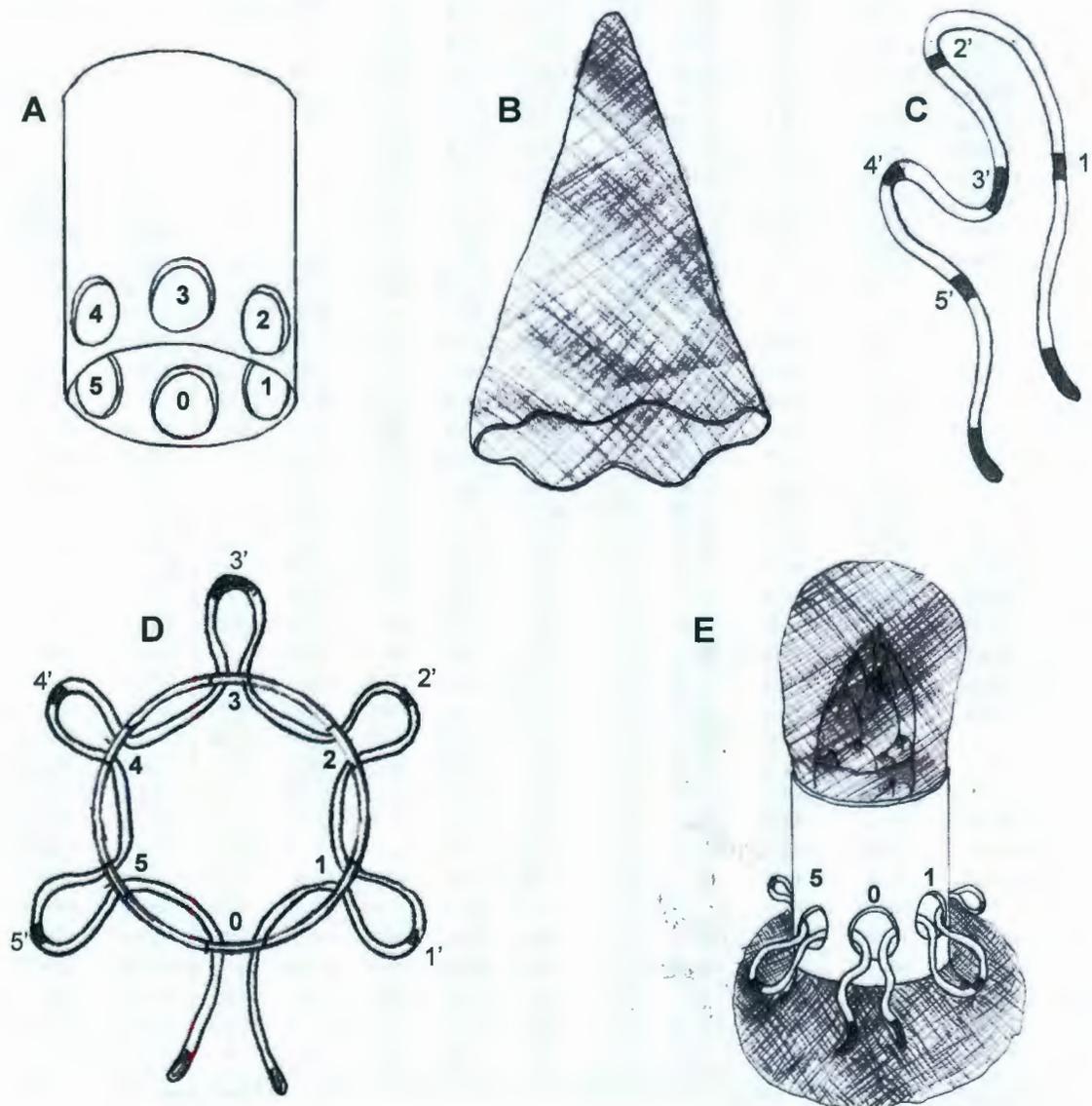
Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre y A. Valiente-Banuet (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*, 64, 549-585.

Reyes-Novelo, E., V. Meléndez R., H. Delfín G. y R. Ayala (2009). Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores del neotrópico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10, 1-13.

Spears, E.E. (1987). Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology*, 75, 351-362.

ANEXOS

ANEXO 1. Componentes del dispositivo de exclusión unifloral diseñado para la manipulación de las flores de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. A: tubo del dispositivo. Los orificios están enumerados del 0 al 5; B: red circular de exclusión; C: cordón con marcas enumeradas del 1' al 5'; D: vista vertical del dispositivo con el cordón. A cada marca del cordón (1' al 5') le corresponde un orificio del tubo de exclusión (1 al 5); E: dispositivo de exclusión unifloral con todos sus componentes antes del amarre final y encerrando parcialmente un botón de *O. stricta*.



ANEXOS

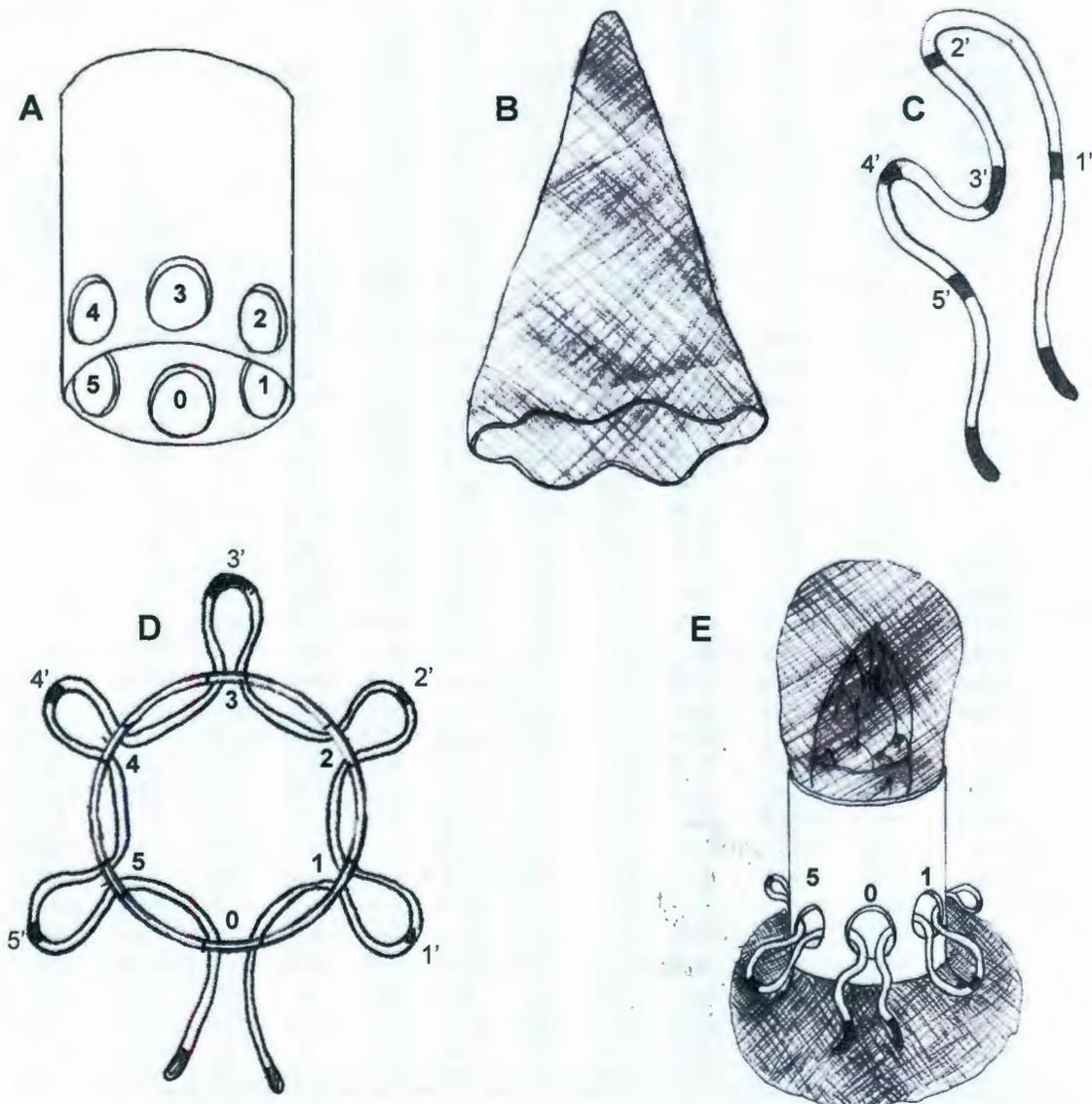
ANEXO 2. Valores promedio de los atributos florales para los 21 individuos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. Atributos florales: LT: longitud total; LR: longitud del receptáculo; AmR y AMR: ancho menor y mayor del receptáculo respectivamente; LC: longitud de la corola; DBC: diámetro de la base de la corola; DC: diámetro de la corola; K: número de segmentos externos; C: número de segmentos internos; An: número total de anteras; y GP-An: número de granos de polen por antera.

Individuo*		Atributos florales										
		LT	LR	AmR	AMR	LC	DBC	DC	K	C	An	GP-An
1	Media	92.7	61.8	20.4	25.2	30.9	31.1	40.7	9.4	11.0	364.4	520.1
	(± d.e.)	(±6.7)	(±6.8)	(±0.6)	(±2.2)	(±3.9)	(±2.6)	(±5.7)	(±0.9)	(±0.7)	(±31.4)	(±141.8)
2	Media	98.2	62.2	19.6	28.1	36.0	28.9	41.9	10.6	10.4	371.0	632.8
	(± d.e.)	(±7.0)	(±5.2)	(±2.1)	(±2.1)	(±3.1)	(±3.8)	(±4.1)	(±1.5)	(±0.5)	(±43.0)	(±106.8)
3	Media	98.8	59.7	20.8	27.4	39.1	26.4	46.0	10.8	12.4	400.6	581.0
	(± d.e.)	(±11.1)	(±9.7)	(±2.2)	(±2.5)	(±2.0)	(±1.2)	(±8.3)	(±0.8)	(±1.5)	(±58.2)	(±200.4)
4	Media	91.7	55.4	21.2	27.8	36.4	25.9	41.4	9.6	9.8	382.8	552.4
	(± d.e.)	(7.8)	(±4.9)	(±3.0)	(±3.2)	(±3.5)	(±1.8)	(±4.5)	(±2.3)	(±0.8)	(±22.1)	(±103.4)
5	Media	99.4	63.6	23.7	29.4	35.8	27.9	49.1	11.0	11.4	395.8	573.0
	(± d.e.)	(±5.2)	(±5.0)	(±3.5)	(±0.9)	(±2.9)	(±0.5)	(±4.5)	(±1.9)	(±1.1)	(±18.0)	(±81.0)
6	Media	94.1	55.6	23.9	29.4	38.5	27.7	48.4	11.0	10.2	355.2	639.7
	(± d.e.)	(±3.9)	(±5.0)	(±3.2)	(±1.3)	(±1.9)	(±0.4)	(±8.0)	(±1.2)	(±1.3)	(±24.7)	(±72.5)
7	Media	93.2	57.4	21.7	27.5	35.7	28.1	39.4	10.0	9.8	356.0	583.1
	(± d.e.)	(±7.5)	(±7.2)	(±2.1)	(±2.8)	(±1.9)	(±3.5)	(±5.9)	(±1.4)	(±1.8)	(±33.6)	(±103.4)
8	Media	89.1	54.4	19.7	26.1	34.7	24.7	41.9	10.0	10.2	340.2	461.6
	(± d.e.)	(±10.8)	(±5.6)	(±2.0)	(±4.2)	(±5.8)	(±2.8)	(±4.6)	(±1.4)	(±0.8)	(±62.2)	(±41.7)
9	Media	95.9	60.7	20.9	26.5	35.2	28.0	51.6	9.6	11.0	420.4	456.4
	(± d.e.)	(±5.1)	(±4.4)	(±3.7)	(±2.0)	(±1.4)	(±0.9)	(±8.9)	(±1.1)	(±1.6)	(±47.4)	(±59.7)
10	Media	74.6	48.1	17.6	19.5	26.5	20.6	36.2	8.0	8.4	268.6	379.0
	(± d.e.)	(±5.4)	(±4.9)	(±2.6)	(±4.3)	(±4.0)	(±2.8)	(±4.7)	(±1.6)	(±1.5)	(±59.0)	(±86.9)
11	Media	94.5	58.2	20.4	23.5	36.3	27.3	37.8	9.8	9.8	421.2	622.8
	(± d.e.)	(±12.7)	(±10.9)	(±1.8)	(±0.9)	(±2.1)	(±3.3)	(±6.2)	(±2.2)	(±1.5)	(±63.3)	(±56.2)
12	Media	99.9	62.2	22.0	26.1	37.7	27.5	37.2	9.8	12.0	363.2	662.8
	(± d.e.)	(±10.2)	(±9.7)	(±2.0)	(±1.8)	(±1.0)	(±2.4)	(±3.6)	(±1.3)	(±1.2)	(±26.4)	(±103.6)
13	Media	84.8	52.8	17.5	23.5	32.1	26.9	37.1	10.2	8.6	442.4	535.0
	(± d.e.)	(±10.7)	(±7.6)	(±1.8)	(±2.4)	(±5.1)	(±3.6)	(±6.9)	(±3.1)	(±1.7)	(±65.8)	(±96.2)
14	Media	88.1	52.3	21.3	26.2	35.8	24.9	35.0	9.6	11.4	364.0	504.3
	(± d.e.)	(±4.9)	(±4.3)	(±4.8)	(±3.9)	(±0.9)	(±1.0)	(±1.7)	(±1.8)	(±2.1)	(±25.6)	(±66.8)
15	Media	93.2	58.8	19.7	26.0	34.3	24.3	44.8	10.6	10.2	408.4	594.2
	(± d.e.)	(±3.6)	(±3.2)	(±2.9)	(±1.0)	(±2.3)	(±1.0)	(±3.2)	(±0.8)	(±1.5)	(±54.8)	(±56.3)
16	Media	93.2	58.8	19.7	26.0	34.3	24.3	44.8	10.6	10.2	408.4	604.6
	(± d.e.)	(±5.9)	(±5.4)	(±2.6)	(±1.5)	(±1.5)	(±1.6)	(±2.5)	(±1.5)	(±0.8)	(±33.5)	(±104.4)
17	Media	73.1	48.8	18.6	22.6	24.3	22.9	31.7	8.4	7.2	304.0	349.2
	(± d.e.)	(±6.2)	(±5.7)	(±1.7)	(±2.9)	(±1.8)	(±1.8)	(±1.8)	(±1.1)	(±0.8)	(±30.6)	(±45.3)
18	Media	69.7	46.7	20.1	21.4	23.0	20.7	38.5	9.0	7.6	308.8	381.1
	(± d.e.)	(±3.3)	(±2.8)	(±1.5)	(±1.3)	(±2.7)	(±1.1)	(±4.7)	(±1.0)	(±0.9)	(±4.4)	(±86.9)
19	Media	81.3	55.3	17.4	21.8	26.0	23.1	34.3	9.2	7.6	293.4	425.1
	(± d.e.)	(±8.3)	(±7.8)	(±1.8)	(±3.3)	(±2.3)	(±4.2)	(±8.3)	(±1.6)	(±1.8)	(±17.6)	(±70.8)
20	Media	82.8	53.0	19.9	23.3	29.8	24.7	36.8	8.4	8.0	293.8	447.1
	(± d.e.)	(±7.4)	(±5.3)	(±1.2)	(±2.0)	(±3.1)	(±1.9)	(±4.7)	(±1.5)	(±0.0)	(±10.6)	(±48.1)
21	Media	74.8	45.7	17.8	21.8	29.1	22.3	33.0	7.6	7.8	379.4	491.6
	(± d.e.)	(±4.8)	(±2.3)	(±2.6)	(±5.6)	(±2.8)	(±1.9)	(±4.3)	(±1.1)	(±0.8)	(±44.1)	(±80.9)

* n = 5 flores por individuo.

ANEXOS

ANEXO 1. Componentes del dispositivo de exclusión unifloral diseñado para la manipulación de las flores de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. A: tubo del dispositivo. Los orificios están enumerados del 0 al 5; B: red circular de exclusión; C: cordón con marcas enumeradas del 1' al 5'; D: vista vertical del dispositivo con el cordón. A cada marca del cordón (1' al 5') le corresponde un orificio del tubo de exclusión (1 a 5); E: dispositivo de exclusión unifloral con todos sus componentes antes del amarre final y encerrando parcialmente un botón de *O. stricta*.



ANEXOS

ANEXO 2. Valores promedio de los atributos florales para los 21 individuos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. Atributos florales: LT: longitud total; LR: longitud del receptáculo; AmR y AMR: ancho menor y mayor del receptáculo respectivamente; LC: longitud de la corola; DBC: diámetro de la base de la corola; DC: diámetro de la corola; K: número de segmentos externos; C: número de segmentos internos; An: número total de anteras; y GP-An: número de granos de polen por antera.

Individuo*	Atributos florales											
	LT	LR	AmR	AMR	LC	DBC	DC	K	C	An	GP-An	
1	Media	92.7	61.8	20.4	25.2	30.9	31.1	40.7	9.4	11.0	364.4	520.1
	(± d.e.)	(±6.7)	(±6.8)	(±0.6)	(±2.2)	(±3.9)	(±2.6)	(±5.7)	(±0.9)	(±0.7)	(±31.4)	(±141.8)
2	Media	98.2	62.2	19.6	28.1	36.0	28.9	41.9	10.6	10.4	371.0	632.8
	(± d.e.)	(±7.0)	(±5.2)	(±2.1)	(±2.1)	(±3.1)	(±3.8)	(±4.1)	(±1.5)	(±0.5)	(±43.0)	(±106.8)
3	Media	98.8	59.7	20.8	27.4	39.1	26.4	46.0	10.8	12.4	400.6	581.0
	(± d.e.)	(±11.1)	(±9.7)	(±2.2)	(±2.5)	(±2.0)	(±1.2)	(±8.3)	(±0.8)	(±1.5)	(±58.2)	(±200.4)
4	Media	91.7	55.4	21.2	27.8	36.4	25.9	41.4	9.6	9.8	382.8	552.4
	(± d.e.)	(7.8)	(±4.9)	(±3.0)	(±3.2)	(±3.5)	(±1.8)	(±4.5)	(±2.3)	(±0.8)	(±22.1)	(±103.4)
5	Media	99.4	63.6	23.7	29.4	35.8	27.9	49.1	11.0	11.4	395.8	573.0
	(± d.e.)	(±5.2)	(±5.0)	(±3.5)	(±0.9)	(±2.9)	(±0.5)	(±4.5)	(±1.9)	(±1.1)	(±18.0)	(±81.0)
6	Media	94.1	55.6	23.9	29.4	38.5	27.7	48.4	11.0	10.2	355.2	639.7
	(± d.e.)	(±3.9)	(±5.0)	(±3.2)	(±1.3)	(±1.9)	(±0.4)	(±8.0)	(±1.2)	(±1.3)	(±24.7)	(±72.5)
7	Media	93.2	57.4	21.7	27.5	35.7	28.1	39.4	10.0	9.8	356.0	583.1
	(± d.e.)	(±7.5)	(±7.2)	(±2.1)	(±2.8)	(±1.9)	(±3.5)	(±5.9)	(±1.4)	(±1.8)	(±33.6)	(±103.4)
8	Media	89.1	54.4	19.7	26.1	34.7	24.7	41.9	10.0	10.2	340.2	461.6
	(± d.e.)	(±10.8)	(±5.6)	(±2.0)	(±4.2)	(±5.8)	(±2.8)	(±4.6)	(±1.4)	(±0.8)	(±62.2)	(±41.7)
9	Media	95.9	60.7	20.9	26.5	35.2	28.0	51.6	9.6	11.0	420.4	456.4
	(± d.e.)	(±5.1)	(±4.4)	(±3.7)	(±2.0)	(±1.4)	(±0.9)	(±8.9)	(±1.1)	(±1.6)	(±47.4)	(±59.7)
10	Media	74.6	48.1	17.6	19.5	26.5	20.6	36.2	8.0	8.4	268.6	379.0
	(± d.e.)	(±5.4)	(±4.9)	(±2.6)	(±4.3)	(±4.0)	(±2.8)	(±4.7)	(±1.6)	(±1.5)	(±59.0)	(±86.9)
11	Media	94.5	58.2	20.4	23.5	36.3	27.3	37.8	9.8	9.8	421.2	622.8
	(± d.e.)	(±12.7)	(±10.9)	(±1.8)	(±0.9)	(±2.1)	(±3.3)	(±6.2)	(±2.2)	(±1.5)	(±63.3)	(±56.2)
12	Media	99.9	62.2	22.0	26.1	37.7	27.5	37.2	9.8	12.0	363.2	662.8
	(± d.e.)	(±10.2)	(±9.7)	(±2.0)	(±1.8)	(±1.0)	(±2.4)	(±3.6)	(±1.3)	(±1.2)	(±26.4)	(±103.6)
13	Media	84.8	52.8	17.5	23.5	32.1	26.9	37.1	10.2	8.6	442.4	535.0
	(± d.e.)	(±10.7)	(±7.6)	(±1.8)	(±2.4)	(±5.1)	(±3.6)	(±6.9)	(±3.1)	(±1.7)	(±65.8)	(±96.2)
14	Media	88.1	52.3	21.3	26.2	35.8	24.9	35.0	9.6	11.4	364.0	504.3
	(± d.e.)	(±4.9)	(±4.3)	(±4.8)	(±3.9)	(±0.9)	(±1.0)	(±1.7)	(±1.8)	(±2.1)	(±25.6)	(±66.8)
15	Media	93.2	58.8	19.7	26.0	34.3	24.3	44.8	10.6	10.2	408.4	594.2
	(± d.e.)	(±3.6)	(±3.2)	(±2.9)	(±1.0)	(±2.3)	(±1.0)	(±3.2)	(±0.8)	(±1.5)	(±54.8)	(±56.3)
16	Media	93.2	58.8	19.7	26.0	34.3	24.3	44.8	10.6	10.2	408.4	604.6
	(± d.e.)	(±5.9)	(±5.4)	(±2.6)	(±1.5)	(±1.5)	(±1.6)	(±2.5)	(±1.5)	(±0.8)	(±33.5)	(±104.4)
17	Media	73.1	48.8	18.6	22.6	24.3	22.9	31.7	8.4	7.2	304.0	349.2
	(± d.e.)	(±6.2)	(±5.7)	(±1.7)	(±2.9)	(±1.8)	(±1.8)	(±1.8)	(±1.1)	(±0.8)	(±30.6)	(±45.3)
18	Media	69.7	46.7	20.1	21.4	23.0	20.7	38.5	9.0	7.6	308.8	381.1
	(± d.e.)	(±3.3)	(±2.8)	(±1.5)	(±1.3)	(±2.7)	(±1.1)	(±4.7)	(±1.0)	(±0.9)	(±4.4)	(±86.9)
19	Media	81.3	55.3	17.4	21.8	26.0	23.1	34.3	9.2	7.6	293.4	425.1
	(± d.e.)	(±8.3)	(±7.8)	(±1.8)	(±3.3)	(±2.3)	(±4.2)	(±8.3)	(±1.6)	(±1.8)	(±17.6)	(±70.8)
20	Media	82.8	53.0	19.9	23.3	29.8	24.7	36.8	8.4	8.0	293.8	447.1
	(± d.e.)	(±7.4)	(±5.3)	(±1.2)	(±2.0)	(±3.1)	(±1.9)	(±4.7)	(±1.5)	(±0.0)	(±10.6)	(±48.1)
21	Media	74.8	45.7	17.8	21.8	29.1	22.3	33.0	7.6	7.8	379.4	491.6
	(± d.e.)	(±4.8)	(±2.3)	(±2.6)	(±5.6)	(±2.8)	(±1.9)	(±4.3)	(±1.1)	(±0.8)	(±44.1)	(±80.9)

* n = 5 lóres por individuo.

ANEXO 2. (Continuación). Valores promedio de los atributos florales para los 21 individuos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. Atributos florales: GP: granos de polen; An-S: distancia anteras-estigma; LSt: longitud del estilo; LS: longitud del estigma; Lo: número de líbulos estigmáticos; VolOv: volumen aproximado del ovario; PN: profundidad del nectario; LN: longitud del nectario; y DN: diámetro del nectario.

Individuo*	Atributos florales										
	GP	An/s	LSt	LS	Lo	Vol.Ov*	Ov	PN	LN	DN	
1	Media (± d.e.)	186912.9 (±44006.8)	3.1 (±2.3)	26.2 (±2.4)	5.9 (±0.5)	8.0 (±1.0)	296.3 (±157.8)	226.6 (±28.9)	19.8 (±2.9)	3.4 (±0.3)	5.7 (±0.6)
2	Media (± d.e.)	234023.6 (±39896.6)	2.4 (±1.4)	26.0 (±1.0)	6.1 (±1.4)	7.8 (±0.8)	156.0 (±135.7)	233.6 (±44.1)	20.2 (±2.5)	3.4 (±0.6)	4.7 (±0.5)
3	Media (± d.e.)	240788.4 (±116943)	1.2 (±1.2)	25.0 (±4.2)	6.2 (±1.1)	9.2 (±2.5)	340.3 (±201.6)	285.4 (±53.9)	20.8 (±4.1)	3.0 (±0.9)	6.2 (±1.8)
4	Media (± d.e.)	211893.1 (±45099.5)	1.6 (±1.6)	25.3 (±1.1)	6.4 (±0.4)	7.6 (±0.9)	123.3 (±87.8)	224.0 (±50.8)	22.4 (±3.9)	2.7 (±0.3)	5.1 (±1.3)
5	Media (± d.e.)	227443.3 (±39727.6)	1.4 (±1.4)	26.8 (±0.9)	7.2 (±1.0)	7.8 (±0.8)	248.2 (±292.4)	264.2 (±26.2)	22.6 (±2.8)	3.6 (±0.7)	6.8 (±1.0)
6	Media (± d.e.)	227603.3 (±33955.3)	1.3 (±0.8)	23.9 (±0.6)	6.7 (±0.8)	6.8 (±1.1)	182.6 (±135.1)	225.0 (±56.9)	21 (±3.9)	3.0 (±0.6)	5.7 (±1.3)
7	Media (± d.e.)	208155.4 (±43520.3)	2.9 (±1.7)	26.0 (±1.3)	6.3 (±0.6)	8.0 (±1.0)	187.4 (±76.0)	259.6 (±21.2)	20.5 (±2.4)	3.0 (±0.6)	6.6 (±0.6)
8	Media (± d.e.)	158966.4 (±41475.5)	1.8 (±1.7)	25.4 (±1.2)	6.2 (±0.9)	7.0 (±1.4)	159.7 (±161.6)	191.2 (±62.9)	20.6 (±2.1)	3.2 (±1.2)	5.1 (±2.1)
9	Media (± d.e.)	189970.8 (±13969.8)	2.7 (±0.9)	26.8 (±0.7)	6.0 (±0.9)	7.8 (±0.8)	247.4 (±145.6)	255.2 (±61.6)	21.1 (±0.7)	3.0 (±0.2)	5.7 (±0.7)
10	Media (± d.e.)	104013.1 (±42933.9)	1.6 (±1.3)	21.2 (±1.9)	5.9 (±1.0)	5.8 (±0.8)	128.7 (±61.5)	124.8 (±29.4)	17.7 (±1.1)	2.7 (±1.0)	4.7 (±1.1)
11	Media (± d.e.)	264320.0 (±58427.3)	2.5 (±1.0)	26.2 (±0.8)	5.6 (±0.4)	7.2 (±1.3)	258.3 (±68.4)	225.8 (±35.3)	20.6 (±1.3)	3.1 (±0.5)	5.8 (±1.4)
12	Media (± d.e.)	239935.0 (±34903.0)	2.2 (±1.6)	26.4 (±1.4)	6.8 (±1.0)	7.8 (±0.8)	278.3 (±111.8)	272.4 (±26.6)	20.8 (±1.2)	3.4 (±0.6)	6.2 (±0.9)
13	Media (± d.e.)	238084.0 (±60548.5)	1.7 (±1.7)	24.9 (±3.2)	5.3 (±0.9)	7.0 (±1.9)	248.4 (±74.6)	168.8 (±23.7)	20.8 (±1.1)	3.1 (±0.7)	6.3 (±0.5)
14	Media (± d.e.)	183894.5 (±30134.5)	1.5 (±1.4)	24.4 (±2.1)	6.6 (±1.2)	7.2 (±0.8)	215.0 (±118.4)	208.0 (±29.3)	20.7 (±3.9)	3.2 (±1.0)	6.1 (±0.7)
15	Media (± d.e.)	245636.1 (±41151.8)	3.9 (±1.1)	25.7 (±0.9)	6.6 (±0.8)	8.0 (±0.9)	277.2 (±257.5)	224.6 (±38.4)	18.8 (±0.8)	3.0 (±1.3)	5.7 (±1.2)
16	Media (± d.e.)	245572.1 (±39025.7)	3.9 (±1.0)	25.7 (±1.2)	6.6 (±0.6)	8.0 (±1.2)	140.6 (±56.9)	224.6 (±46.2)	18.8 (±0.9)	3.0 (±0.3)	5.7 (±0.6)
17	Media (± d.e.)	106125.0 (±16964.9)	1.7 (±0.4)	22.3 (±0.5)	4.9 (±0.5)	5.2 (±0.4)	101.2 (±50.7)	160.0 (±10.0)	17.7 (±0.3)	2.9 (±0.5)	5.1 (±0.3)
18	Media (± d.e.)	117600.2 (±26254.7)	0.4 (±1.0)	21.2 (±1.5)	4.6 (±0.4)	5.8 (±0.4)	141.2 (±32.7)	176.0 (±21.3)	18.3 (±1.2)	2.6 (±0.2)	4.9 (±0.4)
19	Media (± d.e.)	124724.2 (±22083.0)	0.2 (±0.4)	21.2 (±1.5)	5.4 (±0.7)	5.4 (±0.5)	99.1 (±71.3)	187.0 (±51.7)	18.8 (±1.0)	3.4 (±0.4)	5.0 (±1.7)
20	Media (± d.e.)	131565.6 (±16713.3)	0.0 (±0.0)	21.3 (±0.6)	5.6 (±0.7)	4.8 (±0.8)	133.0 (±56.2)	198.2 (±37.5)	18.0 (±1.5)	3.8 (±0.5)	5.1 (±1.0)
21	Media (± d.e.)	185420.2 (±30670.8)	0.0 (±0.0)	23.5 (±1.7)	5.8 (±1.0)	5.6 (±0.5)	167.6 (±76.5)	209.8 (±52.2)	21.4 (±4.0)	3.8 (±0.9)	5.5 (±0.8)

* n = 5 flores por individuo.

ANEXOS

ANEXO 3. Matriz de correlación de los atributos florales seleccionados de *Opuntia stricta* (Haw.)
Haw. basada en el coeficiente de de Pearson y el método UPGMA.

	LT	DC	C	An	GPA _n	LSt	Lo	VoIOV	Ov	PN
LT	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DC	0.50	1	-	-	-	-	-	-	-	-
C	0.56	0.38	1	-	-	-	-	-	-	-
An	0.56	0.34		1	-	-	-	-	-	-
GPA _n	0.63	0.27	0.42	0.45	1	-	-	-	-	-
LSt	0.65	0.29	0.49	0.59	0.42	1	-	-	-	-
Lo	0.58	0.35	0.62	0.48	0.37	0.33	1	-	-	-
VoIOV	0.43	0.23	0.41	0.37	0.32	0.32	0.47	1	-	-
Ov	0.62	0.31	0.52	0.43	0.49	0.20	0.54	0.53	1	-
PN	0.31	0.14	0.23	0.32	0.16	0.55	0.33	0.32	0.20	1
	LT	DC	C	An	GPA _n	LSt	Lo	VpIOV	Ov	PN

ANEXO 4. Volumen de néctar a lo largo del día de 30 individuos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. durante el 2010. Ind: individuo; d.e.: desviación estándar.

Fecha	Ind.	Volumen de Néctar (μ /h)*								Néctar total/flor (μ l)
		0**	1	2	3	4	5	6	7	
08/04/2010	1	29.2	28.7	9.7	4	3.4	0	0	0	74.9
09/04/2010	2	23.0	27.5	14.0	12.5	9	1	2	0	89.0
12/04/2010	3	0	50.0	13.0	0	0	10.5	4	0	77.5
12/04/2010	4	0	81.0	14.4	0	0	10.5	1.5	0	107.4
15/04/2010	5	160	1.5	2.5	26.0	16.0	1.5	4.5	0	212.0
15/04/2010	6	155.5	0	0	28.5	11.0	3	2.5	0	200.5
18/04/2010	7	40.0	0	9.0	5.5	0	1.5	0	0	56.0
18/04/2010	8	0	63.0	15.5	0	0	0	0	0	78.5
19/04/2010	9	67.5	22.5	1.5	0	0	0	0	0	91.5
19/04/2010	10	37.5	14.5	5.0	0	5.5	6	0	0	68.5
20/04/2010	11	0	39.5	6.0	0	0	0	0	0	45.5
20/04/2010	12	39.5	15.5	13.0	2.5	0	0	0	0	70.5
21/04/2010	13	55.0	37.0	18.0	8.5	1.5	0.6	1.3	0	121.9
21/04/2010	14	36.5	3.4	0	0	0	0	0	0	39.9
22/04/2010	15	58.5	11.0	8.9	0.6	8.1	0	0	0	87.0
23/04/2010	16	45.2	4.9	0	0	0	2.2	0	0	52.3
23/04/2010	17	42.0	7.1	0	0	0	0	0	0	49.1
24/04/2010	18	30.9	12.5	0	0	0	0	0	0	43.4
24/04/2010	19	31.3	16.9	5.7	0	0	0	0	0	53.9
25/04/2010	20	35.0	15	0	0	0	0	0	0	50.0
25/04/2010	21	32.5	12.6	0	0	0	0	0	0	45.1
26/04/2010	22	46.1	1.9	0	0	0	0	0	0	48.0
26/04/2010	23	28.9	8.0	0	4.8	0	0	0	0	41.6
27/04/2010	24	47.7	8.9	7.4	1.1	0	0	0	0	65.0
27/04/2010	25	57.5	1.7	3.6	0	0	0	0	0	62.7
28/04/2010	26	26.5	14.2	4.6	0	0	0	0	0	45.2
28/04/2010	27	36.7	17.3	0	0	0	0	0	0	54.0
29/04/2010	28	43.4	14.3	0	0	0	0	0	0	57.7
29/04/2010	29	46.8	17	2.3	0	0	0	0	0	66.0
30/04/2010	30	49.7	4.9	0	0	0	0	0	0	54.5
Promedio		43.4	18.4	5.1	3.1	1.8	1.2	0.5	0	73.62
d.e.		35.6	19.1	5.8	7.2	4.0	2.8	1.2	0	41.21

* Extracciones de néctar en intervalos de una hora desde la antesis hasta el cierre floral; **0: Antesis

ANEXOS

ANEXO 5. Concentración de néctar a lo largo del día de 30 individuos de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. durante el 2010. Ind: Individuo; d.e.: desviación estándar.

Fecha	Ind.	Concentración de Néctar (°Brix)*								Promedio individual
		0**	1	2	3	4	5	6	7	
08/04/2010	1	25.0	25.5	25.0	25.5	27.0	0	0	0	25.6
09/04/2010	2	22.5	24.5	24.5	25.5	26.0	26.5	26.0	0	25.1
12/04/2010	3	0	25.5	26.8	0	0	27.3	27.0	0	26.6
12/04/2010	4	0	27.3	26.5	0	0	28.0	28.0	0	27.4
15/04/2010	5	25.5	28.0	28.0	26.5	26.0	28.0	27.0	0	27.0
15/04/2010	6	25.0	0	0	28.5	29.0	29.5	29.5	0	28.3
18/04/2010	7	27.3	0	27.0	23.0	0	23.5	0	0	25.2
18/04/2010	8	0	28.0	28.0	0	0	0	0	0	28.0
19/04/2010	9	27.0	26.3	25.0	0	0	0	0	0	26.1
19/04/2010	10	27.0	26.0	27.0	0	28.5	29.0	0	0	27.5
20/04/2010	11	0	25.3	26.0	0	0	0	0	0	25.6
20/04/2010	12	26.5	25.5	27.0	24.5	0	0	0	0	25.9
21/04/2010	13	26.5	24.5	25.3	26.3	25.5	26.0	26.0	0	25.7
21/04/2010	14	25.3	21.0	0	0	0	0	0	0	23.1
22/04/2010	15	26.5	24.0	25.0	26.0	25.5	0	0	0	25.4
23/04/2010	16	25.3	23.0	0	0	0	25.5	0	0	24.6
23/04/2010	17	23.5	25.0	0	0	0	0	0	0	24.3
24/04/2010	18	24.3	23.0	0	0	0	0	0	0	23.6
24/04/2010	19	24.7	24.0	26.0	0	0	0	0	0	24.9
25/04/2010	20	24.0	22.8	0	0	0	0	0	0	23.4
25/04/2010	21	22.3	25.0	0	0	0	0	0	0	23.6
26/04/2010	22	25.0	23.5	0	0	0	0	0	0	24.3
26/04/2010	23	24.0	24.0	0	27.0	0	0	0	0	25.0
27/04/2010	24	24.8	23.3	26.5	26.0	0	0	0	0	25.3
27/04/2010	25	26.8	23.5	25.5	0	0	0	0	0	25.3
28/04/2010	26	24.3	23.8	24.0	0	0	0	0	0	24.0
28/04/2010	27	23.3	23.8	0	0	0	0	0	0	23.5
29/04/2010	28	24.5	25.3	0	0	0	0	0	0	24.9
29/04/2010	29	24.0	23.0	23.0	0	0	0	0	0	23.3
30/04/2010	30	25.0	26.0	0	0	0	0	0	0	25.5
Promedio		24.98	24.66	25.89	25.88	26.79	27.03	27.25	0	25.3
d.e.		1.37	1.61	1.35	1.46	1.44	1.87	1.33	0	1.4
n		26	28	18	10	7	9	6	0	30

* Concentración de néctar en intervalos de una hora desde la antesis hasta el cierre floral; **0: Antesis.

ANEXOS

ANEXO 6. (Continuación). Visitantes florales de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. En la duna costera de Sisal, Hunucmá, Yucatán. G: Formicidae II; H: *Pepsis* sp.; I: Muscidae I; J: Muscidae II; K: *Carpophilus* sp.; L: *Doricha eliza* DeLattre y Lesson.



Notas: En la lámina H, aunque se muestra a *Pepsis* sp. libando néctar extrafloral del conjunto de gloquidios del receptáculo, esta especie fue encontrada dentro de las flores. En la lámina K se observa que la presencia de *Carpophilus* sp. atrae a sus depredadores que se internan en las flores en busca de alimento.

ANEXO 7. Visitas totales y densidad floral de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. para ambas temporadas.

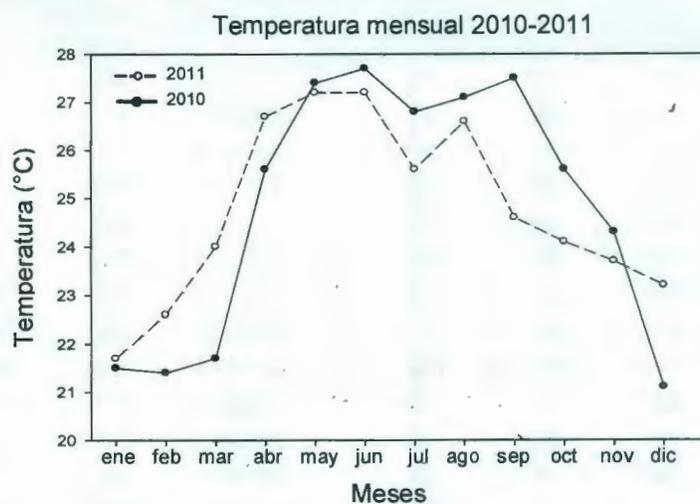
Ind.: individuo; prom: promedio; d.e.: desviación estándar.

Ind.	1ª Temporada				2ª Temporada			
	Fecha	Total de visitas*	Total de flores	Flores visitadas	Fecha	Total de visitas*	Total de flores	Flores visitadas
1	08/04/10	228	10	10	20/04/11	353	15	15
2	09/04/10	199	20	20	20/04/11	313	15	15
3	12/04/10	217	24	24	20/04/11	327	14	14
4	12/04/10	202	36	36	20/04/11	193	18	18
5	15/04/10	239	20	20	19/04/11	306	18	18
6	15/04/10	282	31	31	19/04/11	219	11	11
7	18/04/10	325	33	33	20/04/11	192	11	11
8	18/04/10	338	31	31	19/04/11	124	16	16
9	19/04/10	275	18	18	22/04/11	323	16	16
10	19/04/10	253	20	20	22/04/11	191	11	11
11	20/04/10	279	30	30	20/04/11	344	14	14
12	20/04/10	237	11	11	21/04/11	458	10	10
13	21/04/10	609	31	31	21/04/11	254	12	12
14	21/04/10	278	10	10	21/04/11	461	11	11
15	22/04/10	247	13	13	21/04/11	358	12	12
16	23/04/10	236	10	10	21/04/11	350	18	18
17	23/04/10	230	4	4	24/04/11	185	10	10
18	24/04/10	170	8	8	22/04/11	356	13	13
19	24/04/10	142	16	16	22/04/11	195	13	13
20	25/04/10	223	10	10	24/04/11	300	11	11
21	25/04/10	159	8	8	22/04/11	180	9	9
22	26/04/10	175	3	3				
23	26/04/10	125	6	6				
24	27/04/10	222	10	10				
25	27/04/10	361	4	4				
26	28/04/10	231	13	13				
27	28/04/10	217	5	5				
28	29/04/10	159	18	18				
29	29/04/10	382	22	22				
30	30/04/10	337	11	11				
Prom			16.2				13.2	
d.e.			9.8				2.8	

* Visita totales por individuo basadas en la suma del número de visitas de las tres flores observadas.

ANEXOS

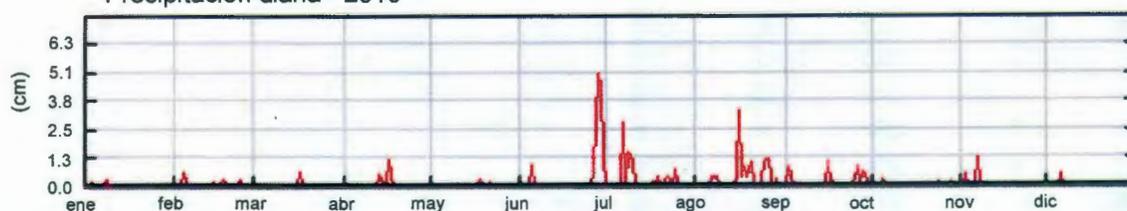
ANEXO 8. Temperatura y precipitación correspondientes a los años de estudio. Datos no publicados de la estación meteorológica de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación (UMDI), Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Sisal.



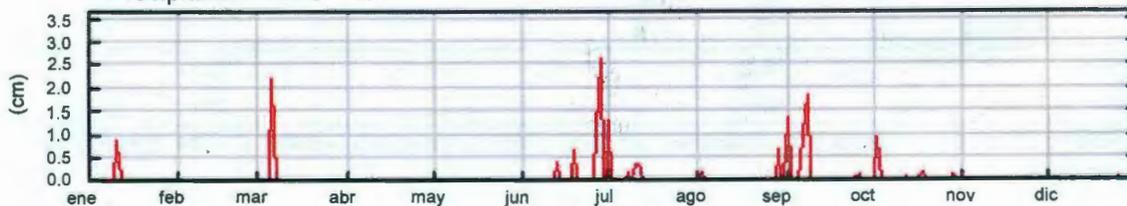
Mes	Precipitación promedio mensual											
	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
2010	5.6	<u>15.0</u>	5.6	<u>21.8</u>	5.8	125.2	<u>79.0</u>	<u>105.4</u>	47.2	8.4	<u>17.3</u>	<u>6.9</u>
2011	<u>30.5</u>	2.8	<u>56.1</u>	0.0	0.0	125.2	63.8	24.9	<u>135.9</u>	<u>47.2</u>	3.0	2.5

Los valores de mayor precipitación mensual se encuentran subrayados.

* Precipitación diaria - 2010



* Precipitación diaria - 2011



*Gráficas de precipitación diaria del 2010 y 2011, tomadas y modificadas de <http://www.wunderground.com/weatherstation/WXDailyHistory.asp?ID=IYUCATAN5&graphspa>.