

UNIVERSIDAD DE SONORA

**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS**

**BIOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN, ORIENTACIÓN E INCLINACIÓN DE
TALLOS DE UNA POBLACIÓN DE *Ferocactus wislizeni* (Engelm.) Britt & Rose**

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

CON OPCIÓN EN: RECURSOS NATURALES TERRESTRES

PRESENTA:

GISSEL SÁNCHEZ SÁNCHEZ

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sonora por haberme dado la oportunidad de haber sido su alumna y de darme mi formación académica y profesional.

Al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, porque nos brindó las bases necesarias durante nuestra carrera, por haber sido como nuestro hogar durante estos 5 años. Gracias a cada uno de los investigadores que me dieron clases en la licenciatura y sobre todo gracias porque aparte de enseñarnos fueron nuestros amigos y soporte para seguir adelante luchando por nuestro sueño de ser todos unos biólogos.

A mi Director de Tesis el Dr. Francisco Molina Frenaner por aceptarme como su tesista y por estar ahí siempre ayudándome, brindándome su apoyo cada vez que lo necesitaba, su tiempo, por tenerme la paciencia suficiente para trabajar conmigo y sobre todo por compartir sus conocimientos conmigo, es un privilegio haber sido su alumna, con usted aprendí muchas cosas que me servirán tanto en mi vida personal como profesional en un futuro.

Al Instituto de Ecología de la Universidad Autónoma de México por brindarme todas las facilidades para poder desarrollar mi tema de tesis.

A mi comité de Tesis: el Dr. Alejandro Castellanos, M.C. Mirna Valenzuela y el M.C. Gilberto Solís por brindarme su apoyo, sus críticas, sus asesorías, su conocimiento y sobre todo su tiempo, muchas gracias.

A José Martínez por haberme apoyado con mi trabajo de campo y de laboratorio, gracias Jechu.

A Said Gutierrez, por haberme apoyado en mi trabajo de campo.

A Crista Paulina Gamez Ruiz , Alejandro Samaniego Pesqueira y Cristina Estrada Vázquez por haberme ayudado en el trabajo de laboratorio.

A Daniel Morales porque siempre estuvo para ayudarme cada vez que tenia alguna complicación con mi tesis y por ser un buen consejero , gracias Daniel.

DEDICATORIA

Quiero dedicar este trabajo primero que nada a mis papas, porque ellos siempre han estado ahí para apoyarme, para aconsejarme cada vez que lo necesito y por que siempre nos han inculcado que jamas nos debe dejar vencer y que siempre hay que seguir adelante y sobre todo porque siempre estan ahí para escuchar mis problemas y darme animos de seguir adelante muchas gracias mamá y papá, los quiero mucho.

A mis dos hermanos Anabel y Armando, por quererme y aguantar mis momentos de mal humor durante mi tesis y toda mi carrera y porque siempre estaban ahí para escucharme y darme su punto de vista, gracias por ser mis hermanitos, los quiero. A mi abuelita por estar siempre conmigo.

A mis amigas del alma de la carrera Soitza Acosta y Emilia Cortez, gracias por siempre estar conmigo en mis buenos y malos momentos, no se que hubiera hecho sin ustedes durante estos 5 años, siempre aguantando mis momentos de mal humor, de estres, de nerviosismo, al igual que los momentos de felicidad y de diversión, en verdad haberlas conocido es una de las mejores cosas que me trajo la carrera de Biología, las quiero mucho enanas.

A mis amigas de toda la carrera Karina Johnston López, Damaris Gallardo, Diana Medina y Ana Martínez amigas muchas gracias por estos 5 años de amistad las quiero mucho colegas y por supuesto a Jose Manuel Ayala Galaz y Christian Minajrez Osorio.

A mi salón durante 3 años de mi licenciatura Z10 que buenos momentos pasamos juntos, jamas olvidaré esas salidas de campo, que sin cada uno de ustedes no hubiera sido lo mismo, y por aguantar mis cantos cada vez que saliamos al campo, un placer haberlos conocido, les deseo mucho éxito a todos en su vida personal y profesional, seremos unos buenos biólogos, solo es cuestión de proponernoslos, los quiero mucho.

A mi salón de la especialidad de Recursos Naturales Terrestres, fue un año bastante bueno aprendimos a convivir entre nosotros y a pesar de la competencia que se vivía día a día en el salón creo que pasamos muy buenos momentos y que todos aprendimos a querernos, compañeros esas salidas de campo fueron lo mejor, para mí fue un placer haber estado en esa especialidad con todos ustedes, me hizo perder un poco mis miedos y creer mas en mí, los quiero “Terrestres”.

A mis amigas de la prepa Nalle, Ivanna, Kenia, Selene y Diana por que ustedes mis queridas amigas del alma siempre estuvieron para apoyarme, para escuchar los problemas que se me presentaban durante la carrera y la tesis, las quiero mucho y ojala esta amistad dure muchísimos más años, son únicas y especiales. Y por supuesto a mi gran amigo de toda la vida Hector Manuel Rodriguez Chavez gracias por siempre estar conmigo en las buenas y en la malas te quiero muchisimo.

“Duda del que quieras, pero nunca de ti mismo”

Christine Bovee.

RESUMEN

El objetivo general de este trabajo fue describir la inclinación y la orientación de los tallos de una población de *F. wislizeni*, así como algunos aspectos básicos de su biología de la polinización. Para ello se realizaron cuatro tratamientos de polinización (control, entrecruza, autopolinización manual y autopolinización automática), los cuales se llevaron a cabo entre el 22, 23 y 24 de septiembre del 2009 en 46 individuos seleccionados al azar en un área aproximada de ocho hectáreas. Los resultados de los tratamientos de polinización se evaluaron midiendo el cociente frutos/flores tratadas, número de semillas por fruto y peso de las semillas. Para el caso del cociente frutos/flores, no se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos ($F=0.0275$, $P=0.9938$), indicando que *F. wislizeni* es auto compatible. En contraste, para el número de semillas por fruto sí se observaron diferencias significativas entre los diferentes tratamiento de polinización (incluyendo el número de óvulos por flor; $F = 10.76$, $P < 0.0001$). En el peso de las semillas no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de polinización ($F= 0.0275$ $P= 0.9938$). *Diadasia riconis* y *Ashmeadiella opuntiae* fueron los visitantes más comunes, indicando que son los encargados de llevar a cabo la polinización. En lo que respecta a la inclinación de los tallos, el promedio fue 8.08° y la desviación estándar 5.87° ; la prueba estadística de Raleigh indica que los tallos tienen una inclinación significativa ($Z= 65.32$ $p<0.001$) El tamaño de las plantas tienen una influencia significativa sobre la inclinación ya que plantas con mayor diámetro y altura tendieron a mostrar mayor inclinación de los tallos. La orientación de los tallos también fue significativa y por lo tanto se infiere que los tallos se orientan hacia el sur. El análisis estadístico muestra que el diámetro de la planta tiene un efecto significativo sobre el número de frutos producidos por planta ($F=7.63$ $P= 0.0075$). Se concluye que las flores de *F. wislizeni*, son capaces de asegurar su reproducción en casos de baja disponibilidad de polinizadores, condiciones extremas de falta de humedad y altas temperaturas, y se confirma que los tallos no crecen de manera erecta y muestran una orientación hacia el sur, en la población bajo estudio.

ÍNDICE

	Página
RESUMEN	i
ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABLAS	iv
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	6
II.1. Cactáceas de México	6
II.2. <i>Ferocactus</i>	6
III. OBJETIVOS	16
III.1. Objetivo general.	16
III.2. Objetivos específicos.	16
IV. HIPOTESIS	17
V. MATERIALES Y METODOS	17
V.1. Sitio de estudio.	18
V.2. Descripción de la planta de estudio.	19
V.3. Biología de la polinización.	19
V.4. Potencial reproductivo.	21
V.5. Visitantes florales y patrones de visita.	21
V.6. Orientación e inclinación de los tallos.	21
V.7. Análisis de los datos.	22
VI. RESULTADOS	23
VI.1. Visitantes florales y patrones de visita	23
VI.2. Biología de la polinización.	25
VI.3. Inclinación de los tallos.	31
VI.4. Fecundidad.	36
VII. DISCUSIÓN	37
VII.1. Biología reproductiva.	37
VII.2. Inclinación y orientación de los tallos.	40
VIII. CONCLUSIÓN	43
IX. RECOMENDACIONES	44
	iii

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Localización geográfica del área de estudio.	18
2	Frecuencia de visitantes florales durante un día de observaciones.	23
3	Patrones de visitas a las flores de <i>Ferocactus wislizenii</i> .	24
4	Eficiencia reproductiva de los cuatro tratamientos de polinización.	265
5	Número de óvulos/flor y número de semillas/fruto de los diferentes tratamientos de polinización Letras diferentes denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).	28
6	Resultados de los tratamientos de polinización del peso promedio de semillas. La misma letra denota que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos.	29
7	Inclinación de los tallos.	31
8	Inclinación de los tallos como función del diámetro.	32
9	Inclinación de los tallos en función del diámetro.	33
10	Relación entre la inclinación y volumen de la planta.	34
11	Distribución de los azimuths de los tallos.	35
12	Fecundidad (número de frutos/planta) como función del diámetro de los tallos	36

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla		Página
I	Monitoreo de la eficiencia reproductiva de los diferentes tratamientos de polinización. La eficiencia reproductiva fue evaluada mediante el cociente fruto/flor. El número de flores usadas en cada tratamiento se incluye entre paréntesis. El número final de frutos obtenidos por tratamiento de polinización varió de 2 a 9.	26
II	Resultados de los tratamientos de polinización medido con el número de semillas por fruto y el peso promedio de semillas.	30

I.- INTRODUCCIÓN

Las angiospermas muestran una gran diversidad de estrategias reproductivas que van desde la reproducción sexual hasta la propagación vegetativa. Existen especies que se reproducen principalmente por la vía asexual a través de estructuras tales como estolones, rizomas o fragmentos de tallos.

La reproducción sexual implica la producción de semillas a través de procesos como la formación de flores, la polinización, fecundación y la dispersión de semillas (Aschero, 2006). Estas plantas presentan estructuras florales con gran heterogeneidad de colores, formas y tamaños, que ayudan a cumplir su función, la cual consiste en la generación de semillas mediante la reproducción sexual. Dentro de la flor ocurren sucesos de vital importancia para la reproducción sexual, tales como la producción de gametos y la fecundación (Arbo, S/F). Para que se realice la fecundación es indispensable el transporte de los granos de polen del androceo hasta el gineceo, para que una vez depositados en el estigma, los granos de polen germinen y el tubo polínico llegue al ovulo para fecundarlo. Las angiospermas poseen diversos mecanismos que promueven la entrecruza e impiden la autofecundación. Por ejemplo, los sistemas de autoincompatibilidad son sistemas de reconocimiento que actúan a nivel celular impidiendo que se lleve a cabo la autofertilización en hermafroditas mediante el reconocimiento y rechazo de granos de polen que expresen la misma especificidad alélica que la que expresa el pistilo. Los sistemas de incompatibilidad impiden que los granos de polen de la misma planta germinen en su estigma y solo permite que germinen los granos de polen de genotipos diferentes de la misma especie (Castric y Vekemans, 2004). En contraste las especies auto compatibles permiten que los granos de polen de la misma planta germinen en el propio estigma y por tanto las flores pueden auto polinizarse y auto fecundarse (Aschero, 2006).

La polinización es un proceso importante de la reproducción sexual en el que el polen se transfiere de los estambres hasta el estigma. En este proceso de transferencia del polen pueden intervenir agentes bióticos que llamamos polinizadores y agentes abióticos tales como el viento o el agua. La polinización biótica es un tipo de interacción mutualista en la que la planta proporciona recompensas tales como néctar, polen o aceites que atraen a vectores animales a cambio de que transporten los gametos de los órganos masculinos a los femeninos. En este proceso, los agentes bióticos adquieren recursos alimenticios mientras que las plantas pueden cruzarse y reproducirse. De los agentes bióticos conocidos destacan los insectos, las aves y los mamíferos como polinizadores de las angiospermas (Baker y Baker 1983). Para que el proceso de polinización biótica sea eficiente, es necesario que el polinizador tenga un contacto adecuado con las anteras dehiscentes de la flor, para de esta manera impregnarse del polen y posteriormente depositar o colocar los granos de polen en el estigma de la flor de otra de planta similar. Los animales encargados de la polinización incluyen a los insectos (himenópteros, lepidópteros y esfingidos), aves (colibríes) y murciélagos nectarívoros. A través de años de interacción, estos grupos animales han tenido una influencia en la morfología de las flores generado lo que conocemos como síndromes de polinización (Cadaval-Narezo, 1999). La polinización puede ser diurna, nocturna o una combinación de ambas.

Las flores presentan una serie de características, como la morfología, tipo y color de flor y las recompensas a las que convergen las plantas polinizadas por cierto grupo de organismos, lo que ha sido denominado como Síndrome de Polinización. Dependiendo del síndrome de polinización, las flores poseen diversas formas, colores, olores y recompensas (tipo de néctar, polen y sus patrones de producción) (Cadaval-Narezo, 1999).

A continuación se describen los principales síndromes de polinización:

a) Síndrome de melitofilia: polinización por himenópteros (abejas y avispas). Flores con simetría radial o zigomorfa, de colores azul, blanco amarillo y rosado, la forma de tubo alargado o corto. Antesis diurna (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002). El volumen de néctar que producen las flores con este síndrome es de 2.1 μl por flor (Cadaval-Narezo, 1999).

b) Síndrome de quiropterofilia: polinización a través de murciélagos. Flores de colores no llamativos, muy fragantes, forma de péndulo y simetría actinomorfa o zigomorfa, néctar abundante y antesis nocturna (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002). El volumen de néctar es de 139.3 μl por flor (Cadaval-Narezo, 1999).

c) Síndrome de ornitofilia: polinización por aves. Flores de colores llamativos como rojo, sin olor, néctar abundante, forma de tubo largo y rígido, simetría zigomorfa y antesis diurna (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002). El volumen de néctar es de 9.7 μl por flor (Cadaval- Narezo, 1999).

d) Síndrome de falenofilia: polinización por lepidópteros (mariposas nocturnas y polillas). Flores de colores pálidos, muy fragantes, forma de tubos largos y estrechos, simetría zigomorfa y néctar abundante y antesis nocturna (Ramírez-Mireles, 1999). El volumen de néctar es de 32.2 μl por flor (Cadaval-Narezo, 1999).

e) Síndrome de psicofilia: polinización por lepidópteros (mariposas diurnas). Flores con tonalidades anaranjadas, azules y moradas, muy poco fragantes, néctar escondido, con forma de tubos largos y estrechos y simetría zigomorfa o actinomorfa (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002).

Con respecto a la sexualidad de las angiospermas, la gran mayoría de las plantas (72%) presentan flores hermafroditas (Richards, 1997), las cuales producen óvulos y polen funcional en la misma flor. Es decir las flores son fértiles para la función femenina y

masculina y en caso de ser auto compatibles pueden potencialmente auto polinizarse. En contraste, sólo un porcentaje pequeño (4%) de las angiospermas son dioicas y por tanto los individuos sólo producen flores unisexuales ya sea femeninas o masculinas (Richards, 1997). En este caso, las plantas no pueden auto fecundarse y requieren de la entrecruza (Aschero, 2006). Además de la incompatibilidad, existen otros mecanismos que utilizan las plantas con flores hermafroditas para minimizar la autofecundación y promover la entrecruza como la hercogamia y la dicogamia. Estos mecanismos tienen que ver con la separación espacial (hercogamia) o temporal (dicogamia) de los órganos sexuales en las flores hermafroditas. La hercogamia representa una separación espacial para alejar los estambres del estigma y así minimizar la transferencia del polen de la misma flor a su estigma (Arbo, S/F). En cambio la dicogamia representa una separación temporal por la cual los granos de polen se liberan a diferente tiempo de que el estigma sea receptivo. Dichos mecanismos reducen la probabilidad de autofecundación e inducen la polinización cruzada. Las estrategias de reproducción de la mayoría de las plantas son mixtas (Aschero, 2006).

La reproducción sexual de las plantas puede verse limitada por polinizadores o por recursos como agua y nutrientes. Existen protocolos experimentales que permiten inferir si la reproducción está limitada por polinizadores o por recursos (agua o nutrientes). Por ejemplo, si se establecen tratamientos experimentales de polinización manual cruzada, se asegura que todas las flores reciben una cantidad adecuada de polen compatible. Si el tratamiento de polinización cruzada manual produce la misma cantidad de frutos y semillas que el tratamiento control, uno puede inferir que no existe limitación por polinizadores ya que los polinizadores proporcionaron todo el polen necesario para producir la máxima cantidad de semillas. En cambio si el tratamiento control produce menos semillas que el

tratamiento de polinización cruzada manual, uno infiere que los polinizadores no proporcionaron el polen suficiente para una máxima producción de semillas (Proctor *et al.*, 1996). La limitación por recursos abióticos se estudia sometiendo a las plantas a tratamientos experimentales del recurso limitante, como por ejemplo agua o nutrientes. Si se detectan diferencias significativas en la producción de frutos y semillas entre los tratamientos experimentales, se infiere que la reproducción está limitada por recursos abióticos.

II. ANTECEDENTES

II.1.-Cactáceas de México

En el mundo existen 1810 especies de cactáceas distribuidas en 125 géneros (Anderson, 2001), de los cuales 52 géneros y 850 especies se encuentran en México (Arias, 1993). De acuerdo a la forma y hábito de crecimiento que presentan, las cactáceas se clasifican en columnares, globosas, toneliformes, arbustivas, trepadoras y tipo cholla o nopal (Jiménez-Sierra, 2008).

Las cactáceas representan una familia de angiospermas que se encuentran adaptadas para sobrevivir en ambientes secos con temperaturas extremas, nutrientes limitados, intensidad de luz alta y escasez de agua, los cuales son factores limitantes para su reproducción (Nobel, 1988).

En las cactáceas la areola es una estructura vegetativa, a partir de ella se desarrollan los pelos, órganos foliares, órganos reproductores, raíces y gloquidios (Booke, 1980). Las flores de las cactáceas son sésiles y usualmente la areola sólo tiene la capacidad para producir una flor, aunque en ocasiones puede producir más de una (Ramírez-Mireles., 1999).

La morfología de las flores por lo general es acampanada con simetría radial, aunque en las especies epifitas la simetría es bilateral debido a que los estilos y los estambres se encuentran en la parte ventral. Frecuentemente abren y cierran durante el mismo día, sin embargo hay ocasiones en que ésta puede abrir un segundo día (Ross, 1981).

Las cactáceas pueden propagarse de manera sexual y asexual. La reproducción asexual puede ser a través de la propagación vegetativa y la agamospermia. La propagación vegetativa es un tipo de reproducción, en el cual una nueva planta se genera a partir de

fragmentos desprendidos de la planta madre, tales como tallos con la capacidad de enraizar. En cambio, la agamospermia es un tipo de reproducción en el que se producen semillas sin la intervención de gametos (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002).

El estigma se encuentra en la parte más alta del estilo, donde el polen es depositado. El estigma tiene formas variadas y posee las condiciones adecuadas para que los polinizadores depositen adecuadamente el polen en el transcurso de sus visitas florales. En algunas especies, el estigma está muy cerca de los estambres, lo cual puede provocar la transferencia de polen de la misma planta y por tanto inducir la autopolinización (Rosas y Pimienta, 1986).

El néctar es común encontrarlo en la base de la flor, y está compuesto de diversos tipos de azúcar. El número de granos de polen varía de 16,000 a 33,000 por flor; mientras que el número de óvulos en el ovario varía de aproximadamente 400 a 800 por flor. Los polinizadores más comunes que llevan a cabo la transferencia de polen en este grupo de plantas son las abejas, mariposas, esfingidos, colibríes y los murciélagos (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002).

Los diversos grupos de cactáceas se pueden agrupar de acuerdo a los diferentes síndromes de polinización (Cadaval-Narezo, 1999).

Las especies con síndrome quiropterofílico comúnmente presentan en sus flores antesis nocturna de colores claros, generalmente grandes y con bastante polen y néctar (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002). La polinización en estas plantas a través de diversas especies de murciélagos en las zonas tropicales de México (Valiente-Banuet, 2002) y por una combinación de murciélagos, aves e insectos en el Desierto Sonorense (Molina-Freaner *et al.*, 2004).

Los estudios de biología de la polinización que se han realizado en el Desierto Sonorense muestran que las flores abren durante la noche y son visitadas por murciélagos nectarívoros cuando estos se encuentran de visita en esta región durante la primavera y el verano. Durante la mañana del siguiente día las flores permanecen abiertas y son visitadas por aves e insectos (Fleming *et al.*, 2001). Dentro de las cactáceas columnares también existen especies con síndrome de polinización por esfíngidos. En este caso las flores son nocturnas, con un tubo floral largo y producen poco néctar. Sin embargo, existen muy pocos estudios sobre la polinización de este grupo de cactus en México (Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003). También hay especies columnares con síndrome de polinización por colibríes y abejas pero son escasos los estudios sobre este grupo de cactus en México (Dar *et al.*; 2006). Aunque hay especies auto compatibles con la capacidad para autopolinizarse, en este tipo de cactáceas el sistema de reproducción que predomina es el de entrecruza (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002).

Dentro de las cactáceas globosas podemos encontrar distintos géneros, como *Mammillaria*. Este grupo de especies muestra diversidad de colores (blanco, amarillo, rojo o violeta) en las flores, dependiendo de la especie y variedad. Presentando el síndrome melitofilo. Sus flores son polinizadas por abejas nativas de diversos géneros. Las flores son en forma de tubos cortos y alargados (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002). Otro grupo de especies no globosas con síndrome melitofilo son las cactáceas del género *Opuntia*. Sus flores son diurnas, actinomorfas, de diversos colores (amarillo, anaranjado, rosa, púrpura rojo o blanco) según la especie. Sus principales polinizadores son abejas de distintas especies, aunque no todas ellas son igual de efectivas como polinizadores (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002).

El síndrome ornitófilico se presenta en el grupo de los cactus polinizados por colibríes cuyas flores son diurnas y generalmente tubulares y de color rojo (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002). Los polinizadores son diferentes especies de colibríes, aunque también suelen ser visitadas por pequeñas abejas (Nassar *et al.*, 2004).

En el grupo de las cactáceas toneliformes sobresalen dos géneros principalmente *Ferocactus* y *Echinocactus*, los cuales presentan el síndrome melitofilo. Sus flores son comúnmente amarillas, diurnas, actinomorfas y con muchos estambres (Cardaval-Narezo, 1999). Nuestro conocimiento sobre la biología de la polinización de este grupo es muy pobre ya que existen muy pocos estudios en México (Jiménez, 2008) y para el género *Ferocactus*, solo se conoce un poco de la polinización de dos especies de Arizona (Mcintosh 2002a; Mcintosh 2002b; Mcintosh, 2005).

En las cactáceas, las flores hermafroditas tienen diversos mecanismos para evitar la autofecundación. Por ejemplo, los órganos sexuales maduran en distintos tiempos dentro de la flor para evitar la autopolinización. Si los estambres maduran (liberan el polen) antes que los estigmas sean receptivos, la flor funciona primero como masculina y posteriormente como femenina. A este fenómeno se le conoce como protandria; otro mecanismo es la separación espacial de los órganos sexuales conocido como hercogamia (Arbo, S/F). Se presenta cuando las anteras y los estigmas se encuentran muy separados uno del otro. El nivel de contacto de las anteras con el estigma va a influir en la reproducción. Por ejemplo si por la proximidad de los órganos sexuales, el estigma se impregna de polen de las anteras de la misma flor, es posible que este sature el estigma y no permita la deposición de los granos polen de entrecruza que transportan los polinizadores. Esta proximidad promueve la autofecundación, impidiendo que exista el intercambio de gametos masculinos de una flor a otra flor entre plantas diferentes (Pimienta–Barrios y del Castillo, 2002).

Generalmente, la iniciación de los órganos florales se realiza durante el comienzo de la primavera, primeramente es la antesis y posteriormente la producción de frutos y dispersión de semillas durante la época de verano. Cabe señalar que es común que en las estrategias de reproducción existan flores asincrónicas (Gibson y Nobel, 1986). Algunas cactáceas pueden llegar a tener una segunda floración (Piña, 1977). Los mecanismos de fertilización de la flor ocurren al momento en que los granos de polen llegan al estigma, recibiendo gran cantidad de granos de polen, los cuales germinan y producen un tubo polínico que crece a lo largo del estilo para llegar a los óvulos y fecundarlos (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002).

La floración en la mayoría de cactáceas se encuentra en cierta manera influenciada por el agua que se encuentre disponible. Gran parte de ellas comienzan su floración en los meses de marzo o abril, sin embargo la maduración de los frutos y la dispersión de las semillas ocurre durante el verano, la época más seca de todo el año y antes de la época de lluvias. Esto es el resultado de la capacidad que estas plantas poseen para almacenar agua, para poder llevar a cabo la reproducción durante el verano (Gibson y Nobel, 1986). Desde el punto de vista de la reproducción, la fecundación del ovulo y la germinación de las semillas son puntos claves para el éxito reproductivo (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002).

Asimismo dentro del grupo de las cactáceas, ha llamado mucho la atención el fenómeno de la orientación de las estructuras reproductivas (flores) y la inclinación y orientación de los tallos (Nobel, 1988). En estructuras con formas columnares como es el caso de los cactus, la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa no se encuentra distribuida de manera uniforme en cada uno de los lados de los tallos. En las latitudes al sur del Trópico de Capricornio o al norte del Trópico de Cáncer, los tallos reciben una mayor

radiación en el lado ecuatorial que en el lado que se encuentra orientado hacia los polos, provocando que la actividad fotosintética sea superior en la superficie del tallo que se encuentra orientado hacia el ecuador. En algunas especies se ha detectado que las flores se producen principalmente en el lado ecuatorial, el cual recibe mayor radiación fotosintéticamente activa (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000).

En las cactáceas toneliformes, se presenta el fenómeno de la inclinación y orientación de los tallos. Es decir, se ha detectado que los tallos no se desarrollan de una manera erecta, sino que presentan una leve inclinación provocando que muestren una orientación con dirección al Ecuador. En el caso de las cactáceas columnares, solo se ha detectado un caso de inclinación del tallo, ya que la gran mayoría de las especies presentan tallos erectos, debido a que la inclinación produce problemas de balance en la distribución de cargas ya que pesan mucho y este desbalance podría ocasionar rupturas mecánicas de los tallos (Zavala-Hurtado *et al.*, 1998)

La gran mayoría de las formas toneliformes presentan tallos que se inclinan y orientan hacia el lado ecuatorial. Sin embargo el fenómeno de la inclinación y la orientación de los tallos ha sido poco estudiado de forma cuantitativa en México.

II.2. -*Ferocactus*

Se sabe que la reproducción de las especies del género *Ferocactus* es a través de mecanismos sexuales. Las flores que esta planta desarrolla poseen una forma de tazón, son perfectas (hermafroditas), con tonalidades rosa, amarilla, naranja, púrpura y lila con anteras amarillas y abundantes estambres. La floración ocurre durante la época de primavera-verano y las flores pueden mantenerse abiertas durante algunos días (Cota, 1996). Las

flores de este género se han coadaptado de acuerdo a los tipos de organismos que funcionan como polinizadores, en su tamaño, color y olor.

En la polinización participan varias especies de abejas nativas; estos organismos son los principales polinizadores de estas plantas (Rowley, 1980). Sin embargo, también puede ser llevado a cabo por distintas especies de insectos (polinizadores secundarios) (Cota, 1996).

Estas plantas presentan mecanismos como hercogamia y protandria en sus flores, además de que las abejas tienen una conducta activa, provocando que se lleve a cabo la entrecruza y a su vez fomentando el flujo de genes (Grant y Grant, 1979).

La configuración floral, la exposición completa de las anteras de la superficie estigmática, proporcionan las condiciones necesarias para que los polinizadores puedan aterrizar sobre ellos, permitiendo que la polinización se lleve a cabo por diferentes especies de abejas (Cota, 1996).

El néctar es producido en bajas cantidades, por lo que es compensado por la riqueza de polen, la cual se encuentra ligada a la eficacia de los polinizadores (Richards, 1997). Las anteras presentes en los estambres en las flores de las plantas del género *Ferocactus* generan abundantes cantidades de polen, garantizando que los polinizadores lo transfieran a otra flor (Cota, 1996).

Ciertas plantas producen néctar extra floral, como es el caso *Ferocactus wislizeni*; los nectarios se encuentran ubicadas en la areola apical, donde las flores se desarrollan y pueden variar de 1 a 5 por areola, dependiendo de la especie (Bloom y Clark, 1980).

La presencia de los nectarios extra florales atrae a distintas especies de hormigas, las cuales sirven de defensa a la planta contra sus enemigos naturales, desempeñando de esta manera una interacción mutualista entre la planta y la hormiga (Ruffner y Clark, 1980).

La floración de las poblaciones de *Ferocactus* es aproximadamente desde la primavera hasta principios de otoño. Las semillas producidas posiblemente son dispersadas por diversos organismos y su germinación es a finales del verano y principios de otoño (Mcintosh, 2002a).

En el 2002a Mcintosh efectuó un estudio del tamaño de la planta, sistema de reproducción y los límites para el éxito reproductivo en *F. wislizeni* y *F. cylindraceus* y se encontró que el tamaño de la planta está asociado con el rendimiento reproductivo. El número de flores aumenta con el tamaño de la planta en ambas especies y también puede encontrarse relacionado con la producción de semillas por fruto. La producción de flores en las dos especies hermanas estudiadas fue similar, aunque en *F. cylindraceus* tuvo una menor cantidad de semillas producidas por fruto que *F. wislizeni*.

Para determinar el éxito reproductivo se aplicaron 4 diferentes tratamientos; estos experimentos de polinización mostraron que para las dos especies solo una pequeña fracción de las semillas son producto de la autofecundación.

Mcintosh (2002b) realizó un estudio en Tucson, Arizona que forma parte del Desierto Sonorense, donde llevó a cabo una comparación de la fenología de la floración en dos especies hermanas *F. wislizeni* y *F. cylindraceus* cuando estas coexisten de manera simpátrica. Se observó el período de floración de cada especie y se correlacionó el tamaño con la amplitud de la floración en cada una de las especies. Se comprobó que difieren una de la otra y que esas diferencias se encuentran asociadas a la producción de flores y al tamaño de la planta. La floración de *F. cylindraceus* comienza en mayo y termina a mediados de octubre, mientras que la floración de *F. wislizeni* comienza en julio. En las dos especies, la gran parte de los individuos florecen cada año.

En este mismo estudio se observaron que las flores de la población de *F. cylindreaceus* fueron afectadas por una oruga que se come estas estructuras cada año, entretanto para *F. wislizeni* el número de semillas por fruto en las flores que abrieron a la mitad de la temporada fue mayor.

En el 2005 McIntosh realizó un estudio de la polinización de estas plantas y sus interacciones con los polinizadores, se observó que las flores de estas especies pueden ser visitadas por polinizadores generalistas, pero que los especialistas son los que realizan prácticamente toda la polinización. Para *F. cylindraceus* el visitante más frecuente fue *Diadasia rinconis* mientras que para *F. wislizeni* fueron tres los más frecuentes entre ellos *D. rinconis* además de los generalistas los cuales pertenecen a la familia Halictidae.

Los estudios sobre las cactáceas toneliformes que se encuentran en Sudamérica, han mostrado que los tallos de este grupo se inclinan hacia el Ecuador (norte). Se realizó un estudio de la orientación y las consecuencias para *Capiopa* en el desierto de Atacama (Ehleringer *et al.*, 1980), donde detectaron una clara orientación ecuatorial. Los resultados se interpretaron aduciendo que dado que la floración es durante el invierno, la orientación ecuatorial permite al ápice y a las flores mantener temperaturas más propicias para el desarrollo de las estructuras reproductivas. En Norteamérica, se ha observado que los tallos de las plantas del género *Ferocactus* se encuentran inclinadas hacia el Ecuador (sur) donde interceptan mayor radiación fotosintéticamente activa (Ehleringer *et al.*, 1984); esto se presenta cuando presentan mayor tamaño. Este fenómeno ha sido interpretado como una adaptación para evitar la radiación solar directa en el lado sur del tallo y por tanto el sobrecalentamiento (Nobel, 1988). Ya que al estar inclinados, los tallos se encuentran en una posición paralela a la radiación solar directa, y así evitan el sobrecalentamiento (Nobel, 1988).

De acuerdo a la literatura revisada, en general, el conocimiento sobre la biología de la polinización de las especies del género *Ferocactus* de Sonora es muy pobre ya que ninguna especie ha sido estudiada en detalle y sólo se cuenta con un estudio previo en el estado de Arizona. Debido a lo anterior este fenómeno, así como la inclinación y orientación de los tallos de *Ferocactus* y otras cactáceas deben ser estudiados y cuantificados detalladamente para enriquecer los estudios sobre la biología y ecología de las especies silvestres de plantas que habitan en el desierto de Sonora.

III.- OBJETIVOS

III.1.- Objetivo General

Describir aspectos básicos de la ecología de una población de *Ferocactus wislizeni*, tales como la biología de la polinización, la inclinación y orientación de sus tallos.

III.2.- Objetivos Específicos

Describir si las flores de *F. wislizeni* son auto incompatibles y si experimentan limitación por polinizadores, midiendo el éxito reproductivo de cada uno de los diferentes tratamientos de polinización.

Describir quienes son los polinizadores y determinar la frecuencia de visita de los polinizadores de las flores de *F. wislizeni*.

Describir si los tallos se encuentran efectivamente inclinados y presentan una orientación hacia el sur.

IV.- HIPOTESIS

Dado que la reproducción de los cactus adaptados al desierto está sujeta a condiciones bajas de humedad y altas temperatura que afectan a los polinizadores, se espera que las flores de *F. wislizeni* sean auto compatibles para asegurar la reproducción en casos de baja disponibilidad de polinizadores. Varios botánicos y naturalistas han notado que los tallos de *F. wislizeni* no crecen de manera erecta, y que presentan una ligera inclinación que provoca que muestren una orientación hacia el Ecuador. Si esta observación tiene sustento empírico, se espera que los tallos muestren una inclinación significativa y que se encuentren orientados hacia el sur.

V.- MATERIALES Y METODOS

V.1.- Sitio de estudio

El trabajo se llevó a cabo en una población de *Ferocactus wislizeni*, ubicada en El Colorado, Sonora en la costa de Sonora cuyas coordenadas son 28° 19.384' latitud norte, 110° 20.212' longitud oeste y una altitud de 20 metros sobre el nivel del mar (Figura 1).

La vegetación que predomina en el sitio es típica de la subdivisión Costa Central del Golfo del Desierto Sonorense (Shreve, 1964). En el sitio de estudio podemos encontrar una gran diversidad de plantas con tallos suculentos como cardón (*Pachycereus pringlei*), sahuaros (*Carnegiea gigantea*), ocotillo (*Fouquieria splendens*), biznaga (*Ferocactus wislizeni* y *F. emoryi*), sinita (*Lophocereus schottii*), pitaya (*Stenocereus thurberi*) y cabeza de viejo (*Mammillaria* spp).



Figura 1. Área de estudio en El Colorado, Sonora ubicado en las coordenadas 28° 19.384' N y 110° 20.212 O

V.2. Descripción de la planta de estudio

El género *Ferocactus* contiene alrededor de 25-30 especies (Cota, 1996), dentro de las cuales se encuentra *Ferocactus wislizeni*, que es la especie que será estudiada en este trabajo de investigación.

F. wislizeni es una cactácea toneliforme, conocida como biznaga de agua o cactus de barril. Paredes *et al* (2000) describieron a este especie como una planta simple con tallo globoso cuando es joven y cilíndrico alargado cuando es vieja. Presenta alrededor de 21-30 costillas, de 3 cm de altura. Las aréolas se encuentran separadas entre sí de 2 a 3 cm, y más juntas con el tiempo, grandes ovaladas y elípticas, de 2.5-3 cm de longitud. Las espinas pueden ser radiales pilosas o aciculares en una de las variedades, o hasta subuladas y muy parecidas a las centrales en otra. Cuatro espinas centrales dispuesta en cruz, subuladas, anuladas, de 9-10 cm de longitud, una de ellas más gruesa, aplanada y ganchuda.

Esta planta presenta flores infundibuliformes, son de color amarillo con tintes rojizos, naranja-rojo o rojo, con una longitud de 4-6 cm, la época de floración se da de julio a mediados de octubre y la mayoría de los individuos florecen cada año. Los frutos son de color amarillo, de 4-5 cm de largo, las semillas son negras foveoladas.

Esta especie se localiza desde cerca de El Paso, Texas, al norte del Desierto Chihuahuense hasta al norte de Sonora, así como al oeste de Phoenix en el Desierto Sonorense y hacia el sur.

V.3. Biología de la polinización

Para describir algunos aspectos básicos de la biología de la polinización de *F. wislizenii*, se realizaron cuatro tratamientos diferentes de polinización en 46 individuos seleccionados al azar en un área aproximada de ocho hectáreas. Para llevar a cabo los tratamientos de polinización se acudió un día antes al sitio de muestreo para seleccionar los

botones que abrirán al día siguiente, estos fueron cubiertos con una red de malla para excluirlos de los polinizadores. Las polinizaciones se realizaron en el momento en que las flores abrieron y los estigmas se encontraban receptivos. Los tratamientos empleados son los siguientes:

Control: polinización abierta, sin ninguna cubierta que impida el paso de los visitantes. En este tratamiento cualquier polinizador podrá llegar y visitar a las flores.

Autopolinización manual: las flores se embolsaron y polinizaron con la ayuda de unas pinzas de disección, tomando el polen de sus propias anteras y saturando el estigma con polen de la misma flor. Las flores fueron embolsadas de nuevo una vez realizada la polinización.

Entrecruza: se transfirió polen con la ayuda de unas pinzas de disección de flores de otra planta distinta, con al menos 10m de separación. El estigma se saturó de polen de otra planta y fue embolsada la flor de nuevo.

Autopolinización automática: se dejó la bolsa de malla cubriendo durante todo el tiempo en que la flor se encontró abierta para evaluar si las flores son capaces de autopolinizarse sin la intervención de algún agente externo.

El desarrollo de las flores a frutos se monitoreó sistemáticamente revisando las estructuras que se desarrollaron en cada uno de los tratamientos de polinización acudiendo al sitio de estudio una vez al mes, en donde se realizó un censo de las estructuras que abortaron y las que llegaron a madurar como frutos. El éxito de los tratamientos de polinización fue evaluado como el cociente frutos/flor y por la producción de semillas por tratamiento. Los frutos fueron colectados al momento en que se encontraron maduros, para

después hacer una disección y realizar un conteo del número de semillas por fruto y el peso de las semillas (McIntosh, 2002a).

V.4. Potencial reproductivo

Se evaluó el potencial reproductivo de las flores de esta especie tomando una muestra de 10 flores de la especie estudiada, las cuales posteriormente fueron transportadas al laboratorio en donde se llevó a cabo un conteo en microscopio estereoscópico del número de óvulos por ovario.

V.5. Visitantes florales y patrones de visitas

Se llevó a cabo un censo y colecta de los insectos visitantes de las flores de *F. wislizeni*. Esto se realizó en plantas que no fueron utilizadas para el estudio de la biología de la polinización. Para ello se efectuaron observaciones desde las 10:00 am hasta las 4:00 pm, con duración cada una de 10 minutos, en intervalos de de dos horas en 10 flores (Mcintosh, 2002a). Se registraron los visitantes florales y se colectaron para su identificación.

V. 6. Orientación e inclinación de los tallos

Se seleccionaron un total de 66 plantas, en un área de 5 a 6 hectáreas. A cada individuo se le midió el diámetro, la longitud, la inclinación y orientación.

Para medir la inclinación se utilizó una varilla la cual fue alineada a lo largo del tallo de la planta y con la ayuda de un transportador se midieron los grados con respecto a la vertical. La orientación se determinó mediante la medición de los azimuths hacia donde apunte la región apical de los tallos. El azimuth fue medido con la ayuda de una brújula. Se tomaron datos acerca del número de estructuras reproductivas que cada planta presentó en el momento de la medición.

V.7. Análisis de los datos

Se evaluó el potencial reproductivo: para ello se realizó un conteo de óvulos por ovarios en las flores de esta especie. Se calculó promedio y desviación estándar.

Tratamientos de polinización: se midió la eficiencia reproductiva (cociente frutos/flores), utilizando una prueba estadística para evaluar si existen diferencias entre cada uno de los tratamientos. Se calculó el promedio y desviación estándar.

Se calculó el número de semilla por fruto para los diferentes tratamientos de polinización. Se utilizó análisis de varianza para ver si hubo diferencias entre los tratamientos.

Se calculó el promedio de visita de los polinizadores por unidad de tiempo por flor.

Para llevar a cabo el análisis estadístico se utilizó el programa JMP para evaluar si existen diferencias significativas.

Para el análisis de los datos de inclinación y orientación de los individuos estudiados se utilizó el programa Oriana y de esta manera se evaluó si la inclinación y la orientación es significativa.

El volumen de las plantas se calculó usando la formula de un cilindro $V = \pi r^2 a$. ($\pi = 3.1416$; $r =$ radio; $a =$ altura; $V =$ volumen; unidades = cm^3).

VI. RESULTADOS

VI.1. Visitantes florales y patrones de visita

A partir de observaciones de las flores de *Ferocactus wislizeni* se detectó un total de 3 visitantes en la población de El Colorado. En la Figura 2 se muestra la frecuencia de visitas durante un día de observaciones; ésta indica que *Diadasia riconis* fue el visitante con mayor frecuencia, seguido por *Ashmeadiella opuntiae*. Estas dos especies de abejas fueron detectadas estableciendo contacto con el estigma de las flores, con las anteras y transportando polen de flor a flor. La hormiga *Solenopsis xyloni* fue vista visitando las flores pero se desconoce si es capaz de transportar polen de flor a flor y por tanto se ignora si juega un papel como polinizador.

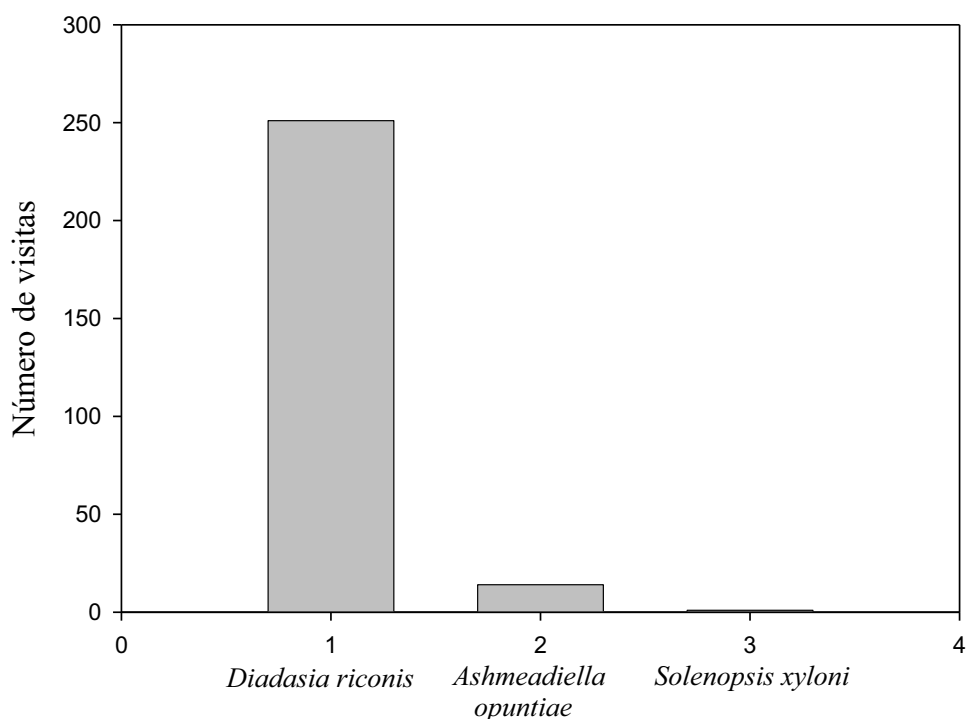


Figura 2.- Frecuencia de visitantes florales durante un día de observaciones

En cuanto al patrón de visitas, la Figura 3 muestra las tasas de visita por flor a lo largo del día, se puede observar que la mayor tasa de visita ocurre al medio día.

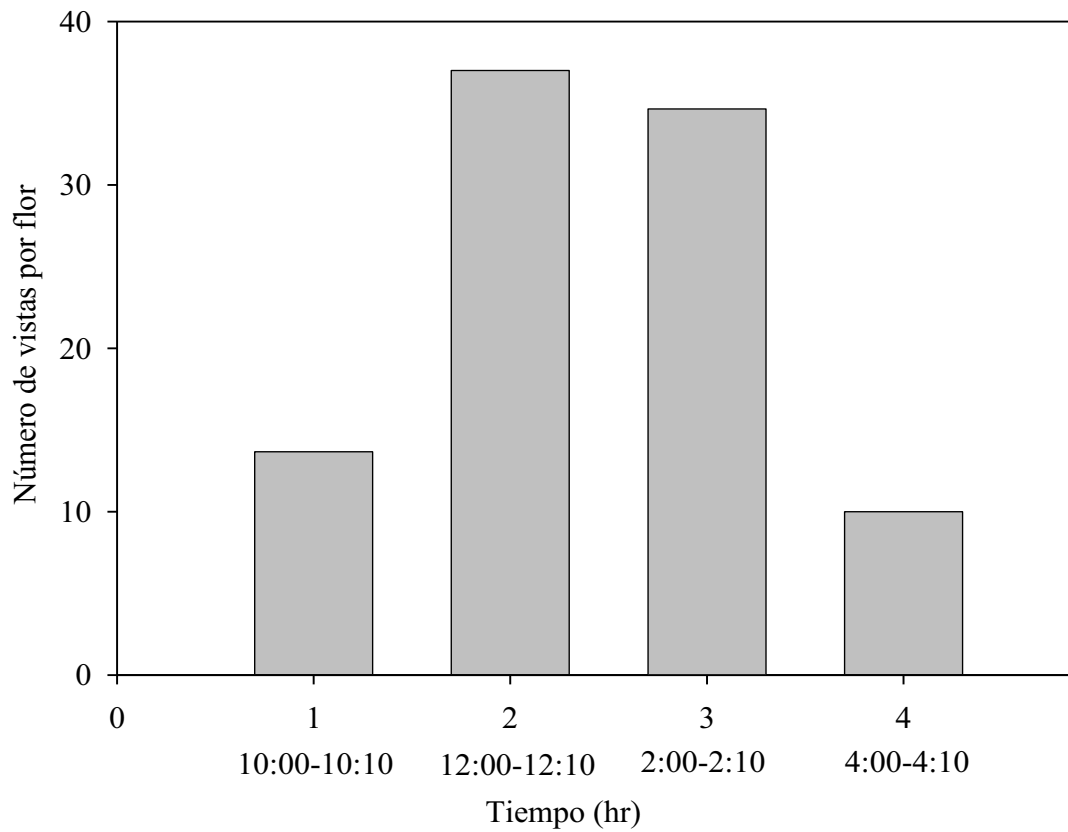


Figura 3.- Patrones de visitas a las flores de *Ferocactus wislizenii*

VI.2. Biología de la polinización

Los tratamientos de polinización se llevaron a cabo el 22, 23 y 24 de septiembre del año 2009. Cada tratamiento de polinización fue marcado con alambres de diferente color y se evaluó la eficiencia reproductiva de manera mensual. En la Figura 4 se muestra la eficiencia reproductiva, expresada como el cociente fruto/flor de los cuatro tratamientos de polinización (Tabla I). Los resultados del análisis estadístico mostraron que no hubo diferencias significativas entre tratamientos ($\chi^2 = 2.81$, $P = 0.4210$).

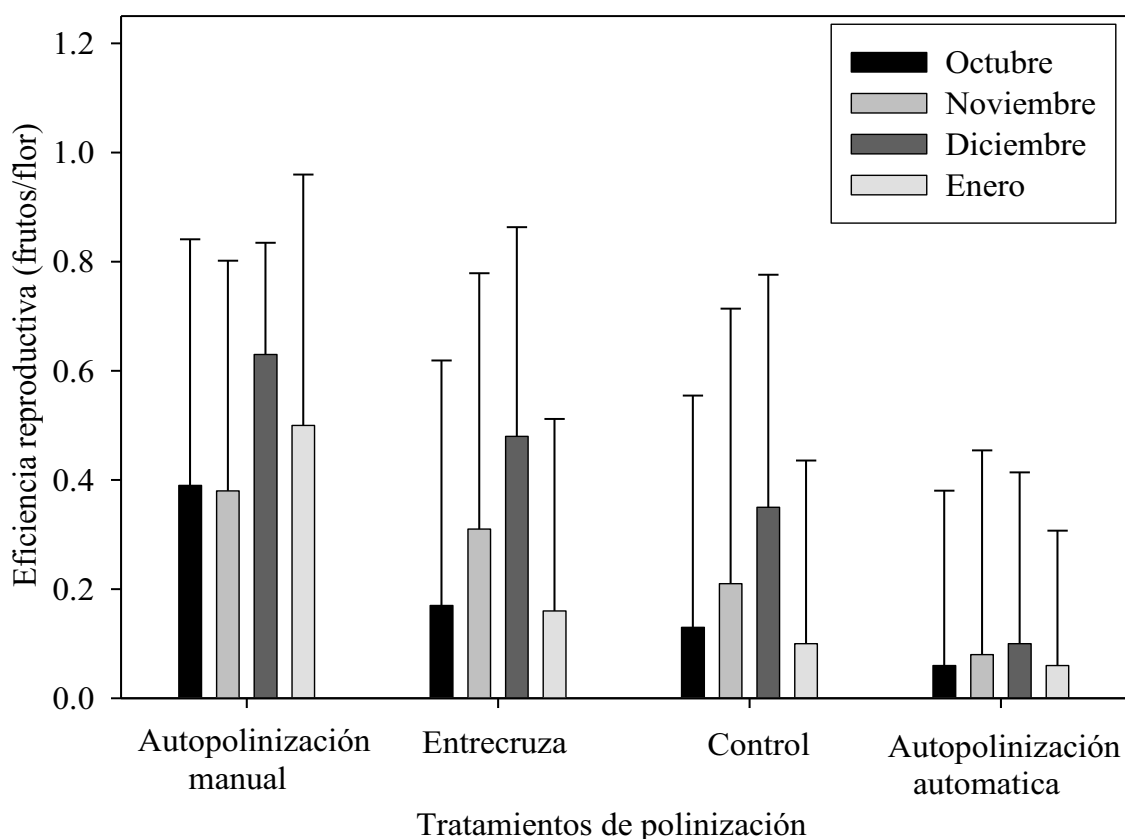


Figura 4.- Eficiencia reproductiva de los cuatro tratamientos de polinización

Tabla I.- Monitoreo de la eficiencia reproductiva de los diferentes tratamientos de polinización. La eficiencia reproductiva fue evaluada mediante el cociente fruto/flor. El número de flores usadas en cada tratamiento se incluye entre paréntesis. El número final de frutos obtenidos por tratamiento de polinización varió de 2 a 9.

Tratamientos de Polinización	Octubre		Noviembre		Diciembre		Enero	
	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar	Promedio	Desviación Estándar
Autopolinización Manual (n= 28 flores)	0.39	0.4510	0.17	0.4489	0.13	0.4244	0.04	0.3202
Entrecruza (n= 29 flores)	0.38	0.4217	0.31	0.4869	0.21	0.5036	0.08	0.3741
Control (n= 82 flores)	0.63	0.2045	0.48	0.3832	0.35	0.4258	0.1	0.3138
Autopolinización Automática (n= 68 flores)	0.5	0.4593	0.16	0.3517	0.1	0.3357	0.06	0.2470

Otro aspecto que se evaluó en los tratamientos de polinización fue el número de semillas/fruto (Tabla II). En la Figura 5 se muestra el número de óvulos/flor y el número de semillas/fruto de los distintos tratamientos de polinización. Se puede observar que el tratamiento control, entrecruza y el de óvulos por flor muestra valores relativamente altos, mientras que los dos tratamientos de autopolinización presentan valores bajos. El análisis estadístico muestra que existen diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de polinización (incluyendo el número de óvulos por flor; $F = 10.76$, $P < 0.0001$). La prueba de contraste de Turkey detectó que los tratamientos de autopolinización automática y autopolinización manual presentaron valores significativamente más bajos que los tratamiento control, entrecruza y el número de óvulos/flor.

De igual manera se evaluó el peso promedio de las semillas en los diferentes tratamientos de polinización (Tabla II). En la Figura 6 se muestra el peso promedio de las semillas para los diferentes tratamientos de polinización que se emplearon. El análisis estadístico muestra que no existen diferencias significativas entre los tratamientos de polinización (Figura 6; $F= 0.0275$ $P=0.9938$).

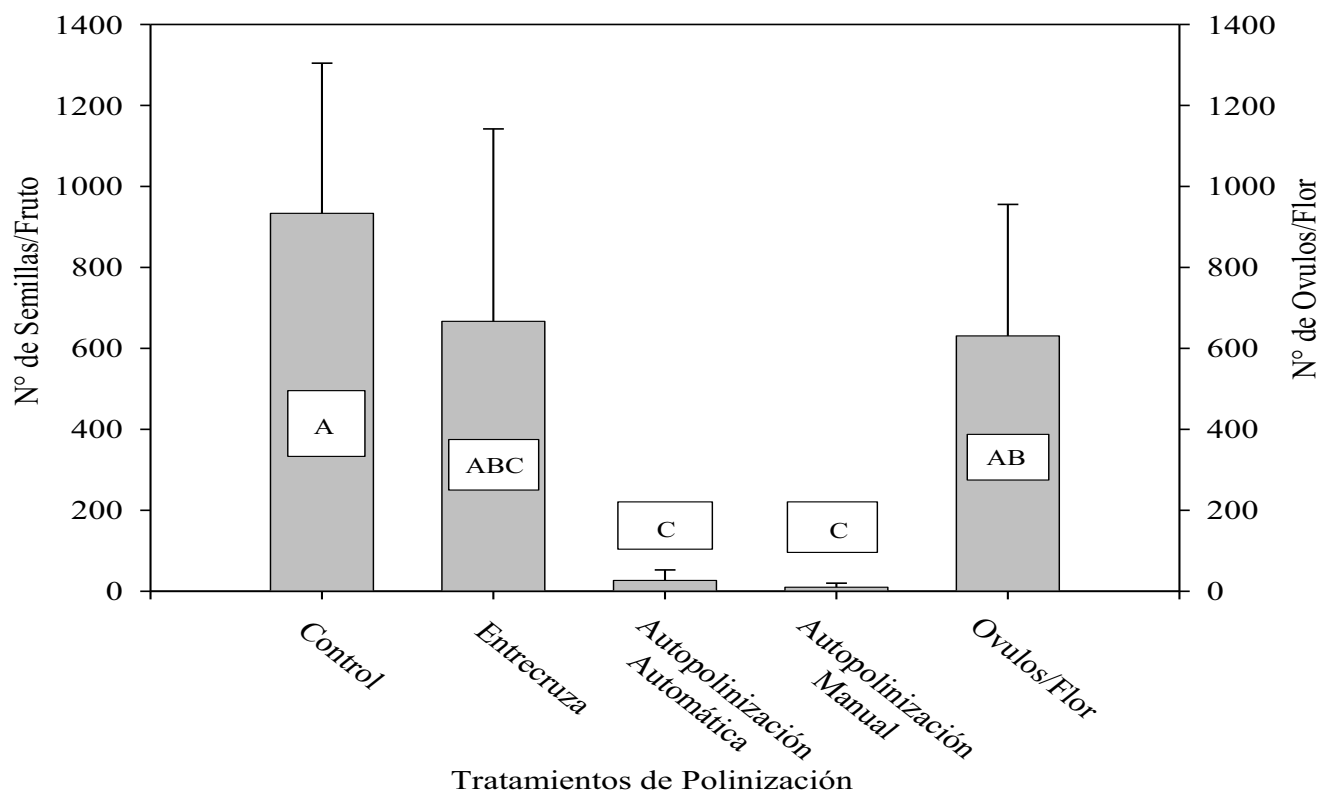


Figura 5.- Número de óvulos/flor y número de semillas/fruto de los diferentes tratamientos de polinización Letras diferentes denotan diferencias significativas ($p < 0.05$)

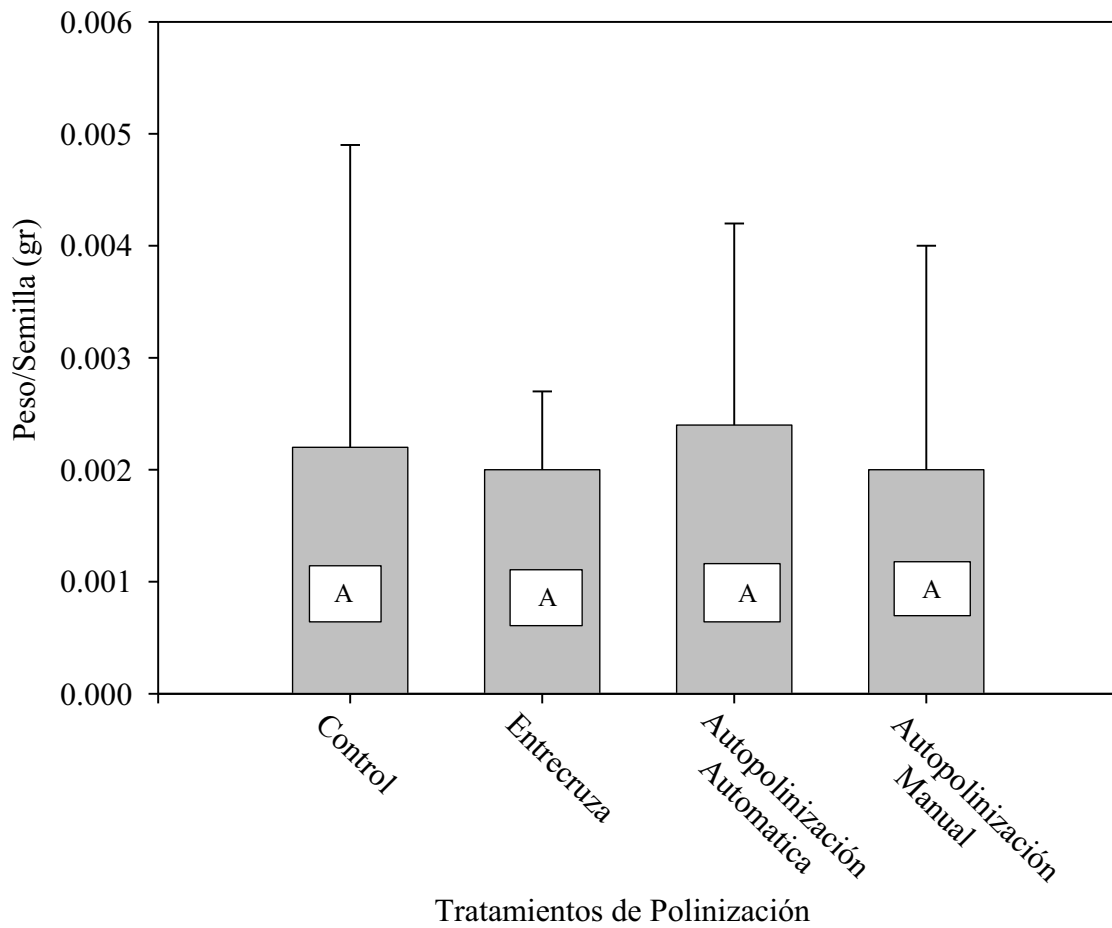


Figura 6.- Resultados de los tratamientos de polinización del peso promedio de semillas. La misma letra denota que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos.

Tabla II.- Resultados de los tratamientos de polinización medido con el número de semillas por fruto y el peso promedio de semillas

Tratamientos		Control	Entrecruza	Autopolinización Automática	Autopolinización Manual
Número de Semillas/Frutos	Promedio	933.31	666.5	26.6	10
	Desviación Estándar	370.899	475.166	25.89	9.89
	Población	58	4	5	2
Peso Promedio Semillas (gr)	Promedio	0.0022	0.0081	0.0024	0.002
	Desviación Estándar	0.0027	0.0007	0.0018	0.002
	Población	58	4	5	2

VI.3. Inclinación y orientación de los tallos

La Figura 7 muestra la inclinación de los tallos de una muestra de 66 plantas de *Ferocactus wislizeni*. En esta figura se observa que la mayor parte de los tallos presentan inclinaciones menores a 10°. El promedio de la inclinación fue 8.08° y la desviación estándar 5.87°. La prueba de Raleigh (Z) evalúa si la inclinación es significativamente diferente de 0° y si efectivamente los tallos se encuentran inclinados. El valor de $Z= 65.31$ $p < 0.001$, indica que los tallos tienen una inclinación significativa.

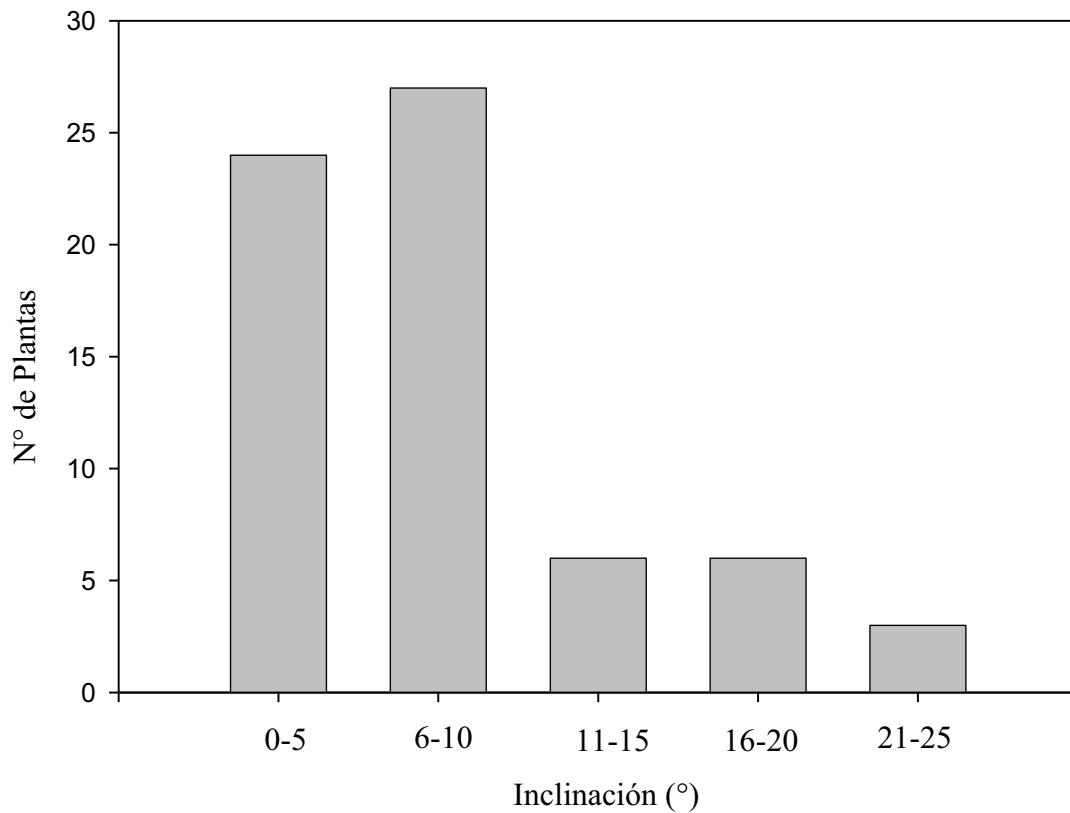


Figura 7.- Inclinación de los tallos

La Figura 8 muestra la relación existente entre la longitud y la inclinación de los tallos. En esta figura se puede observar que inicialmente los tallos pequeños tienen valores bajos de inclinación. En cambio a partir de una longitud de 40 cm los tallos comienzan gradualmente a inclinarse conforme crecen en longitud. Los tallos más largos que se detectaron en esta población tienen una inclinación de 20°. El análisis estadístico muestra que la altura de las plantas tienen un efecto significativo sobre la inclinación de los tallos ($F=40.07$ $P< 0.0001$).

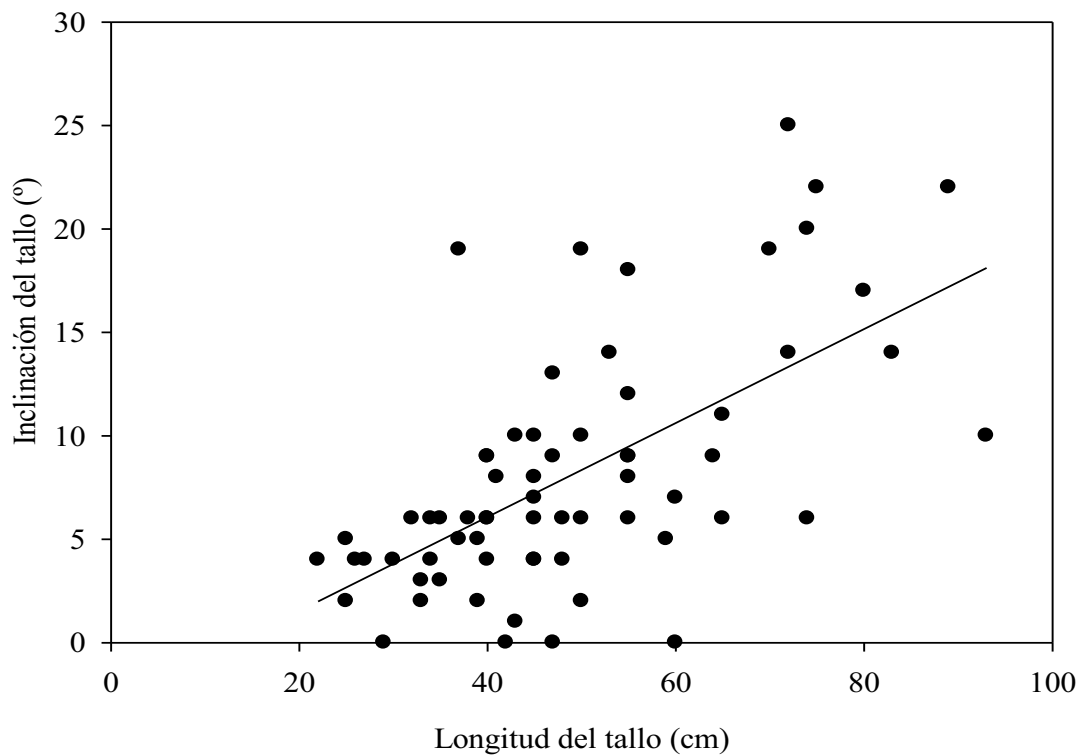


Figura 8.- Relación entre la longitud e inclinación del tallo

La Figura 9 muestra la relación existente entre la inclinación y el diámetro de los tallos. De igual forma se observa que la inclinación aumenta con el diámetro de los tallos. El análisis estadístico muestra que el diámetro de los tallos tienen un efecto significativo sobre la inclinación de los mismos ($F=12.30$ $P= 0.0008$).

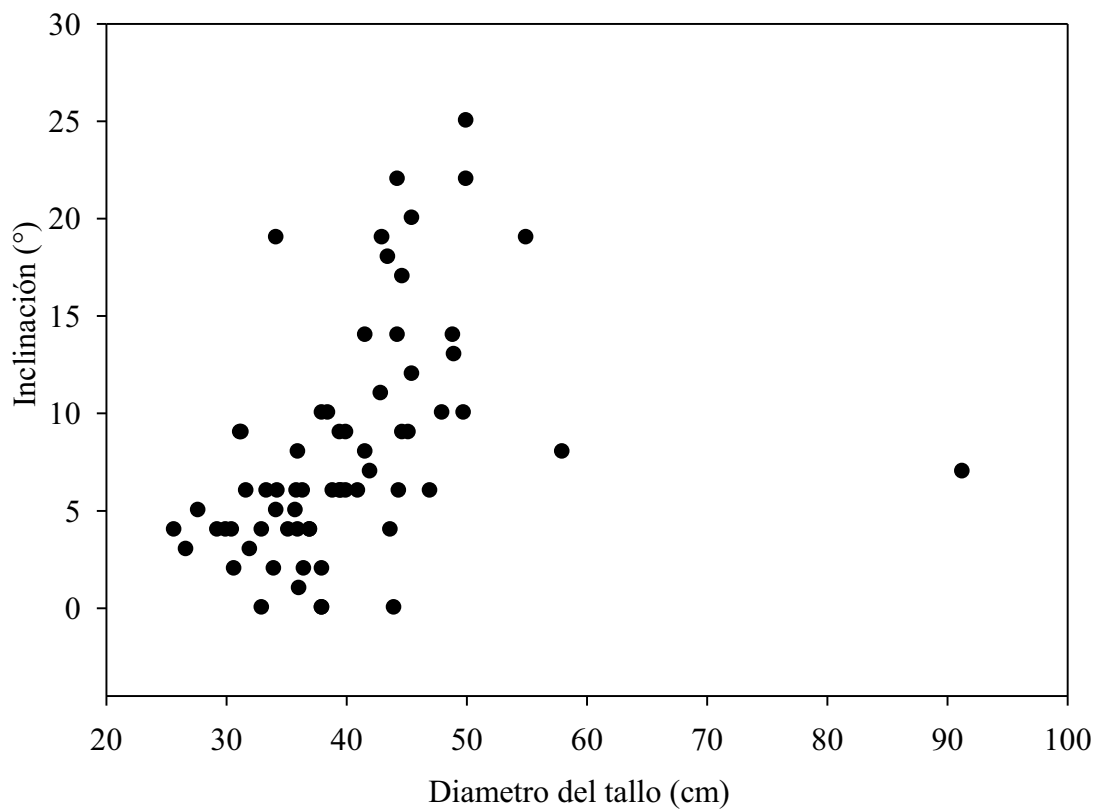


Figura 9.- Inclinación de los tallos en función del diámetro

En contraste con lo anterior la inclinación no parece estar afectada significativamente por el volumen de los tallos (Figura 10; $F=3.66, P=0.06$).

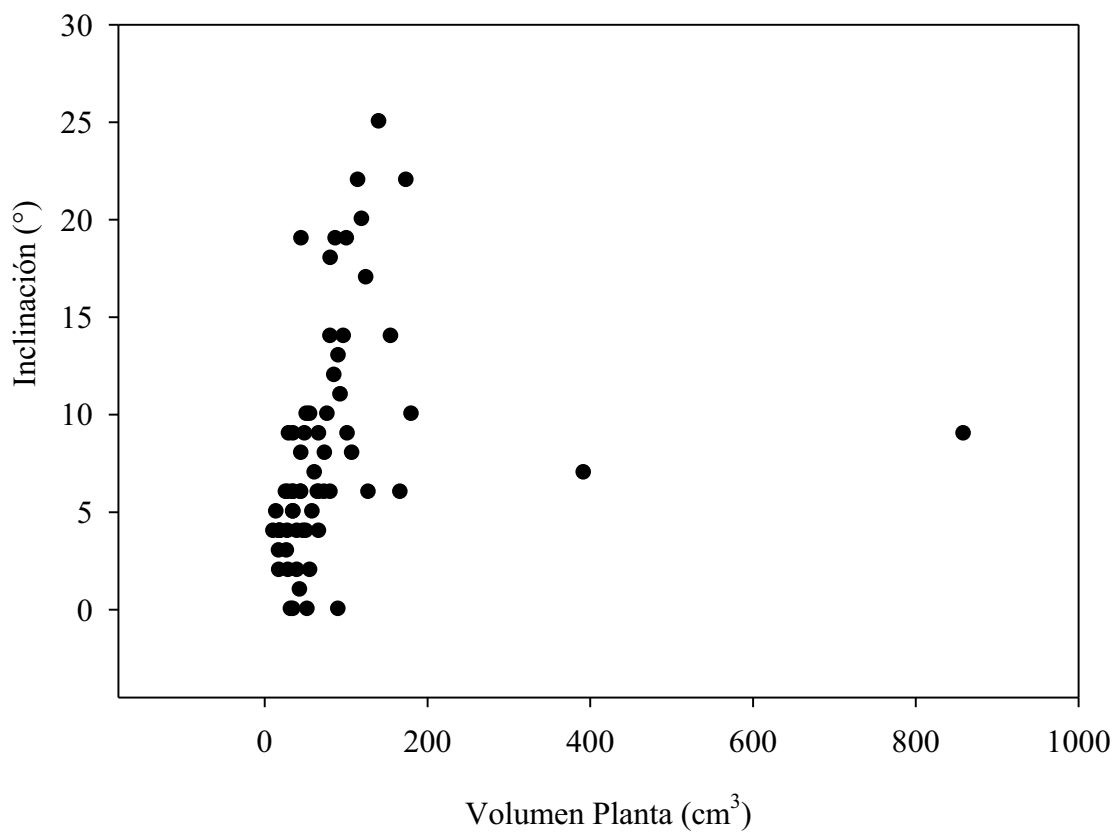


Figura 10.- Inclinación del tallo como función del volumen de la planta

Con respecto a la orientación la Figura 11 muestra la distribución de los azimuths de los tallos. En esta figura se puede observar que la mayor parte de los tallos se orientan entre los 120° y 240°. El promedio de la orientación fue de 182.20° y la desviación estándar 31.92°. El valor de Z de la prueba de Raleigh fue de 45.45 ($p < 0.0001$), indicando que la orientación es significativa. Efectivamente los tallos de *Ferocactus wislizeni* se encuentran orientados hacia el sur.

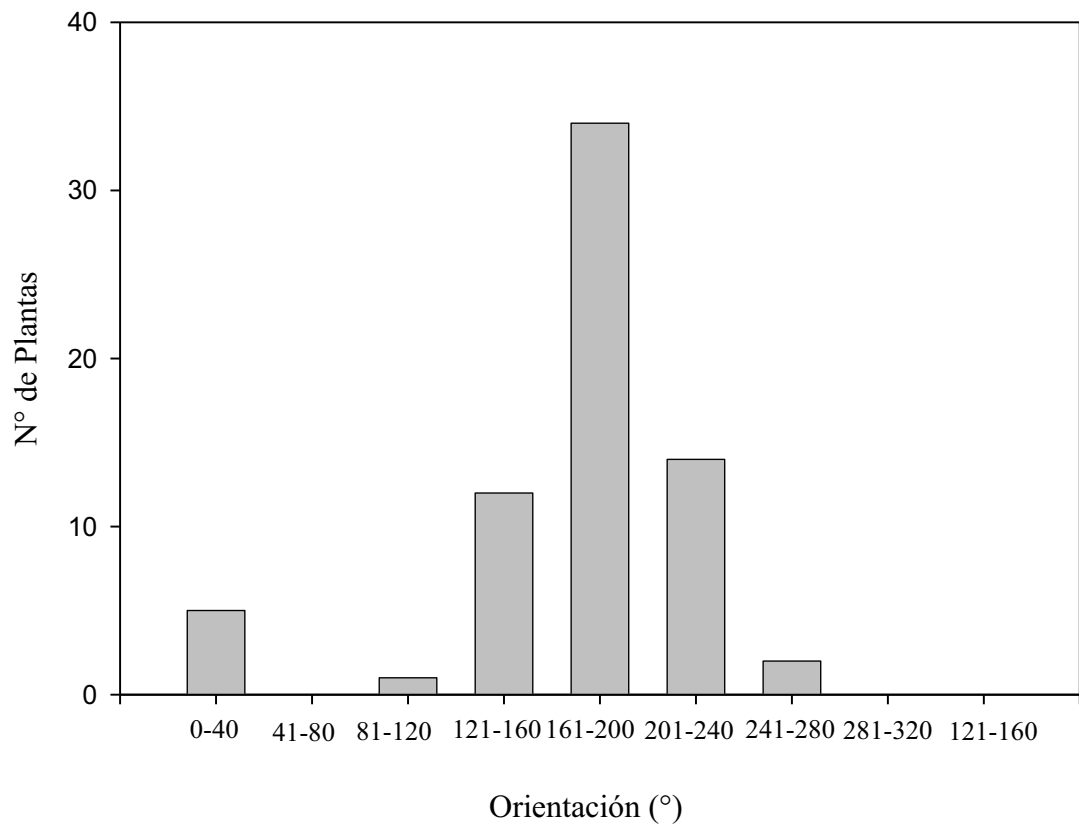


Figura 11.- Distribución de los azimuths de los tallos

VI.4. Fecundidad

Se analizó el número de frutos producidos por planta al final de la temporada y la influencia que tuvieron varios parámetros de la planta. En la Figura 12 se muestra el número de frutos por planta graficando contra el diámetro. Se puede observar que existe una tendencia a producir más frutos a mayores diámetros. El análisis estadístico muestra que el diámetro tiene un efecto significativo sobre el número de frutos por planta ($F=7.63$, $P= 0.0075$). En contraste no se encontró efecto significativo de la altura ($F=1.33$, $P=0.25$), volumen ($F= 0.17$, $P= 0.67$), inclinación ($F=3.27$, $P=0.07$) ni el azimuth de las plantas ($F=0.12$, $P=0.72$).

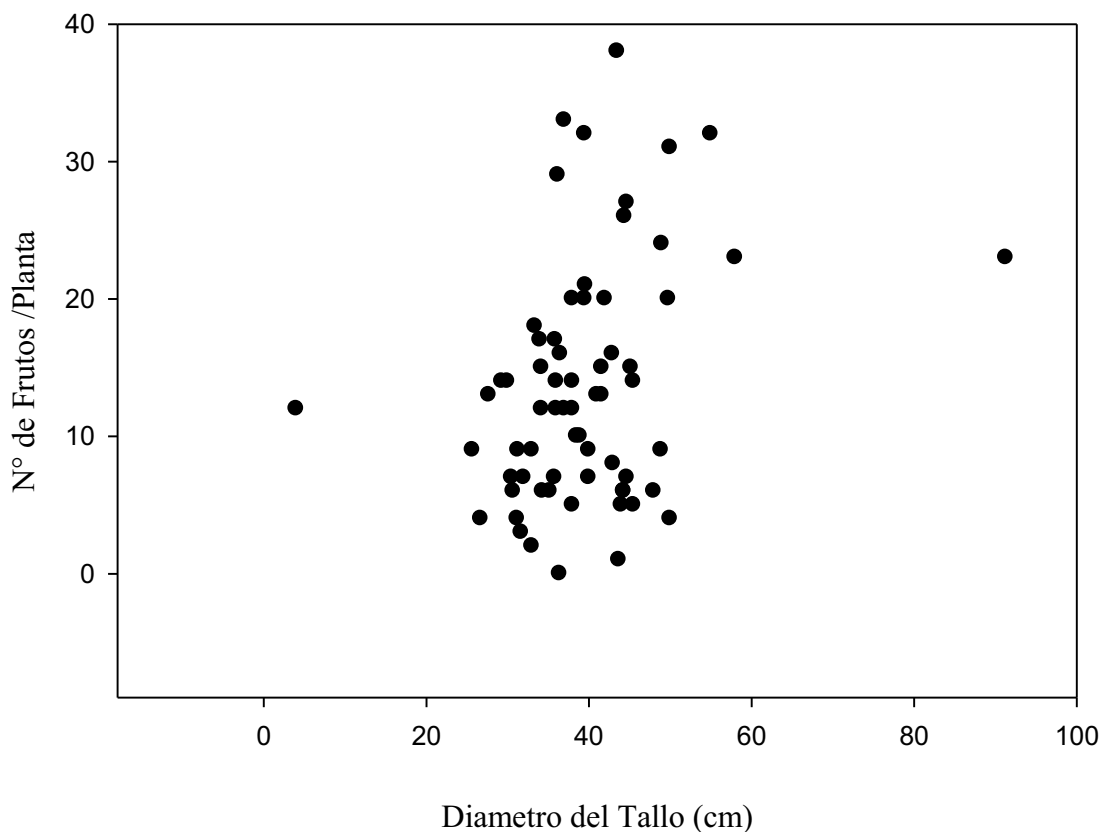


Figura 12.- Fecundidad (número de frutos/planta) como función del diámetro de los tallos

VII. DISCUSIÓN

En este trabajo de investigación se encontró que las flores de *Ferocactus wislizeni* son polinizadas por las abejas nativas *Diadasia riconis* y *Ashmeadiella opuntiae* y son auto compatibles, por lo tanto poseen la capacidad para auto polinizarse y para poder producir semillas en caso de ausencia de polinizadores. Por otra parte se comprobó que los tallos de esta planta se encuentran inclinados y orientados hacia el sur. Estos resultados indican que las hipótesis planteadas tienen sustento empírico. A continuación se comparan los resultados de este estudio con trabajos con especies similares y se proporciona una interpretación general a los resultados obtenidos.

VII.1. Biología reproductiva

Los resultados acerca de los tratamientos de polinización indican que al final del ciclo reproductivo, la eficiencia reproductiva medida como el porcentaje de flores que se transformaron a frutos varió de 5 a 10% (aborción del 90 al 95%) entre los tratamientos control, entrecruza y dos tratamientos de auto polinización. El análisis estadístico muestra que no se detectaron diferencias significativas para la eficiencia reproductiva entre los diferentes tratamientos de polinización. Esto implica que la especie es auto compatible y la autopolinización produce un número similar de frutos que la entrecruza. Los niveles de aborción según el estudio de Mcinsotsh (2002a) muestra que la tasa de aborto fue del 46% al 4% para *Ferocactus wislizenii* y *Ferocactus cylindraceus*. Jiménez (2008) trabajó con ecología reproductiva de *Echinocactus* y los niveles de aborto que se presentaron en su estudio fueron del 25% al 12% .

Comparando los resultados de este estudio con los dos mencionados anteriormente, existe una gran variación dado que en el caso de esta de investigación la mayoría abortaron;

estas diferencias pueden deberse a distintos factores como falta de agua y nutrientes durante la polinización y floración que pueden haber influido en la alta tasa de aborción.

La aborción de flores puede deberse a diversos factores como la limitación por recursos, falta de polen o al consumo por herbívoros. Es decir, las flores pueden abortar debido a insuficiencia de recursos para suministrar a los frutos en desarrollo como agua o nutrientes, como consecuencia a que no se depositó una cantidad adecuada de polen en sus estigmas para fertilizar a los óvulos o por la acción de animales que consumen el tejido floral (florivoría) (Mcintosh, 2002a).

La gran cantidad de abortos que se detectaron en la población de *F. wislizenii* puede deberse a la limitación por recursos. La limitación por polen es determinada comparando la eficiencia reproductiva de los tratamientos control y de entrecruza; si el de tratamiento entrecruza produce más frutos que el control, se infiere que no hubo suficientes polinizadores y por lo tanto se presentó limitación por polen. En este caso, no se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos control y entrecruza y por tanto no existe evidencia que el gran porcentaje de aborción se deba a limitación por polinizadores. Por otro lado no se observó evidencia de florivoría ya que se detectó la presencia de una especie de hormiga *Solenopsis xyloni*, la cual muestra un comportamiento de defensa a las flores y atacando a los insectos que se aproximan a las flores. Esta protección parece formar parte de una asociación estrecha ya que la planta le proporciona néctar extra floral. Estas plantas presentan nectarios extra florales los cuales atraen a las hormigas, estableciéndose una interacción mutualista ya que las hormigas atacan a los enemigos naturales de la planta, provocando de esta manera un aumento de la supervivencia de estas, a través del éxito reproductivo (Ness *et al.*, 2009).

De hecho, al momento de efectuar los tratamientos de polinización fue difícil llevarlos a cabo debido al ataque de esta especie de hormiga (*Solepnois xyloni*). Por lo tanto, es posible eliminar a la florivoría como causa del alto porcentaje de aborción observado en este estudio. Finalmente, es posible que el alto porcentaje de aborción pueda ser atribuido a la limitación por recursos críticos como el agua o nutrientes. Esta posibilidad puede ser determinada de manera experimental adicionando agua y nutrientes y comparando la eficiencia reproductiva de plantas control y tratadas experimentalmente. Si se detectan diferencias significativas entre los tratamientos se pudiera identificar que recurso es el limitante y responsable de los altos niveles de aborción en esta especie.

Otro aspecto de la eficiencia reproductiva que se evaluó fue el número de semillas por fruto y el peso promedio de las semillas para los diferentes tratamientos de polinización. En lo que respecta al número de semillas por fruto, los resultados indican que existe una gran variación y que existen diferencias significativas entre los tratamientos de polinización. En contraste, no se detectaron diferencias significativas para el peso promedio de las semillas en los diferentes tratamientos de polinización.

Para el número de semillas por fruto, los tratamientos de control y entrecruza muestran valores significativamente más altos que los tratamientos de autopolinización manual y autopolinización automática. En lo que respecta al número de óvulos por flor, no se detectaron diferencias significativas entre los óvulos por flor y las semillas por fruto para los tratamientos control y entrecruza. Esto implica que la mayor parte de los óvulos son fertilizados en los tratamientos control y de entrecruza. En contraste, hay una reducción significativa para los tratamientos de autopolinización. Es probable que esta reducción en el número de semillas por fruto sea un efecto de depresión por endogamia. La depresión por endogamia es una reducción en algún aspecto del desarrollo de las semillas o del

desempeño de las plántulas asociado a cruzas consanguíneas tales como las auto polinizaciones o las cruzas entre parientes (Mcintosh, 2002a). Esta reducción en el número de semillas por fruto asociado a la auto polinización puede ser una manifestación de depresión por endogamia. Se desconoce si el desempeño de las plántulas provenientes de semillas producto de la auto polinización es similar al desempeño de las plántulas provenientes de semillas producto de la entrecruza. Se requieren de experimentos de germinación y crecimiento de plántulas comparando los dos grupos de semillas para conocer si se expresa la depresión por endogamia en las primeras fases del ciclo de vida de esta especie.

En lo que respecta al número de frutos producidos por planta, no se detectó un efecto significativo de la orientación ni la inclinación de los tallos en la fecundidad. Tampoco se detectó un efecto significativo de la longitud ni el volumen de los tallos. En contraste, se detectó un efecto significativo del diámetro de los tallos en el número de frutos producidos por planta; esto puede ser debido a que a mayor diámetro, estas plantas producen mayor cantidad de areolas reproductivas, dado a que ahí es donde se producen las estructuras reproductivas. Este resultado es similar al detectado en otros miembros del género en el que a mayor diámetro de la planta, mayor el número de areolas y frutos producidos (Mcintosh, 2002-a).

VII.2. Inclinación y orientación de los tallos

Los resultados muestran que los tallos de *Ferocactus wislinzeni* no crecen de manera erecta (90°) sino que estos presentan una ligera inclinación (8°) con respecto a la vertical lo que provoca que muestren una orientación hacia el ecuador. Otros estudios sobre la inclinación de los tallos en cactus toneliformes han encontrado que el rango de variación

va de 8 a 17° entre las especies (Nobel, 1988). Por tanto, el resultado observado en la población de *F. wislizeni* de El Colorado cae dentro del rango de variación observado en otras especies similares. En lo que respecta a la orientación, los resultados indican que la mayor parte de los tallos se orientan entre los 120°-240°. Otros estudios con especies de *Ferocactus* han encontrado orientaciones que van de 171 a 208° (Nobel, 1988), indicando que los resultados obtenidos caen dentro del rango de variación detectado en otras especies.

La inclinación y orientación de tallos ha sido detectado en otras especies de cactus toneliformes y se han propuestos varias hipótesis para explicarlo. Una hipótesis sostiene que para las especies que florecen en la estación invernal, la inclinación y orientación permite a la región apical y las flores producidas en esa región del tallo exponerse a temperaturas más adecuadas para el desarrollo floral (Nobel, 1988). La otra hipótesis sustenta que la inclinación y orientación de los tallos representa una adaptación para evitar un sobrecalentamiento debido a la exposición directa de la radiación solar en la cara sur (Nobel, 1988), la cual concuerda más con el caso de la especie estudiada, dado que la floración se da durante verano-otoño y es más probable que el fenómeno observado tenga que ver más con termorregulación dada las circunstancias que se presenta como lo son la alta radiación solar. Es probable que *F. wislizeni* se oriente y se incline hacia el sur para evitar un sobrecalentamiento. Sin embargo, se requiere de estudios experimentales en los que se modifique la inclinación y la orientación de los tallos y se evalúe las consecuencias ecofisiológicas para conocer con precisión el mecanismo responsable de la inclinación y orientación.

Con respecto a la relación de la longitud y diámetro con la inclinación de los tallos se encontró que existe relación significativa. Esta asociación pudiera indicar que el problema de termorregulación pudiera aumentar con el tamaño y que la mayor inclinación

es una respuesta para mitigar el sobrecalentamiento. Sin embargo, esto último requiere de mayor estudio, sobre todo experimental para evaluar las consecuencias ecofisiológicas de mayores niveles de inclinación de los tallos y como la inclinación afecta el balance biomecánica de la planta.

Sería muy interesante que este estudio continuara para poder conocer la causa del porqué estos tallos se encuentran inclinados hacia el sur.

VIII. CONCLUSIÓN

Los resultados del trabajo concuerdan con la hipótesis acerca de la biología reproductiva: las flores de *F. wislizeni* son auto compatibles, son capaces de asegurar su reproducción en casos de baja disponibilidad de polinizadores, condiciones extremas de humedad y altas temperaturas.

Diadasia riconis y *Ashmeadiella opuntiae* fueron los visitantes más frecuentes a las flores de *Ferocactus wislizenii* en la población de El Colorado, al igual que la hormiga *Solenopsis xyloni*, aunque se desconoce si esta juega un papel como polinizador.

Los tratamientos de polinización mostraron diferencias significativas en el número de semillas por fruto; tanto el tratamiento control como el de entrecruza mostraron valores relativamente altos comparados con los de los tratamientos de autopolinización manual y autopolinización automática. El peso de las semillas no mostró diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de polinización.

Con respecto a la hipótesis que se plantea para inclinación y orientación, los resultados obtenidos confirman que los tallos no crecen de manera erecta y que presentan inclinación promedio de 8° y orientación (120° y 240°) hacia el sur.

Existe una relación entre la longitud y la inclinación de los tallos, entre más crecen en longitud comienzan gradualmente a inclinarse más.

Existe una tendencia a producir mayor número de frutos entre mayor diámetro presente la planta.

IX. RECOMENDACIONES

Tomando en cuenta la experiencia adquirida durante la realización de esta investigación y los resultados obtenidos se recomienda:

Seguir realizando trabajos de investigación sobre biología de la polinización de cactáceas, dado a que en nuestro estado, el conocimiento que se tiene acerca de esta interacción ecológica es muy escaso. Se conocen 98 especies de cactáceas de Sonora (Paredes *et al.*, 2000) y de la gran mayoría se desconoce aspectos básicos de la polinización.

Continuar con la investigación de la inclinación y orientación de *Ferocactus wislizeni*, con el objetivo de conocer el mecanismo responsable de que los tallos presenten orientación e inclinación hacia el sur.

México es un centro de diversidad de varios grupos de plantas como el caso de las cactáceas. Es recomendable fomentar los estudios de biología y ecología de estas especies con el fin de generar conocimiento básico sobre un recurso natural que se desarrollan en las zonas áridas de nuestro país.

X. LITERATURA CITADA

- Anderson, F. E. 2001. *The cactus family*. Ed. Timber Press, Inc. Portland Oregon. Pp. 102-116.
- Arbo, M. M. Sin Fecha. Tema 23: Reproducción y Polinización.
<http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema23>. Marzo del 2010.
- Arias-Montes, S. 1993. *Cactáceas y Diversidad en México. Diversidad biológica en México*. SMHN, AC. Eds. Gío- Argés, R. y López- Ochoterena, E. Ed. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Aschero, V. 2006. Biología reproductiva e importancia de la polinización en *Cedrela lilo*. En: Ecología y producción de cedro (género *Cedrela*) en las Yungas australes. Pacheco, S. y A. Brown (Eds.) *LIEY-Pro Yungas*. Argentina. Pp. 41-50. 2006.
- Baker, H. G. y I. Baker. 1983. Floral nectar sugar constituents of nectar in relation to pollinator type. En C. E. Jones y R. J. Little (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Von Nostrand-Reinhold, New York. Pp. 117-141.
- Blom, P. E., y W. H. Clark. 1980. Observations of ants (Hymenoptera: Formicidae) visiting extrafloral nectarines of barrel cactus, *Ferocactus gracilis* Gates (Cactaceae), in Baja California, México. *Southwestern Naturalist* 25:181-196.
- Booke, N. H. 1980. Develmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience* 30: 605-610.
- Cadaval-Narezo, A. 1999. Estudio Evolutivo de los Azucares del Néctar de *Agave lechuguilla* en el desierto de Chihuahua. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Castric, V. y X. Vekemans. 2004. Plant self-incompatibility in natural populations: a critical assesment of the recent theoretical and empirical advances. *Molecular Ecology* 13: 2873-2889.

- Clark-Tapia, R. y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity* 90: 443-450.
- Cota, J. H. 1996. A review of *Ferocactus* Britton and Rose. In: *The genus Ferocactus*. Taxonomy and ecology explorations in the U.S.A and México. Ed. George Lindsat. Tireless Fermite Press. U. S. A. Pp: 35-80.
- Dar, S., M. del C. Arizmendi y A. Valiente-Banuet. 2006. Diurnal and Nocturnal Pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany* 97: 423- 427.
- Ehleringer, J., H. A. Mooney, S. L. Gulmon y P. Rundel. 1980. Orientation and its Consequences for *Copiapoa* (Cactaceae) in the Atacama Desert. *Oecología* 46: 63-67.
- Ehleringer, J. y D. House. 1984. Orientation and slope preference in barrel cactus (*Ferocactus acanthodes*) at its northern distribution limit. *Great Basin Naturalist* 44: 133-139.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511-530.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. U. S. A. Pp: 286
- Grant, V. y K. A. Grant. 1979. The pollination spectrum in the southwestern America cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133: 29-37.
- Jimenez-Sierra, C. 2008. Estudios sobre la biología y demografía de *Echinocactus platycanthus* Link et Otto, en Zapotitlán de Las Salinas, Puebla. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Mcintosh, E. M. 2002a. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1-13.

- Mcintosh, E. M. 2002b. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 162: 273-288.
- Mcintosh, E. M. 2005. Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology* 19: 727-734.
- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez., T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127.
- Nassar, M. J., N. Ramirez y O. Linates. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan Columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Nobel, P. S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambriadge University Press. Cambriadge. U. K. Pp. 270.
- Paredes-Aguilar, R., R. T. Van Devender y S. R. Felger. 2000. *Cactáceas de Sonora, México: su Diversidad, Uso y Conservación*. Ed. Arizona-Sonora, Desert Museum Press. Tucson, Az. U. S. A. Pp. 87-95.
- Piña, L. I. 1977. Pitahayas y otras cactáceas afines del estado de Oaxaca. *Cactáceas Suculentas Mexicanas* 22: 3-14.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, USA. Pp. 479.
- Pimienta-Barrios, E. y R. F. del Castillo. 2002. Reproductive biology, In: *Cacti biology and uses*. Nobel, P. S. Ed. University of California Press, Berkeley, Ca. U. S. A. Pp. 75-87.
- Ramírez-Mireles, F. J. 1999. Caracterización y compatibilidad en pitahaya. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Chapingo. México.

- Rosas, C. M. P y E. Pimienta. 1986. Polinización y fase programática del nopal (*Opuntia ficus-indica* [L.] Miller). *Fitotecnia*. 8: 164-176.
- Richards, A. J. 1997. *Plant breeding systems*. Ed. Chapman y Hall. Segunda edición. Reino Unido.
- Ross, R. 1981. Chromosome counts, cytology, and reproduction in the Cactaceae. *American Journal of Botany* 68: 463-470.
- Rowley, G. 1980. Pollination syndromes and cactus taxonomy. *Cactus and Succulent Journal*. (Great Britain) 42: 95-98.
- Ruffner, G. A. y W. D. Clark. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): composition and its importance to ants. *American Journal of Botany* 73: 185-189.
- Shreve, F. 1964. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Ed. Stanford University Press. Stanford Ca. U. S. A. Pp. 186.
- Tinoco-Ojanguren, C. y F. Molina-Freaner. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany* 78: 1489-1494.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, M. Rojas-Martínez y A. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in México. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 103-119.
- Zavala-Hurtado, J. A., F. Viatae y E. Ezcurra. 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus Columnar*. Trajani (Cactaceae) a functional interpretation. *Ecology* 79: 340-348.