

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *THELOCACTUS LEUCACANTHUS* SSP. *SCHMOLLII* (CACTACEAE),  
UN CACTUS MICROENDÉMICO DE QUERÉTARO, MÉXICO  
REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *THELOCACTUS LEUCACANTHUS* SSP. *SCHMOLLII* (CACTACEAE),  
A MICROENDEMIC CACTUS OF QUERÉTARO, MEXICO

VERÓNICA DELGADO-RAMÍREZ, ALDEBARAN CAMACHO-VELÁZQUEZ Y SONIA VÁZQUEZ-SANTANA\*

Laboratorio de Desarrollo en Plantas. Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

\*Autor de correspondencia: [svs@ciencias.unam.mx](mailto:svs@ciencias.unam.mx)

### Resumen

**Antecedentes:** *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Cactaceae) tiene una distribución restringida al estado de Querétaro y está categorizada como un taxón de preocupación menor en la lista roja de la IUCN y en el apéndice II de la CITES, pero no se encuentra en ninguna categoría en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

**Preguntas:** ¿Cuál es el sistema de cruce y de apareamiento de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*? ¿Qué recompensas florales ofrece a sus visitantes y cuáles son sus potenciales polinizadores?

**Especie de estudio:** *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Cactaceae).

**Sitio de estudio y fechas:** Peñamiller, Querétaro, México en 2018.

**Métodos:** Se realizaron tratamientos de polinización controlada para determinar el sistema de cruce, estableciéndose el porcentaje de frutos y promedio de semillas que se formaron por cada tratamiento. Se determinó el índice de entrecruza de Cruden (IEC). Se realizó el estudio de la morfo-anatomía del nectario y se realizaron observaciones de los visitantes florales.

**Resultados:** *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es xenógama según el IEC y presenta entrecruza estricta de acuerdo con los tratamientos de polinización. Los principales polinizadores son abejas del género *Lasioglossum*, siendo el polen la principal recompensa.

**Conclusiones:** Debido a que este taxón únicamente produce semillas por entrecruza, las alteraciones en el ambiente causadas en el área de estudio disminuyen el tamaño de la población, limitando el número de posibles parejas para cruzarse y en consecuencia la disminución de la diversidad genética.

**Palabras clave:** polinización, recompensas florales, sistema de apareamiento, sistema de cruce.

### Abstract

**Background:** *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Cactaceae) has a distribution restricted to Querétaro, and it is categorized as a taxon of least concern in the IUCN red list, and in CITES Appendix II, but it is not found in any category of NOM-059-SEMARNAT-2010.

**Questions:** What is the mating and breeding systems of *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*? What kind of floral rewards does it offer to its visitors, and which are its potential pollinators?

**Studied species:** *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Cactaceae)

**Study site and dates:** Peñamiller, Querétaro, Mexico, during 2018.

**Methods:** To determine the mating system, controlled pollination treatments were made, establishing the fruit percentage and seed mean that were formed per treatment. Cruden's outcrossing index (OCI) was determined. The nectary morpho-anatomy was described, and the floral visitors were recorded.

**Results:** *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* is xenogamous according to OCI, and it has a strict outcrossing system according to the pollination treatments. The main pollinators are bees from the genus *Lasioglossum*, and the main reward is pollen.

**Conclusions:** Since this taxon only produces seeds by xenogamy, the alterations in the environment caused in the study site reduce the population size, limiting the number of possible mating partners and in consequence, diminishing the genetic diversity.

**Keywords:** pollination, floral rewards, breeding system, mating system.

México tiene una alta diversidad de especies de angiospermas incluidas en 247 familias, 2,685 géneros y 21,841 especies, 50 % de ellas endémicas ([Villaseñor & Ortiz 2014](#)). Una de las familias más destacadas es Cactaceae, ya que tiene la mayor diversidad y riqueza de especies, con alrededor de 669 especies, agrupadas en 63 géneros, de las cuales aproximadamente el 79 % son endémicas; se distribuyen principalmente en las zonas áridas y semiáridas ([Guzmán et al. 2003](#)) que cubren casi la mitad del país. Con base en las categorías y criterios de la Lista Roja de la IUCN, Cactaceae es el quinto grupo taxonómico a nivel mundial más amenazado (con el 31 % de sus especies) después de las cícadas (63 %), anfibios (41 %), corales (33 %) y coníferas (34 %) ([Goettsch et al. 2015](#)).

Entre las especies de cactáceas, el 6.7 % están clasificadas como en Peligro Crítico (PC), 12 % en Peligro (P) y 9.4 % como Vulnerables (V) de acuerdo con la Lista Roja ([Goettsch et al. 2015](#)). Los factores de riesgo que presentan muchas especies de Cactaceae es la conversión del uso de suelo para actividades agrícolas o pecuarias y la extracción ilegal de plantas y semillas para el comercio ([Sánchez-Mejorada 1982](#), [Arias et al. 2005](#), [Goettsch et al. 2015](#)). Otros factores de riesgo son aquellos intrínsecos de cada especie, como la baja tasa de crecimiento y reclutamiento, ciclo de vida largo, distribución limitada en hábitats específicos, alta mortalidad en etapa juvenil y baja densidad poblacional ([Arias et al. 2005](#), [Mandujano et al. 2010](#)). La combinación de estos factores impacta de manera importante en la supervivencia y el mantenimiento de las poblaciones ([Mandujano et al. 2010](#)). Por lo que el estudio de la biología reproductiva y la ecología de poblaciones en cactáceas amenazadas ([Valverde & Zavala-Hurtado 2006](#), [Martínez-Peralta et al. 2014b](#), [Matias-Palafox et al. 2017](#)) es de especial importancia para generar información sobre los requisitos reproductivos y los factores que podrían limitar la persistencia de las poblaciones naturales.

El género *Thelocactus* Britton & Rose se compone de 12 especies (varias de ellas con dos o tres subespecies), que se distribuyen principalmente en suelos calizos del Desierto Chihuahuense ([Anderson 2001](#)). Actualmente, todas las especies de *Thelocactus* están incluidas en el Apéndice II de [CITES \(2017\)](#), 11 especies en alguna de las categorías de la Lista Roja ([IUCN 2019](#)) y sólo nueve taxones en la NOM-059 ([SEMARNAT 2010](#)). La especie *T. leucacanthus* (Zucc. ex Pfeiff.) Britton & Rose está categorizada como una especie de preocupación menor (PM) en la Lista Roja ([IUCN 2019](#)), aunque *T. leucacanthus* ssp. *leucacanthus* (Zucc. ex Pfeiff.) Britton & Rose y *T.*

*leucacanthus* ssp. *schmollii* (Werdermann) Mosco & Zanovello no se tratan por separado. Únicamente la subespecie *T. leucacanthus* ssp. *leucacanthus* está incluida como un taxón bajo protección especial (Pr) en la NOM-059 ([SEMARNAT 2010](#)). Sin embargo, *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, el taxón de la presente investigación, se categorizó como amenazada, después de una evaluación de MER (Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México) realizado por [Sánchez et al. \(2008\)](#) en el cuadrante Tolimán (zona central del estado de Querétaro), con base en su distribución muy limitada, a la presencia de menos de 50 ejemplares en el sitio analizado y a la ausencia de individuos en etapa juvenil; además de la actividad antropogénica y la existencia de ganado en su hábitat, lo que podría limitar su existencia a largo plazo. Por lo anterior es esencial generar información sobre las diferentes estrategias reproductivas utilizadas por *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* que le permite el reclutamiento de nuevos individuos en su población, lo cual ayudaría en la propuesta de programas estratégicos de propagación y conservación; además de reevaluar el estatus de conservación de este taxón en revisiones de la IUCN, CITES y la NOM-059-SEMARNAT-2010. Por esta razón en la presente investigación se abordan diversos aspectos de la biología reproductiva de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*.

La biología reproductiva estudia diversos mecanismos que presenta una especie para dejar descendencia, ya sea por la vía sexual o asexual, lo que permite su persistencia en el tiempo ([Matias-Palafox et al. 2017](#)). En las angiospermas, la biología reproductiva comprende diversos tópicos como la propagación vegetativa, apomixis, sistemas sexuales, sistemas de apareamiento, sistemas de cruce, sistemas de incompatibilidad y la biología de la polinización ([Morgan & Schoen 1997](#), [Richards 1997](#), [Ayasse & Arroyo 2011](#), [Ramawat et al. 2014](#), [Sreekala 2017](#)).

Los sistemas sexuales (*sexual systems*) se refieren a la forma en la cual el gineceo y el androceo se posicionan funcionalmente en los individuos de una población, expresándose como hermafroditas, dioicos, ginodioicos, entre otros ([Barrett 2002](#), [Neal & Anderson 2005](#)). Éstos influyen directamente en los sistemas de cruce (*mating systems*), que corresponden a la forma en la que los gametos masculinos se dispersan y se unen con los femeninos para llevar a cabo la fecundación. Comprenden la auto-cruza, la entrecruza y el sistema mixto ([Richards 1997](#), [Neal & Anderson 2005](#), [Barrett 2014](#)). Los sistemas de apareamiento (*breeding systems*) son una inferencia de los sistemas de cruce, que toman en cuenta caracteres florales como el arreglo en el espacio (hercogamia), tiempo

(dicogamia) y funcionalidad (expresión del sexo) de los órganos sexuales a nivel de flor, individuo o población (Cruden 1977, Neal & Anderson 2005, Mandujano *et al.* 2010). El sistema de incompatibilidad es un mecanismo bioquímico-genético que permite a la planta receptora del polen reconocer y rechazar el polen propio o de otros individuos que contengan los mismos alelos *S* y aceptar el polen de individuos de la misma especie que tengan alelos *S* diferentes; asimismo, evita la autofecundación y obliga a la entrecruza (De Nettancourt 1997). Las especies que son autoincompatibles dependen de polinizadores para el transporte del polen entre individuos, por lo que la atracción de éstos es importante para llevar a cabo la polinización cruzada y así asegurar su éxito reproductivo (Aguilar *et al.* 2006, Domínguez & Pérez 2013). Por lo tanto, el sistema de apareamiento, la presencia o ausencia de un sistema de incompatibilidad y la conducta de los polinizadores influyen en el éxito reproductivo de las especies (Barrett 2014).

El objetivo de esta investigación se enfocó en describir diversos aspectos de la biología reproductiva de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, bajo las siguientes interrogantes: ¿Cuál es su sistema de cruce y de apareamiento? ¿Qué recompensas florales ofrece a sus visitantes y cuáles son sus potenciales polinizadores?

## Materiales y métodos

**Área y especie de estudio.** El estudio fue realizado en la localidad “La Estación” ubicada en el municipio de Peñamiller, Querétaro, en las coordenadas 21° 01' 25.4" N y 99° 44' 42.2" W a 1,290 m snm. El tipo de vegetación predominante de la localidad es el matorral xerófilo, donde se encuentran especies como *Larrea tridentata*, *Fouquieria* sp., *Bursera* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Cylindropuntia imbricata*, *C. leptocaulis*, *Lophophora diffusa* y *Coryphantha* sp. El clima predominante es semiseco-semicálido (BS1h), con temperatura media anual de 19.6 °C y precipitación media anual de 334.9 mm (INEGI 2017). *Thelocactus leucacanthus* se distribuye en los estados de Hidalgo y Querétaro (Anderson 2001). Se reconocen dos subespecies, *T. leucacanthus* ssp. *leucacanthus*, que posee flores amarillas y se distribuye principalmente en Hidalgo y *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, que tiene flores con tonos que van de violeta a carmín y se ha reportado como microendémica de la zona árida de Querétaro (Anderson 2001, Guzmán *et al.* 2003, Sánchez *et al.* 2008). La especie estudiada, *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* tiene tallos globosos o cortamente cilíndricos, de color verde grisá-

ceo, de hasta 15 cm de altura y 8 cm de diámetro. Presenta podarios dispuestos en aproximadamente 12 costillas. Su forma de crecimiento puede ser simple o cespitosa. Las flores son de color violeta carmín y los lóbulos del estigma y los estambres son de color amarillo (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991, Anderson 2001). Fernández-Muñiz (2017) reportó que la floración comienza en marzo y termina en noviembre, con dos picos de floración, uno grande en mayo-junio y otro en agosto-septiembre.

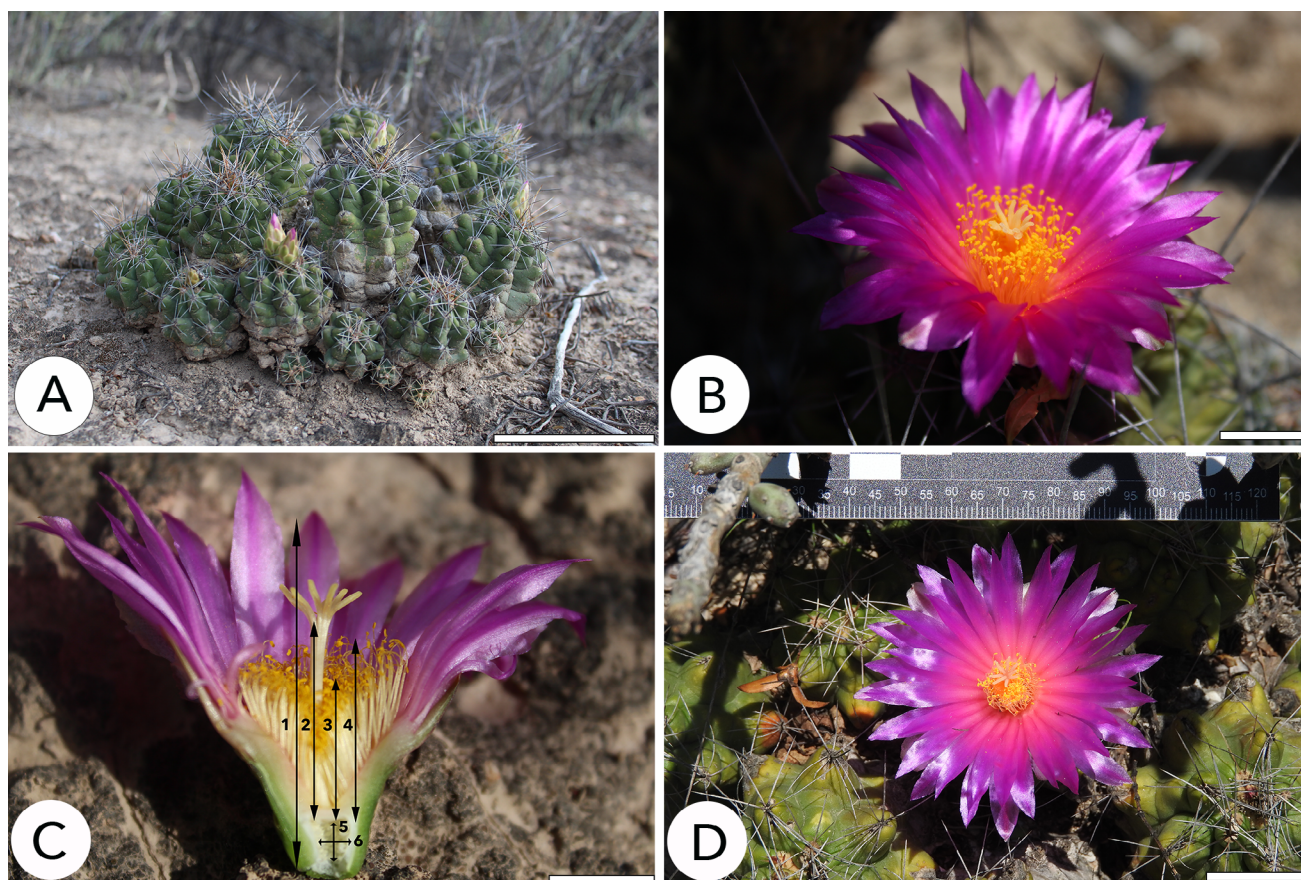
**Biología floral y sistema de apareamiento.** Se registró la morfometría floral utilizando 30 flores de diversos individuos fijadas en alcohol etílico al 70 %. Se midieron los siguientes caracteres florales con un vernier digital (Mitutoyo, CD-6 “CX”): 1) longitud total de la flor, 2) longitud del estilo, 3) longitud de los estambres más internos, 4) longitud de los estambres más externos, 5) longitud de la cámara ovárica y 6) diámetro de la cámara ovárica. Se contó el número de estambres, el número de lóbulos estigmáticos y el número de óvulos por ovario. Las medidas morfométricas de la flor y el número de estambres, lóbulos estigmáticos y óvulos se expresaron como valores promedios  $\pm$  desviación estándar (DE). El índice de entrecruza propuesto por Cruden (1977) toma en cuenta algunas características florales como el diámetro de la corola y la separación espacial (hercogamia) o temporal (dicogamia) de las funciones sexuales, estos rasgos han sido utilizados para determinar el sistema de apareamiento (Ornduff 1969, Cruden 1977); para ello se examinaron diferentes características florales en campo, en julio de 2018. Para la apertura floral se tomó en cuenta la apertura máxima promedio del perigonio durante la antesis ( $n = 27$ ). Para determinar si había dicogamia se observó y determinó la hora de la dehiscencia de las anteras, la apertura y la receptividad de los lóbulos estigmáticos en 30 flores de diferentes individuos. La receptividad del estigma se evaluó con peróxido de hidrógeno para detectar la actividad de la peroxidasa (Dafni 1992) cada hora desde el inicio de la antesis. Para evaluar la hercogamia se utilizaron los valores obtenidos de la morfometría floral, determinando si la longitud (altura) de los estambres más externos y el estilo son significativamente diferentes entre sí aplicando una prueba *t* de student pareada, empleando el programa Graphpad Prism 7.0.

**Sistema de cruce.** Éste fue determinado utilizando los siguientes tratamientos de polinización en mayo de 2018 (Dafni 1992): 1) Control ( $n = 30$ , de 10 diferentes individuos), flores con polinización abierta y natural; 2) Entrecruza manual ( $n = 29$ , de 10 plantas), se emascularon

botones florales cercanos a la antesis y cuando ésta ocurrió los estigmas fueron saturados con una mezcla de polen de flores recién abiertas de al menos ocho individuos diferentes y se cubrieron; 3) Autocruza manual ( $n = 24$ , de 8 individuos), se cubrieron botones previos a la antesis y cuando abrieron, se polinizaron con su propio polen. En estos dos últimos tratamientos la polinización manual se realizó aproximadamente a las 12:30 h, cuando los lóbulos del estigma estaban completamente extendidos y receptivos, y se volvieron a cubrir inmediatamente; 4) Autocruza natural ( $n = 15$ , de 5 individuos), los botones florales sin emasculas se cubrieron para evitar la intervención de polinizadores; y 5) Apomixis ( $n = 6$ , de 3 plantas), se emascularon botones florales previos a la antesis y se cubrieron inmediatamente sin ser polinizados. Para cubrir las flores se utilizaron bolsas de organza y pinzas de punta fina para colocar el polen en el estigma correspondiente a

cada tratamiento. Se colectaron los frutos maduros aproximadamente 45 días después de la polinización para calcular el número de semillas formadas por fruto en cada tratamiento. Los tratamientos se compararon utilizando la prueba U de Mann-Whitney, debido a que solamente dos tratamientos formaron frutos, utilizando el programa Graphpad Prism 7.0.

*Visitantes florales.* Se registraron los visitantes florales en cuatro parches florales con una gran concentración de plantas en floración. Se observaron todas las flores posibles de cada parche (aproximadamente 50 flores) durante tres días por mes, en mayo, junio y octubre de 2018. Se registraron las visitas ocurridas en 10 minutos de observación, utilizando 20 minutos de descanso, sumando un total de 55 horas de observación (se realizaron de las 10:00 h a las 15:00 h, ya que previas observaciones mostraron que



**Figura 1.** Individuos adultos de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* en el sitio de estudio y atributos florales evaluados para determinar el sistema de apareamiento. A) Individuo cespitoso mostrando los tallos reproductivos al iniciar la floración. B) Flor en antesis mostrando las anteras dehiscentes, los lóbulos del estigma extendidos y los tépalos brillantes. C) Parámetros para determinar la hercogamia y morfometría floral (1, longitud total de la flor; 2, longitud del estilo; 3, longitud de los estambres más internos; 4, longitud de los estambres más externos; 5, longitud de la cámara ovárica; 6, diámetro de la cámara ovárica). D) Medición de la apertura floral. Escala: A = 10 cm, B = 1 cm, C-D = 2 cm.

los visitantes comienzan a llegar a las 10:00 h, cuando las flores inician la antesis y cierran a las 14:00 h). También se registró el comportamiento de los visitantes, se estimó el promedio de visitas por flor por cada tipo de visitante (dividiendo el total de visitas de cada visitante sobre el número total de horas de antesis) y la carga de polen (número total de granos de polen) conespecífico que llevaban en el cuerpo (Ne'Eman *et al.* 2010). Para identificar a los visitantes y determinar la carga de polen en el cuerpo, éstos se colectaron en cámaras letales de etanol al 70 % y se agitaron en el vórtex para desprender el polen de sus cuerpos. Posteriormente, los tubos se centrifugaron a 14,000 rpm durante 10 minutos. Se eliminó el sobrenadante y se añadieron 100 µl de agua con detergente para disminuir la tensión superficial. De esta solución se contaron los granos de polen en una muestra de 10 µl, por duplicado y se calculó el promedio, el cual se multiplicó por 10 (considerando que la muestra total fue de 100 µl) y así determinar el número de granos de polen conespecíficos que los visitantes llevaban en el cuerpo. Para asegurar que los granos de polen eran de la especie de estudio, se observó polen tomado directamente de las flores previamente colectadas y se comparó con el que portaban los visitantes.

**Recompensas florales.** Para determinar si las flores producen néctar, se analizó la morfo-anatomía del nectario floral; para esto se fijaron 10 botones florales y 10 flores en antesis de al menos cinco individuos diferentes en FAA (formaldehído, alcohol etílico al 96 %, ácido acético glacial, agua destilada; relaciones 10: 50: 5: 35, res-

pectivamente) por 48 h. Posteriormente los botones y las flores fijadas se lavaron con agua para eliminar el exceso de fijador, se disectaron tanto longitudinal como transversalmente y se deshidrataron en una serie gradual de etanol (del 30 al 100 %), se incluyeron en Paraplast®, se obtuvieron cortes histológicos de 6-10 µm de grosor con un microtomo rotatorio American Optical 820 y se tiñeron con safranina-verde rápido. También se realizaron diferentes pruebas histoquímicas: Lugol para detectar almidón, Rojo "O" de aceite para lípidos, Ácido Peryódico-Reactivo de Schiff (APS) para polisacáridos insolubles y Azul Negro de Naftol para proteínas (Márquez *et al.* 2016). Las preparaciones histológicas fueron observadas en un microscopio Olympus Provis AX70 adaptado con una cámara digital y se tomaron fotomicrografías. Algunas muestras del nectario se deshidrataron, se llevaron a punto crítico en una desecadora CPD-030 Bal-Tec, se montaron en portamuestras metálicos, se cubrieron con oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk-II y se observaron en el microscopio electrónico de barrido JSM-5310LV (Tokyo, Japan) para capturar imágenes digitales.

## Resultados

**Biología floral y sistema de apareamiento.** Durante el presente estudio se observó una gran cantidad de plantas en floración, específicamente en mayo de 2018 (Figura 1A), pero el resto del año la floración fue intermitente, ya que en varias salidas no se encontraron plantas en floración. En 2019 el despliegue floral observado fue menor con respecto al 2018 debido a las alteraciones del hábitat.

**Tabla 1.** Morfometría floral de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (n = 30, mayo de 2018) de la localidad La Estación (Municipio Peñamiller, Querétaro, México). Se muestran los resultados del promedio ± la desviación estándar (DE), así como el mínimo (Mín) y máximo (Máx) registrado de cada característica evaluada.

Característica	Media ± DE	Mín - Máx
Longitud de la flor (mm)	36.04 ± 4.02	27.03 - 43.43
Diámetro de la flor (mm)	51.21 ± 11.67	25.1 - 82.47
Longitud del estilo (mm)	14.44 ± 1.69	11.6 - 18.24
Número de lóbulos estigmáticos	9.43 ± 1.61	6 - 12
Diámetro de la cámara ovárica (mm)	3.47 ± 0.6	2.24 - 4.53
Longitud de la cámara ovárica (mm)	3.5 ± 0.92	1.46 - 5.26
Número de óvulos por ovario	101.97 ± 29.88	42 - 203
Longitud de estambres más internos (mm)	10.18 ± 1.44	6.44 - 12.89
Longitud de estambres más externos (mm)	14.8 ± 1.82	9.93 - 17.92
Número de estambres	746.87 ± 241.6	419 - 1287

Las flores de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* son diurnas, actinomorfas, infundibuliformes, perfectas y con tépalos de color rosa carmín brillante, los externos menos coloridos que los internos, con un tono plateado en el ápice (Figura 1B-D). El promedio de la longitud total de las flores es de  $36.04 \pm 4.02$  mm y un diámetro de  $51.21 \pm 11.67$  mm en el punto de apertura máximo del perigonio (Figura 1D). El estilo es de color blanco en su base y amarillo pálido en el ápice, su longitud es de  $14.44 \pm 1.69$  mm; el estigma es de color amarillo, con lóbulos estigmáticos que varían en cantidad entre 6 a 12. La cámara del ovario es elipsoidal, con diámetro de  $3.47 \pm 0.6$  mm y longitud de  $3.5 \pm 0.92$  mm; el número de óvulos por flor tiene un intervalo de 42 a 203. El promedio de longitud de los estambres más internos es de  $10.18 \pm 1.44$  mm y de los estambres más externos de  $14.8 \pm 1.82$  mm y el número promedio de estambres fue de  $746.87 \pm 241.6$  (Figura 1C, Tabla 1). La longevidad de las flores de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* en la población de estudio es de un solo día. La antesis comienza alrededor de las 10:30 h, la máxima apertura se da entre las 13:00 h ( $n = 11$ ) y las 14:00 h ( $n = 13$ ). El cierre floral ocurre entre las 14:00 ( $n = 10$ ) y 15:00 h ( $n = 9$ ; Figura 2). Las anteras son dehiscentes desde el inicio de la antesis, a diferencia de los lóbulos del estigma que generalmente permanecen cerrados y erectos ( $n = 23$ ). Aproximadamente tres horas después del comienzo de la antesis, los lóbulos del estigma ( $n = 17$ ) se extienden por completo (Figura 1D), aunque en algunas flores ( $n = 8$ ) los lóbulos requirieron una hora más para extenderse. Por tal motivo se propone que *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* presenta dicogamia, particularmente protandria incompleta, de acuerdo con los tipos de protandria propuestos por Lloyd y Webb (1986), ya que a pesar de que la dehiscencia de anteras es previa a la receptividad del estigma, estos eventos coinciden parcialmente.

De acuerdo con la prueba *t* de student pareada, la diferencia en la longitud de los estambres más largos y del estilo (la distancia que separa a las anteras y el estigma) no es significativa; ( $t = 1.112$ ;  $df = 29$ ;  $P = 0.1375$ ). Lo que indica que la distancia que separa al estigma de las anteras no es suficiente para evitar la autopolinización, por lo que las flores de la población estudiada de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* no presentan hercogamia.

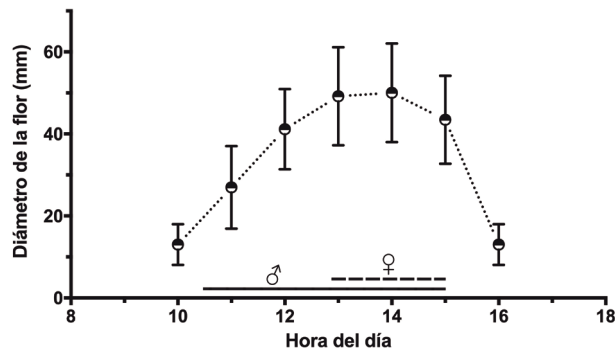
Con base en la información anterior, se determinó que el taxón estudiado tiene un valor de 4 en el índice de entrecruza de Cruden (1977), ya que las flores tienen un diámetro mayor a 6 mm, presentan protandria y no tienen hercogamia. Por lo tanto, el sistema de apareamiento en *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es de xenogamia obligada.

**Sistema de cruza.** Las semillas de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* sólo se producen por vía sexual, debido a que no se desarrollaron semillas en el tratamiento de apomixis. La formación de frutos y semillas sólo ocurrió en los tratamientos control y entrecruza manual (Tabla 2), sin diferencia significativa en el promedio de semillas producidas entre estos dos tratamientos ( $U = 355.5$ ;  $P = 0.1582$ ; Tabla 2).

**Visitantes florales.** Los visitantes florales observados en *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* fueron abejas, escarabajos y hormigas. La conducta y la tasa de visitas de las abejas pertenecientes a las familias Halictidae, Apidae, Megachilidae y Andrenidae, indica que son los posibles polinizadores. La mayoría de las veces aterrizaban en el estigma y después forrajeaban las anteras, aunque no siempre lo hacían en este orden, pero tocaban alguno o ambos verticilos sexuales. De la familia Halictidae se registraron tres morfoespecies pertenecientes a los géneros *Lasioglossum*, *Augochlora* y *Agapostemon* (Figura 3A-C). Del género *Lasioglossum* se identificó el subgénero *Dialictus* (Figura 3A). De la misma manera de la familia Apidae se encontraron tres morfoespecies, correspondientes a los géneros *Exomalopsis*, *Diadasia* y *Ceratina* (Figura 3D-F). De la familia Megachilidae se registraron dos morfoespecies pertenecientes a los géneros *Ashmeadiella* y *Dianthidium* (Figura 3G-H). De la familia Andrenidae se registró una morfoespecie del género *Pseudopanurgus* (Figura 3I).

Los visitantes más frecuentes son individuos del género *Lasioglossum* (subg. *Dialictus*), su tasa de visita fue de 4.2 visitas por flor, por hora (v/f/h) y fueron los que tuvieron un mayor número de granos de polen en el cuerpo. Seguidos por la morfoespecie del género *Pseudopanurgus*, con visitas de 2.6 v/f/h y con carga de polen alta. La morfoespecie del género *Exomalopsis* tuvo 2.2 v/f/h, pero su carga de polen fue baja. El resto de las morfoespecies tuvieron una tasa menor a 1 v/f/h. Aunque las visitas de *Diadasia* sp. no fueron tan frecuentes, la carga de polen con específico en su cuerpo fue notable, pues se acercó mucho a la carga de polen de la morfoespecie de *Lasioglossum* (subg. *Dialictus*) (Figura 3J). Las visitas de todos los insectos fueron más frecuentes entre las 12:00 y las 13:30 h; antes y después de este intervalo las visitas fueron muy escasas.

También se observaron ocasionalmente hormigas del género *Monomorium* (subfamilia Myrmicinae) caminando alrededor de los botones florales y algunas veces de las flores en antesis, sin una conducta en específico. Asimismo, escarabajos del género *Trichochrous* (familia Me-



**Figura 2.** Apertura floral a lo largo del día de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (n = 27). Se muestra el diámetro del perigonio de flores durante la antesis. Los puntos representan el promedio del diámetro del perigonio  $\pm$  la desviación estándar en función de la hora del día. La antesis comienza alrededor de las 10:30 horas y termina a las 15:00 horas. La línea sólida delimita el tiempo de dehiscencia de las anteras (fase masculina) y la línea discontinua, la hora en que el estigma es receptivo (fase femenina).

lyridae) entran hasta la base del tubo floral, posiblemente para consumir tejido de esta zona, ya que algunos escarabajos analizados tenían restos de tejido floral en su aparato bucal. Sin embargo, ninguno de ellos toca los verticilos sexuales, por lo que se descarta que sean polinizadores.

**Recompensas florales.** El taxón de estudio presenta un nectario pequeño, ubicado por debajo de la zona de inserción de los filamentos estaminales más internos (Figura 4A, C), específicamente en el hipantio; tiene forma de anillo, por lo tanto, es un nectario hipantial de tipo anular (Figura 4A). A lo largo de la epidermis del nectario se observan nectarostomas abiertos (Figura 4B), los cuales son estomas que no pueden regular su apertura y cierre de acuerdo con Nicolson *et al.* (2007). A través de los nectarostomas se secreta el néctar producido por el parénquima secretor del nectario, el cual se ubica por debajo de la epidermis; está compuesto por células secretoras de tamaño pequeño con respecto al resto del nectario, son compactas y tienen un citoplasma denso. Adyacente al tejido secretor se localiza el parénquima subnectarífero, que se distingue por presentar células más grandes que el parénquima nectarífero, con vacuolas conspicuas, citoplasma poco denso y no secretoras; además, este parénquima se encuentra asociado a haces vasculares (Figura 4D).

En cuanto a las pruebas histoquímicas aplicadas al nectario, la de Rojo "O" de aceite resultó positiva para lípidos sólo en la cutícula, debido a los compuestos cerosos de ésta y dio negativo para el resto del tejido nectarial (Figura 4E-

F). La prueba de lugol resultó positiva a almidón tanto en el parénquima nectarífero y subnectarífero, pero la mayor abundancia de almidón se observó en las células secretoras nectariales (Figura 4G-H). La prueba de Ácido Peryódico-Reactivo de Schiff (APS) muestra una gran concentración de carbohidratos insolubles en las células del parénquima nectarífero y poco en las células del parénquima subnectarífero (Figura 4I-J). Con la prueba de Azul Negro de Naftol se observa una gran cantidad de proteínas en el parénquima nectarífero comparado con el subnectarífero (Figura 4K-L), confirmando una mayor concentración proteínica en las células secretoras. Se intentó cuantificar el néctar con capilares de vidrio de 10  $\mu$ L, sin embargo, la cantidad de néctar que produce *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es muy pequeña para que suba por el capilar.

**Observaciones sobre la fragmentación del hábitat por actividades antropogénicas.** Durante las visitas realizadas a la población de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, en el transcurso de dos años (2018 y 2019), se observó que el hábitat de esta población se fue degradando drásticamente por la actividad humana. En las últimas visitas se observó que los individuos de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* estaban en malas condiciones por falta de agua y sombra debido a la erosión y actividades de limpieza de terreno para otros fines, lo que provocó que muchos de los ejemplares se encontraran desenterrados, con coloración amarillenta y algunos muertos. Al terminar las visitas a la población, se encontró una gran parte del sitio de estudio completamente deforestado (Figura 5A), comparado con la primera visita en el 2018 (Figura 5B), donde se observa mayor vegetación. No se pudo estimar el número de ejemplares que fueron destruidos o maltratados debido a que no se hizo un censo de las plantas que había en la población al inicio del estudio, ya que se removieron las etiquetas a las plantas marcadas cuando se recogieron los frutos formados de los tratamientos de polinización. *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* no es la única cactácea en peligro en esta localidad, se observaron personas saqueando ejemplares de *Lophophora diffusa* (peyote), posiblemente para su consumo (debido a que produce efectos psicotrópicos); con el paso del tiempo los individuos de *L. diffusa* se encontraban en menor cantidad.

## Discusión

**Biología floral y sistema de apareamiento.** Las flores de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* son hermafroditas, dicógamas, diurnas e infundibuliformes. Generalmente la longevidad floral en Cactaceae es de uno o dos días

(Mandujano *et al.* 2010), en el caso de las flores de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* se limita a unas cuantas horas, por lo que su oportunidad para ser visitadas y polinizadas es restringida y de alto riesgo, debido a que presentan dicogamia y probablemente son autoincompatibles, lo que podría limitar aún más el número de cruza compatibles, comprometiendo la producción de semillas. En cambio, algunas cactáceas que no son polinizadas el primer día siguen abriendo días consecutivos, como en *Mammillaria grahamii* (Bowers 2002) y las especies de *Strombocactus* (Camacho-Velázquez 2020). Además de la falta de polinización, la longevidad floral también puede verse influenciada por las condiciones ambientales. Se ha reportado que en *Ariocarpus trigonus* la falta de radiación solar (por estar nublado) provoca una disminución en la duración de la anthesis por día, ocasionando que las flores abran un día más de lo usual (Martínez-Peralta & Mandujano 2012).

La dicogamia presente en las flores de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es de tipo protándrica debido a que la liberación del polen es previa a la receptividad del estigma. Sin embargo, estos sucesos se sobrelapan en algún momento, por lo que la protandria es incompleta en este taxón, según lo propuesto por Lloyd & Webb (1986). La presencia de protandria también se ha reportado en algunas otras cactáceas, por ejemplo, en *Hylocereus* sp. (Pimenta-Barrios & Del Castillo 2002), *Pilosocereus royenii* (Rivera-Marchand & Ackerman 2006), en el género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta *et al.* 2014b) y en *Echinocereus pentalophus* (Reyes-Tovar 2019).

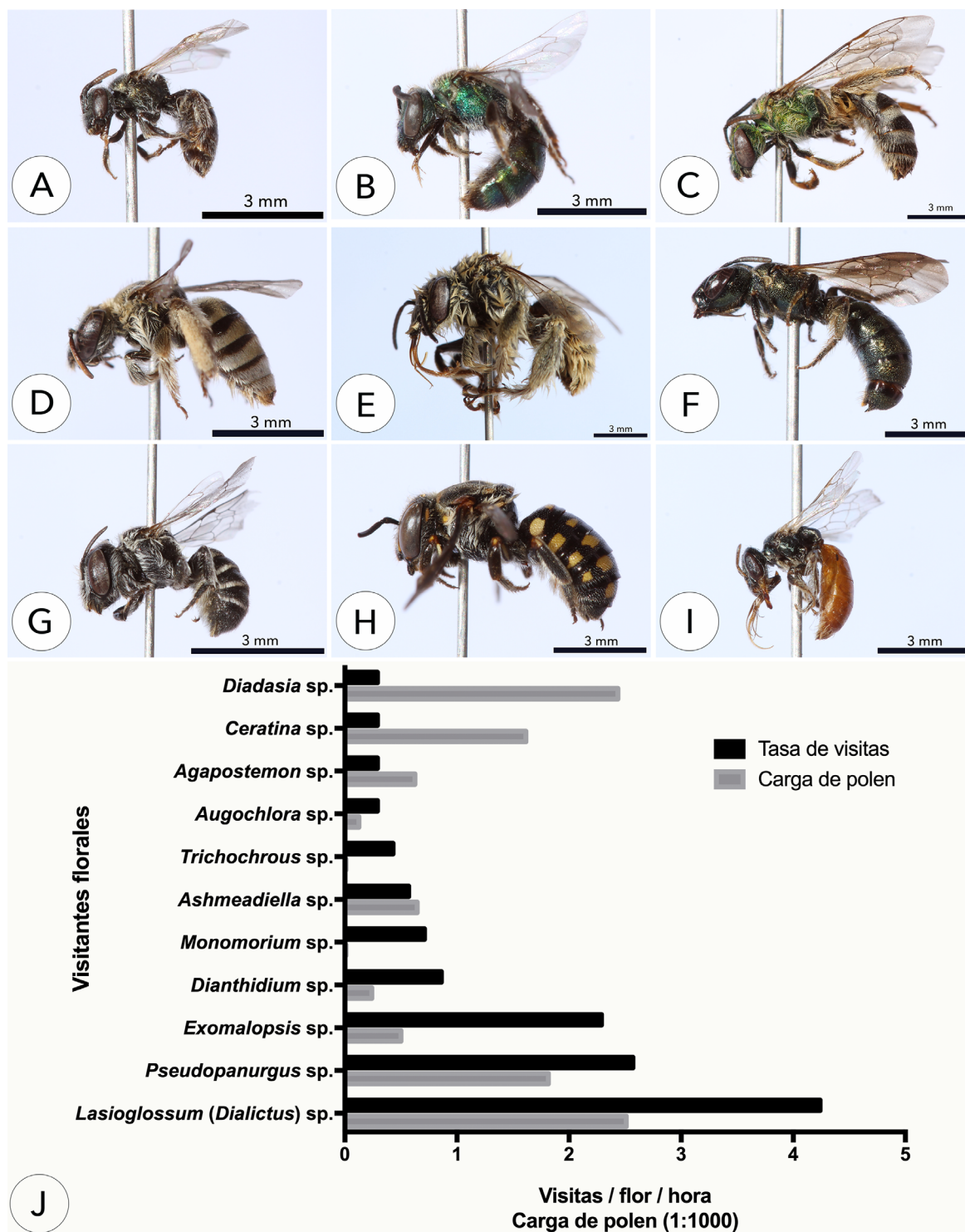
Los ejemplares analizados de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* de la localidad de estudio no presentan una separación espacial entre el estigma y las anteras, por lo que no son hercógamas. Este resultado difiere de los estudios realizados por Martínez-Ramos *et al.* (2017) y García-Becerril (2020) para otra población (Agua de Ángel, Querétaro) de la misma subespecie, donde las flores presentan hercogamia. Los resultados opuestos, pueden reve-

lar que cada población de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* presenta exigencias reproductivas particulares que se ven reflejadas en sus atributos florales. En cuanto al sistema de apareamiento, con base en el índice de entrecruza propuesto por Cruden (1977), la población estudiada de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es xenógama, por lo que requiere de vectores para el transporte de polen entre las flores de individuos genéticamente distintos.

**Sistema de cruza.** Los resultados obtenidos a partir de las polinizaciones controladas confirmaron lo predicho con el sistema de apareamiento, ya que *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* presenta un sistema de cruza por entrecruza estricto, ya que no se formaron semillas en los tratamientos de autopolinización manual y natural. Con base en la formación de frutos solamente en los tratamientos control y de entrecruza, es claro que la formación de semillas en el grupo control se dio por polinización cruzada. El sistema de entrecruza se ha reportado en aproximadamente 83 especies de la subfamilia Cactoideae, como en *Stenocactus anfractuosus*, *Coryphantha cornifera* (Fuentes-Mayo 2012), *Cleistocactus baumannii* y *C. smaragdiflorus* (Gorostiague & Ortega-Baes 2016). La falta de producción de semillas en los tratamientos de autopolinización en *T. leucacanthus* ssp. *schmollii*, puede indicar la presencia de un sistema de incompatibilidad, que evita la formación de semillas por autocruza (De Nettancourt 1997, Eaves *et al.* 2014); o por los efectos de la depresión endogámica, que se pueden presentar a partir del desarrollo del embrión o a niveles posteriores como la germinación o la supervivencia de la plántula (Mandujano *et al.* 1996), pero no fue analizado en el presente estudio. La prueba U de Mann-Whitney señala que no hubo diferencias significativas en la producción de semillas entre los tratamientos control y de entrecruza manual, lo que podría indicar que no hay una limitación de polinizadores en *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* en el sitio de estudio; sin embargo, hace fal-

**Tabla 2.** Porcentaje de frutos y promedio  $\pm$  la desviación estándar (DE) de semillas formadas por cada tratamiento de polinización que se realizó en las flores de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* de la localidad La Estación (Municipio Peñamiller, Querétaro, México).

Tratamiento	n	Frutos formados	Promedio de semillas formadas por fruto $\pm$ DE
Control	30	30 (100 %)	65.76 $\pm$ 25.42
Entrecruza manual	29	29 (100 %)	61.52 $\pm$ 45.19
Autocruza manual	24	0 (0 %)	0
Autocruza natural	15	0 (0 %)	0
Apomixis	6	0 (0 %)	0



**Figura 3.** Abejas que visitan las flores de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*, tasa de visitas y carga de polen de los visitantes. A-C) Familia Halictidae. A) *Lasioglossum* sp. (subg. *Dialictus*). B) *Augochlora* sp. C) *Agapostemon* sp. D-F) Familia Apidae. D) *Exomalopsis* sp. E) *Diadasia* sp. F) *Ceratina* sp. G-H) Familia Megachilidae. G) *Ashmeadiella* sp. H) *Dianthidium* sp. I) *Pseudopanurgus* sp. (Andrenidae). J) Gráfica del número de visitas por flor por hora de cada tipo de visitante y el número de granos de polen que llevaban en el cuerpo (escala 1:1000). *Lasioglossum* sp. (subgénero *Dialictus*) es la más frecuente, seguida de *Pseudopanurgus* sp. Las visitas de *Diadasia* sp. no fueron tan frecuentes, pero su carga de polen es similar a la de *Lasioglossum* sp. (subgénero *Dialictus*).

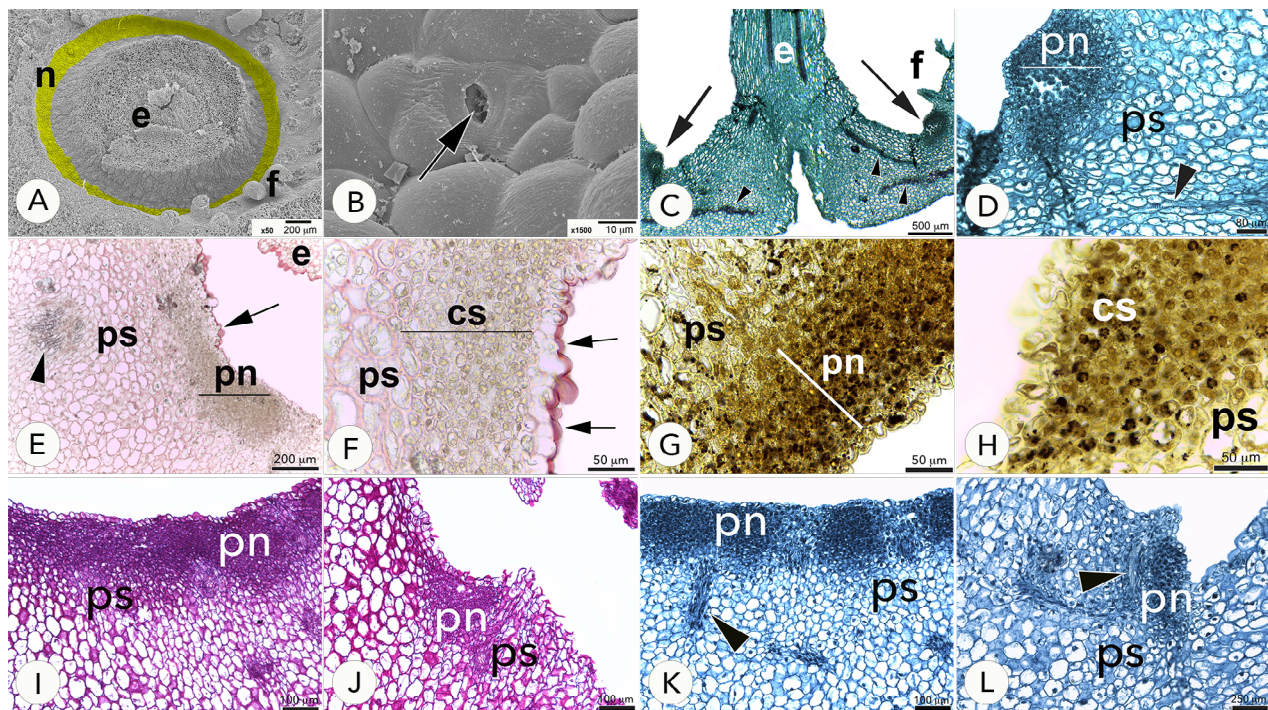
ta corroborarlo con un tratamiento de polen suplementario, como el realizado en otras cactáceas ([Martínez-Peralta & Mandujano 2016](#)).

En otras especies de plantas se ha observado que una buena carga de polen en el estigma (carga estigmática), puede aumentar el número de semillas producidas, ya que mayor número de granos de polen conespecífico incrementa la competencia entre los granos de polen y los tubos polínicos, que se traduce en un mayor número de semillas ([Snow 1986](#), [Bertin 1990](#), [Mitchell 1997](#)).

Al presentar *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* un sistema de entrecruza estricto, se promueve el intercambio genético, lo que genera un aumento en la heterocigosidad y la adecuación de su progenie; evitando o disminuyendo la depresión por endogamia ([Charlesworth & Charlesworth 1987](#), [Eguiarte et al. 1992](#), [Barrett 2014](#)). Sin embargo, la especie depende de vectores que transporten eficiente-

mente el polen entre flores de individuos genéticamente diferentes, volviéndose un reto la ocurrencia de la fecundación, lo cual es determinante para su éxito reproductivo, debido al corto tiempo de vida de sus flores y a la presencia de protandria incompleta.

En otra población de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* [García-Becerril \(2020\)](#) reportó un sistema de cruce mixto, con una ligera tendencia a la autocruza, ya que el éxito reproductivo a nivel de *fruit set* fue ligeramente mayor en el tratamiento de autocruza manual que en el de entrecruza forzada. Esa localidad, denominada Agua de Ángel en Peñamiller, Querétaro, se encuentra aproximadamente a una distancia de 7.84 km en línea recta de la población del presente estudio. Esta diferencia posiblemente se deba a que la subespecie a lo largo del tiempo ha respondido de distinta forma a las presiones selectivas de cada localidad, manifestándose en estrategias reproductivas diferentes.



**Figura 4.** Morfología e histoquímica del nectario de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*. A-B) Micromorfología al microscopio electrónico de barrido. C-D) Secciones longitudinales. E-L) Pruebas histoquímicas. A) Vista panorámica del nectario hipantial anular (coloreado en amarillo), se encuentra por debajo de la inserción de los filamentos. B) Acercamiento a un nectarostoma con restos de secreciones (flecha) de néctar. C) Nectario (flechas) por debajo de la inserción de los filamentos, con haces vasculares (cabezas de flechas) cercanos al nectario. D) Acercamiento al nectario, se observa el parénquima nectarífero y subnectarífero, además de un haz vascular (cabeza de flecha). E-F) Histoquímica de Rojo "O" es positiva sólo en los lípidos de la cutícula (flechas). La cabeza de flecha señala un haz vascular. G-H) Histoquímica de lugol, fue positiva para almidón (puntos oscuros morados) en el parénquima nectarífero y en algunas células del parénquima subnectarífero. I-J) Prueba de APS, positiva para polisacáridos insolubles en el parénquima nectarífero (en magenta) y en algunas células del parénquima subnectarífero. K-L) Histoquímica de Azul Negro de Naftol, positiva para proteínas en el parénquima nectarífero; las cabezas de flecha señalan haces vasculares asociados al nectario. cs, células secretoras; e, estilo; f, filamento; n, nectario; pn, parénquima nectarífero; ps, parénquima subnectarífero.

En la población estudiada por [García-Becerril \(2020\)](#) algunos individuos parecieran estar perdiendo el sistema de incompatibilidad, lo que resulta en una vía para asegurar la reproducción a través de la autofecundación cuando las posibilidades de entrecruzarse se agotan.

*Visitantes florales.* Los caracteres florales que exhibe *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* son típicos de plantas melitófilas ([Faegri & Van Der Pijl 1979](#), [Domínguez & Pérez 2013](#)). Sus flores presentan anthesis diurna, un color rosa brillante, forma infundibuliforme, con una superficie de aterrizaje (el estigma), así como polen y néctar como recompensas. De acuerdo con la conducta y constantes visitas, las abejas son los potenciales polinizadores de este taxón, pues se observa polen abundante en sus cuerpos y estructuras colectoras (escopas, corbículas, etc.). Además, la mayoría de las veces aterrizan en el estigma, después forrajea las anteras y se van a otras plantas de otros manchones, transfiriendo así el polen entre individuos. Con base en los rasgos evaluados, *Lasioglossum* sp. (subg. *Dialictus*) es una de las abejas polinizadoras más importantes en el sitio de estudio, así como *Pseudopanurgus* sp. y *Diadasia* sp. Sin embargo, las demás abejas no pueden ser descartadas, pues existen muchos factores que influyen en la polinización y que no se tomaron en cuenta en este estudio, como la temporada de floración y la cantidad de recompensa, entre otras ([Golubov et al. 2010](#), [Ne'Eman et al. 2010](#)), por lo que se necesitan estudios más específicos que se centren en observaciones más detalladas a lo largo del tiempo. Las abejas son polinizadoras importantes en varias especies de Cactoideae, como en *Astrophytum asterias* ([Martínez-Ávalos 2007](#)), *Echinocereus schmollii* ([Vázquez-Díaz et al. 2016](#)), *Echinocereus pentaloophus* ([Reyes-Tovar 2019](#)), *Mammillaria grahamii* ([Bowers 2002](#)), *Lophophora diffusa* ([Briseño-Sánchez 2016](#)), así como ciertas especies de los géneros *Ariocarpus* ([Martínez-Peralta & Mandujano 2012](#), [Martínez-Peralta 2014](#), [Martínez-Peralta et al. 2014a, b](#)), *Echinocactus* ([Jiménez-Sierra 2008](#)) y *Ferocactus* ([Del Castillo 1994](#)).

Los demás visitantes florales de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* (hormigas del género *Monomorium* sp.) no se definieron como polinizadores porque raramente visitan flores abiertas y no tocan los verticilos sexuales. Mientras que los escarabajos (*Trichochrous* sp.) se pueden considerar como florívoros, pues entran al tubo floral sin tocar los verticilos sexuales y se alimentan de los tejidos del fondo del tubo floral o hipantio. Algunos autores han reportado que escarabajos del género *Trichochrous* son polínivoros y que buscan refugio en las flores de especies como *Echi-*

*nocereus pentaloophus* ([Reyes-Tovar 2019](#)) y *Lophophora diffusa* ([Briseño-Sánchez 2016](#)).

*Recompensas florales.* Las flores de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* presentan una zona nectarial pequeña y abierta, ubicada en la parte inferior del tubo floral, formando un anillo en el hipantio, por lo que presenta un nectario de tipo hipantial según la clasificación de [Bernardello \(2007\)](#). De acuerdo con las pruebas histoquímicas, el nectario de este taxón sí produce néctar. La prueba de Azul Negro de Naftol indica que las células secretoras tienen mucha actividad metabólica, detectada por la gran cantidad de proteínas presente en ellas. Además, la presencia de almidón en el nectario indica que tiene un tejido de reserva. Se ha visto que la tasa de secreción de néctar está relacionada con la presencia de almidón y cantidad de agua almacenada por la planta. Al haber un almacén de almidón, la tasa de secreción es más rápida que si se produjeran los carbohidratos directamente por fotosíntesis ([Nicolson et al. 2007](#)). El volumen de néctar que produce *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* es muy poco para ser cuantificado, sin embargo, al observar los nectarostomas en microscopio electrónico de barrido se detectaron secreciones a través del ostiolo y sobre la epidermis del nectario. Otras especies de la subfamilia Cactoideae producen poco néctar, como *Melocactus andinus* y *M. schatzlii* (5.3 µl y 4.4 µl respectivamente, [Nassar et al. 2007](#)). En *Lophophora diffusa* ([Briseño-Sánchez 2016](#)) y en las especies de *Strombocactus* ([Camacho-Velázquez et al. 2019](#)) tampoco fue posible cuantificar el néctar. Se ha observado que la secreción por nectarostomas es común en las cactáceas ([Fuentes-Pérez 2004](#), [Almeida et al. 2013](#), [Gudiño et al. 2015, 2018](#), [Camacho-Velázquez et al. 2019](#), [Villalpando-Martínez et al. 2020](#)). Por otra parte, los únicos visitantes florales de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* que llegan hasta la zona del nectario son los coleópteros (*Trichochrous*), pues las abejas sólo forrajea las anteras para obtener polen. Esto aunado a la gran cantidad de anteras que presenta el taxón, indica que la principal recompensa para los polinizadores es el polen, aunque también ofrecen néctar.

*Fragmentación del hábitat por actividades antropogénicas.* La degradación del hábitat, la sobreexplotación de recursos y el cambio climático son factores que amenazan la biodiversidad, porque alteran el equilibrio de las poblaciones ([Ramawat et al. 2014](#)). En la población de Agua de Ángel de *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* estudiada por [Fernández-Muñiz \(2017\)](#) se propuso que la propagación clonal podría asegurar la permanencia de la población, debido al bajo re-



**Figura 5.** Fotos panorámicas del sitio de estudio de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* en Peñamiller, Querétaro. A) Sitio deforestado en la última visita registrada en agosto del 2019. B) Sitio con vegetación abundante y mayor número de plantas en las primeras visitas del presente estudio, en marzo del 2018.

clutamiento por vía sexual. Sin embargo, presenta una ligera tendencia a decrecer, debido al saqueo y a la mortalidad de plantas en etapa reproductiva; por lo que es importante proteger a los individuos reproductivos para mantener a las poblaciones como lo sugiere [Fernández-Muñoz \(2017\)](#) para cactus endémicos del desierto Chihuahuense. Algo similar ocurrió en una población de *Ariocarpus retusus* en una localidad de Tamaulipas, México. En esa población, arrasaron con aproximadamente 2,000 plantas debido a que el terreno se destinó a la construcción de una presa captadora de agua, causando un daño irreversible a la población de esta especie ([Arroyo-Cosultchi et al. 2014](#)).

Las características intrínsecas y extrínsecas que presenta *T. leucacanthus* ssp. *schmollii* en la localidad de estudio, la hacen vulnerable y en riesgo de desaparecer. Aunado a

esto se considera un taxón microendémico de Querétaro, por lo que es indispensable realizar un estudio demográfico exhaustivo para determinar su área de distribución real, que, junto con la información generada sobre su biología reproductiva, permitiría plantear programas concretos de conservación y propagación. Asimismo, se propone reevaluar su estatus de conservación en futuras revisiones de las diferentes listas de especies amenazadas tanto nacionales (NOM-059-SEMARNAT-2010) como internacionales (Lista Roja de la IUCN y los Apéndices de CITES).

#### Agradecimientos

Se agradece a la Dra. Silvia Espinosa Matías por el procesamiento y toma de fotomicrografías en el microscopio

electrónico de barrido, a la M. en F.P. Ana Isabel Bieler Antolín por la toma de fotomicrografías en microscopía de luz y de fluorescencia. A la M. en C. Rocío Hernández Cruz, a la M. en C. Sandra Ríos Carrasco y al P. de Biól. Reinhard Zahid Cosío Arreola por su apoyo en el trabajo de campo y toma de fotografías. Al M. en C. Pactli Fernando Ortega González por la ayuda en la identificación de los visitantes florales.

## Literatura citada

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* **9**: 968-980. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Almeida O, Cota-Sánchez JH, Paoli AAS. 2013. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereeae and Rhipsalideae (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **15**: 255-268. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.08.001>
- Anderson E. 2001. *The Cactus Family*. EUA, Oregon: Timber Press. ISBN: 0-88192-498-9
- Arias S, Guzmán U, Mandujano MC, Soto-Galván M, Golubov J. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I Una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México), La Lista Roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **50**: 100-125.
- Arroyo-Cosultchi G, Cárdenas RD, Martínez-Ramos M, Hernández AS. 2014. Desaparición de una población de *Ariocarpus retusus* Scheidw. por la destrucción de su hábitat en Miquihuana, Tamaulipas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **59**: 52-63.
- Ayasse M, Arroyo J. 2011. Pollination and plant reproductive biology. *Plant Biology* **13**: 1-6. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00414.x>
- Barrett SCH. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* **3**: 274-284. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrg776>
- Barrett SCH. 2014. Evolution of mating systems: Outcrossing versus selfing. In: Losos J, ed. *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton, Oxford: Princeton University Press, pp. 356-362. ISBN: 9780691149776
- Bernardello G. 2007. A systematic survey of floral nectaries. In: Nicolson SW, Nepi M, Pacini E, eds. *Nectaries and Nectar*. New York: Springer, 19-128. ISBN: 978-1-4020-5936-0
- Bertin RI. 1990. Effects of pollination intensity in *Campsis radicans*. *American Journal of Botany* **77**: 178-187. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb13544.x>
- Bowers JE. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* **49**: 201-206.
- Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol II. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Briseño-Sánchez MI. 2016. *Estructura poblacional y biología de la reproducción de Lophophora diffusa (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro, México*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Camacho-Velázquez A. 2020. *Biología reproductiva de Strombocactus (Cactaceae)*. PhD Thesis Universidad Nacional Autónoma de México.
- Camacho-Velázquez A, Arias S, Márquez-Guzmán J, Vázquez-Santana S. 2019. The structure of nectaries in the genus *Strombocactus* (Cactaceae). *Botanical Sciences* **97**: 100-109. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2077>
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 237-268. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001321>
- CITES [Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora]. 2017. Appendices. <https://www.cites.org/eng/app/appendices.php> (accessed September 9, 2019).
- Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology*. UK, Oxford: Oxford University Press. ISBN: 0199632987
- De Nettancourt D. 1997. Incompatibility in angiosperms. *Sexual Plant Reproduction* **10**: 185-199. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004970050087>
- Del Castillo RF. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **39**: 36-43.
- Domínguez C, Pérez JR. 2013. La biología de la polinización. In: Márquez-Guzmán J, Collazo-Ortega M, Martínez-Gordillo M, Orozco-Segovia A, Vázquez-Santana S. eds. *Biología de Angiospermas*. Ciudad de México: Prensas de la Facultad de Ciencias, Univer-

- sidad Nacional Autónoma de México, 101-109. ISBN: 9786070227059
- Eaves DJ, Flores-Ortiz C, Haque T, Lin Z, Teng N, Franklin-Tong VE. 2014. Self-incompatibility in *Pa-paver*: advances in integrating the signaling network. *Biochemical Society Transactions* **42**: 370-376. DOI: <https://doi.org/10.1042/BST20130248>
- Eguiarte LE, Núñez-Farfán J, Domínguez C, Cordero C. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Ciencias* **6**: 69-86.
- Faegri K, Van Der Pijl L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Oxford: Pergamon. ISBN: 978-0-08-023160-0
- Fernández-Muñiz TY. 2017. *Dinámica poblacional y evaluación del estado de conservación de un cactus endémico del desierto Chihuahuense*. MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fuentes-Mayo V. 2012. *Atributos demográficos y biología reproductiva de Coryphantha cornifera y Stenocactus anfractuoso con fines de conservación*. PhD Thesis. Colegio de Postgraduados Montecillo.
- Fuentes-Pérez M. 2004. *Anatomía floral de algunas especies de la tribu Pachycereeae (Cactaceae)*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Becerril LG. 2020. *Biología floral de Thelocactus leucacanthus ssp. schmollii (Werderm.) Mosco & Zanovello (Cactaceae) en una localidad del semidesierto queretano, México*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Goettsch B, Hilton-Taylor C, Cruz-Piñón G, Duffy JP, Frances A, Hernández HM, Inger R, Pollock C, Schipper J, Superina M, Taylor NP, Tognelli M, Abba AM, Arias S, Arreola-Nava, HJ, Baker MA, Bárcenas RT, Barrios D, Braun P, Butterworth AC, Búrquez A, Caceres F, Chazaro-Basañez M, Corral-Díaz R, del Valle PM, Demaio HP, Duarte de Barros AW, Durán R, Faúndez YL, Felger SR, Fitz-Maurice B, Fitz-Maurice AW, Gann G, Gómez-Hinostrosa C, Gonzales-Torres RL, Patrick GM, Guerrero CP, Hammel B, Heil DK, Hernández-Oria JG, Hoffmann M, Ishiki IM, Kiesling R, Larocca J, León-de la Luz JL, Loaiza SCR, Lowry M, Machado CM, Majure CL, Martínez VJG, Martorell C, Maschinski J, Méndez E, Mittermeier AR, Nassar JM, Negrón-Ortiz V, Oakley LJ, Ortega-Baes P, Pin FAB, Pinkava DJ, Porter JM, Puente-Martínez R, Roque GJ, Saldivia PP, Sánchez ME, Smith M, Sotomayor MCJM, Stuart SN, Tapia MJL, Terrazas T, Terry M, Trevisson M, Valverde T, Van DTR., Véliz-Pérez ME, Walter HE, Wyatt SA, Zappi D, J. Zavala-Hurtado A, Gaston KJ. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* **1**: 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.142>
- Golubov J, Mandujano MC, Martínez AJ, López-Portillo J. 2010. Bee diversity on nectarful and nectarless honey mesquites. *Journal of Insect Conservation* **14**: 217-226. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9248-8>
- Gorostiague P, Ortega-Baes P. 2016. How specialised is bird pollination in the Cactaceae? *Plant Biology* **18**: 63-72. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0120>
- Gudiño W, De la Barrera E, Márquez-Guzmán J. 2018. Estructura de los nectarios florales y el néctar en la familia Cactaceae. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **63**: 100-126.
- Gudiño W, Márquez-Guzmán J, De la Barrera E. 2015. Structural implications for nectar secretion by nectaries of three columnar cacti. *Maejo International Journal of Science and Technology* **9**: 156-164. DOI: <https://doi.org/10.14456/mijst.2015.13>
- Guzmán U, Arias S, Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 970-9000-20-9
- INEGI. [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2017. *Análisis Estadístico y Geográfico de Querétaro*. México, Aguascalientes: Instituto Nacional de Estadística y Geografía. ISBN 970-13-3301-2
- IUCN. 2019. Red List. <https://www.iucnredlist.org/search?query=thelocactus&searchType=species> (accessed September 9, 2019).
- Jiménez-Sierra CL. 2008. *Estudios sobre la biología y demografía de Echinocactus platyacanthus Link et Otto, en Zapotitlán de las Salinas, Puebla*. PhD Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lloyd DG, Webb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 135-162. DOI: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409725>
- Mandujano MC, Carrillo-Ángeles I, Martínez-Peralta C, Golubov J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. In: Ramawat K, ed. *Desert Plants*. Berlin: Springer-Verlag, pp. 197-230. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-642-02550-1\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-642-02550-1_10); ISBN: 978-3-642-02549-5
- Mandujano MC, Montaña C, Eguiarte LE. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* **83**: 63-70. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb13875.x>

- Márquez J, Wong R, Pérez M, López L, Murguía G. 2016. *Técnicas de Laboratorio para el Estudio del Desarrollo en Angiospermas*. México, CDMX: Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 9786070282522
- Martínez-Ávalos JG. 2007. *Dinámica poblacional del "falso peyote" *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noroeste de México*. PhD Thesis. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Martínez-Peralta C. 2014. *Evolución de caracteres florales y reproductivos en el género *Ariocarpus* (Cactaceae): especies raras en peligro de extinción*. PhD Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Peralta C, Mandujano MC. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **57**: 80-90.
- Martínez-Peralta C, Mandujano MC. 2016. Pollen limitation in a rare cactus with synchronous mass flowering. *Haseltonia* **22**: 2-8. DOI: <https://doi.org/10.2985/026.022.0102>
- Martínez-Peralta C, Márquez-Guzmán J, Mandujano MC. 2014a. How common is self-incompatibility across species of the herkogamous genus *Ariocarpus*? *American Journal of Botany* **101**: 530-538. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400022>
- Martínez-Peralta C, Molina-Freaner F, Golubov J, Vázquez-Lobo A, Mandujano MC. 2014b. A comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic cacti. *International Journal of Plant Sciences* **175**: 663-680. DOI: <https://doi.org/10.1086/676302>
- Martínez-Ramos L, Mejía M, Rojas-Aréchiga M, Mandujano MC. 2017. La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **62**: 13-22.
- Matias-Palafox ML, Jiménez-Sierra CL, Golubov J, Mandujano MC. 2017. Reproductive ecology of the threatened "star cactus" *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences* **95**: 245-258. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.780>
- Mitchell RJ. 1997. Effects of pollination intensity on *Lesquerella fendleri* seed set: Variation among plants. *Oecologia* **109**: 382-388. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420050097>
- Morgan MT, Schoen DJ. 1997. The role of theory in an emerging new plant reproductive biology. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 231-234. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01045-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01045-8)
- Nassar JM, Ramírez N, Lampo M, González JA, Casado R, Nava F. 2007. Reproductive biology and mating system estimates of two Andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany* **99**: 29-38. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcl229>
- Neal PR, Anderson GJ. 2005. Are 'mating systems' 'breeding systems' of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? or is it the other way around? *Plant Systematics and Evolution* **250**: 173-185. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0229-9>
- Ne'Eman G, Jürgens A, Newstrom-Lloyd L, Potts SG, Dafni A. 2010. A framework for comparing pollinator performance: Effectiveness and efficiency. *Biological Reviews* **85**: 435-451. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00108.x>
- Nicolson S, Nepi M, Pacini E. 2007. *Nectaries and Nectar*. Netherlands, Dordrecht: Springer. ISBN: 978-1-4020-5936-0
- Ornduff R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* **18**: 121-133. DOI: <https://doi.org/10.2307/1218671>
- Pimienta-Barrios E, Del Castillo RF. 2002. Reproductive Biology. In: Nobel PS, ed. *Cacti: Biology and Uses*. USA, Berkeley: University of California Press, pp. 75-90. ISBN: 0-520-23157-0
- Ramawat K, Mérillon JM, Shivanna KR. 2014. *Reproductive Biology of Plants*. USA, Boca Raton: CRC Press. ISBN: 978-1-4822-0133-8
- Reyes-Tovar JM. 2019. *Efecto de la biología reproductiva sobre la dinámica poblacional de *Echinocereus pentolophus* en el estado de Querétaro, México*. MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Richards AJ. 1997. *Plant Breeding Systems*. UK, London: Chapman and Hall. ISBN: 0-412-57440-3
- Rivera-Marchand B, Ackerman JD. 2006. Bat pollination breakdown in the Caribbean columnar cactus *Pilosocereus royenii*. *Biotropica* **38**: 635-642. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00179.x>
- Sánchez ME, Chávez MRJ, Hernández OJG, Hernández MMM. 2008. *Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación de la zona árida queretano-hidalguense*. México, Querétaro: Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro.
- Sánchez-Mejorada H. 1982. Problemas en el control del comercio de las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **27**: 27-32.

- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categoría de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010).
- Snow AA. 1986. Pollination dynamics in *Epilobium canum* (Onagraceae): Consequences for gametophytic selection. *American Journal of Botany* **73**: 139-151. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb09689.x>
- Sreekala AK. 2017. *Importance of Plant Reproductive Biology in Conservation*. India, Tamil Nadu: National Conference on "Bioresources: Conservation, Utilization and Future Prospects. [https://www.researchgate.net/publication/314364124\\_IMPORTANCE\\_OF\\_PLANT\\_REPRODUCTIVE\\_BIOLOGY\\_IN\\_CONSERVATION](https://www.researchgate.net/publication/314364124_IMPORTANCE_OF_PLANT_REPRODUCTIVE_BIOLOGY_IN_CONSERVATION) (accessed October 15, 2019).
- Valverde PL, Zavala-Hurtado JA. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.06.001>
- Vázquez-Díaz E, Sánchez-Martínez E, Maruri-Aguilar B. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **61**: 12-28.
- Villalpando-Martínez MC, De la Torre S, Terrazas T, Figueroa C. 2020. Desarrollo y anatomía floral de dos especies de *Echinocereus* de la Sierra de Juárez, Chihuahua, México. *Botanical Sciences* **98**: 545-559. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2566>
- Villaseñor JL, Ortiz E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 134-142. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.31987>

---

**Editor de sección:** Pedro Luis Valverde

**Contribuciones de los autores:** VDR llevó a cabo y diseñó el trabajo de campo y laboratorio, analizó los datos y escribió el manuscrito. ACV participó en el trabajo de campo y laboratorio y revisó el manuscrito. SVS concibió y diseñó la experimentación del trabajo de campo y laboratorio, financió el Proyecto, escribió y revisó el manuscrito.