

# Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico

Mandujano María C.<sup>1\*</sup>, Plasencia López Lucía<sup>1</sup>, Aguilar Morales Gisela<sup>1</sup>, Jiménez Guzmán Graciela<sup>1</sup>, Galicia-Pérez Aldanelly<sup>1</sup>, Rojas-Aréchiga Mariana<sup>1</sup> & Martínez-Peralta Concepción<sup>1</sup>

## Resumen

La reproducción es la generación de organismos y se lleva a cabo de manera sexual, asexual o clonal. Una desventaja de la reproducción sexual es que las plantas necesitan vectores para transportar el polen al estigma de otras flores para evitar la autogamia, y se propone que hay una relación de retroalimentación inversa entre la clonalidad y la reproducción sexual, para evitar la depresión endogámica, la geitonogamia y asegurar la reproducción sexual por entrecruzamiento, para un mayor éxito adaptativo. Los sistemas sexuales están conformados por el reproductivo (patrones de cómo y con quién se cruzan) y el de apareamiento (arreglo en tiempo y espacio de las estructuras reproductoras) y se considera que estos atributos han evolucionado para favorecer la entrecruza. Para caracterizar el sistema sexual de la especie clonal *Opuntia tomentosa* se estudiaron los atributos de función y morfología floral, la proporción polen/óvulo y el índice de entrecruza (OCI), y el sistema reproductivo con experimentos de cruza controladas y observación de polinizadores. El estudio se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) en dos temporadas reproductivas (2001 y 2013) y se determinaron ciertas características de 50 plantas con flor. En el laboratorio se tomaron medidas florales y se contaron los estambres, granos de polen, óvulos y se cuantificó la viabilidad de polen. Los experimentos de polinización se realizaron en un diseño de bloques en 30 plantas reproductivas, asignando aleatoriamente un botón embolsado hasta el momento de su antesis a tratamientos de: entrecruza, autogamia y polinización natural (control), y se registró la producción de frutos maduros. En esta especie hay hercogamia y homogamia en las funciones sexuales. La relación polen/óvulo resultante fue de 547.04 y el OCI fue de 4, correspondiente al de una especie entre autógena y xenógama facultativa, los experimentos de polinización indican que la especie tiene un sistema de entrecruza mixto y no requiere de vectores para autopolinizarse, pero recibe numerosas visitas de abejas y colibríes. El éxito reproductivo es significativamente menor, aunque muy alto, en los tratamientos de autogamia y de acuerdo a la hipótesis sí hay depresión endogámica para la formación de frutos.

**Palabras clave:** Colibrí, índice de entrecruzamiento, melitofilia, relación polen/óvulo, polinización, sistema de apareamiento, sistema de cruza.

<sup>1</sup> Laboratorio de Genética y Ecología, Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. UNAM Apdo. Postal 10-275, Ciudad Universitaria, México DF 04510.

\*Autor de correspondencia: mcmandu@ecologia.unam.mx, mcmandujano@gmail.com

## Abstract

Reproduction involves the production of new individuals and it can be sexual, asexual or clonal. Sexual reproduction is disadvantageous as outcrossing of species is often limited by the requirement of animal vectors to move male gametes, pollen, into different plant female styles and avoid selfing, which may lead to inbreeding depression. Sexual systems include mating and breeding systems and it is considered that these attributes have evolved to favour the outcrossing. In order to characterize the sexual system of the clonal species *Opuntia tomentosa* we studied the following: Function attributes and floral morphology, pollen/ovule ratio and out crossing index (OCI), and the reproductive system with crossing-controlled experiments and pollinators observation, under the hypothesis to find endogamic depression and less reproductive success by any way of autogamy. The study was done in the REPSA in two reproductive periods (2001 and 2013). Plant characterizations were made from 50 flowering plants. Flower measurements were done at the lab and number of ovules, stamens and pollen grains were counted and the pollen viability was quantified. Pollination experiments were made following a block design in 30 reproductive plants, where a bagged bud was randomly assigned to outcrossing, autogamy and control treatments and then registered the fruit set. We found herkogamy and monogamy in sexual functions. Pollen/ovule ratio was 547.04 and the OCI was 4, corresponding between an autogamous and facultative xenogamous species. Pollination experiments indicate that the species has a mixed outcrossing system and does not need vectors for self-crossing, but receives visits from several bees and hummingbirds. Reproductive success is significantly lower in autogamy treatments and there is endogamic depression to set fruit.

**Key words:** Breeding system, Out-Crossing Index, hummingbird, mating system, melitophily, pollen/ovule ratio, pollination.

## Introducción

Las angiospermas, plantas con flores, se establecieron en la tierra en tiempos geológicos recientes y han tenido un gran éxito. De todos los grupos de plantas vasculares, son las que poseen mayor diversidad en cuanto a número de géneros y especies (Bold 1961; Richards 1986; Márquez *et al.* 2013). La reproducción, una de las funciones de mayor importancia de los seres vivos, radica en la generación de nuevos organismos, y se lleva a cabo de manera sexual, asexual y clonal. Para las angiospermas, las flores son el aparato reproductor, altamente especializado y transitorio, y generalmente

contiene ambos sexos (hermafroditismo, en el que se presentan anteras y estigmas funcionales). Por su parte, la reproducción vegetativa se da por el crecimiento de ramets (propágulos vegetativos con independencia fisiológica) y está ampliamente distribuida en las plantas (Tiffney & Niklas 1985). La reproducción asexual o apomixis, se puede dar a través de la agamosperma o de la embrionía adventicia, que es la producción de semillas genéticamente idénticas a la planta madre, pero no hay meiosis ni fecundación (Gurevitch *et al.* 2002). La reproducción sexual, por su parte, requiere de la formación de gametos por meiosis para una posterior fecundación que origine

un organismo genéticamente diferente a sus progenitores; este tipo de reproducción, a pesar de ser costosa energéticamente, genera grandes ventajas poblacionales ya que disminuye el riesgo de mutaciones desfavorables y aumenta la velocidad de adaptación de las poblaciones ante cambios ambientales (Holsinger 2000). Los elementos de reproducción están conformados por los sistemas sexuales, que en las plantas con flor se clasifican en el sistema de apareamiento (*breeding system*) y sistema de cruce (*mating system*). El primero de ellos se refiere al acomodo en tiempo y espacio de las estructuras reproductoras, mientras que el sistema de cruce está determinado por patrones de cómo y con quién se aparean (Holsinger 2000). El tipo de reproducción de una planta tiene efectos directos en los sistemas sexuales (Eguiarte 2007). Existen hipótesis que plantean interrelaciones entre las formas de reproducción; así, se ha propuesto, que las especies que se reproducen clonalmente también poseen sistemas de entrecruzamiento, autoincompatibilidad y/o depresión por endogamia (la adecuación relativa de la prole de autopolinización es menor comparada con la polinización cruzada) (Mandujano *et al.* 1996, 2010; Muirhead & Lande 1997; Carrillo-Ángeles *et al.* 2011). Aparentemente, la clonalidad genera un compromiso entre el crecimiento vegetativo y la reproducción sexual, *i.e.* si la planta clona en exceso y produce distribuciones de ramets agregados se promueve la geitonogamia (la transferencia de polen entre flores de la misma planta), entonces la población podría modificar su sistema de cruce y evolucionar hacia un sistema de autocruce (Snow *et al.* 1996). La clonalidad otorga la ventaja de que los genets se expanden, se

mueven a otros ambientes, capturan más recursos, presentan menos mortalidad, desplazan a otros competidores y no invierten en funciones sexuales (Silvertown & Lovett-Doust 1993). Contrariamente, otorga desventajas ya que no se generan nuevas combinaciones genéticas, no se incorporan nuevas mutaciones favorables en la meiosis y mitosis, no se eliminan mutaciones desfavorables, no se genera variación (Eguiarte *et al.* 1992) y, como se mencionó, a largo plazo se dificulta la entrecruce y se puede eliminar la capacidad de reproducirse sexualmente (Honnay & Bossuyt 2005).

Dado que las plantas una vez que se establecen son sésiles, han desarrollado numerosas estrategias para movilizar sus gametos, principalmente el polen. La polinización consiste en transportar los gametos masculinos hasta el estigma de flores de otros organismos de la misma especie (Eguiarte *et al.* 2007; Márquez *et al.* 2013). El paradigma Darwiniano plasma que las estrategias favorecidas por los procesos de selección natural han evolucionado para evitar la autocruce, que podría generar depresión endogámica y disminuir el éxito adaptativo (Holsinger 2000). La polinización en las angiospermas puede deberse al viento, al agua, o animales como insectos, aves y murciélagos. En las cactáceas la polinización ocurre por animales como abejas, polillas, murciélagos y colibríes; en el género *Opuntia* domina la melitofilia o polinización por abejas (Mandujano *et al.* 2010). El hermafroditismo permite la autopolinización cuando hay contacto entre las anteras y el estigma, o cuando los granos de polen caen sobre el estigma porque las anteras se encuentran por encima de éste, en ambos casos considerando que la especie

no presenta mecanismos de autoincompatibilidad (Abarca & López 2007). Si se trata de una especie autocompatible o no, de todas formas, la llegada de polen propio genera un desperdicio de gametos en un fenómeno denominado interferencia sexual intraespecífica (Lloyd & Webb 1986; Barrett & Harder 2006). En la interferencia sexual intraespecífica, si la especie es autoincompatible hay una doble pérdida de la adecuación de la planta debida a la autopolinización: por vía femenina porque se interfiere con la posibilidad de fertilización de una planta genéticamente diferente, y por vía masculina (pérdida de polen) por que no puede exportar sus gametos masculinos y la paternidad de otra progenie (Barrett 2002). En las plantas clonales el despliegue floral (el número de flores abiertas por planta) es generalmente alto, y por lo tanto se incrementa el número de flores visitadas por ramet; no obstante, aumenta notablemente la autocruza vía geitonogamia, ya que en cada visita consecutiva del polinizador hacia flores del mismo ramet, menos polen es exportado a otro genet (Zimmerman 1988; De Jong *et al.* 1993; Harder & Barrett 1995; Wilcock & Neiland 2002). Existen algunos mecanismos para evitar la geitonogamia, la pérdida de polen y la interferencia sexual; entre ellos está el extender el periodo de floración y producir pocas flores cada día para maximizar la entrecruza y la fertilidad masculina (Zimmerman 1988; De Jong *et al.* 1993; Harder & Barrett 1995; Charpentier 2002). La gran mayoría de las cactáceas tienen flores hermafroditas, (Anderson 2001; Mandujano *et al.* 2010) aunque también han surgido diferentes estrategias reproductivas, como las plantas monoicas y dioicas (Geber 1999). Dentro de Cactaceae, en el género *Opuntia* se han reportado algunos sistemas

sexuales diferentes al hermafroditismo (Mandujano *et al.* 1996; Reyes-Agüero *et al.* 2006), como *Opuntia stenopetala* y *O. robusta* que son funcionalmente dioicas (Del Castillo & Trujillo 2009). También se existen otras tácticas que fomentan la fecundación cruzada, evitan la endogamia y aminoran la pérdida de polen, tales como la dicogamia, la hercogamia y los sistemas de autoincompatibilidad. Por ejemplo, en *O. bradtiana* (Plasencia-López 2003), *O. brasiliensis* y *O. rastrera* (Grant & Grant 1979) hay hercogamia, pero no en *O. stricta* (Gaumer 2012), y la autoincompatibilidad solo se ha reportado en *O. microdasys* (Mandujano *et al.* 2010). Otra característica comúnmente evaluada es la relación polen/óvulos (P/O) (Cruden 1977). Si esta proporción es alta, se espera que la planta requiera de la polinización cruzada; por el contrario, P/O baja, se reportan con mayor frecuencia en especies con sistemas reproductivos autógamos. Muchas especies de *Opuntia* tienen valores de Índice de Entrecruza (OCI) y P/O que indican xenogamia (Reyes-Agüero *et al.* 2006; Mandujano *et al.* 2010).

Dada la variedad de los sistemas sexuales en el género, y a su influencia en la evolución de las formas de reproducción en las angiospermas, los objetivos del presente trabajo son determinar el sistema sexual de *Opuntia tomentosa*, evaluar si presenta mecanismos para evitar la autogamia, y determinar si hay depresión por endogamia.

## Material y métodos

*Sitio de estudio:* La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) se creó en octubre de 1983 (Lot 2009). Se encuentra al suroeste de la Ciudad de México, inmersa dentro de las instalaciones de Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional

Graciela Jiménez



FOTO 1. Individuo adulto de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck, en el Jardín Botánico de la UNAM.

Graciela Jiménez



FOTO 2. Medición de la longitud de una flor de *Opuntia tomentosa*.

Graciela Jiménez



FOTO 3. Medición del diámetro del perianto de una flor de *Opuntia tomentosa*.

Graciela Jiménez



FOTO 4. Medición de la longitud del pistilo y número de lóbulos del estigma de una flor de *Opuntia tomentosa*.

Graciela Jiménez



FOTO 5. Corte longitudinal de flor de *Opuntia tomentosa*, mostrando ovario, anteras y pistilo.

Graciela Jiménez

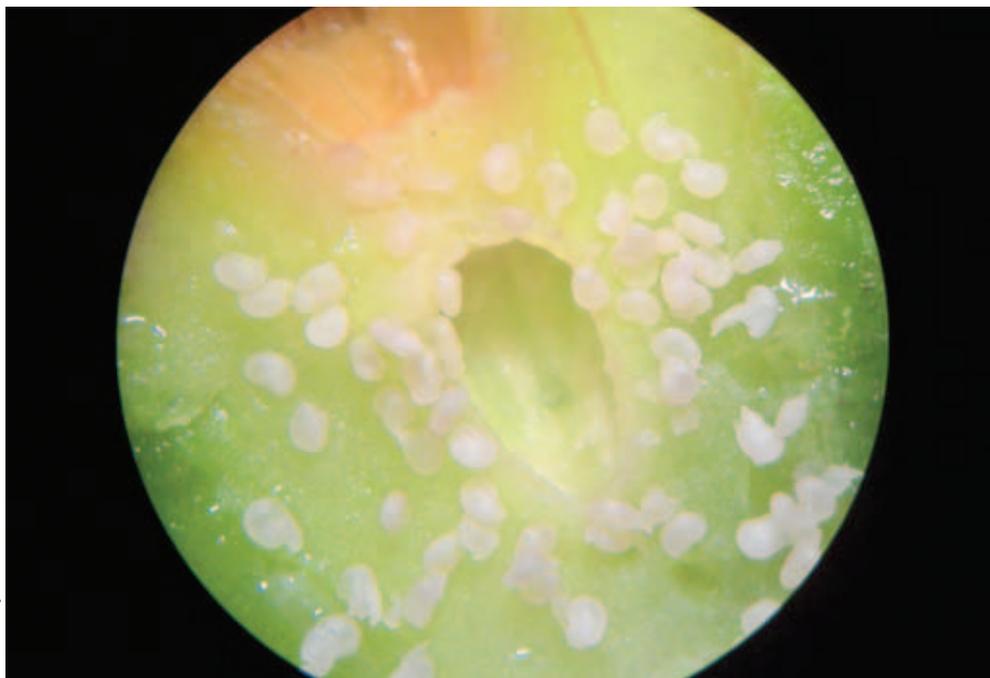


FOTO 6. Cámara ovárica y óvulos de una flor de *Opuntia tomentosa*.

Autónoma de México, entre las coordenadas 19° 17' N, 99° 11' O, con altitud de 2200 a 2277 m.s.n.m. Tiene 237 ha, de las cuales 66 se consideran como zona de amortiguamiento y 171 como zona núcleo. Presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano  $Cb_{(w-1)(w)}$ , la temporada de lluvias va de los meses de mayo a octubre y la temporada de secas de octubre a mayo. La precipitación media anual es de 700 a 900 mm y la temperatura promedio anual es de 14 a 15 °C (REPSA 2007). La vegetación es matorral xerófilo con un registro de 337 especies de plantas vasculares, 25 especies de hongos micorrizógenos y 45 especies de hongos macromicetos. La especie más representativa en el reserva es conocida como palo loco, *Pittocaulon praecox* (Lot 2009). La REPSA es un malpaís originado por la erupción del volcán Xitle; al presentarse diferentes patrones de solidificación de lava se dio origen a una topografía irregular. El suelo es escaso y a veces nulo, de origen eólico y orgánico, la profundidad varía de 0 a 30 cm. El tipo de suelo es clasificado como leptosol húmico (Rzedowski 1994).

*Especie de estudio.* El género *Opuntia* cuenta con alrededor de 190 especies originarias de América, se distribuyen desde Canadá hasta Argentina. En México se encuentran 83 especies (Guzmán *et al.* 2003), se conocen comúnmente con el nombre de nopal, y se distinguen por presentar cladodios articulados y flores hermafroditas que nacen generalmente en el ápice de los cladodios. Los nopales son de gran importancia en México ya que son utilizados como alimento, con fines curativos y, además, en ellos se cultiva la cochinilla de la grana (Bravo-Hollis 1978). *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Foto 1), es una especie de la subfamilia Opuntioideae, y se le conoce comúnmente con el nombre de nopal de San Gabriel. *Opuntia tomentosa* presenta tres variedades: *tomentosa*, *herreriae* y *hernandezii* (Scheinvar 2004), niveles taxonómicos que no fueron considerados para este estudio. En general, *O. tomentosa*, tiene

un crecimiento de arbustivo a arborescente, con epidermis pubescente, presenta un tronco bien definido que va de los 0.14 a 2.2 m de altura y de 18 a 70 cm de ancho. Las aréolas tienen distancias entre 4 y 5 cm entre ellas. La corteza va de lisa a escamosa. Los cladodios maduros son color verde, oblongos, con forma elíptica u ovoide. Las gloquidias son heteromórficas y se localizan en la parte superior de la aréola, van de color amarillo a café y miden entre 1 y 3 mm. No presenta espinas en las aréolas inferiores o en casi todas las aréolas. La yema floral posee cerdas largas que recubren el perianto. Las flores presentan colores de purpúreos a amarillos, van de 3.5 a 6 cm de largo, y pueden tener formas de tubulares a rotáceas. Las anteras alcanzan hasta un tercio del largo de la flor y los filamentos son de color purpúreo a blanco, el estilo es carmín oscuro, los lóbulos del estigma varían de 6 a 9 y son de color blanco. Los frutos son purpúreos, de forma elíptica o piriforme. Las semillas son amarillentas, con forma de disco y arilo amplio e irregular (Bravo-Hollis 1978; Scheinvar 2004). Se distribuye en la Altiplanicie Mexicana, en el Valle de México, en el Desierto Chihuahuense y en Guatemala (Scheinvar 2004).

*Método de muestreo:* Se llevaron a cabo muestreos en las temporadas reproductivas de mayo a junio de 2001 y 2013. Para ambos muestreos se utilizó una técnica sin área, la cual consistió en muestrear aleatoriamente 50 ejemplares con flores de *O. tomentosa*. De una flor de cada ejemplar se registró el color de la flor, se midió con un vernier el alto y ancho de la flor a lo largo del día y se evaluó la longevidad floral, después cada flor fue colectada en frascos con alcohol al 70% ( $N=50$  flores). Colectamos una antera por flor de 24 individuos distintos; éstas fueron puestas en tubos Eppendorf con 2 ml de alcohol al 70%. Cabe destacar que las flores elegidas en 2013 se encontraban en anthesis al momento de la colecta. El néctar se midió en una muestra de 36 flores

cubiertas para excluir a los visitantes florales y 36 flores abiertas a visitantes florales, se extrajo el néctar acumulado cada dos horas en las mismas flores usando micropipetas de 5  $\mu$ l.

Posteriormente, en el laboratorio, se contabilizaron y midieron de cada flor colectada los siguientes datos (Fotos 2-7): número de estambres, alto de un estambre, ancho (diámetro ecuatorial) y alto de la cámara del ovario, número de óvulos, alto del pistilo, el número de lóbulos del estigma, longitud de óvulos y el número de granos de polen. La longitud de óvulos se llevó a cabo a través de fotografías digitales de una muestra de diez óvulos por flor; con ayuda del programa Vision Works LS (Foto 8) se tomaron las mediciones por escala, colocando una regla por el costado de cada fotografía con la cual se calibró el programa. El número de granos de polen se estimó por el método de dilución, para lo cual se tomaron cuatro muestras correspondientes a una alícuota de la décima parte del volumen de alcohol donde se contenía (2 ml), es decir, 200  $\mu$ l; sin embargo, al analizar los datos con una prueba de ANOVA en el programa estadístico JMP 10.0, se encontraron diferencias significativas, entre las muestras 1 y 2, y las muestras 3 y 4, por lo que se decidió sólo trabajar con el promedio de las primeras dos muestras. La viabilidad de polen se evaluó teñiendo el polen con lactofenol con azul de anilina, para lo cual se colectó una antera indehisciente y se agregó una gota de agua y una gota de dicho colorante. De esta antera se contaron la proporción de polen viable (teñido de azul oscuro) y la proporción de polen no viable (teñido de azul claro) (Kearns & Inouye 1993). De los datos se obtuvo el promedio, error estándar y valores máximos y mínimos en el programa Microsoft Office Excel 2007.

*Sistema de cruce:* Se utilizaron 30 plantas reproductivas como bloques, en cada una se embolsaron botones florales que al momento de la antesis fueron asignados de forma aleatoria a 6 tratamientos de polinización. Todas las

flores embolsadas fueron polinizadas cuando la receptividad del estigma fue máxima (ca. 12:00 h). Los tratamientos de polinización fueron: i) autopolinización automática, embolsando flores que no fueron manipuladas ni tuvieron contacto con visitantes florales; ii) autopolinización forzada, el polen de la misma flor fue aplicado con un pincel; iii) polinización cruzada, se aplicó polen de flores vecinas (5 a 10 padres) en estigmas de flores previamente emasculadas; iv) polinización natural (control), flores abiertas a polinización natural; v) polen suplementario, a flores abiertas a polinización natural se les agregó una carga de polen de entrecruza; vi) geitonogamia, la flor fue polinizada manualmente con polen de una flor de la misma planta. El éxito en la formación de frutos entre tratamientos fue analizado con un análisis log lineal (GLM con error de tipo binomial) y las diferencias entre grupos por medio de contrastes ortogonales. Igualmente se comparó la producción de semillas.

Para evaluar cuantitativamente el sistema de cruce existen varias clasificaciones que abarcan un gradiente que va desde la autocruza hasta la entrecruza estrictas. La tasa de entrecruzamiento se puede estimar de manera directa a partir del número de frutos o de semillas obtenidos en los tratamientos que simulan los diferentes patrones de cruce descritos anteriormente (Mandujano *et al.* 2010):  $S = W_S / (W_X + W_S)$  y  $t_e = W_X / (W_X + W_S)$ , donde  $S$  es la tasa de autofecundación y se calcula con el porcentaje de semillas obtenidas por autocruza ( $W_S$ ) en relación con el total de semillas alcanzadas por la planta tanto por autofecundación como por entrecruza ( $W_X$ ), mientras que  $t_e$  es lo contrario, es la tasa de fecundación cruzada de las semillas obtenidas por autocruza y el total de semillas logradas por la planta tanto en los tratamientos de autocruza y los tratamientos de entrecruza. El índice de cruce vale de 0 a 1, es decir, 0 en especies con autopolinización estricta, 1 en las especies con entrecruzamiento estricto

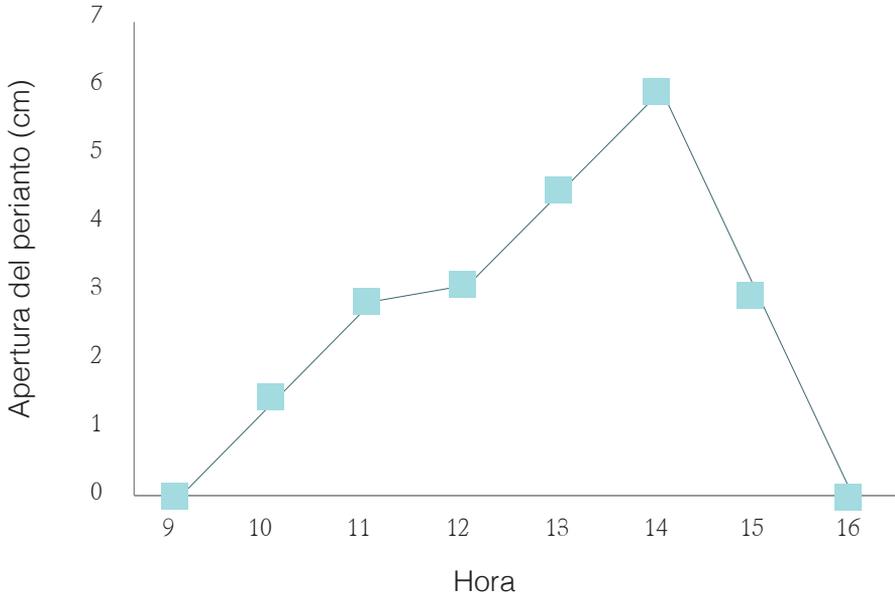


FIGURA 1. Comportamiento floral en *Opuntia tomentosa*,  $N=50$  flores. La apertura floral representa el diámetro de la corola (perianto) en cm (media).

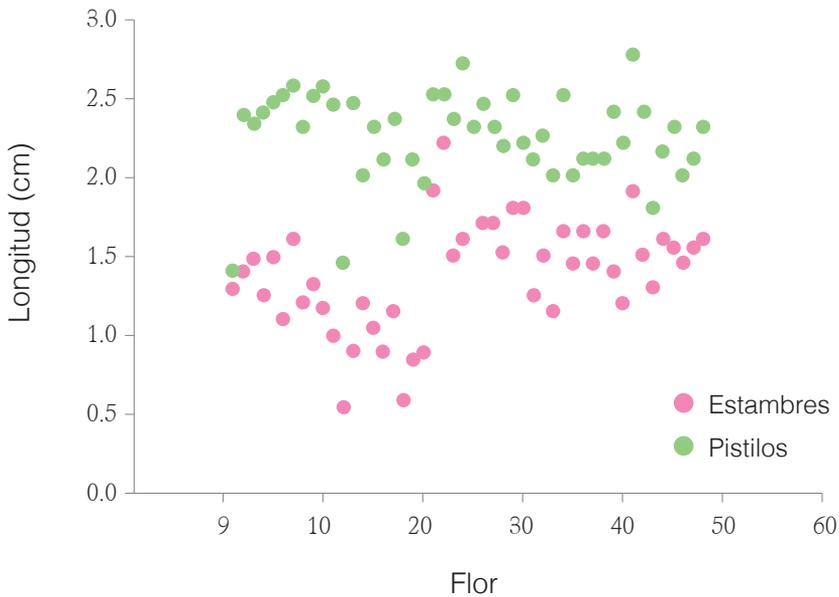


FIGURA 2. Longitud de los estambres y el pistilo agrupados por flor de *Opuntia tomentosa* ( $N=50$ ). Datos obtenidos en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), de mayo a junio de 2001 y 2013.

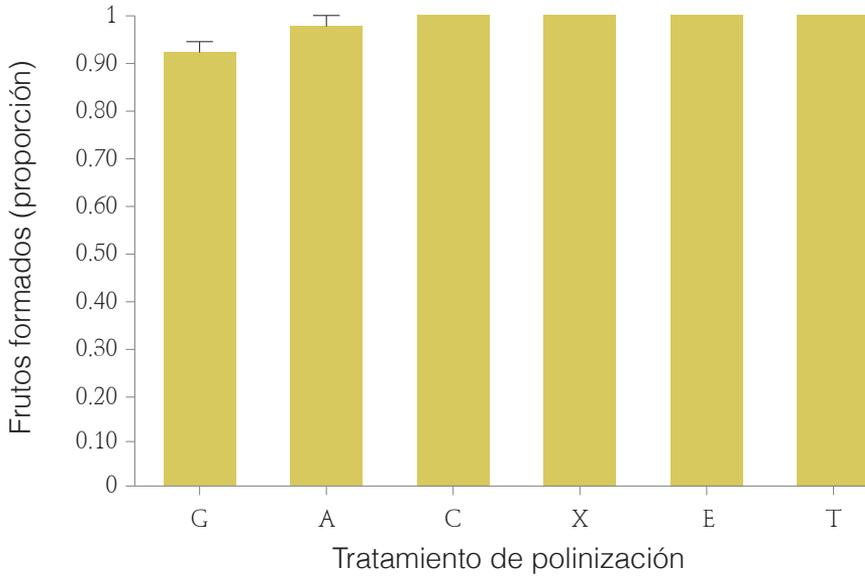


FIGURA 3. Proporción de frutos formados (media  $\pm$  EE) de *Opuntia tomentosa* en diferentes tratamientos de polinización: G=autopolinización automática, A=autopolinización forzada, C=polinización natural (control), X=polinización cruzada, E=polen suplementario, T=geitonogamia ( $N=30$ ). Datos obtenidos en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), de mayo a junio de 2001.

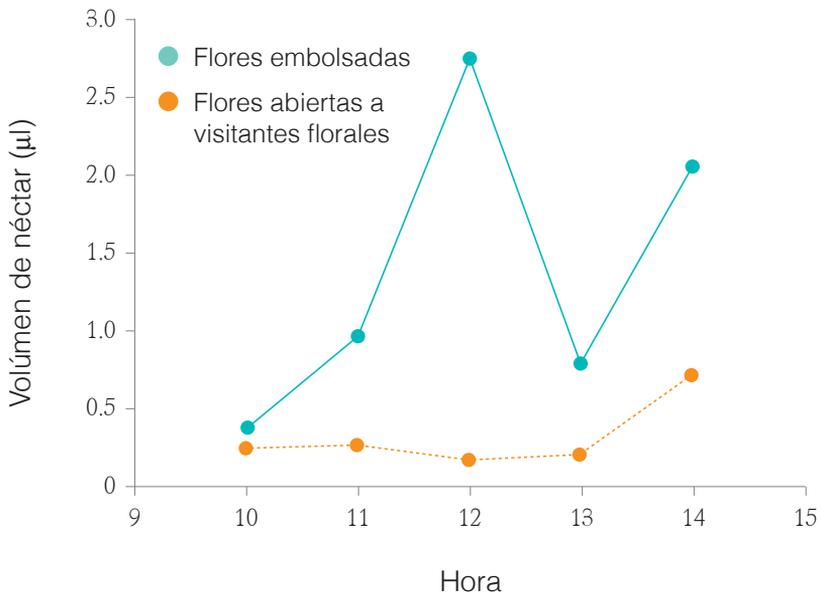


FIGURA 4. Volumen de néctar producido en flores de *Opuntia tomentosa*,  $N=50$  flores. La línea continua representa a las flores que estuvieron embolsadas para excluir a los visitantes florales y la línea punteada a las flores que estuvieron expuestas a visitantes.

y 0.5 en especies con sistemas de apareamiento mixtos. Así, valores  $> 0.5$  tienden hacia entrecruza y  $< 0.5$  a autofecundación (Mandujano *et al.* 2010).

A partir del total de frutos y semillas obtenidos de los experimentos de autocruza y entrecruza se determinó la presencia de depresión por endogamia. Para ello se empleó el inverso del cociente del éxito reproductivo obtenido por autocruza ( $W_S$ ) entre lo obtenido por entrecruza ( $W_X$ ) (Charlesworth & Charlesworth 1987):  $\delta = 1 - W_S / W_X$ . En este cociente, valores hacia 1 indican la presencia de depresión por endogamia y hacia cero va decreciendo la depresión endogámica hasta 0, ausencia de depresión endogámica.

*Sistema de apareamiento:* Según Cruden y Lyon (1985), los sistemas de apareamiento se ven afectados por la relación entre granos de polen y el número de óvulos que se producen en un individuo (Cuadro 1). También se utiliza el OCI (índice de entrecruza) propuesto por Cruden (1977), el cual toma en cuenta tres características

morfológicas de la flor: diámetro, hercogamia y dicogamia. La dicogamia describe a poblaciones de plantas hermafroditas cuya sexualidad se separa temporalmente; en las que madura primero la función masculina se les denomina protándricas, y en las que madura primero su función femenina se denominan protóginas (Geber 1999). A cada característica se asigna un valor y de acuerdo a la suma de éstos la especie es asignada a una de las siguientes categorías: 0 = cleistogamia, 1 = autogamia obligada, 2 = autogamia facultativa, 3 = xenogamia facultativa y 4 = xenogamia obligada (Cuadro 2). Las especies que suelen tener menor cantidad de granos de polen tienden a autofecundarse.

*Visitantes florales.* Se colectaron los visitantes florales y se identificaron a morfoespecie, se observó la frecuencia y el comportamiento de los visitantes durante la floración de 40 flores durante dos días, creando cada día 6 periodos de 2 horas, de las 8:00 a las 17:00 h. Para cada flor se observó si el polinizador removió el polen, el néctar o ambos, si

CUADRO 1. Sistemas de apareamiento y su proporción en la relación polen/óvulo (Cruden & Lyon 1985).

Sistema de apareamiento	Proporción P/O (EE)
Cleistogamia	4.7 (0.7)
Autogamia obligada	27.7 (3.1)
Autogamia facultativa	165.5 (22.1)
Xenogamia facultativa	796.6 (87.7)
Xenogamia obligada	5859.2 (936.5)

CUADRO 2. Características florales y su respectiva evaluación para la obtención del índice de entrecruza (OCI) (Cruden 1977).

Diámetro de la flor	Separación temporal de las funciones sexuales	Separación espacial de los órganos sexuales
Más de 1 mm = 0	Homogamia y protoginia = 0	Mismo nivel = 0
De 1 a 2 mm = 1	Protandria = 1	Separados espacialmente = 1
De 2 a 6 mm = 2		
Más de 6 mm = 3		

hubo contacto con anteras, estigma o ambos y la hora del día en que se hizo la visita. Los resultados se analizaron con una tabla de contingencia con ajuste residual para determinar las diferencias entre la frecuencia de las visitas de las especies más abundantes (Everitt 1977).

## Resultados

El 52% de las flores de *Opuntia tomentosa* viven un solo día, y el 48% abren un segundo día; inician la antesis ca. 10:00 h, pero en días nublados lo pueden hacer hasta las 13:00 o 14:00 h y al bajar la temperatura cierran (Fig. 1). En total se registró el color de las flores de 50 plantas, el 72% presentaron flores anaranjadas, 16% fueron rojas y el 12% rosas, el número de lóbulos del estigma fue muy variado y todos fueron de color

blanquecino. Las variables de morfometría floral se muestran en el cuadro 3.

Para poder inferir el sistema de apareamiento se utilizó la relación P/O propuesta por Cruden y Lyon (1985) y el índice de entrecruza OCI (Cruden 1977). La estimación de granos de polen por flor fue de un total de 70021; posteriormente, se estimó la relación polen/óvulos usando el valor de producción de polen y óvulos promedio resultando en un P/O de 547.04, que según Cruden y Lyon (1985) (Cuadro 1) se encontraría entre autogamia y xenogamia facultativa. El índice de entrecruza OCI se evaluó conforme al cuadro 2, teniendo una suma de 4. Debido a que el diámetro de la flor cuando la apertura de la corola es mayor a 6 mm (Fig. 1, Cuadro 3) se le otorga un 3. Se realizó una prueba de *t* pareada para comparar la

CUADRO 3. Mediciones florales de los ejemplares colectados en mayo a junio de 2001 y 2013 de la especie *Opuntia tomentosa*, en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). *N*=50 flores.

	Media ± EE	Valor Mínimo	Valor Máximo
Diámetro del perianto (cm)	4.26 ± 0.17	1.5	6.7
Alto de la flor (cm)	3.93 ± 0.21	2	7.3
Alto del pericarpelo (cm)	3.33 ± 0.11	2.45	4.65
Número de estambres	320.33 ± 10.15	472	172
Longitud de un estambre (cm)	1.4 ± 0.05	2.3	0.55
Ancho de la cámara del ovario (cm)	0.43 ± 0.02	0.6	0.3
Alto de la cámara del ovario (cm)	0.63 ± 0.03	0.95	0.33
Número de óvulos	128.22 ± 8.14	38	224
Altura del pistilo (cm)	2.24 ± 0.04	2.75	1.4
Número de lóbulos del estigma	6.6 ± 0.27	10	5
Longitud de los óvulos (mm)	0.88 ± 0.017	1.42	0.42
Promedio de granos de polen por antera	208.6 ± 37.5	10	780
Viabilidad de polen (%) por antera	81.64 ± 5.36	42	100
Número de semillas por fruto	115.3 ± 4.5	69	169

Graciela Jiménez



FOTO 7. Medición de longitud y número de estambres de *Opuntia tomentosa*.

Graciela Jiménez



FOTO 8. Óvulos de una flor de *Opuntia tomentosa*.

longitud entre los pistilos y estambres, la diferencia de promedios es de 0.87 cm y es significativa (Cuadro 3;  $t=17.35$ , g.l.=49,  $P<0.001$ ), la figura 2 muestra las diferencias espaciales entre la longitud del pistilo y los estambres por flor. Este tipo de mecanismo es hercogamia, en el cual los estambres son más pequeños que el pistilo en la flor, por tanto tiene 1. De acuerdo a nuestras observaciones no existe separación temporal de las funciones sexuales (dicogamia), por lo tanto es un 0. La suma de estos valores es 4, correspondiente a xenogamia obligada.

#### Tratamientos de polinización controlada y depresión endogámica

En los tratamientos de polinización cruzada, polen suplementario, geitonogamia y control se obtuvo el 100% de los frutos, de modo que forman un grupo que no

presenta diferencias entre sí (Fig. 3). Llama la atención que la geitonogamia (100%) es más exitosa que ambos tratamientos que simulan la autogamia (94% = promedio de autopolinización forzada y automática). El análisis log lineal indica un ajuste perfecto entre la polinización cruzada, el polen suplementario, la geitonogamia y el control, por lo que se juntaron como grupo uno (Fig. 3). Se repitió el análisis y mostró diferencias, los contrastes indican que los tratamientos de autocruza forzada y autocruza natural forman el grupo dos porque no tienen diferencias entre ellos ( $P>0.6$ ). Finalmente, se hizo un tercer análisis comparando los dos grupos de tratamientos que mostró que difieren entre sí, siendo significativamente menor la proporción de frutos que se forman por autogamia en la misma flor ( $X^2=5.6$ , g.l.=1,  $P<0.017$ ; Fig.

3). La tasa de autopolinización  $S$  fue de 0.49, mientras que la de entrecruzamiento  $t_e=0.51$ , lo que indica que tiene un sistema de cruce mixto, en el cual la autogamia y la polinización cruzada tienen similar éxito. *Opuntia tomentosa* produce 5.5% más frutos en promedio por vía de entrecruza que por autocruza forzada (97.2%) y por autocruza automática (91.6%). En el cociente entre éxito reproductivo de la progenie producida por autocruza entre el éxito de la progenie de entrecruza se encontró una baja depresión por endogamia,  $\delta=0.055$ . No hubo diferencias en el número de semillas por fruto, hay mucha variación entre frutos (Cuadro 3).

### Producción de néctar y visitantes florales

Las flores comienzan a producir néctar desde la hora en que abren ( $0.36 \mu\text{l} \pm 0.08$ ). En flores embolsadas hubo un incremento paulatino en la producción a partir del mediodía, aumentando al máximo a las 12:00 h ( $2.74 \mu\text{l} \pm 0.58$ , Fig. 4). El comportamiento fue parecido en las flores no embolsadas en contacto con los visitantes florales pero como se muestra en la figura 4, la cantidad de néctar en los mismos tiempos fue significativamente menor en las florales abiertas a visitantes florales, pues hay 4 veces más néctar en las flores excluidas de los visitantes (ANOVA de dos vías:  $F=6.88$ , g.l.=5.67,  $P<0.001$ ). La cantidad de néctar producido difiere entre muestras embolsadas y sin embolsar ( $F=18.58$ , g.l.=1,  $P<0.001$ ) y entre horas ( $F=3.76$ , g.l.=1,  $P=0.008$ ), la prueba de Tukey muestra que solamente a la tercera y la última hora de muestreo son distintos los grupos (Fig. 4). Estas diferencias implican dos cosas: una que en *O. tomentosa* se puede encontrar néctar a cualquier hora del día, incluso en las tardes; y dos que hay un gran consumo de néctar,

estimamos que el 77.3% es consumido por los visitantes, pero queda 22.7% de la recompensa para recibir más visitas.

Los visitantes de *O. tomentosa* se dividen en dos clases (Insecta y Aves), De la Clase *Insecta* los visitantes pertenecen a 3 ordenes: Hymenoptera (Apidae: *Bombus* sp., *Megachile* sp., y *Lasioglossum* sp.), *Coleoptera* (con una especie no identificada y especies de Nitidulidae) y *Lepidoptera* (una morfoespecie). Además de especies de la familia Formicidae. Se identificó al colibrí *Amazilia beryllina*. Los Hymenoptera fueron determinados hasta género con las claves de Michener (1994). Contabilizamos un total de 710 registros de visitas florales. Las flores comienzan a ser visitadas desde que empiezan a abrir (10:00 h), incluso aún sin estar abiertas las abejas pueden abrir los segmentos del perianto siempre y cuando éstos ya se encuentren suficientemente blandos como para poderlos empujar (obs. pers.). Las abejas de los géneros *Megachile* sp. y *Lasioglossum* sp. son los visitantes más frecuentes (80.3% de las visitas). El segundo grupo más abundante fueron los colibríes en busca de néctar (16.3%), los coleópteros en tercer lugar con 1.2% (los Nitidulidae una vez que llegan a la flor permanecen en ella hasta el cierre); y el resto de los visitantes de 0.2 a 0.8%. Al hacer la tabla de contingencia entre los 2 grupos de visitantes predominantes se encontraron diferencias significativas ( $P<0.001$ ,  $X^2=25.3$  y g.l.=1) a lo largo del día y entre grupos. La frecuencia de visitas de abejas es más elevada en la mañana (entre las 10:00 y 14:00 h), aunque están presentes todo el día en las flores, y la de los colibríes se inicia desde que abren las flores e incrementa de las 12:00 a las 14:00 h, decrece a las 16:00 h y por la tarde no se observan visitas.

## Discusión

La especie *Opuntia tomentosa*, coincidiendo parcialmente con los atributos descritos por Bravo-Hollis (1978) y Scheinvar (2004), presentó flores de colores amarillentos, anaranjados hasta rojos, e incluso encontramos algunas plantas con flores con tonalidades rosas. Todas las flores tienen estambres de color blanco, los lóbulos de estigma tienen surcos de color rojizo y en número variaron de 5 a 10, es decir mayor a los 6 descritos para la especie de acuerdo a Bravo-Hollis (1978). Los óvulos son reniformes de color blanco y este es el primer reporte de su tamaño para *Opuntia*; en este trabajo se obtuvo un promedio de su longitud de  $0.88 \pm 0.017$  mm. El polen es relativamente grande con forma de balón, el característico del género (Bravo-Hollis 1978). Las medidas florales obtenidas coincidieron con las reportadas por Galicia-Pérez (2013), a pesar de que las poblaciones son de diferentes sitios y presentan distintas condiciones geográficas. La única medida que presenta una amplia diferencia fue la estimación en los granos de polen, que fue menor para la población de la REPSA, debido posiblemente a que las anteras colectadas pertenecían a flores abiertas, por lo que pudo haber una pérdida de granos de polen debido a los visitantes flores, polinizadores y/o agentes como el viento.

Al igual que la mayoría de las especies del género *Opuntia* (Bravo-Hollis 1978; Mandujano *et al.* 1996; Reyes-Agüero *et al.* 2006) y otras cactáceas como *Ferocactus robustus* (Piña 2000), las flores de *O. tomentosa* son homógamas, es decir, no tienen dicogamia (separación temporal de sexos) pero sí hay una marcada hercogamia (separación espacial de sexos). La hercogamia

de las flores de *O. tomentosa* consiste en que los estambres presentan un tamaño menor en comparación con el tamaño del pistilo, provocando así una diferencia espacial entre estas estructuras florales; este tipo de sistema es frecuente en diversas especies de la familia Cactaceae (Galicia-Pérez 2013). Por ejemplo, se ha reportado hercogamia en todo el género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta *et al.* 2014) y en *O. robusta* (Del Castillo & González Espinosa 1988). Especies como las del género *Ariocarpus* tienen flores protándricas (Martínez-Peralta *et al.* 2014), y en general, los reportes de dicogamia en las cactáceas sugieren que si existe algún desfase temporal entre las funciones sexuales es iniciando con la función masculina (Mandujano *et al.* 2010), similar a lo que ocurre en el resto de las angiospermas (Lloyd & Webb 1986). La homogamia permite la autocruza (Wyatt 1983) y en el caso de *O. tomentosa* observamos que la mayoría de las flores (ca. 97%) se autopolinizan y que un porcentaje ligeramente menor (91%) no requiere de un vector que mueva el polen para poder hacerlo; esto indica que puede producir semillas sin el requerimiento de polinizadores. De cualquier modo, la dicogamia no evita la autogamia totalmente porque hay flores de la misma planta que florecen simultáneamente; de esta manera, encontramos que la geitonogamia en *O. tomentosa* es igualmente exitosa que la entrecruza con la formación del 100% de frutos polinizados de manera experimental. En *F. robustus* las flores polinizadas por autogamia no producen fruto, sin embargo las flores polinizadas en cruza geitonogámica sí producen frutos (Piña 2000), este mecanismo puede deberse a cierta variación en la recombinación o mutaciones somáticas, pero no se sabe con exactitud la causa (Zimmerman 1988; De

Jong *et al.* 1993; Harder & Barrett 1995; Wilcock & Neiland 2002). Ecológicamente, la geitonogamia causa pérdida de polen, la cual reviste diferencias entre la función masculina y femenina en las especies auto-compatibles. Esto sucede porque la función femenina reduce sus pérdidas al asegurar la producción de semillas, pero decrece el éxito masculino reduciéndose la cantidad de polen disponible para exportar en la entrecruza hacia otros genets (Charpentier 2002), como sucede en *O. tomentosa*. Desde el punto de vista genético, la geitonogamia también tiene costos para la sexualidad, pues las plantas al autocruzarse podrían producir menos frutos y semillas vigorosas debido al efecto de depresión endogámica (Mandujano *et al.* 1996; Plasencia 2003). Entonces las flores pueden presentar tanto pérdida de polen, como limitación por polen compatible para la función femenina o interferencia sexual (saturación del estigma). Esta última sucede cuando el polen de flores de la misma flor, planta o ramet ocupa espacio en el estigma e impide la entrada de polen de otro genet (*i.e.* interferencia; de Jong *et al.* 1993; Barrett 2002), reduciendo la cantidad de óvulos disponibles para la entrecruza. Como se ha visto en el recuento de las estrategias florales relacionadas a los sistemas de cruce, pareciera ser que la única forma efectiva de evitar la autogamia y la geitonogamia sin los costos genéticos y ecológicos de pérdida de polen y de óvulos es la evolución de la dioecia, que es la separación de las estructuras sexuales a nivel de individuo, es decir que haya plantas femeninas y plantas masculinas. Sin embargo, este sistema sexual es poco frecuente en las angiospermas, pues requiere de importantes modificaciones en el desarrollo de los verticilos florales (Barrett 2002).

Dentro de Cactaceae, la dioecia se presenta en apenas unas pocas especies. En éstas, existe una proporción de organismos que generan flores masculinas y la otra, femeninas; asimismo, existen reportes de trioicismo en *Pachycereus pringlei* (Cervantes 2001). El dioicismo se ha reportado en *Opuntia robusta* (Del Castillo & González-Espinosa 1988), dioicismo por masculinización de flores hermafroditas en *Opuntia stenopetala* (Orozco-Arroyo *et al.* 2012), dioicismo funcional en *Mammillaria dioica* (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991), ginodioicismo en *M. blossfeldiana* var. *shurliana* (Rebman 2001), y dioicismo en *Pereskia zinniflora* (Mandujano *et al.* 2010). Con la hercogamia presente en *O. tomentosa* se esperaría que no hubiera autofecundación porque hay una separación espacial de las anteras y los estigmas, pero muchas hercógamas son también autoincompatibles, dando lugar a una redundancia de las estrategias que evitan la autogamia; así, se ha sugerido que atributos como la dicogamia y la hercogamia disminuyen la interferencia sexual y el descuento de polen, y no directamente la autogamia (Lloyd & Webb 1986). En consecuencia, para el paradigma Darwiniano, esta hipótesis de la interferencia sexual propone otras presiones de selección sobre los atributos florales, tales como el éxito relativo de la función masculina y la función femenina, y restando ligeramente la preponderancia de los efectos genéticos de la depresión endogámica.

En *O. tomentosa* no se observa un sistema de autoincompatibilidad, que consiste en un mecanismo fisiológico que imposibilita la autofecundación, basado en la detección por parte de células de la epidermis del estigma o del canal estilar de polen con carga genética similar (Barrett 1992). La autoin-

compatibilidad gametofítica es la que se ha encontrado en algunas especies de cactáceas, en *Ariocarpus* existe incompatibilidad parcial de este tipo (Martínez-Peralta *et al.* 2014), y solamente se ha reportado a *Opuntia microdasys* como totalmente autoincompatible (Piña *et al.* 2007). Cabe mencionar que esta última especie es sumamente clonal (al fallar la autopolinización los frutos abortan y genera propágulos vegetativos; Piña *et al.* 2007), resaltando la interrelación de los sistemas sexuales con otros tipos de reproducción, como la vegetativa.

*Opuntia tomentosa* es visitada por himenópteros, coleópteros, lepidópteros y colibríes. Las abejas siempre viajan de flor en flor, visitando las flores de plantas más o menos cercanas (aprox. un radio de 5 a 10 m), y visitando con mayor frecuencia y durante más tiempo algunas flores específicas (posiblemente con más néctar o polen, o estableciendo rutas que memorizan por un corto tiempo). Las abejas son los visitantes más frecuentes y la producción de frutos de manera natural (100%) indica que con pocas visitas la probabilidad de que una flor se desarrolle a fruto se incrementa al menos en un 8.4% (91.6% de proporción de frutos formados en autogamia automática vs. 100% en controles). Las abejas aterrizan directamente en el estigma al buscar néctar o polen, se sostienen en el estigma para empezar a bajar hacia la cámara nectarial, y su cuerpo siempre toca las anteras de la flor, lo que asegura la toma y deposición de los granos de polen en el siguiente estigma con que tengan contacto. Por ello, los polinizadores más efectivos de *O. tomentosa* posiblemente son las abejas. Reportes en otras *Opuntia* indican que se han encontrado estos mismos géneros de abejas (*i.e.*, *Megachile*, *Dialictus* (*Lasioglossum*) y *Bom-*

*bus*) y se han reportado a otros visitantes grandes como *Lithurge*, *Megachile*, *Diadasia*, y *Xilocopa* (Grant & Grant 1979; Grant *et al.* 1979; Simpson & Neff 1983; Del Castillo & González Espinosa, 1988; McFarland 1989; Mandujano *et al.* 1996) los cuales están ausentes en *O. tomentosa*. La frecuencia de los visitantes florales aumenta en la mañana y está parcialmente ligada a la producción de néctar. Esta producción de néctar también puede estar asociada a la visita de colibríes *Amazilia beryllina*, que fueron los visitantes que ocuparon el segundo puesto en frecuencia de visitas. Beutelspacher (1971) reportó visitantes similares en *O. tomentosa* (sin mencionar la frecuencia), aunque no es muy clara la presencia de un síndrome de polinización específico, el hecho de que en la población de *O. tomentosa* algunas plantas tienen perianto rojo, no puede descartarse la asociación con los colibríes y la especie de estudio. No hay reportes abundantes de visitas de colibríes a *Opuntia* (Reyes Agüero *et al.* 2006), y su papel como polinizadores efectivos queda aún por evaluarse. Los coleópteros, en específico los nitidúlidos, fueron muy abundantes, similar a otras especies de cactáceas (Martínez-Peralta obs. pers.). En *O. tomentosa* pueden ser robadores de recompensas (polen y néctar) pero posiblemente facilitan la autopolinización. Lo anterior también se ha descrito para *O. basilaris*, *O. lindheimeri* y *O. robusta* (Grant & Grant 1979; Grant & Hurd 1979; Del Castillo & González-Espinosa 1988). Posiblemente los coleópteros sean parásitos de las flores de *Opuntia*, como se ha encontrado en *O. compressa* y en *O. imbricata* (McFarland *et al.* 1989), pues tienen poca o nula movilidad entre flores, y se dedican principalmente a consumir las recompensas.

Para inferir el sistema de apareamiento de *O. tomentosa*, se obtuvo la relación polen/óvulo, a partir de la cual se determinó que el sistema de apareamiento está entre autogamia facultativa con autopolinización, y xenogamia facultativa, en el que las especies tienden a la polinización cruzada. De igual forma se evaluó el índice de entrecruza OCI, según el cual, el sistema de apareamiento al que pertenece *O. tomentosa* es la xenogamia facultativa, en el cual hay entrecruza e intervención de polinizadores. En el estudio previo realizado por Galicia-Pérez (2013), existe coincidencia en el OCI, colocando a la especie como xenógama; sin embargo, difiere en la proporción polen/óvulo pues coloca a la especie como xenógama facultativa; esta diferencia pudo deberse a la diferencia en la colecta de anteras que provocó discrepancias en la estimación de granos de polen por flor, ya que las medidas restantes no difirieron significativamente entre las poblaciones. Galicia-Pérez (2013) realizó experimentos sobre la polinización y llegó a la conclusión de que el sistema de cruza de *O. tomentosa* corresponde a un sistema mixto, por lo que se ha sugerido que la condición ancestral en *Opuntia* (Del Castillo 1999), y posiblemente en toda la familia Cactaceae, es el hermafroditismo con sistemas reproductivos mixtos (Mandujano *et al.* 2010). Con las nuevas propuestas filogenéticas de la familia, así como con el creciente número de trabajos de biología reproductiva de la familia, quedaría por determinar si esta hipótesis ocurre para toda la familia o para grupos en particular (Martínez-Peralta *et al.* 2014).

La autocruza puede considerarse como un seguro para la reproducción sexual que permite que no se desperdicien flores, y podría ser un mecanismo muy eficiente que

ayuda a entender el porqué no se separan las funciones sexuales. Posiblemente, similar a lo reportado para *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) y *Prosopis glandulosa* (Fabaceae) el que un fruto tenga más semillas y que éstas sean de entrecruza o autocruza depende del tipo de polen que recibió la flor, es decir, de la eficiencia del polinizador, de su patrón de forrajeo o de la frecuencia de visitas (Búrquez *et al.* 1987; Golubov 2002). Además, la frecuencia de visitas y la cantidad de polen pueden estar influidos por la distribución de las plantas y la cantidad de flores cercanas como se ha reportado para begonias (Jiménez 2000).

Ambos sistemas sexuales, tanto los sistemas de apareamiento como los sistemas de cruza, parecen tener una tendencia evolutiva hacia la entrecruza en el grueso de las angiospermas (Wyatt 1983; Eguiarte *et al.* 1992). En el sistema de cruza parece haber más ventajas a largo plazo si la población realiza entrecruza ya que mantiene mayor variabilidad genética (Wyatt 1983; Charlesworth & Charlesworth 1987; Eguiarte *et al.* 1992), aunque su estabilidad depende de la necesidad de vectores polinizadores como en *O. tomentosa*, es decir, en este sistema esperamos poblaciones muy diversas genéticamente pero tal vez limitadas espacialmente. Por su parte, el sistema de autocruza limita la diversidad genética, pero las poblaciones pueden asegurar la producción de semillas, además de reducir los efectos de depresión endogámica (se ha observado que ésta es menos severa en poblaciones autóгамas que en xenógamas debido a la purga genética o eliminación de los alelos deletéreos de las poblaciones; Charlesworth & Charlesworth 1987; Spencer *et al.* 1996; Muirhead & Lande 1997). Una ventaja de este tipo de poblaciones

es que aseguran la existencia mientras no haya algún cambio ambiental, una plaga u otro tipo de cambio que disminuya la reproducción y la sobrevivencia de la población. El sistema mixto, en consecuencia, mantendría la diversidad genética y la población no dependería totalmente de sus polinizadores, aunque también cuenta con la desventaja de una alta depresión por endogamia (Charlesworth & Charlesworth 1987; Spencer *et al.* 1996). Esto es lo que sucede con el sistema de *O. tomentosa*, ya que en él ocurren autocruzas y entrecruzas de manera natural con la misma frecuencia, y como sistema mixto la depresión por endogamia se presenta baja, además de que la planta es clonal y esto interfiere en los sistemas sexuales. En este sentido, la clonalidad influye de manera importante en los sistemas sexuales porque mantiene “inestable” a la población en cuanto a los tipos de cruce que ocurren en la población (autogamia vía geitonogamia y autopolinización automática *vs.* entrecruza debida a los polinizadores). Esto se debe a que si la planta clona en exceso promueve la geitonogamia, y la población a futuro podría modificar su forma de reproducción hacia un sistema de autocruza (Snow *et al.* 1996). Los principales factores reproductivos analizados en *O. tomentosa* (sistema de apareamiento, sistema de cruce, depresión por endogamia, visitantes florales) interactúan de manera compleja con la característica clonal de la planta; por lo tanto, proponemos que existe una disyuntiva entre la expansión del clon y su eficiencia en el sistema de entrecruza, ya que nuestros resultados indican que el sistema en esta población es entre autógeno y xenógeno facultativo y que se presenta una baja depresión por endogamia.

## Agradecimientos

Al Laboratorio de Genética y Ecología del Instituto de Ecología de la UNAM por las instalaciones para la realización de este trabajo.

## Literatura citada

- Abarca CA & López A. 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. *Ecología Molecular*. SEMARNAP, CONABIO, INE, UNAM. México D.F.
- Barrett SCH. 2002. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* **88**:154-159.
- Barrett SCH. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: Model systems for evolutionary analysis. En S.Ch. Barrett (ed.) *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Germany.
- Barrett SHC & Harder LD. 2006. David G. Lloyd and the evolution of floral biology: from natural history to strategic analysis. En LD. Harder & S.Ch. Barrett (eds.). *Ecology and Evolution of flowers*. Oxford, University Press.
- Beutelspacher RC. 1971. Polinización de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck y *O. robusta* Wendland en el Pedregal de San Ángel. *Cact Suc Mex* **16**:84-86.
- Bold H, Alexopoulos C & Delevoryas J. 1987. *Morfología de las plantas y hongos*. Harper & Row Publishers, Nueva York, EUA.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. Dirección General de Publicaciones. Ciudad Universitaria, México, DF.
- Charlesworth D & Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann Rev Ecol Syst* **18**:237-268.

- Charpentier A. 2002. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evol Ecol* **15**:521-530.
- Cruden RW, Hermann SM & Peterson S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En B. Bentley & T. Elias (eds.). *The biology of nectaries*. Columbia University Press. New York.
- Cruden RW & Lyon DL. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecol* **66**:299-306.
- De Jong TJ, NM Waser, PGL Klinkhamer. 1993. Geitonogamy: The neglected side of selfing. *TREE* **8**:321-325.
- Del Castillo RF & S Trujillo. 2009. Reproductive implications of combined and separate sexes in a trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Am J Bot* **96**:1148-1158.
- Eguiarte LE, Souza V & Aguirre X. 2007. *Ecología molecular*. Impresora y Encuadernadora Progreso, S.A. de C.V. México, D.F.
- Galicia-Pérez A. 2013. Estudios sobre los sistemas de autoincompatibilidad presentes en *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México. D.F.
- Gaumer AR. 2012. 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 de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Geber MA. 1999. Theories of the evolution of sexual dimorphism. En A.M. Geber, T.E. Dawson & L.F. Delph. *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Springer Verlag, Germany.
- Grant V & Grant KA. 1979. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Syst Evol* **132**:321-325.
- Gurevitch J, Scheiner SM & Gordon AF. 2002. *The Ecology of plants*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Guzmán-Cruz U, Arias S & Dávila PD. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, DF.
- Harder LD & Barrett Sch. 1995. Mating costs of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature* **373**:512-515.
- Holsinger KR. 2000. *Reproductive systems and evolution in vascular plants*. *Proc Nat Acad Sci (USA)* **97**:7037-7042.
- Honnay O & Bossuyt B. 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* **108**:427-432.
- Kearns CA & Inouye DW. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado, USA.
- Lot A & Canon Z. 2009. *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel* UNAM, México.
- Lloyd DG & Webb CJ. 1986. The avoidance of interference of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zeal J Bot* **24**:135-162.
- Márquez-Guzmán GJ, Collazo M, Orozco A & Vázquez S. 2013. *Biología de angiospermas*. UNAM. México.
- Mandujano MC, I Carrillo-Ángeles, C Martínez-Peralta & J Golubov. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. En K.G. Ramawat (ed.). *Desert Plants: Biology and biotechnology*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.
- Mandujano MC, Montaña C & Eguiarte LE. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *Am J Bot* **83**:63-70.
- Muirhead CA & Lande R. 1997. Inbreeding depression under joint selfing, outcrossing, and asexuality. *Evolution* **51**:1409-1415.

- Nasrallah JB. 1997. Evolution of the *Brassica* self-incompatibility locus: a look into the S-locus gene polymorphism. *Proc Nat Acad Sci (USA)* **94**:9516-9519.
- Orozco-Arroyo G, S Vázquez-Santana, A Camacho, JG Dubrovsky & F Cruz-García. 2012. Inception of maleness: auxin contribution to flower masculinization in the dioecious cactus *Opuntia stenopetala*. *Planta* **236**:225-238.
- Pannell J. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. *Ann Rev Ecol Syst* **33**:397-425.
- Pimienta E. 1997. *El nopal en México y el mundo*. En *Suculentas Mexicanas Cactáceas*. CVS Publicaciones.
- Piña HH. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. ENCB. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Piña H, Montaña C & Mandujano MC. 2007. Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecol* **193**:305-313.
- Plasencia-López LMT. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel (REPSA) (en línea). Fecha de actualización: 31/01/2007. Consulta: 17/06/2013. Disponible en Internet: <[http://www.cic-ctic.unam.mx:31101/reserva\\_ecologica](http://www.cic-ctic.unam.mx:31101/reserva_ecologica)>
- Reyes-Agüero JA, Aguirre JR & Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *J Arid Environ* **64**:549-585.
- Richards AJ. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen and Unwin, London.
- Rzedowski J. 1954. *Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal)*. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas **8**:59-129.
- Scheinvar L. 2004. *Flora Cactológica del Estado de Querétaro: Diversidad y Riqueza*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Silvertown BB & Lovett-Doust D. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publication. Cambridge, USA.
- Snow AA, Spira TP, Simpson R & Klips RA. 1996. The ecology of geitonogamous pollination. En Lloyd DG & Barrett SCh (eds.) *Floral biology-Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall. Toronto, Canada.
- Tiffney BH & Niklas KJ. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: Jackson JBC, Buss L & Cook RE (eds.). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, USA.
- Wilcock C & Neiland R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends Plant Sci* **7**:270-277.

Recibido: junio 2014; Aceptado: septiembre 2014.  
Received: June 2014; Accepted: September 2014.

