

Efecto de la orientación de las flores en el éxito de la
polinización en *Myrtillocactus geometrizans*
(Cactaceae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A

BIÓL. CÉSAR MAURICIO VALENCIA MENDOZA

Director de Tesis: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Asesor interno: M. en C. Fernando Vite González

Asesora externa: Dra. Dulce María Figueroa Castro



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Unidad Iztapalapa

Fecha : 24/09/2014

Página : 1/1

CONSTANCIA DE PRESENTACION DE EXAMEN DE GRADO

La Universidad Autónoma Metropolitana extiende la presente CONSTANCIA DE PRESENTACION DE EXAMEN DE GRADO de MAESTRO EN BIOLOGIA del alumno CESAR MAURICIO VALENCIA MENDOZA, matrícula 209381112, quien cumplió con los 190 créditos correspondientes a las unidades de enseñanza aprendizaje del plan de estudio. Con fecha veintiséis de septiembre del 2014 presentó la DEFENSA de su EXAMEN DE GRADO cuya denominación es:

EFECTO DE LA ORIENTACION DE LAS FLORES EN EL EXITO DE LA POLINIZACION EN *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae)

Cabe mencionar que la aprobación tiene un valor de 40 créditos y el programa consta de 230 créditos.

El jurado del examen ha tenido a bien otorgarle la calificación de:

Aprobado

JURADO

Presidente

M. EN C. FERNANDO VITE GONZALEZ

Secretaria

DRA. DULCE MARIA FIGUEROA CASTRO

Vocal

DR. MIGUEL ANGEL ARMELLA VILLALPANDO

Vocal

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

Coordinación de Sistemas Escolares

Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina, México, D.F. C.P. 09340 Tels. 5804-4880 y 5804-4883 csera@xanum.uam.mx www.izt.uam.mx

“La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de Postgrados de Calidad del CONACYT”

El jurado designado por la

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

BIÓL. CESAR MAURICIO VALENCIA MENDOZA

Comité Tutorial y Jurado

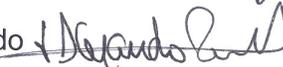
Director: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Asesor interno: M. en C. Fernando Vite González

Asesora externa: Dra. Dulce María Figueroa Castro

Sinodal: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Sinodal: Dr. Miguel Ángel Armella Villalpando



LOS GRANDES REYES

Moteuczomatzin, Nezahualcoyotzin, Totoquiahuatzin: vosotros entretejisteis,
vosotros enlazasteis las órdenes de nobleza, por un breve instante venid a
visitar la ciudad en que reinasteis.

Perduran los Águilas, perduran los Tigres: de igual modo perduran y están
aposentados en la ciudad de México.

Entre alaridos fueron terribles, fueron terribles: bellas y variadas flores
conquistaron, fueron poderosos:

Ya se fueron ya no están aquí.

Los Águilas nacen, los Tigres rugen en México, donde tú mismo reinas, oh
Moteuczoma.

Aquí se enlazan en baile, aquí se entretejen los Águilas, aquí muestran su
rostro los Tigres.

Con sartales floridos de Águila estuvo bien firme la ciudad: en los jardines de
los tigres se fueron formando los príncipes Moteuczomatzin y Cahualtzin,
Totoquihuatzin y aquel Yoyontzin:

¡con nuestras flechas y con nuestros escudos se yergue y perdura la ciudad!

AGRADECIMIENTOS

Esta es producto del trabajo científico realizado durante varios años y que aporta conocimiento relativo a la capacidad evolutiva de las especies de cactus así como de los factores ambientales que pueden influir en estos procesos evolutivos.

Quiero agradecer al CONACyT por haber permitido que fuera alumno y que realizara satisfactoriamente mi maestría en Biología así como aceptado que fuera alumno becado dentro del programa de excelencia académica del posgrado.

Mis agradecimientos para la Dra. Dulce María Figueroa Castro, para el M. en C. Fernando Vite González, para el Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, para el Dr. Alejandro Zavala Hurtado y para el Dr. Miguel Ángel Armella Villalpando por el apoyo académico que me proporcionaron durante este período de la maestría.

Y a la Universidad Autónoma Metropolitana por haber sido una fuente de conocimiento muy importante en mi formación profesional.

CONTENIDO

RESUMEN.....	11
ABSTRACT.....	12
1. INTRODUCCIÓN.....	13
2. ANTECEDENTES.....	16
3. JUSTIFICACIÓN.....	20
4. HIPOTESIS.....	20
5 OBJETIVOS.....	21
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
6.1. Zona de estudio.....	21
6.2. Especie de estudio.....	25
6.3. Determinación de las características florales en flores con orientaciones contrastantes.....	28
6.4. Estimación del éxito en la producción de frutos y semillas en yemas florales con orientaciones contrastantes.....	29
6.5. Experimento para evaluar la limitación por polen en flores con orientaciones contrastantes.....	30
7. RESULTADOS.....	32
7.1. Características florales.....	32
7.2. Orientación y su efecto en el éxito en la producción de frutos y semillas.....	36
7.3. Limitación por polen.....	36
8. DISCUSIÓN.....	39
8.1. Características florales.....	39
8.2. Orientación y su efecto en el éxito en la producción de frutos y semillas.....	41
8.3. Limitación por polen.....	44

9. CONCLUSIONES.....	45
10. LITERATURA CITADA.....	46

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. Mapa publicado por CONANP (2003) y modificado por Rosas-García (2010).....	23
Figura 2. Imagen de la localidad de estudio “La Casita” en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo.....	24
Figura 3. Aspecto del matorral xerófilo crassicaule dominado por <i>Stenocereus dumortieri</i> y <i>Myrtillocactus geometrizans</i> en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo.....	24
Figura 4. Individuo adulto de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.....	25
Figura 5. Yemas florales y flores de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.....	26
Figura 6. Frutos inmaduros de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.....	27
Figura 7. Flor de <i>Myrtillocactus geometrizans</i> cubierta con una bolsa de tergalina para aislarlas de los polinizadores.....	31

Figura 8. Media de la longitud total de la flor (mm) de flores con orientación Norte y Sur de *Myrtillocactus geometrizans*.....32

Figura 9. Valores promedio de la longitud del ovario (mm) (A) y del ancho del ovario (mm) (B) de flores con orientación Norte y Sur de *Myrtillocactus geometrizans*.....34

Figura 10. Valores promedio del número de óvulos (A) y del número de anteras de flores con orientación Norte y Sur de *Myrtillocactus geometrizans*.....35

Figura 11. Simulación de la Radiación fotosintéticamente activa (RFA) total diaria incidente en una superficie vertical con distinta orientación a varias latitudes y épocas del año en un día despejado (modificado de Nobel 1985).....43

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Medias (e.e.) y pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas de las nueve características registradas en flores con orientación Norte y Sur en individuos de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo. [Número de individuos].....33

Tabla 2. Análisis de parcelas divididas para determinar el efecto de la orientación de la costilla (i.e., costilla Norte vs. costilla Sur) y el sector las ramas (i.e., sector Norte vs. sector Sur) sobre el número de semillas por fruto en individuos de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztlán, Hidalgo.....37

Tabla 3. Análisis de parcelas divididas para determinar el efecto del sector de las ramas (i.e., sector Norte vs. sector Sur) y los tratamientos de polinización (natural vs manual) sobre el número de semillas por fruto en individuos de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.....38

RESUMEN

Myrtillocactus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console, es un cactus columnar arborescente cuyas flores y frutos muestran una orientación preferencial hacia el sur. El presente proyecto de investigación aborda el efecto de la orientación de las flores en el éxito de la polinización en esta especie. El estudio tuvo como objetivos: 1) determinar si existen diferencias en las características de las flores distribuidas en orientaciones contrastantes, 2) explorar la relación de la orientación de las yemas y/o flores distribuidas en orientaciones contrastantes con el éxito en la producción de frutos (*fruit-set*) y semillas (*seed-set*) y 3) explorar la existencia de limitación por polen en flores de *M. geometrizans* con orientación contrastante. Los métodos consistieron en colectas y medición de yemas y flores, el seguimiento de yemas florales para evaluar el éxito en la producción de frutos y un experimento con polinizaciones manuales para evaluar la limitación por polen. Los tres procedimientos consideraron orientaciones contrastantes. En este estudio se mostró que la orientación tiene un efecto significativo en algunos caracteres florales en *Myrtillocactus geometrizans*. Las flores con orientación sur son significativamente más grandes, producen más óvulos y presentan más anteras en comparación con las flores ubicadas en caras o ramas con orientación norte. Los resultados del seguimiento de yemas florales para evaluar diferencias en el éxito en la producción de frutos y semillas no revelaron diferencias significativas. El experimento para evaluar si la limitación por polen es también responsable del éxito reproductivo diferencial entre flores de orientaciones contrastantes no arrojó resultados significativos. Las hipótesis sobre el éxito reproductivo diferencial entre orientaciones contrastantes y de la limitación por polen deberán ser puestas a prueba en futuras investigaciones

ABSTRACT

Myrtillocactus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console is a branched columnar cactus whose flowers and fruits show a preferential southern orientation. In this project, the effects of flower orientation in pollination success are addressed. The objectives of this study were: 1) to determine if there are differences in flower features at contrasting orientations, 2) to explore the relationship between the orientation of buds and flowers and the success in fruit-set and seed production, and 3), to explore if pollen limitation contributes to differences in success between orientations. Methods consisted in collecting and measurement of buds and flowers, monitoring buds for evaluating the success in fruit production, and carry out an experiment that included hand pollination for evaluating pollen limitation. All of these procedures considered contrasting orientations. This study showed that orientation has a significant effect in some floral features in *Myrtillocactus geometrizans*. Flowers with South orientation were significantly large, produce more ovules, and show more anthers, in comparison with flowers in the North facets of the branches. The output from the monitoring of buds for evaluating differences in success in fruit-set and seed production did not revealed significant differences. The experiment for evaluating if pollen limitation is also responsible of reproductive differential success between flowers with contrasting orientation did not throw significant results. The hypothesis on differential reproductive success between contrasting orientations and pollen limitation should be tested in future researches.

1. INTRODUCCIÓN

La orientación de estructuras vegetativas y reproductivas en plantas de la Familia Cactaceae ha sido objeto de considerable interés para los botánicos y ecólogos. Las estructuras de estas plantas que muestran una dirección preferencial incluyen a los cladodios en platyopuntias (Nobel, 1982a, b), así como los tallos, ramas y flores de cactus columnares y barriliformes (Rundel, 1974; Ehleringer et al., 1980; Nobel, 1988; Zavala-Hurtado et al., 1998).

En particular, algunos estudios en cactus columnares que habitan zonas extratropicales (i. e., al norte del Trópico de Cáncer o al sur del Trópico del Capricornio), han reportado un acimut preferencial de las estructuras reproductivas hacia el Ecuador, distribuyéndose con mayor frecuencia en las caras del tallo o ramas con mayor incidencia de radiación solar y temperaturas más elevadas (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988; Zavala-Hurtado et al., 1998; Nobel y Loik, 1999; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Así, en especies con floración subapical y lateral, las flores están presentes principalmente en la cara del tallo que recibe mayor radiación fotosintéticamente activa (RFA). Por ejemplo, en *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose, distribuida en el Desierto Sonorense en Norteamérica, las flores están preferencialmente orientadas hacia el sur (Moran, 1968); mientras que en *Trichocereus chilensis*, que se distribuye en Sudamérica, la mayor abundancia de flores se presenta en las caras del tallo con orientación norte (Rundel, 1974).

En el caso de las estructuras vegetativas, la orientación preferencial de los tallos o dirección de las ramas de algunas especies de cactáceas también puede influir en la temperatura, en la intercepción de RFA y, consecuentemente, en la captura de CO₂ (Geller

y Nobel, 1986; Nobel y Loik, 1999). Por ejemplo, Nobel (1982a, b) realizó estudios en ambos hemisferios con 23 especies de platiopuntias y encontró que la orientación de los cladodios terminales tiende a ser en la dirección en la cual hay un incremento de la absorción de RFA en los periodos del año que son más favorables para el crecimiento de los cladodios, y que además de favorecer la absorción de RFA, la orientación preferencial también es un factor importante que favorece la generación de condiciones óptimas para el desarrollo del tallo en estos períodos del año. La orientación preferencial de las ramas ha sido interpretada como una adaptación que incrementa la temperatura de los meristemas florales y facilita la reproducción del cactus (Ehleringer et al., 1980; Yeaton et al., 1980). Sin embargo, el valor adaptativo de la orientación e inclinación preferencial de estructuras vegetativas no ha sido totalmente aclarado (Ehleringer et al., 1980; Nobel, 1981). En relación a esto, Nobel (1981) menciona que la inclinación puede tener algunas consecuencias benéficas para el cactus: (1) disminuir la temperatura del tallo en verano, (2) incrementar la temperatura en invierno o en primavera, (3) incrementar la absorción de RFA por el tallo.

Como se mencionó anteriormente, las hipótesis propuestas para explicar este patrón, reportado esencialmente para cactus extratropicales, plantean que la orientación hacia el ecuador garantiza las temperaturas óptimas para el desarrollo de las flores (Ehleringer et al., 1980; Nobel, 1981; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Para especies en el hemisferio norte y sur, el incremento en las temperaturas alcanzadas por la orientación ecuatorial mejora el desarrollo de las flores al favorecer la actividad meristemática (Nobel, 1981). En este sentido, Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) sugieren que la interceptación de RFA, es el factor responsable de la orientación de las flores en *Pachycereus pringlei*, suponiendo que la ganancia de carbono difiere entre costillas con diferente acimut

y que no existe translocación entre ellas. Ellos sugieren que si la inducción de las areolas para la producción de flores depende de la acumulación de carbohidratos, aquellas areolas con la orientación más sureña serán las únicas capaces de acumular suficientes carbohidratos que permitan la producción de flores. Sin embargo, otros factores, además de la temperatura y la intercepción de radiación solar, pueden ser determinantes del éxito de la producción de frutos y semillas en plantas cuyas flores muestran una orientación preferencial.

La forma, tamaño y color de las flores, posiblemente resultado evolutivo de la interacción entre las plantas y sus polinizadores (Feinsinger, 1983), son caracteres florales que promueven el éxito reproductivo de las plantas (Møller y Eriksson, 1995). Características florales más atractivas atraen a más polinizadores lo cual incrementa el número de semillas y la eficiencia de la exportación de polen, siendo estos componentes importantes de la adecuación de las plantas (Møller y Eriksson, 1995). La orientación (i. e., dirección) y ángulo de inclinación (respecto a la horizontal) de las flores, también son atributos que afectan la polinización, y en consecuencia, el éxito reproductivo de las plantas (Tadey y Aizen, 2001; Huang et al., 2002; Aizen, 2003; Makino, 2008). Así, por ejemplo, la orientación de los pétalos (i.e., estructuras relacionadas con la atracción) hacia los polinizadores haría a las flores más atractivas, incrementando el número de visitas (Ushimaru et al., 2006). En este sentido, al igual que otros atributos florales, la orientación podría haber evolucionado por presiones selectivas mediadas por los polinizadores o bajo selección natural debida a factores del medio abiótico, como la temperatura y la precipitación (Ushimaru et al., 2006).

El presente proyecto de investigación aborda el efecto de la orientación de las flores en el éxito de la polinización de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biosfera

Barranca de Metztitlán en el Estado de Hidalgo.

2. ANTECEDENTES

En el primer estudio sobre la orientación no aleatoria de estructuras reproductivas en cactáceas, Johnson (1924) reportó la asimetría en la corona de flores de *Carnigea gigantea* en el Desierto Sonorense. El autor mencionó que las estructuras reproductivas son más abundantes y más desarrolladas en el lado este y sur de la parte superior del tallo.

Adicionalmente, el autor menciona que las yemas florales en estas regiones del tallo son las únicas en producir flores. Por otro lado, Rundel (1974) en un estudio realizado en el centro de Chile, reportó que *Trichocereus chilensis* y *T. litoralis* presentan una asimetría en la distribución de las flores, siendo más abundantes en el lado norte del tallo para *T. chilensis* y únicas en el lado norte del tallo para *T. litoralis*. En un estudio más reciente realizado en el norte de México (Desierto Sonorense) con *Pachycereus pringlei*, Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) reportaron que las estructuras reproductivas de esta cactácea muestran orientaciones este, sur y oeste principalmente. Si bien las hipótesis para explicar la orientación de las flores de los cactus columnares en desiertos extratropicales han mencionado las temperaturas óptimas para el desarrollo de flores como mecanismo fundamental (Johnson, 1924), para el caso particular de *P. pringlei*, se sugiere que la intercepción de RFA, y su influencia en la captura de CO₂ y en la temperatura del tallo, es el principal factor que determina la orientación de las flores (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000).

Ya se ha dicho que la distribución preferencial de estructuras reproductivas es un factor importante en el éxito de la producción de frutos y semillas, ya que permite exponer a botones, flores y frutos a condiciones microambientales adecuadas para su crecimiento y

desarrollo. En este sentido, Ushimaru y colaboradores (2006) mencionan que la orientación de las flores se puede descomponer en dos dimensiones, el ángulo de la flor (i. e., hacia arriba, hacia abajo, vertical o inclinada) y la dirección de la flor (i. e., dirección geomagnética; norte, sur, este y oeste). Los mismos autores consideran que, la orientación y el ángulo de las flores son probablemente resultado evolutivo de la selección natural ejercida por factores abióticos (e. g., lluvia y temperatura) o por los polinizadores (Huang et al., 2002; Patiño et al., 2002; Galen y Stanton, 2003; Ushimaru y Hyodo, 2005; Ushimaru et al., 2006). Algunos autores, por ejemplo, han sugerido que la inclinación de las flores hacia “abajo” es una adaptación que evita el daño al polen y la dilución del néctar por lluvia (Tadeo y Aizen, 2001; Huang et al., 2002; Ushimaru y Hyodo, 2005), mientras que la inclinación de las flores hacia “arriba” en dirección al sol en climas árticos y sub-árticos (heliotropismo), favorece el incremento de la temperatura interna de las flores, lo cual promueve la atracción de polinizadores, el crecimiento del tubo polínico y la maduración de frutos y semillas (Galen y Stanton, 1989; Totland, 1996). Este fenómeno también se ha observado en flores de especies tropicales (e. g., Patiño et al., 2002).

Más aún, la orientación de las flores es considerada un rasgo floral importante en la atracción de polinizadores potenciales (Patiño et al., 2002; Ushimaru et al., 2006). De hecho, manipulaciones experimentales han demostrado que una ligera o drástica variación en la orientación puede influir en la tasa de visitas de polinizadores potenciales y, por consiguiente, afectar el éxito reproductivo (producción de frutos y semillas; Totland, 1996; Patiño et al., 2002; Ushimaru y Hyodo, 2005). Así, además de la forma, el tamaño y el color (Møller y Eriksson, 1995), la orientación de las flores es un atributo que afecta la polinización, y en consecuencia, el éxito reproductivo de las plantas (e. g., Galen y Stanton, 2003; Kudo, 1995; Totland, 1996; Zavala-Hurtado et al., 1998; Patiño et al., 2002). Esto es

particularmente importante para plantas que dependen de vectores animales para la polinización, como es el caso de muchas especies de cactáceas.

Estudios recientes en *Pachycereus weberi*, más allá de detectar la distribución no aleatoria de estructuras reproductivas, exploran las consecuencias del fenómeno, específicamente, en lo referente a las diferencias en los atributos florales con orientaciones contrastantes y sus efectos en el éxito reproductivo (Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-García, 2012). Por ejemplo, Córdova-Acosta (2011) encontró que flores más grandes están asociadas a orientaciones más sureñas. Más aún, la orientación y el tamaño de la flor son caracteres florales que se encuentran relacionados con el éxito en la producción de frutos (*fruit-set*) y semillas. En la misma especie, Figueroa-Castro y Valverde (2011) encontraron que las yemas y flores con orientación sur presentan más óvulos y que los frutos sureños presentan más semillas y de mayor tamaño comparadas con los frutos norteños. Los autores también confirmaron que la cara sur de los tallos de *P. weberi* reciben más RFA. Por su parte, Aguilar-García (2012) encontró que los atributos florales masculinos se ven afectados negativamente en flores con orientación norte. En conjunto, estos resultados revelan que, en *P. weberi*, las estructuras reproductivas con orientación preferencial hacia el sur reciben más RFA y son más exitosas en producir frutos y semillas en comparación con aquellas orientadas hacia el norte.

Si bien la hipótesis que subyace en dichos estudios con *P. weberi* sugiere que la intercepción de RFA es el factor responsable de la orientación de las flores hacia el sur (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000), es razonable sospechar que otros factores, además de la temperatura y la intercepción de radiación solar, están involucrados en el éxito de la producción de frutos y semillas en plantas cuyas flores muestran una orientación preferencial. En relación a esto, diversos estudios que han abordado el fenómeno de

polinización en diferentes familias de plantas han examinado dos factores limitantes inmediatos que afectan el éxito en la producción de frutos (*fruit-set*, proporción frutos/flores) y semillas (*seed-set*, proporción semillas/óvulos): a) limitación por recursos y b) limitación por polen (Bierzychdek, 1981; Stephenson, 1981; Haig y Westoby, 1988; Ayre y Whelan, 1989). Si bien la primera condición, limitación por recursos, está relacionada directamente con la hipótesis antes mencionada (i. e., una menor interceptación de RFA limita la producción de flores, frutos y semillas en las caras norte de los tallos en cactáceas; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Figueroa-Castro y Valverde, 2011); la segunda condición, es decir la limitación por polen, implicaría que las flores con orientación hacia el norte se verán menos favorecidas a las visitas de los polinizadores o recibirían polen de menor calidad. Esta hipótesis aguarda a ser probada.

El presente estudio abordará el caso de *Myrtillocactus geometrizans*, un cacto arborescente, común en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, cuyas flores y frutos se producen preferentemente hacia el sur (Rosas-García, 2010). Coincidentemente, en esa misma orientación se presentan las temperaturas más altas en el día al igual que los valores más altos de humedad relativa durante la noche (Rosas-García, 2010). No obstante, dicho estudio mostró que la orientación de las yemas florales es más variable y cercana a una distribución uniforme. Como en el caso de los cactus extratropicales, las hipótesis propuestas para explicar este patrón son las relativas al efecto de distintos factores abióticos sobre la fisiología de las flores y frutos (Ehleringer et al., 1980; Nobel, 1981; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Sin embargo, la distribución uniforme de las yemas sugiere, que además de las condiciones óptimas de temperatura y limitación de recursos (acumulación de carbohidratos), otros factores estarían generando un patrón preferencial de flores y frutos hacia el sur.

3. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que la orientación diferencial de estructuras reproductivas en cactus columnares es relativamente común, no hay estudios que evalúen la importancia que tiene la limitación por polen en caras opuestas de los tallos con regímenes contrastantes de radiación solar. El presente estudio pretende discernir si este factor es determinante en la distribución diferencial de estructuras reproductivas de *Myrtillocactus geometrizans* y así evaluar la importancia de la orientación como un aspecto floral más que determina el éxito reproductivo de las plantas.

4. HIPÓTESIS

i) Si la cantidad de RFA que reciben caras opuestas de los tallos de las cactáceas es diferente; entonces la cara sur de los tallos de *M. geometrizans* cuenta con una mayor cantidad de recursos, lo que podría verse reflejado en flores de mayor tamaño, y posiblemente con mayor número de óvulos, en comparación con aquellas producidas en las caras o ramas norte.

ii) Si la cara sur de los tallos de *M. geometrizans* producen flores de mayor tamaño que resulten más atractivas para los polinizadores, se esperará que las flores orientadas hacia el sur presenten mayor éxito reproductivo comparado con las flores orientadas hacia el norte.

iii) Si el menor éxito reproductivo de las flores de *M. geometrizans* con orientación norte se debe a limitación por polen y no a limitación por recursos (i. e., una menor recepción de RFA), entonces la producción de semillas de flores con orientaciones contrastantes (norte vs. sur) será similar al realizar polinizaciones manuales.

5. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar el efecto de la orientación en las características florales y en el éxito de la polinización de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán en el Estado de Hidalgo.

Objetivos particulares

1. Determinar si existen diferencias en las características de las flores (dimensiones de la flor, número de óvulos y número de estambres) distribuidas en orientaciones contrastantes del tallo de *M. geometrizans* como consecuencia de la recepción diferencial de radiación fotosintéticamente activa.

2. Explorar la relación de la orientación de las yemas y/o flores distribuidas en orientaciones contrastantes con el éxito en la producción de frutos (*fruit-set*) y semillas en *M. geometrizans*.

3. Explorar la existencia de limitación por polen en flores de *M. geometrizans* con orientación contrastante en *M. geometrizans*.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Zona de estudio

El estudio fue realizado en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, situada en la parte central del Estado de Hidalgo, México (Fig. 1). La zona comprende una amplia y profunda depresión entre la Sierra de Pachuca y la Sierra de Zacualtipán, y es parte de la Provincia Fisiográfica de la Sierra Madre Oriental (Sánchez-Mejorada, 1978, CONANP,

2003; Rosas-García, 2010). El estudio se llevó a cabo en la localidad conocida como “La Casita” (20°26′44″N y 98°41′29″W) en el municipio de Metztlán (Figs. 2 y 3). La población de estudio se ubica sobre una ladera norte con una pendiente suave (5°; Jiménez-Sierra y Jiménez-González 2003). El clima en esta zona es semicálido, con lluvias en verano, con dos estaciones lluviosas separadas por una corta temporada seca en el verano y una muy marcada en el invierno. La temperatura media anual está entre 18° y 22°C, y la precipitación media anual es de 427 mm (Sánchez-Mejorada, 1978). Las causas de aridez en la zona están determinadas principalmente por el régimen de lluvias al que está sujeta, caracterizado porque la mayor parte de la precipitación se produce en un pequeño lapso del año. Otros factores que determinan su aridez, son la profundidad de la cañada, su posición paralela a la Sierra de Zacualtipán y perpendicular a los vientos dominantes, y su fuerte grado de insolación, entre otros (Sánchez-Mejorada, 1978). En esta localidad se desarrolla un matorral xerófilo crassicaule dominado por cactáceas como *Stenocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, así como por las leguminosas *Prosopis laevigata* y *Senna wislizeni* (Rosas-García, 2010, Figs. 2 y 3).



Figura 2. Imagen de la localidad de estudio “La Casita” en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo.



Figura 3. Aspecto del matorral xerófilo crassicaule dominado por *Stenocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo.

6.2. Especie de estudio

Myrtillocactus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console, es un cactus arborescente que alcanza hasta unos 4 m de altura; y presenta tallos muy ramificados (Fig. 4). El tronco es corto, con ramas de 6 a 10 cm de diámetro, de color verde azulado. Las costillas pueden ser 5 o 6 en cada rama, de 2 a 3 cm de altura. Las aréolas están distantes entre sí de 2 a 3 cm; estas presentan espinas radiales, 5 en promedio, aciculares, hasta de 1 cm de longitud, o a veces más. En cada areola hay una espina central larga, aplanada y en forma de daga, de 1 a 7 cm de longitud, y a veces de hasta 6 mm de anchura. El número de flores varía de 4 a 9 por aréola; estas son pequeñas, fragrantas y de color blanco verdoso (Fig. 5). El fruto es esférico azulado o púrpuro (Fig. 6), carece de espinas, es comestible y de sabor dulce muy agradable (Sánchez-Mejorada, 1978).

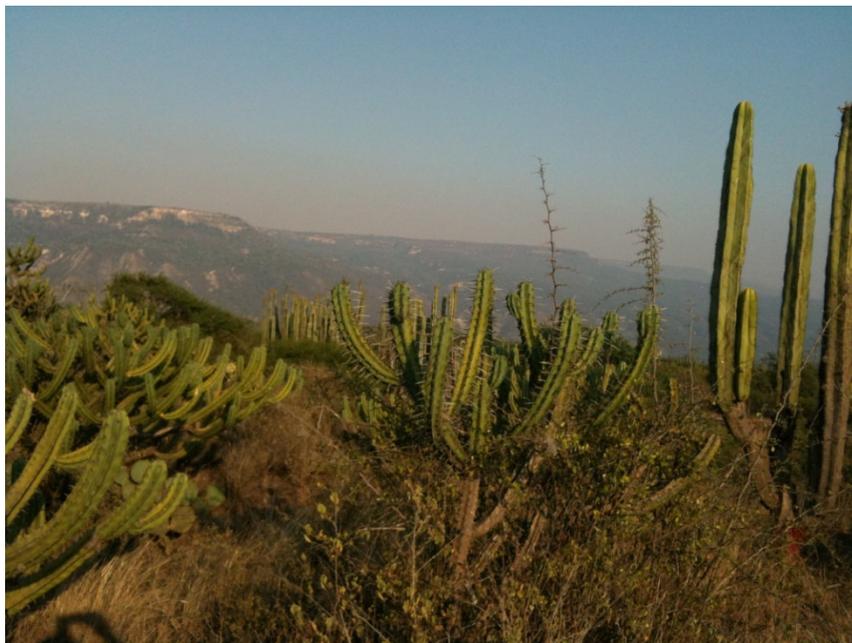


Figura 4. Individuo adulto de *Myrtillocactus geometrizans* en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.



Figura 5. Yemas florales y flores de *Myrtillocactus geometrizans* en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo. En ambas imágenes se puede apreciar la producción de múltiples estructuras reproductivas por areola.



Figura 6. Frutos inmaduros de *Myrtillocactus geometrizans* en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo. En ambas imágenes se pueden apreciar frutos en diferentes estados de madurez.

6.3. Determinación de las características florales en flores con orientaciones

contrastantes

Para determinar si existen diferencias en los atributos florales entre orientaciones Norte y Sur se recolectaron flores en dos periodos de floración, a principios de abril de 2010 y 2011. En la primera colecta se obtuvieron 84 flores de 29 individuos (1 – 4 flores/orientación/individuo), 42 flores con orientación Norte ($0^\circ \pm 5^\circ$) y 42 con orientación Sur ($180^\circ \pm 5^\circ$). En la segunda colecta se obtuvieron 42 flores de 12 individuos, 21 flores correspondientes a la orientación Norte y 21 flores a la orientación Sur. Para la selección de las flores se utilizó una brújula Brunton. Una vez determinada la orientación, las flores se extrajeron desde la base del ovario y se preservaron en frascos con una solución de FAA (Formaldehído-Alcohol-Ácido acético) para su posterior procesamiento en el laboratorio. De cada flor colectada se obtuvieron las siguientes medidas florales: 1) longitud total de la flor, 2) longitud del ovario, 3) ancho del ovario, 4) diámetro máximo de la flor, 5) diámetro perpendicular al diámetro máximo, 6) longitud de los elementos del perianto, 7) ancho de los elementos del perianto, 8) número de anteras/flor y 9) número de óvulos/flor (sólo se reporta para la colecta de abril de 2011). Las mediciones se realizaron utilizando un vernier digital con una resolución de 0.01 mm y para los conteos se utilizó un microscopio estereoscópico. Los valores de los nueve caracteres florales fueron promediados por individuo y analizados por medio de pruebas de t de Student para muestras pareadas de una cola ($H_A: \bar{x}_{\text{Norte}} < \bar{x}_{\text{Sur}}$). No fue necesario aplicar ninguna transformación a los datos debido a que las nueve variables se comportaron normalmente. Los análisis estadísticos se realizaron con los paquetes estadísticos NCSS (Hintze, 2001) y/o JMP (SAS, 1999).

6.4. Estimación del éxito en la producción de frutos y semillas en yemas florales con orientaciones contrastantes

Para determinar la relación de la orientación de las yemas florales con el éxito en la transición a fruto (TYF, número de frutos/número de yemas florales) y el número de semillas por fruto se eligieron al azar 40 individuos. La copa de cada individuo se dividió en cuatro sectores, en relación con la orientación: norte, sur, este y oeste. Para cada individuo se consideró sólo un sector de observación. De esta forma se cuenta con 10 individuos para cada sector. Para cada sector seleccionado por individuo, se eligieron de 2 a 3 ramas accesibles. En cada rama se eligieron las costillas cuyo azimut coincide con la orientación del sector. De entre las primeras 10 areolas apicales de cada costilla se seleccionaron de una a dos yemas florales al principio de la época reproductiva (marzo de 2010). Cada yema floral fue marcada y su destino se monitoreo hasta la formación del fruto. Los frutos maduros fueron colectados y el número de semillas por fruto fue determinado. La TYF se considerará como una variable binaria (éxito = 1 y fracaso = 0) y se analizó por medio de un modelo nominal logístico con sector como factor fijo. El número de semillas por fruto se analizó con un análisis de varianza de una vía con sector como factor fijo. Los análisis se realizaron con el paquete estadístico JMP (SAS, 1999).

Para determinar el efecto de la orientación de la costilla (i. e., norte vs. sur) y de la rama de sectores contrastantes (i. e., norte vs. sur) sobre el número de semillas por fruto, se eligieron al azar 17 individuos. La copa de cada individuo se dividió en dos sectores: norte y sur. Para cada individuo se consideraron los sectores norte y sur y se marcaron tres ramas accesibles por sector?. Para cada una de las ramas se eligieron las costillas norte (ca. 0°) y sur (ca. 180°). De entre las diez primeras areolas apicales de cada rama se seleccionó y se

colectó un fruto de la costilla norte y un fruto de la costilla sur. Los frutos fueron llevados al laboratorio donde se hizo el conteo de semillas. Los datos se analizaron por medio de un análisis de parcelas divididas (Kuehl, 2000). En dicho análisis se consideró al individuo como bloque (factor aleatorio) y como factores fijos al sector de la rama (tratamiento de la parcela completa con dos niveles, norte y sur) y a la orientación de la costilla (tratamiento de la subparcela con dos niveles, norte y sur). El análisis se realizó con la rutina GLM del paquete estadístico NCSS (Hintze, 2001).

6.5. Experimento para evaluar la limitación por polen en flores con orientaciones contrastantes

Para determinar si la producción de semillas en flores con orientaciones contrastantes (norte y sur) está limitada por polen, se realizaron polinizaciones manuales. La copa de 12 individuos elegidos al azar se dividió en dos sectores: norte y sur. En cada uno de los sectores se seleccionaron dos ramas al azar. Cada rama seleccionada por sector fue elegida, al azar, para aplicar uno de dos tratamientos: polinización natural ($n = 2$ flores) o polinización manual ($n = 2$ flores). Las polinizaciones manuales se realizaron con polen colectado de tres individuos (donadores) ubicados lejos de los experimentales. Las polinizaciones manuales se llevaron a cabo con palillos planos de mesa. El polen se depositó sobre el estigma de las flores y posteriormente se cubrieron con bolsas de tergalina para aislarlas de los polinizadores (Fig. 7). Las flores fueron marcadas y monitoreadas hasta la producción de frutos. En el laboratorio, los frutos fueron abiertos longitudinalmente y las semillas fueron extraídas utilizando unas pinzas de disección. Las semillas fueron contabilizadas utilizando un contador manual. Los datos del número de semillas producidas

por fruto se analizaron por medio de un análisis de parcelas divididas (Kuehl, 2000). En dicho análisis se consideró al individuo como bloque (factor aleatorio) y como factores fijos al sector de la rama (tratamiento de la parcela completa con dos niveles, Norte y Sur) y al tratamiento de polinización (tratamiento de la subparcela con dos niveles, natural y manual). El análisis se realizó con la rutina GLM del paquete NCSS (Hintze, 2001).



Figura 7. Flor de *Myrtillocactus geometrizans* cubierta con una bolsa de tergalina para aislarla de los polinizadores. Imagen tomada durante los experimentos de limitación por polen en la localidad “La Casita” en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo.

7. RESULTADOS

7.1. Características florales

Cinco de los nueve atributos florales medidos fueron significativamente diferentes entre flores con orientación norte y sur (Tabla 1). Las flores del sur tuvieron una longitud total promedio significativamente mayor que las del norte (Tabla 1, Fig. 8). De igual manera, los valores promedio de la longitud (Fig. 9A) y el ancho del ovario (Fig. 9B) fueron significativamente mayores en flores con orientación sur que en aquellas con orientación norte (Tabla 1). Estos resultados muestran que las flores orientadas hacia el sur son, en promedio, más grandes que sus contrapartes con orientación norte.

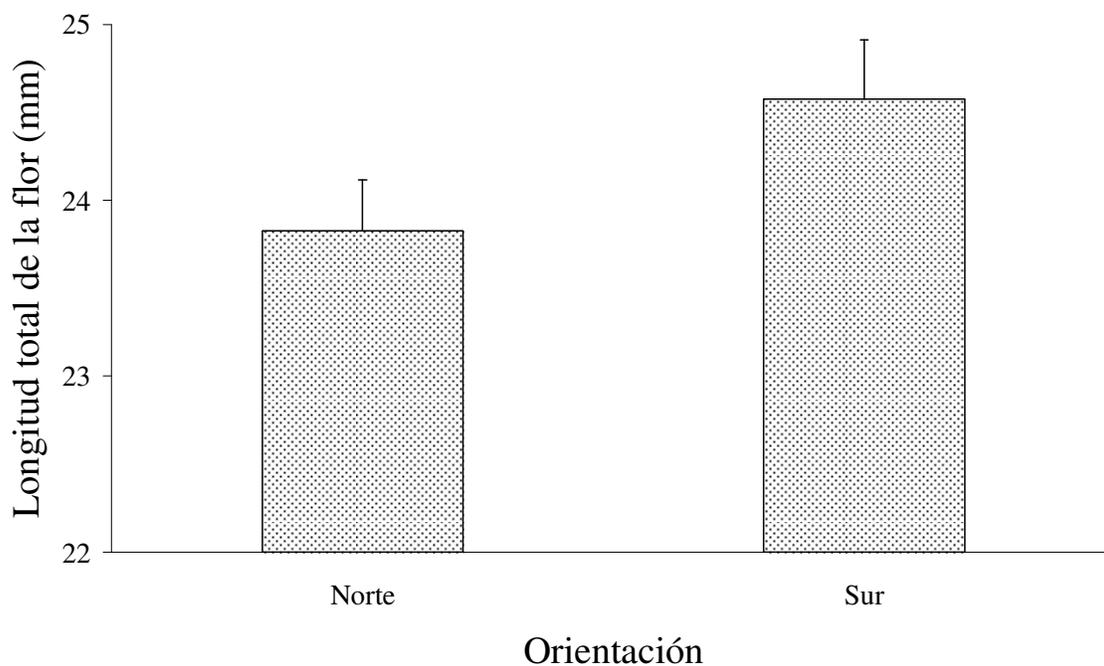


Figura 8. Media de la longitud total de la flor (mm) de flores con orientación norte y sur de *Myrtillocactus geometrizans*. Las barras representan un error estándar.

Por otro lado, también se encontró que los valores promedio del número de óvulos (Fig. 10A) y el número de anteras por flor (Fig. 10B) fueron significativamente mayores en las flores con orientación sur (Tabla 1). Por el contrario, no se encontraron diferencias significativas en los valores promedio del diámetro máximo de la flor y la longitud del diámetro perpendicular al diámetro máximo de la flor, así como en longitud y ancho de los cinco elementos del perianto (Tabla 1).

Tabla 1. Medias (e.e.) y pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas de las nueve características registradas en flores con orientación norte y sur en individuos de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo.

Caracter floral [Número de individuos]	Orientación		$t_{(1)}$	p
	Norte	Sur		
Largo total de la flor (mm) [41]	23.83 (0.29)	24.57 (0.34)	-3.41	0.0007
Largo del ovario (mm) [41]	5.61 (0.12)	6.30 (0.17)	-4.70	>0.0001
Ancho del ovario (mm) [41]	4.66 (0.08)	4.81 (0.09)	-1.88	0.0333
Diámetro máximo de la flor (mm) [41]	30.86 (0.37)	30.73 (0.44)	0.40	0.6560
Diámetro perpendicular al máximo (mm) [41]	29.58 (0.42)	29.49 (2.70)	0.27	0.6088
Largo de 5 pétalos (mm) [41]	16.30 (0.23)	16.39 (0.27)	-0.38	0.3525
Ancho de 5 pétalos (mm) [41]	5.12 (0.11)	5.21 (0.10)	-0.73	0.2359
Número de óvulos [12]	105.22 (7.88)	117.08 (10.10)	-2.11	0.0291
Número de anteras [38]	85.68 (2.21)	93.34 (2.41)	-2.61	0.0065

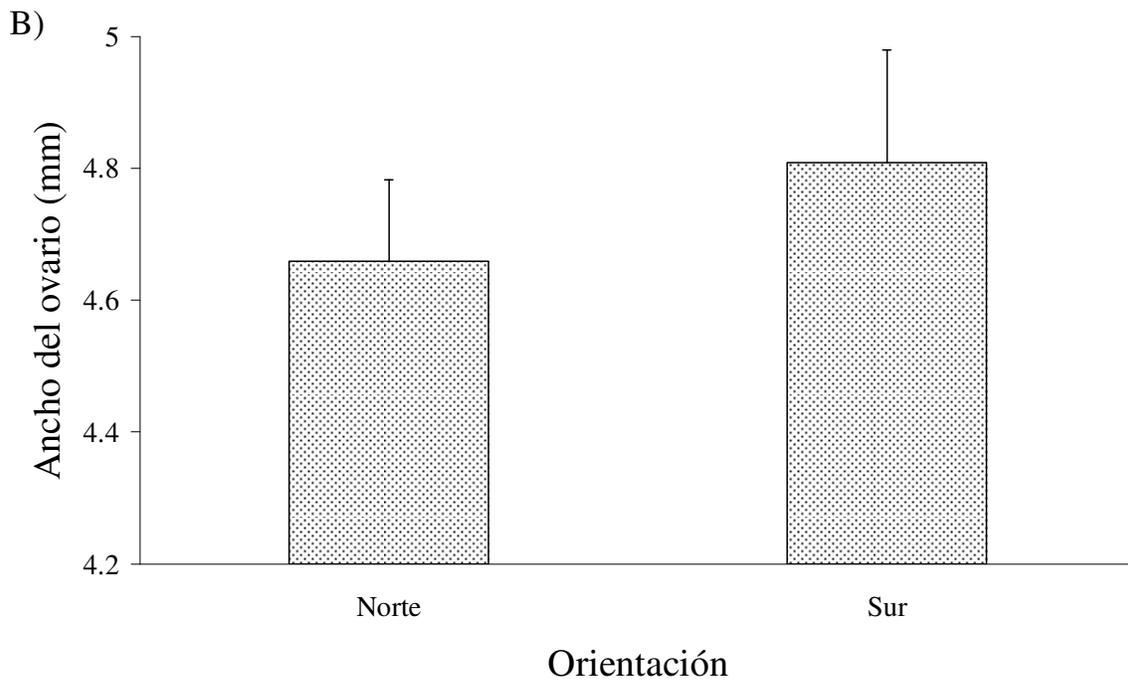
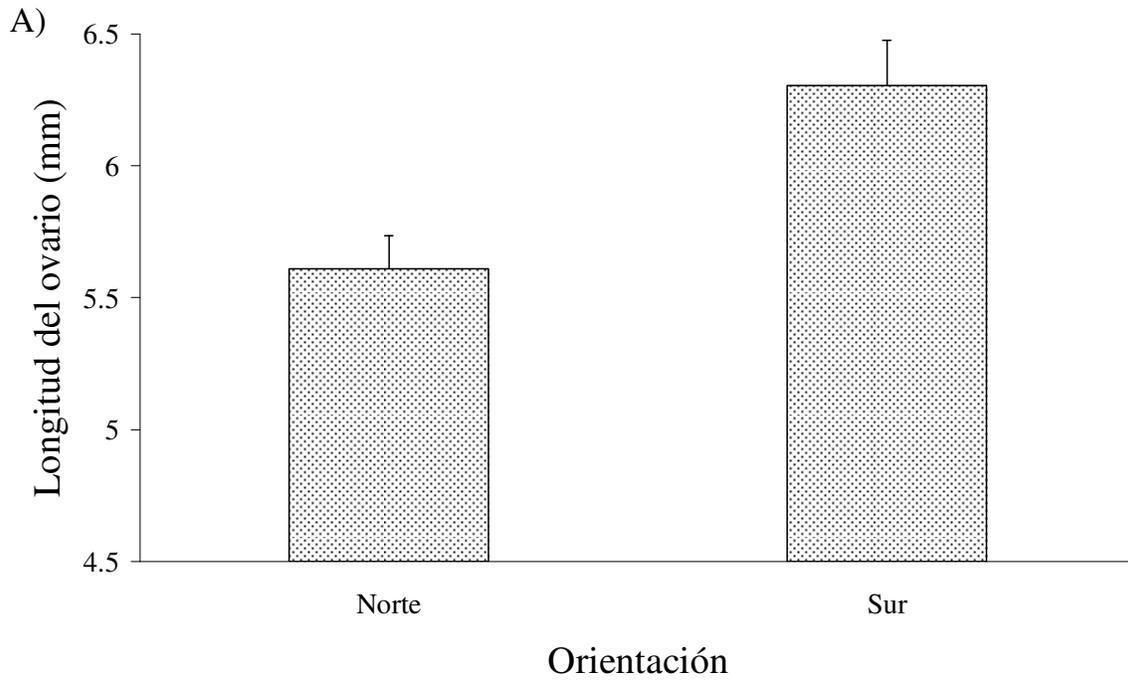


Figura 9. Valores promedio de la longitud del ovario (mm) (A), y del ancho del ovario (mm) (B), de flores de *Myrtillocactus geometrizans* con orientación norte y sur. Las barras representan un error estándar.

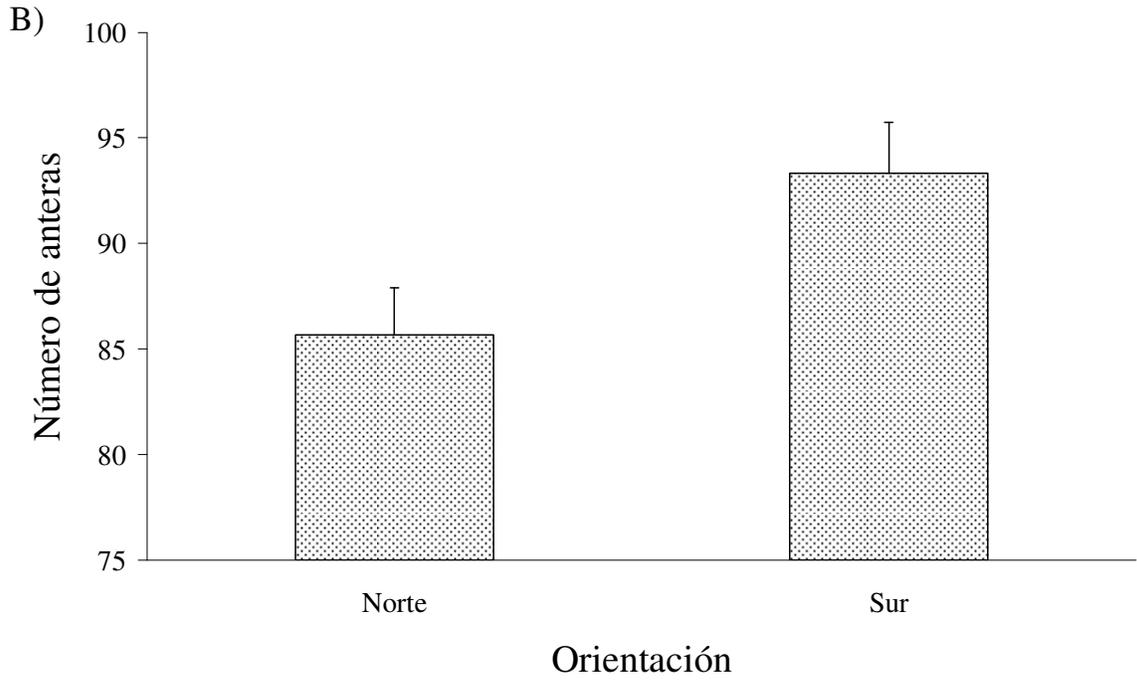
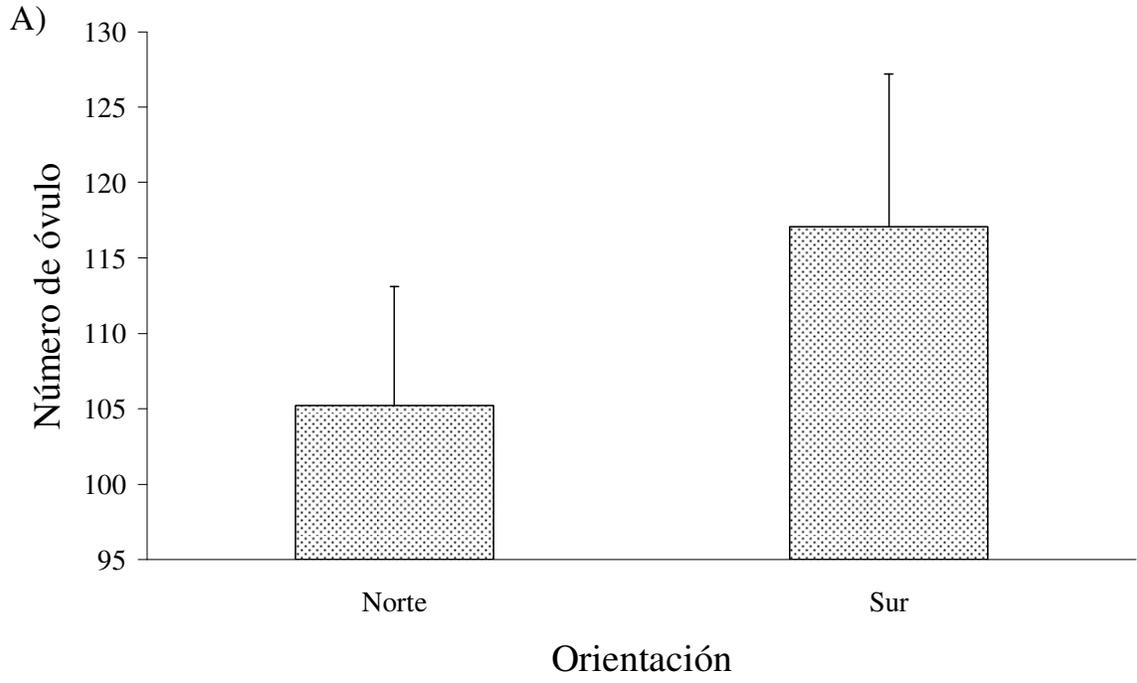


Figura 10. Valores promedio del número de óvulos (A), y del número de anteras de flores de *Myrtillocactus geometrizans* con orientación norte y sur. Las barras representan un error estándar.

7.2. Orientación y su efecto en el éxito en la producción de frutos y semillas

El análisis realizado por medio de un modelo nominal logístico muestra que no hay diferencias significativas en el éxito en la transición de yemas florales a frutos (TYF, número de frutos/número de yemas florales) en costillas de sectores contrastantes (χ^2 de Wald = 3.31, *g.l.* = 3, $p = 0.3456$). De hecho, el modelo no fue significativo ($\chi^2 = 3.39$, *g.l.* = 3, $p = 0.3347$), lo que indica que el modelo que incluye al sector como fuente de variación no fue significativamente diferente del modelo sencillo con solo el intercepto. De igual forma, el análisis del número promedio de semillas por frutos reveló que no existen diferencias entre sectores ($F_{3,30} = 1.6540$, $p = 0.1979$). Por otro lado, el análisis de parcelas divididas para determinar el efecto de la orientación de la costilla (i. e., norte vs. sur) y de las ramas de sectores contrastantes (i. e., norte vs. sur) sobre el número de semillas por fruto no reveló diferencias significativas (Tabla 2).

7.3. Limitación por polen

El análisis de parcelas divididas para determinar si la producción de semillas en flores con orientaciones contrastantes (norte y sur) está limitada por polen no reveló diferencias debidas al sector de la rama (Tabla 3). Sin embargo, se detectaron diferencias significativas debidas al efecto del tratamiento de polinización (Tabla 3). Contrario a lo esperado, el análisis reveló que el número de semillas fue significativamente mayor en el tratamiento control en comparación con las polinizaciones manuales ($\bar{x} \pm e.e.$: 67.19 ± 7.76 y 40.55 ± 6.22 semillas/fruto, respectivamente). Finalmente, la interacción Sector \times Polinización no resultó significativa (Tabla 3).

Tabla 2. Análisis de parcelas divididas para determinar el efecto de la orientación de la costilla (i.e., norte vs. sur) y el sector de las ramas (i.e., norte vs. sur) sobre el número de semillas por fruto en individuos de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. En este análisis cada individuo representó un bloque; el sector representó a la parcela completa y, la orientación de la costilla a la parcela subdividida. El bloque se consideró como factor aleatorio mientras que el sector de la rama y la orientación de la costilla como factores fijos. El Error (1) corresponde al error de la parcela completa y el Error (2) al error de la subparcela.

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>p</i>
Bloque (Individuo)	17509.25	9	1945.47		
Sector	410.66	1	410.66	0.47 [§]	0.5095
Error (1)	7835.73	9	870.63		
Orientación	28.62	1	28.61	0.046 [†]	0.8323
Sector × Orientación	1.80	1	1.80	0.003 [‡]	0.9575
Error (2)	11171.98	18	620.66		
Total (ajustado)	36958.05	39			
Total	36958.04	40			

$$^{\S}F = CM_{\text{Sector}}/CM_{\text{Error (1)}}$$

$$^{\dagger}F = CM_{\text{Orientación}}/CM_{\text{Error (2)}}$$

$$^{\ddagger}F = CM_{\text{Sector} \times \text{Orientación}}/CM_{\text{Error (2)}}$$

Tabla 3. Análisis de parcelas divididas para determinar el efecto del sector de las ramas (i.e., norte vs. sur) y de los tratamientos de polinización (natural vs. manual) sobre el número de semillas por fruto en individuos de *Myrtillocactus geometrizans* en la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. En este análisis cada individuo representó un bloque, el sector representó a la parcela completa, y los tratamientos de polinización a la parcela subdividida. El bloque se consideró como factor aleatorio mientras el sector de la rama y los tratamientos de polinización como factores fijos. El Error (1) corresponde al error de la parcela completa y el Error (2) al error de la subparcela.

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>p</i>
Bloque (Individuo)	24128.2	11	2193.48		
Sector	575.66	1	575.66	0.39 [§]	0.5324
Error (1)	16218.1	11	1474.38		
Polinización	10640	1	10640	7.31 [†]	0.0096
Sector × Polinización	3.42	1	3.42	0.0024 [‡]	0.9615
Error (2)	66922.89	46	1454.85		
Total (ajustado)	115893.78	70			
Total	115893.78	71			

$$^{\S}F = CM_{\text{Sector}}/CM_{\text{Error (1)}}$$

$$^{\dagger}F = CM_{\text{Polinización}}/CM_{\text{Error (2)}}$$

$$^{\ddagger}F = CM_{\text{Sector} \times \text{Polinización}}/CM_{\text{Error (2)}}$$

8. DISCUSIÓN

Características florales

De los muy pocos estudios que han explorado los efectos de la orientación sobre los caracteres florales en cactáceas, todos ellos se llevaron a cabo en *Pachycereus weberi*. En el presente estudio se muestra que existen diferencias significativas en cinco de los nueve caracteres florales analizados entre flores con orientaciones contrastantes en *Myrtillocactus geometrizans*. Los resultados revelan que las flores producidas en ramas sur son 3 % más largas, y presentan ovarios 11 % más largos y 3 % más anchos, que aquellas flores producidas en ramas norte. En relación a esto, Córdova-Acosta (2011) encontró, en *P. weberi*, una correlación positiva y significativa entre la orientación y el tamaño de la corola, en dónde, flores con corolas más grandes se asocian con orientaciones sur-sureste. De esta manera, en el presente estudio se detectó un efecto significativo de la orientación sobre el tamaño de las flores de *M. geometrizans*.

Además del tamaño de las flores, en el presente estudio se encontró que el número de óvulos y el número de anteras también difiere entre flores con orientaciones contrastantes. En ambos casos, las flores con orientación sur presentaron un mayor número de óvulos y anteras (11.27 % y 9 %, respectivamente) que aquellas con orientación norte. Esto sugiere que la orientación también ejerce un efecto significativo sobre los caracteres florales femenino y masculino. En este sentido, Schemske (1978) reporta que la producción de óvulos en *Sanguinaria canadensis* está afectada por la variación en las condiciones ambientales, encontrando que los individuos que reciben mayor insolación producen más óvulos/flor. Estos resultados también son similares a los encontrados en *Pachycereus weberi* por Figueroa-Castro y Valverde (2011). En dicho estudio, la producción de óvulos

fue significativamente mayor en yemas florales y flores sureñas en comparación con las norteñas. Esto también es consistente con los resultados reportados por Córdova-Acosta (2011) en la misma especie. La autora detectó una correlación positiva significativa entre la orientación de las yemas y el número de óvulos por ovario, indicando que las yemas con orientación sur-sureste presentaron el mayor número de óvulos por ovario.

En relación al número de anteras, Aguilar-García (2012) no detectó diferencias en este carácter en *Pachycereus weberi*. Sin embargo, la autora detectó que el número de granos de polen por yema floral fue significativamente mayor en yemas producidas en las ramas sur de *P. weberi*. Si bien en el presente estudio no se contaron los granos de polen por yema floral, es posible que las diferencias detectadas en el número de anteras por flor tengan consecuencias en el número de granos de polen. De esta forma, si la cantidad de granos de polen se relaciona positivamente con el número de anteras, es razonable esperar una mayor producción de granos de polen en flores con orientación sur respecto a las norte en *M. geometrizzans*.

Diversos estudios en cactáceas indican que la recepción de RFA está directamente asociada con la productividad y que ésta será diferente en lados opuestos de los tallos (Nobel, 1981; Geller y Nobel, 1986; Nobel et al., 1991; Lajtha et al., 1997). Esto supone que las facetas o ramas que reciben más RFA contarán con mayor disponibilidad de recursos (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000), reflejándose en un mayor número de estructuras reproductivas así como en estructuras de mayor tamaño (primera hipótesis de este estudio). Considerando la ubicación geográfica de la población de estudio, las caras o ramas sur de *M. geometrizzans* recibirán más RFA, respecto a las norte, después del solsticio de invierno, durante la primavera y antes del solsticio de verano (Fig. 11); esto es, en términos generales, la época de floración de *M. geometrizzans* (marzo a junio). De esta

manera, el haber encontrado que las flores con orientación sur son más grandes, producen más óvulos y presentan más anteras, son evidencia a favor de la primera hipótesis de esta tesis.

Orientación y su efecto en el éxito en la producción de frutos y semillas

Diversos estudios han demostrado que el éxito reproductivo de las flores está asociado con la orientación de las mismas. Por ejemplo, se ha detectado que la orientación de las flores afecta varios aspectos asociados con el éxito reproductivo, tales como frecuencia de visitantes florales (Stanton y Galen, 1989; Patiño et al., 2002; Ushimaru y Hyodo, 2005), temperatura del ovario, y por lo tanto, su tolerancia a bajas temperaturas (Shaoli et al., 1992), desarrollo de las flores (Johnson, 1924) y, cantidad y calidad de las recompensas florales (Aizen, 2003; Ushimaru et al., 2006). Adicionalmente, la variación en el tamaño de los elementos del perianto ha sido ya identificada como causa de mayor atracción de polinizadores. Elementos del perianto más grandes son más atractivos para los polinizadores que los de menor tamaño (Galen y Newport, 1987; Young y Stanton, 1990). En el presente estudio, los resultados del seguimiento de yemas florales para evaluar diferencias en el éxito en la producción de frutos y semillas no revelaron diferencias significativas. Este resultado contrasta notablemente con aquellos obtenidos para *Pachycereus weberi*. Al respecto, Figueroa-Castro y Valverde (2011) encontraron que las flores con orientación sur son más exitosas en producir semillas que las flores con orientación norte. Más aún, Córdova-Acosta (2011) encontró que la probabilidad de éxito en la producción de frutos (*fruit set*) se incrementa con el diámetro medio y orientación de las flores en *P. weberi*. En el mismo estudio, la autora también encontró que el número de semillas por fruto es explicado de igual forma por el diámetro medio y orientación de las

flores. De acuerdo a lo anterior, flores con diámetro medio más amplio y con orientación sur-sureste son más exitosas en producir frutos y semillas.

Sin embargo, además del presente estudio, otros autores han reportado la ausencia de un efecto significativo de la orientación sobre el éxito en la producción de frutos y semillas. Imamura y Ushimaru (2007) no encontraron ningún efecto de la orientación en el éxito de fructificación en *Monotropastrum globosum*. Similarmente, Totland (1996) tampoco detectó ningún efecto de la orientación de las flores ni en el éxito de la producción de semillas (*seed-set*) ni en la masa de las semillas de *Ranunculus acris*. En este mismo sentido, Figueroa-Castro y Valverde (2011) no encontraron un efecto de la orientación en el *seed-set* en *Pachocereus weberi*.

Independientemente de lo mencionado párrafo arriba, resulta paradójico el no haber detectado diferencias significativas en el éxito reproductivo entre orientaciones habiendo encontrado diferencias tanto en el tamaño de la flor como en el número de óvulos y anteras. Estos resultados no apoyan la segunda hipótesis de este estudio. Dicha hipótesis se nutrió de los resultados encontrados por Rosas-García (2010) quién encontró que la distribución circular de las yemas florales de *M. geometrizans* era muy variable y cercana a una distribución uniforme, no así con flores y frutos cuya distribución fue significativamente hacia el sur. Esto supone que la gran mayoría de las yemas florales orientadas hacia el norte no se desarrollaron en flores. De esta forma, nosotros esperábamos detectar este éxito reproductivo diferencial entre orientaciones. Es posible que el tamaño de muestra haya sido bajo. También es factible que las diferencias se hayan atenuado o atomizado al utilizar cuatro sectores en el diseño del seguimiento (i. e., norte, sur, este y oeste). De cualquier manera, esta hipótesis deberá ser probada en el futuro con un diseño de seguimiento distinto.

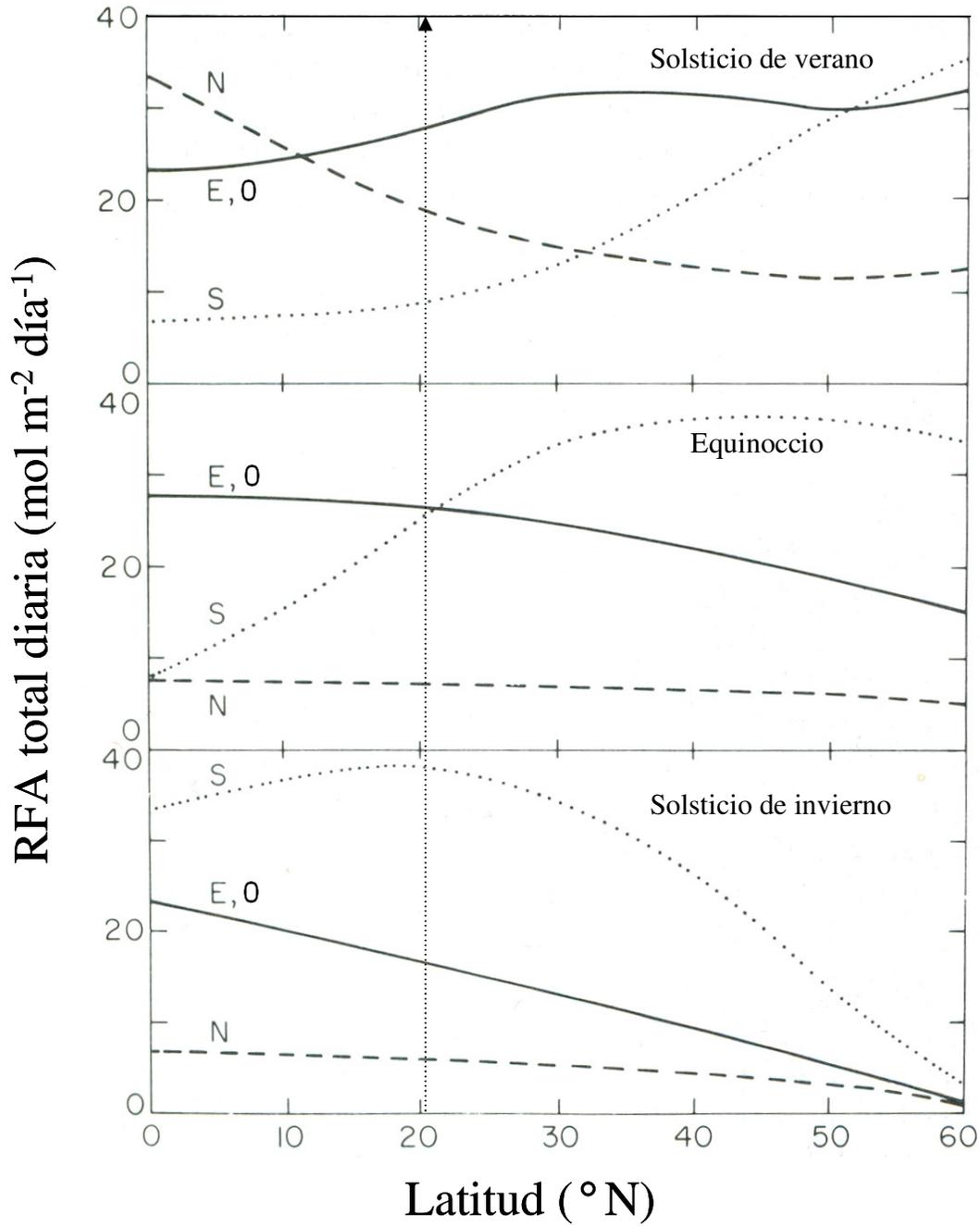


Figura 11. Simulación de la Radiación fotosintéticamente activa (RFA) total diaria incidente en una superficie vertical con distinta orientación a varias latitudes y épocas del año en un día despejado (modificado de Nobel, 1985). La latitud de la localidad de estudio (20°26'44''N y 98°41'29''W) está indicada por la fecha vertical.

Limitación por polen

En especies con flores hermafroditas, es común que se produzca una mayor cantidad de flores y óvulos que de frutos y semillas (Wilson y Bertin, 1979; Bawa y Webb, 1984; Sutherland y Delph, 1984; Sutherland, 1986). Una de las explicaciones para este fenómeno, es que las flores reciben una cantidad limitada de polen resultando en menor cantidad de frutos y semillas (Johnston, 1991). Cuando una planta depende de vectores animales para la polinización, tanto la calidad del polen (polen genéticamente compatible) como la cantidad de polen depositado sobre el estigma pueden ser afectadas por el comportamiento de los polinizadores a la abundancia de plantas individuales y/o a las características florales (Barrett et al., 1994). De esta manera, el éxito reproductivo podrá estar limitado por la visita de un polinizador inadecuado (Levin y Anderson, 1970; Schemske et al., 1978; Willson y Schemske, 1980; Bierzychudek, 1981; Anderson y Beare, 1983), por la transferencia insuficiente de polen conespecífico (Campbell y Motten, 1985) o por la transferencia inadecuada de polen en plantas auto-incompatibles (Silander y Primack, 1978; Snow, 1982; Schemske y Pautler, 1984).

Algunos autores ya han demostrado la limitación por polen en poblaciones naturales de *Encyclia cordigera* (Janzen et al., 1980), *Platanthera blephariglottis* (Cole y Firmage, 1984) y de *Tipularia discolor* (Snow y Whigham, 1989). En el presente estudio, el experimento para evaluar si la limitación por polen es también responsable del éxito reproductivo diferencial entre flores con orientaciones contrastantes (i. e., norte vs. sur) no arrojó los resultados esperados. En este sentido, algunos estudios han revelado la existencia de limitación por polen en cactáceas. Por ejemplo, se han realizado experimentos de polinizaciones manuales para determinar si el *fruit-set* de *Pachycereus pringlei* y

Stenocereus thurberi está limitado por recursos o por polen (Fleming et al., 1996, 2001; Fleming y Holland, 1998). Los resultados indican que el *fruit-set* está limitado por polen en *Pachycereus pringlei* (pero solamente en las hembras de esta especie trioica) al igual que en *Stenocereus thurberi*. Para el caso de *M. geometrizzans*, no se encontraron diferencias significativas en el número de semillas entre polinizaciones manuales realizadas en flores con orientaciones contrastantes (i. e., norte vs. sur). Este experimento fracasó en poner a prueba la tercera hipótesis de este estudio. La causa más importante es evidente: la técnica utilizada para realizar las polinizaciones manuales no funcionó. Si bien se implementó un tratamiento control para contar con datos del éxito de la polinización natural, las polinizaciones manuales eran esenciales para poner a prueba la existencia de limitación por polen entre flores con orientaciones contrastantes. Es necesario afinar la técnica de polinización manual para poner a prueba esta hipótesis en investigaciones futuras.

9. CONCLUSIONES

- En este estudio se mostró que la orientación tiene un efecto significativo en algunos caracteres florales en *Myrtillocactus geometrizzans*. Las flores con orientación sur son significativamente más grandes, producen más óvulos y presentan más anteras en comparación con las flores ubicadas en caras o ramas norte. Esto supone que, además de tener un efecto en las dimensiones de la flor, también tiene un efecto en los caracteres florales masculinos y femeninos
- Las hipótesis sobre el éxito reproductivo diferencial entre orientaciones contrastantes y de la limitación por polen deberán ser puestas a prueba en futuras investigaciones.

10. LITERATURA CITADA

- Aguilar-García, S. A. 2012. Caracterización del polen de *Pachycereus weberi* (Cactaceae): efecto de la orientación de las flores. Tesis de Licenciatura, Benemerita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México, 68 pp.
- Aizen, M. A. 2003. Down-facing flowers, hummingbirds and rain. *Taxon* 52: 675-680.
- Anderson, M.H. y Beare, R. 1983. Breeding system and pollination ecology of *Trientalis borealis* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 70: 408-415.
- Ayre, D. y Whelan, R. 1989. Factors controlling fruit set in hermaphroditic plants: studies with the Australian proteaceae. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 267-272.
- Barrett, S. Harder, L. y Cole, W. 1994. Effects of flower number and position on self-fertilization in experimental populations of *Eichornia paniculata* (Pontederiaceae). *Functional Ecology* 8: 526-535.
- Bawa, K. S. y Webb, C. J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* 71: 736-751.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *The American Naturalist* 117: 838-840.
- Campbell, D. R. y Motten, A. F. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563.
- Cole, F. R. y Firmage, D. H. 1984. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis*. *American Journal of Botany* 71: 700-710.
- CONANP. 2003. *Programa de Manejo. Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D.F., México.

- Córdova-Acosta E. 2011. Efecto de la orientación y caracteres de las flores en el éxito reproductivo de *Pachycereus weberi* en la región de Tehuacán-Cuicatlán, Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F., México, 73 pp.
- Ehleringer, J., Money, H. A., Gulmon, S. L. y Rundel, P. 1980. Orientation and its consequences for *Copiapoa* (Cactaceae) in Atacama Desert. *Oecologia* 46: 63-67.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. En: Futuyma, D. J. y Slatkin, M (eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 282-310.
- Figuroa-Castro, D. M. y Valverde, P. L. 2011. Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): Effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environments* 75: 1214-1217.
- Fleming, T. H. y Holland, J. N. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia* 114: 368-375.
- Fleming, T. H., Tuttle, M. D. y Horner, M. A. 1996. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41: 257-269.
- Fleming T. H., Sahley, C. T., Holland, J. N., Nason, J. D. y Hamrick, J. L. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511-530.
- Galen, C. y Stanton, M. L. 2003. Sunny-side up: flower heliotropism as a source of parental environmental effects on pollen quality and performance in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 90: 724-729.
- Galen, C. y Newport, M. 1987. Bumble bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonum viscosum*. *Oecologia* 74: 20-23.

- Geller, G. N. y Nobel, P. S. 1986. Branching patterns of columnar cacti: influences on PAR interception and CO₂ uptake. *American Journal of Botany* 73: 1193-1200.
- Gibson, A. C. y Nobel, P.S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Haig, D. y Westoby, M. 1988. On limits to seed production. *The American Naturalist* 131:757-759.
- Hintze, J. 2001. *NCCS and PASS*. Number Cruncher Statistical Systems, Kaysville, Utah.
- Huang, J. Q., Takahashi, T. y Dafni, A. 2002. Why does the flower stalk of *Pulsatilla cerma* (Ranunculaceae) bend during anthesis? *American Journal of Botany* 89: 1599-1603.
- Imamura, A. y Ushimaru, T. 2007. Flower orientation on slopes in the myco-heterotrophic species *Monotropastrum globosum*. *Plant Species Biology* 22: 161-166.
- Janzen, D. H., DeVries, P., Gladstone, D. E., Higgins, M. L. y Lewisohn, T. M. 1980. Self- and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica* 12: 72-74.
- Jiménez-Sierra, C. L. y Jiménez-González, C. 2003. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48: 4-17.
- Johnson, D. S. 1924. The influence of insolation on the distribution and on the developmental sequence of the giant cactus of Arizona. *Ecology* 5: 70-82.
- Johnston, M. 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology* 72: 1500-1503.
- Kudo, G. 1995. Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramose* (Ranunculaceae). *Oikos* 72: 14-20.

- Kuehl R. O. 2000. *Diseño de experimentos*. Thompson Learning, México, D.F., México.
- Lajtha, K., Kolberg, K. y Getz, J. 1997. Ecophysiology of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*) in the Saguaro National Monument: relationship to symptoms of decline. *Journal of Arid Environments* 36: 579-590.
- Levin D. y Anderson, W. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *The American Naturalist* 104: 455-467.
- Makino, T. 2008. Bumble bee preference for flowers arranged on a horizontal plane versus inclined planes. *Functional Ecology* 22: 1027-1032.
- Møller, A. P. y Eriksson, M. 1995. Pollinator preference for asymmetrical flowers and sexual selection in plants. *Oikos* 73: 15-22.
- Moran, R. 1968. Cardón. *Pacific Discovery* 21: 2-9.
- Nobel, P. S. 1981. Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation, stem tilting, and height of cacti. *Ecology* 62: 982-990.
- Nobel, P. S. 1982a. Orientation, PAR interception and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *American Journal of Botany* 69: 1462-1469.
- Nobel, P. S. 1982b. Orientation of terminal cladodes of platyopuntias. *Botanical Gazette* 143: 219-224.
- Nobel, P.S. 1985. Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. En: Givnish, T. J. (ed.) *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 83-103.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of agave and cacti*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Nobel, P.S. y Loik, M.E. 1999. Form and function of cacti. En: Robiehaux, R.H. (ed.) *Ecology of Sonoran Desert plants and plant communities*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, pp. 143-163.
- Nobel, P. S., Loik, M. E. y Meyer, R. W. 1991. Microhabitat and diel tissue acidity changes for tow sympatric cactus species differing in growth habit. *Journal of Ecology* 79: 167-182.
- Patiño, S., Jeffree, C. y Grace, J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia* 130: 373-379.
- Rosas-García E. M. 2010. Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Mytillocactus geometrizans*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F., México, 73 pp.
- Rundel, R. 1974. *Trichocereus* in the Mediterranean zone of central Chile. *Cactus and Succulent Journal* 46: 86-88.
- Sánchez-Mejorada, H. 1978. *Manual de campo de las cactáceas y suculentas de la Barranca de Metztitlán*. Sociedad Mexicana de Cactología. México, D.F., México.
- SAS Intitute, Inc. 1999. *SAS/STAT User´s Guide*, v. 8.2. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- Schemske, D. E. 1978. Sexual reproduction in an Illinois population of *Sanguinaria canadensis* L. *The American Midland Naturalist* 100: 261-268.
- Schemske, D. E. y Pautler, L. 1984. The effects of pollen composition on fitness components of a neotropical herb. *Oecologia* 62: 31-36.
- Schemske, D. E., Willson, M. F., Melampy, N. M., Miller, J. L., Verner, L., Schemske, K. M. y Best, L. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59: 351-366.

- Shaoli, L. Rieger, M. y Duemmel, M. J. 1992. Flower orientation influences ovary temperatura during frost in peach. *Agricultural and Forest Meteorology* 60: 181-191.
- Silander, J. y Primack, R. 1978. Pollination intensity and seed set in the evening primrose (*Oenothera fruticosa*). *The American Midland Naturalist* 100: 213-216.
- Snow, A. A. 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia* 55: 321-337.
- Snow, A. A. y Whigham, D. F. 1989. Cost of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology* 70: 1286-1293.
- Stanton, M. L. y Galen, C. 1989. Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). *Oecologia* 78: 477-485.
- Stephenson, A. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Sutherland, S. y Delph, L. 1984. On the importance of female fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- Tadey, M. y Aizen, M. A. 2001. Why do flowers of a hummingbird-pollinated mistetoes face down? *Functional Ecology* 15: 782-790.
- Tinoco-Ojanguren, C. y Molina-Freaner, F. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany* 78: 1489-1494.
- Totland, O. 1996. Flower heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): effects on flower temperature, insect visitation and seed production. *American Journal of Botany* 83: 452-458.

- Ushimaru, A. y Hyodo, F. 2005. Why do bilaterally symmetrical flowers orient vertically? Flower orientation influences pollinator landing behavior. *Evolutionary Ecology Research* 7: 151-160.
- Ushimaru, A., Kawase, D. y Imamura, A. 2006. Flowers adaptatively face down-slope in ten forest floor herbs. *Functional Ecology* 20: 585-591.
- Yeaton, R. I. Karban, R. y Wagner, H. B. 1980. Morphological growth patterns of Saguaro (*Carnegiea gigantea*: Cactaceae) on flats and slopes in Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. *The Southwestern Naturalist* 25: 339-349.
- Wilson, M. F. y Bertin, R. 1979. Flowers-visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. *Canadian Journal of Botany* 57: 1380-1388.
- Willson, M.F. y Schemske, D. E. 1980. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in Pawpaw (*Asimina triloba*). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 401-408.
- Young, H. y Stanton, M. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71: 536-547.
- Zavala-Hurtado, J, Vite, F. y Ezcurra, E. 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): a functional interpretation *Ecology* 79: 340-348.