

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**Biología reproductiva en flores de *Myrtillocactus
geometrizzans* (Cactaceae) con orientación contrastante**

TESIS QUE PARA OBTENER
EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

M. en Biól. Sandra Aracely Aguilar García

COMITÉ TUTORAL

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla (Codirector)

Dra. Dulce María Figueroa Castro (Codirector)

Dr. Alejandro Casas Fernández (Asesor)

CIUDAD DE MÉXICO

Agosto, 2022

El Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Sistema Nacional de Posgrados del CONACyT, con número de referencia 001480.

El jurado designado por la
Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud
de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó:

M. en Biól. Sandra Aracely Aguilar García

El día 15 de Agosto de 2022

Jurado

Presidente: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla



Secretaria: Dra. Dulce María Figueroa Castro



Vocal: Dr. Alejandro Casas Fernández



Vocal: Dra. Concepción Martínez Peralta



Vocal: Dr. José Juan Blancas Vázquez





Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00130

Matricula: 2181800575

Biología reproductiva en flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) con orientación contrastante.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:30 horas del día 15 del mes de agosto del año 2022 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
- DR. ALEJANDRO CASAS FERNANDEZ
- DRA. CONCEPCION MARTINEZ PERALTA
- DR. JOSE JUAN BLANCAS VAZQUEZ
- DRA. DULCE MARIA FIGUEROA CASTRO



SANDRA ARACELY AGUILAR GARCIA
ALUMNA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: SANDRA ARACELY AGUILAR GARCIA

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALBA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

VOCAL

DR. ALEJANDRO CASAS FERNANDEZ

VOCAL

DRA. CONCEPCION MARTINEZ PERALTA

VOCAL

DR. JOSE JUAN BLANCAS VAZQUEZ

SECRETARIA

DRA. DULCE MARIA FIGUEROA CASTRO

A mis padres...

por haberme forjado como la persona que soy, muchos de mis logros se los debo a ustedes entre los que se incluye este. Me formaron con reglas y con algunas libertades, pero al final de cuentas, me motivaron constantemente para alcanzar mis anhelos.

Papi y mi mamita... los amo con todo el corazón.

AGRADECIMIENTOS

Al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada (565716) para la realización de este proyecto.

De manera especial agradezco a los integrantes de mi comité tutorial por todo su tiempo, esfuerzo, apoyo, dedicación y conocimiento destinado a este trabajo de investigación.

A los integrantes del jurado por aceptar ser parte de este proyecto, gracias por sus comentarios, sugerencias y mejoras para esta tesis.

A la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa por hacerme parte de ella y poder recibir los conocimientos necesarios para mi desarrollo profesional.

Al Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, Dra. Dulce M. Figueroa-Castro, M. en C. Fernando Vite González, M. en C. Gerardo López, Biól. Marco A. Pérez, Efrén Pérez González, Pedro Miranda, Biól. Arelee E. Muñoz-Hernández, Biól. Xiumy M. Sánchez-Collazo, Biól. Alicia Elvira-Enríquez, M. en Biól. Itzel L. Castillo-Sánchez, M. en C. Ana L. Aguilar-García, Biól. Nayeli Diyarza, Tania. E. Rojas-Sierra, Alonso Pérez-Labastida, Andrea Y. Aguilar-García, Eridany J. Altamirano-Aguilar por su asistencia y apoyo en campo y laboratorio.

A los miembros del laboratorio de histofisiología de la escuela de Biología, BUAP, por permitirme usar sus instalaciones y equipo para realizar la técnica de acetólisis.

Al personal del Jardín Botánico Helia Bravo Hollis de Zapotitlán Salinas que me permitió realizar el trabajo de campo en esta localidad.

A todos los integrantes de mi familia por todo su apoyo incondicional, por sus consejos y palabras de aliento que me hicieron continuar y llegar al final de este capítulo.

Gracias a todos mis amigos, compañeros y a todas las personas que conocí durante esta etapa, este trabajo representó demasiado esfuerzo y gracias a tanto apoyo se pudo lograr. Todos de alguna manera me dieron su apoyo, conocimiento y compartieron risas, anécdotas y muchos recuerdos.

DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD

La que suscribe la **M. en Biól. Sandra Aracely Aguilar García**, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa y autora de la tesis titulada: **“Biología reproductiva en flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) con orientación contrastante”**

Declaro que:

1. La tesis que presento ante el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, para lo obtención del grado de Doctora es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y/o fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 20 de julio del 2022.

Atentamente



M. en Biól. Sandra Aracely Aguilar García

CARTA DE CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de México el día 20 de julio del año 2022, quien suscribe la **M. en Biól. Sandra Aracely Aguilar García**, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autora intelectual de la tesis titulada “**Biología reproductiva en flores de *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) con orientación contrastante**”, bajo la dirección del Comité Tutorial conformado por el Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, Dra. Dulce María Figueroa Castro y el Dr. Alejandro Casas Fernández, cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso del autor o del Comité Tutorial del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico sandyag628@gmail.com; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Atentamente



M. en Biól. Sandra Aracely Aguilar García

2181800575

CONTENIDO

ÍNDICE DE CUADROS	17
ÍNDICE DE FIGURAS	18
ABSTRACT	23
1. INTRODUCCIÓN	25
2. ANTECEDENTES	26
2.1. Biología reproductiva en cactáceas	26
<i>2.1.1. Efecto de la intercepción de RFA sobre los aspectos reproductivos</i>	27
2.2. Costos asociados a la reproducción y estructuras de atracción	33
<i>2.2.1. Limitación de recursos y disyuntivas en caracteres reproductivos y de atracción</i>	34
2.3. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo	37
3. HIPÓTESIS	38
4. OBJETIVOS	39
5. MATERIALES Y MÉTODOS	40
5.1. Especie de estudio	40
5.2. Sitio de estudio	41
5.3. Fenología reproductiva en ramas con orientación contrastante	42
5.4. Biología reproductiva en flores con orientación contrastante	44
<i>5.4.1. Variación en caracteres reproductivos y de atracción</i>	44
<i>5.4.2. Ciclo floral</i>	47
<i>5.4.3. Visitantes florales</i>	49
<i>5.4.4. Sistema reproductivo y autocompatibilidad, limitación por polen y autofecundación mediada por vectores</i>	50
<i>5.4.5. Éxito reproductivo</i>	51
5.5. Disyuntivas entre estructuras reproductivas y de atracción	52
5.6. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo ..	54
.....	54
6. RESULTADOS	56
6.1. Fenología reproductiva en ramas con orientación contrastante	56
6.2. Biología reproductiva en flores con orientación contrastante	62

6.2.1. <i>Variación en caracteres reproductivos y de atracción</i>	62
6.2.2. <i>Ciclo floral</i>	64
6.2.3. <i>Visitantes florales</i>	66
6.2.4. <i>Sistema reproductivo y autocompatibilidad, limitación por polen y autofecundación mediada por vectores</i>	70
6.2.5. <i>Éxito reproductivo</i>	71
6.3. Disyuntivas entre estructuras reproductivas y de atracción	73
6.4. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo	78
7. DISCUSIÓN	80
7.1. Efecto de la orientación floral sobre aspectos de la biología reproductiva	80
7.2. Disyuntivas entre estructuras reproductivas y de atracción	84
7.3. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo ...	86
8. CONCLUSIONES	88
9. PERSPECTIVAS	89
10. LITERATURA CITADA	89
11. ANEXOS	111
11.1. Artículo publicado	111

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Aspectos de la biología reproductiva de especies de cactáceas columnares pertenecientes a la Tribu Pachycereeae y Cereaeae.....	28
Cuadro 2. Clasificación de sistemas reproductivos en plantas inferidas a partir del cociente polen/óvulos (P/O; Cruden, 1977).....	49
Cuadro 3. Pares de caracteres florales asociados a las funciones sexuales (masculina y femenina) y estructuras de atracción de <i>M. geometrizzans</i> para realizar análisis de correlación de Pearson por botón de cada individuo con distinta orientación.....	52
Cuadro 4. Intensidad y dirección del coeficiente de correlación.....	53
Cuadro 5. Número promedio de estructuras reproductivas por areola de cada fenofase desarrolladas en ramas de <i>M. geometrizzans</i> con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....	59
Cuadro 6. Valores promedio del número máximo de estructuras reproductivas de cada estadio fenológico cuantificado en ramas de <i>M. geometrizzans</i> con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....	60
Cuadro 7. Valor promedio de los caracteres reproductivos de botones florales y flores de <i>M. geometrizzans</i> con orientaciones contrastantes, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....	62
Cuadro 8. Valores promedio de la hora del día en que ocurren los diferentes eventos del ciclo floral registrados en flores de <i>M. geometrizzans</i> con orientaciones contrastantes, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....	64
Cuadro 9. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de <i>M. geometrizzans</i> con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....	67

Cuadro 10. Número promedio de semillas por fruto y proporción de semillas formadas estimados a partir de flores de *M. geometrizzans* del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla sobre las que se aplicaron diferentes tratamientos de polinización.....71

Cuadro 11. Efecto materno y paterno sobre los valores promedio del número de semillas y masa y longitud de semillas por fruto, así como la proporción de semillas formadas estimado a partir de flores de *M. geometrizzans* del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....78

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Estructuras vegetativas y reproductivas de *M. geometrizzans*.....40

Figura 2. Ubicación del sitio de estudio conocido como barranca del conejo en Zapotitlán Salinas, Puebla.....41

Figura 3. Fenofases reproductivas de *M. geometrizzans geometrizzans*.....42

Figura 4. Caracteres reproductivos asociados con las funciones masculina, femenina y de atracción de *M. geometrizzans* con orientación contrastante.....44

Figura 5. Eventos del ciclo floral de *M. geometrizzans*47

Figura 6. Seguimiento fenológico de la producción acumulada de estructuras reproductivas de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....55

Figura 7. Seguimiento fenológico del número total acumulado de botones de *M. geometrizzans* de sectores con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla56

Figura 8. Seguimiento fenológico de la producción total acumulada de flores en anthesis de *M. geometrizzans* de sectores con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla56

Figura 9. Seguimiento fenológico de la producción total de frutos inmaduros y frutos maduros de *M. geometrizzans* producidos en sectores con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....58

Figura 10. Variación en el diámetro de la corola durante todo el periodo de antesis de *M. geometrizzans* en flores con distinta orientación, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.65

Figura 11. Abundancia de abejas, moscas y escarabajos observada durante todo el periodo de antesis floral de *M. geometrizzans* en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....69

Figura 12. Tamaño del efecto entre los caracteres florales asociados con las funciones sexuales en botones y flores de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes, del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.74

Figura 13. Tamaño del efecto entre los caracteres de atracción y caracteres reproductivos en botones y flores de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....75

Figura 14. Tamaño del efecto dentro de los caracteres de cada función sexual y de atracción en botones y flores de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.....76

RESUMEN

En cactáceas columnares, una producción mayor de estructuras reproductivas en ramas orientadas hacia el Ecuador se ha explicado por la mayor intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFA), así como a la disponibilidad de recursos. Los objetivos de este estudio fueron: i) evaluar el efecto de la orientación sobre diversos aspectos de la biología reproductiva, ii) detectar la existencia de disyuntivas entre estructuras reproductivas y de atracción en las flores orientadas al norte, y iii) determinar la existencia de los efectos parentales (polen y óvulos) sobre el éxito reproductivo en flores de *Myrtillocactus geometrizans* con orientación contrastante. Se estudió la fenología en las ramas orientadas al norte y al sur. Los eventos del ciclo floral, visitantes florales, los caracteres reproductivos asociados con las funciones sexuales y de atracción, el éxito reproductivo y las disyuntivas entre caracteres reproductivos y de atracción se estimaron en estructuras reproductivas con orientación contrastante. Se realizaron experimentos de polinización para evaluar el efecto de la orientación en el sistema de apareamiento, y el efecto parental sobre el éxito reproductivo. Los resultados mostraron que el período de fenofase del fruto maduro fue mayor en las ramas orientadas al sur. Además, la sincronía floral, la producción de estructuras reproductivas y los caracteres florales asociados la función masculina (número de anteras y granos de polen por yema floral), femenina (número y tamaño de los óvulos y dimensiones del ovario y la cavidad ovárica) y atracción (tamaño de los pétalos) tuvieron valores más altos en las flores orientadas al sur. El inicio y el final de la función masculina y el final de la antesis, ocurrieron antes en las flores orientadas al sur. La diversidad de visitantes florales fue similar entre orientaciones contrastantes. La abundancia de los escarabajos fue mayor en las flores orientadas hacia el sur. Las flores orientadas al norte y al sur tienen un sistema de reproducción mixto, con un éxito reproductivo similar. Se encontró una disyuntiva entre la longitud floral y el diámetro de óvulos, en flores orientadas al sur. Las correlaciones positivas y significativas entre caracteres de atracción en flores de ramas orientadas al norte fueron de mayor intensidad. Por último, se detectó un efecto materno significativo sobre el número de semillas y proporción de semillas formadas en las flores del sur, polinizadas con polen del norte. Los resultados en conjunto mostraron diferencias en diversos aspectos de la biología reproductiva del cactus columnar estudiado, probablemente en respuesta a la intercepción diferencial de RFA y la disponibilidad y distribución de los recursos a distintas estructuras reproductivas en ramas con orientación contrastante.

Palabras clave

Ciclo floral, disyuntivas, efecto parental, estructuras florales, fenología reproductiva, radiación fotosintéticamente activa, sistema reproductivo.

ABSTRACT

In columnar cacti, a higher production of reproductive structures on branches oriented towards the Equator has been explained by their higher interception of photosynthetic active radiation (PAR) as well as resource availability. This study aimed: i) to evaluate the effect of orientation on several aspects of the reproductive biology, ii) to detect trade-offs between reproductive and attraction structures in north-facing flowers, and iii) to determine the existence of parental effects (pollen and ovules) on the reproductive success of *Myrtillocactus geometrizans* flowers with contrasting orientation. Phenology was studied in north- and south-facing branches. Floral cycle events, floral visitors, reproductive traits associated with sexual and attraction functions, reproductive success, and trade-offs between reproductive and attraction traits were estimated from reproductive structures with contrasting orientations. Pollination experiments were conducted to evaluate the effect of orientation on mating system, and parental effects on reproductive success. The results showed that the period of mature fruit phenophase was longer in south-facing branches. Moreover, floral synchrony, production of reproductive structures and floral traits associated with the male (number of anthers and pollen grains per floral bud), female (number and size of ovules and dimensions of both ovary and ovary cavity) and attraction (petal size) functions had higher values in south-facing flowers. The beginning and ending of the male function and the end of floral anthesis occurred earlier in south-facing flowers. The diversity of floral visitors was similar between contrasting orientations. The abundance of the beetles was greater in flowers oriented towards the south. North and south-facing flowers had a mixed mating system, with similar reproductive success. A trade-off between floral-length and ovule-diameter was found in south-facing flowers. The positive and significant correlations between attraction traits in north-facing flowers were of greater intensity. Finally, a significant maternal effect was detected on the number of seeds and seed-set in south-facing flowers pollinated with north-facing flowers pollen. Overall results showed differences in various aspects of columnar cactus reproductive biology, probably in response to the uneven PAR interception and resource availability and distribution to different reproductive traits on branches with contrasting orientation.

Key words

floral cycle, floral traits, mating system, parental effects, photosynthetic active radiation, reproductive phenology, trade off.

1. INTRODUCCIÓN

Como proceso, la biología reproductiva de las plantas comprende los procesos asociados a la polinización, fenología, sistema reproductivo, producción y dispersión de semillas, así como el establecimiento de plántulas (Ke Inouye, 1993; Ghazoul, 2006; Piña, 2007). La biología reproductiva de las especies está influenciada por factores bióticos y abióticos (Fenner, 1998; Kelly y Sork, 2002). Entre los factores bióticos se encuentra la disponibilidad de polinizadores, dispersores de semillas, herbívoros y otros agentes patógenos (Totland, 1993; Augspurger, 1981; Ashton et al., 1988; Albrechtsen 2000; Pilsen, 2000; Lobo *et al.*, 2003; Bustamante y Búrquez, 2008; Juárez *et al.*, 2016); mientras que entre los factores abióticos se ha considerado la precipitación, la humedad, el fotoperiodo, la temperatura y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) (Ruíz *et al.*, 2000; Petit, 2001; Rivera *et al.*, 2002; Nassar y Ramírez, 2004; Borchert *et al.*, 2005; Sapir *et al.*, 2006; Bustamante y Búrquez, 2008; Munguía-Rosas y Sosa, 2010; Ortiz *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2005, 2007, 2010). En conjunto, estos factores pueden tener fuertes efectos sobre la biología reproductiva de las plantas (Bernier *et al.*, 1981; Bernier, 1988; Newstrom *et al.*, 1994; Talón *et al.*, 1999; Borchert *et al.*, 2005; Bustamante y Búrquez, 2008).

En el caso particular de las plantas de la Familia Cactaceae, se ha documentado que la cantidad de RFA interceptada no se distribuye uniformemente sobre la superficie fotosintética (Nobel, 1982; Geller y Nobel, 1986, 1987). En cactáceas columnares distribuidas en el hemisferio norte, tal heterogeneidad en el ambiente lumínico dentro de una misma planta, ocasiona que las ramas o costillas con orientación hacia el Ecuador (sur) intercepten mayor cantidad de RFA (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-Gastélum y Molina-Freaner, 2015; Ponce-Bautista *et al.*, 2017) y CO₂ (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Ponce-Bautista *et al.*, 2017) y tengan una alta disponibilidad de recursos para diferentes funciones, incluida la reproductiva (Tinoco Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Córdova-Acosta, 2011; Figueroa Castro y Valverde, 2011; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Aguilar-García *et al.*, 2018). En contraste, las superficies fotosintéticas que se encuentran expuestas hacia el hemisferio norte (opuesto al Ecuador) pueden experimentar una fuerte limitación de recursos, ocasionada por una baja intercepción de RFA y la no translocación de recursos entre costillas (Tinoco-

Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Tal limitación en la disponibilidad de recursos tiene un efecto negativo sobre el éxito reproductivo (Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Ponce-Bautista *et al.*, 2017). De esta forma, las ramas y costillas con orientación sur, las cuales reciben mayor cantidad de RFA, producen más botones, flores y frutos y de mayor tamaño que las ramas y costillas orientadas hacia el norte (Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Córdova-Acosta, 2011).

Aunque algunos estudios con cactáceas han demostrado la producción diferencial de estructuras reproductivas entre orientaciones contrastantes (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-García, 2012; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Aguilar-García *et al.*, 2018), no se ha investigado suficientemente el efecto de la orientación preferencial sobre diversos aspectos de la biología reproductiva (*i.e.*, fenología reproductiva, ciclo floral, sistema reproductivo, tasa de visitantes florales), sobre la existencia de disyuntivas (*trade-off*) entre distintas funciones (*i.e.* reproductiva vs. de atracción, femenina vs. masculina) debido a la limitación de recursos, o sobre su éxito reproductivo [*i.e.* *seed set* (proporción semillas formadas)]. Por lo tanto, el presente estudio evaluó el efecto de la orientación sobre dichos aspectos de la biología reproductiva de flores de *Myrtillocactus geometrizans* con orientación contrastante, hipotetizando que, en las ramas orientadas al sur del tallo, las estructuras reproductivas sean más exitosas debido a que tienen disponible una mayor cantidad de recursos.

2. ANTECEDENTES

2.1. Biología reproductiva en cactáceas

Como campo de estudio, la biología reproductiva analiza los factores que afectan el éxito reproductivo y dinámica poblacional de las plantas (Lloyd, 1980). Entre los aspectos particulares que se consideran en los estudios de biología reproductiva, destacan la descripción del ciclo floral (*i.e.*, procesos fenológicos y biológicos a nivel de la flor; como el inicio de la antesis, de la dehiscencia de las anteras y de la receptividad estigmática; Juan, 2002), la descripción de los atrayentes florales (color y olor), la producción de recompensas florales (néctar y polen), la descripción de la fenología reproductiva (*i.e.*, estudio de los fenómenos reproductivos a través del tiempo; como la emergencia de los botones florales, la floración y la maduración de los frutos; Ramírez-Bullón *et al.*, 2014), el sistema reproductivo [*i.e.*, forma en que las plantas pueden reproducirse, esto es, si

pueden autopolinizarse o si requieren vectores de polen para la polinización (*i.e.*, entrecruzamiento; Cruden, 1977; Dafni, 1992; Kearns e Inouye, 1993)].

Numerosos estudios han reportado diversos aspectos de la biología reproductiva de cactáceas columnares (Cuadro 1). De manera general, los cactus columnares (Tribu Pachycereeae y Cereeae) son plantas con flores hermafroditas, sistema reproductivo xenógamo y auto-incompatibles (Gibson y Nobel, 1986; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 2002; Rojas-Martínez *et al.*, 1999; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2010). Los síndromes de polinización de estas flores son melitofilia, falanofilia, ornitofilia y quiropterofilia (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 1999; Fleming *et al.*, 2001; Cruz y Casas, 2002; Otero-Arníz *et al.*, 2003; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004; Molina-Freaner *et al.*, 2004; Nassar y Ramírez, 2004; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Ortiz *et al.*, 2010; Valdés *et al.*, 2011). La antesis floral suele durar un solo día (Mandujano *et al.*, 2010; Cano-Rodríguez, 2017). Las flores presentan numerosos estambres que producen grandes cantidades de granos de polen, el ovario contiene numerosos óvulos y el estigma suele ser multilobulado (Mandujano *et al.*, 2010). La proporción de frutos formados es muy variable (3-87%; Casas *et al.*, 1999; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005; Ortiz *et al.*, 2010). El número de semillas por fruto suele ser mayor a 1,000 (Flores-Martínez *et al.*, 2013), aunque en algunas especies se ha reportado una producción de semillas por fruto de entre 480 y 922 (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005). Por último, la proporción de semillas formadas (*seed-set*) también es altamente variable, oscilando entre el 16 y el 74% (Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005).

2.1.1. Efecto de la intercepción de RFA sobre los aspectos reproductivos

Numerosos estudios han abordado la importancia de la intercepción de RFA en la biología reproductiva de las plantas. La intercepción de RFA se asocia positivamente con la actividad fotosintética de las plantas (Geller y Nobel, 1987; Lee, 1988; Herce *et al.*, 2014; Van der Kooij *et al.*, 2019; Drezner, 2020) y con la temperatura (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Herce *et al.*, 2014). Por lo tanto, la intercepción de RFA determina la disponibilidad de recursos (*i.e.*, carbohidratos producidos a través de la fotosíntesis) para la producción de estructuras reproductivas (Haller y Magness, 1933; Zhang *et al.*, 2005, 2007) y de atracción (Herrera, 1991; Ashmand y Hitchens, 2000) así como para la producción de gametos de cada función sexual (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Heil *et al.*, 2002). A su vez, una alta inversión en la producción de estructuras reproductivas y recompensas florales podría favorecer la polinización (Ohashi y Yahara, 2001; Patiño *et*

al., 2002; Sapir *et al.*, 2006; Atamian *et al.*, 2016) y el éxito reproductivo (Wright y Meagher, 2003; Stinson, 2004).

Cuadro 1. Aspectos de la biología reproductiva de especies de cactáceas columnares pertenecientes a la Tribu Pachycereeae y Cereeae que han sido documentados en diversas publicaciones. n.e.= datos no especificados.

Especie	Fenología reproductiva	Ciclo floral	Antesis	Sistema de compatibilidad	Sistema reproductivo	Producción de néctar	Síndrome de polinización	Referencia
<i>Escontria chiotilla</i> [Weber] Britton & Rose	Todo el año	10 h	Diurna	Auto-incompatible	Xenogamia	Diurno	Melitofilia	Oaxaca-Villa <i>et al.</i> , 2006
<i>Lophocereus schottii</i> (Engelm.) Britton & Rose	n.e.	1 día	Nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Nocturno	Falenofilia	Fleming y Holand, 1998
<i>Marginatocereus marginatus</i> (DC.) Britton & Rose	Enero-agosto	1 día	Diurna y nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Diurno	Ornitofilia, quiropterofilia	Dar <i>et al.</i> , 2006
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart. Ex. Pfeiff.) Console	Febrero-agosto	1 día	Diurna	Auto-incompatible	Xenogamia	n.e.	Melitofilia	Cano-Rodríguez, 2017
<i>M. schenckii</i> (J.A. Purpus) Britton & Rose	Junio-abril	11 h	Diurna	Auto-incompatible	Xenogamia	n.e.	Melitofilia	Ortiz <i>et al.</i> , 2010

Cuadro 1. Continuación

Especie	Fenología reproductiva	Ciclo floral	Antesis	Sistema de compatibilidad	Sistema reproductivo	Producción de néctar	Síndrome de polinización	Referencia
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (F.A.C.Weber ex K.Schum.) E.Y.Dawson	Marzo-agosto	1 día	Nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Nocturno	Quiropterofilia	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997a
<i>N. mezcalaensis</i> (Bravo)Backeb	Abril-junio	n.e.	Nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Nocturno	Quiropterofilia	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997a
<i>Pachycereus weberi</i> (J.M.Coult.) Backeb.	Febrero-mayo	n.e.	Nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Crepuscular	Quiropterofilia	Jiménez-Sierra <i>et al.</i> , 2009
<i>P. pectenaboriginum</i> (Engelm. ex S.Watson) Britton & Rose	n.e.	10 h	Nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Nocturno-diurno	Ornitofilia	Molina-Freaner <i>et al.</i> , 2004.
<i>Polaskia chende</i> (Gosselin) A.C.Gibson & K.E.Horak,	Noviembre-abril	7 h	Diurna	Auto-incompatible	Xenogamia	Diurno	Melitofilia	Cruz y Casas, 2002

Cuadro 1. Continuación

Especie	Fenología reproductiva	Ciclo floral	Antesis	Sistema de compatibilidad	Sistema reproductivo	Producción de néctar	Síndrome de polinización	Referencia
<i>P. chichipe</i> (Rol.-Goss.) Backeb	Enero-junio	16 h en invierno; 10 h en primavera	Diurna, parcialmente nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Vespertino	Melitofilia	Otero-Arnaíz <i>et al.</i> , 2003.
<i>Stenocereus eruca</i> (Brandegee) A.C.Gibson & K.E.Horak	n.e.	n.e.	Nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Al alba	Falenofilia, melitofilia	Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004.
<i>S. griseus</i> (Haw.) Buxb.	Agosto-julio	n.e.	Nocturna	n.e.	n.e.	n.e.	Quiropterofilia	Ruíz <i>et al.</i> , 2000; Nassar <i>et al.</i> , 2003.
<i>S. gummosus</i> (Engelm.) A.Gibson & K.E.Horak	Junio-diciembre	12 h	Nocturna	Auto-incompatible	n.e.	n.e.	Falenofilia	Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2004.
<i>S. stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.	n.e.	7 -8 h	Nocturna	Auto-incompatible	Xenogamia	Nocturno	Quiropterofilia	Casas <i>et al.</i> , 1999.
<i>Pilosocereus tuberculatus</i> (Werderm.) Byles & Rowley	Todo el año	12 h	Nocturna, diurna	Auto-incompatible	Xenogamia	Nocturno	Quiropterofilia	Rocha <i>et al.</i> , 2007.

Además, se ha demostrado que, tanto la temperatura como la intercepción de RFA, tienen un efecto positivo en el ciclo floral, la dehiscencia de las anteras, el desarrollo y la transferencia de los granos de polen, la receptividad del estigma, la germinación del polen y la tasa de crecimiento del tubo polínico (Postweiler *et al.*, 1985; Galen, 1999; Barrett, 2003; Hedhly *et al.*, 2003; Van Doorn y Meeteren, 2003; Vesprini y Pacini, 2005; Koubouris *et al.*, 2009).

Myrtillocactus geometrizans (Mart. Ex. Pfeiff.) Console, es un cactus columnar en el que la intercepción desigual de RFA y la fijación de CO₂ (Ponce-Bautista *et al.*, 2017) parecen explicar la inversión diferencial en diversos aspectos de las estructuras reproductivas entre las ramas con orientación sur y norte. En este cactus, diferentes características y atributos como la producción de frutos, el número de anteras, el número, tamaño, viabilidad y germinabilidad de los granos de polen, la longitud del tubo polínico, el tamaño del ovario; el tamaño de la flor y la relación polen: óvulo (P: O) son mayores en las ramas orientadas hacia el sur (*i.e.*, aquellas orientadas hacia el ecuador) que las orientadas hacia el norte (Valencia-Mendoza, 2014; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Aguilar-García *et al.*, 2018). Sin embargo, hasta el presente no existen estudios disponibles integradores que aborden el efecto de la orientación en diversos aspectos de su biología reproductiva (*i.e.*, fenología reproductiva, ciclo floral, visitantes florales y sistema reproductivo) a nivel de la flor. En este estudio, se evalúan los efectos de la orientación sobre la fenología, el ciclo floral, la diversidad de visitantes florales, el sistema de apareamiento y el éxito reproductivo en flores de *M. geometrizans* con orientación contrastante. De acuerdo con lo documentado en la literatura, se espera que en las ramas orientadas al sur el período reproductivo será largo, sincrónico y con una alta producción de estructuras reproductivas, ocasionado por el incremento de la temperatura en los meristemas florales (Johnson, 1924; Marquis, 1988; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Fleming *et al.*, 2001; Bustamante y Búrquez, 2008; Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Aguilar-García *et al.*, 2018); también se espera que los eventos del ciclo floral sean más cortos (Johnson, 1924; Stösser y Anvari, 1982; Hedhly *et al.*, 2003; Van Doorn y Meeteren, 2003; Vesprini y Pacini, 2005; Prokop *et al.*, 2019) y la producción y el tamaño de los caracteres asociados con las funciones sexuales y de atracción sea mayor (Haller y Magness, 1933; Charlesworth y Charlesworth, 1987; Herrera, 1991; Ashmand y Hitchens, 2000; Heil *et al.*, 2002). Estos caracteres, a su vez, influirán significativamente para que en esas mismas ramas la

diversidad de visitantes florales sea alta, previniendo la autogamia y favoreciendo la polinización cruzada (Bawa, 1983; Marquis, 1988; Bustamante y Búrquez, 2008), así como el éxito reproductivo de las flores (Stinson, 2004; Wright y Meagher, 2003; Figueroa-Castro y Valverde, 2011). Se espera el patrón opuesto para las flores en las ramas orientadas al norte.

2.2. Costos asociados a la reproducción y estructuras de atracción

Las plantas requieren recursos (*i.e.*, carbono, nitrógeno, fósforo, potasio, agua y luz) en diferentes proporciones para mantener su crecimiento, desarrollo y reproducción (Cresswell y Galen, 1991; Andersson, 2000; Karlsson y Méndez, 2005). Las flores son estructuras reproductivas compuestas por hasta cuatro verticilos florales (*i.e.*, cáliz, corola, androceo y gineceo; Martínez-Gordillo, 2014) y su producción es costosa, puesto que la cantidad de recursos que dispone la planta para su reproducción es distribuida y asignada a la producción de gran cantidad de órganos reproductivos (*i.e.*, polen y óvulos), de estructuras de atracción (*i.e.*, pétalos y sépalos), de recompensas florales (*i.e.*, néctar), y a la producción de compuestos químicos (*i.e.*, olores, pigmentos) en cada una de sus flores (Burd, 1995; Ashman y Schoen, 1997; Obeso, 2002; Parachnowitsch y Elle, 2004). A su vez, la cantidad fija de recursos disponibles para la reproducción sexual se divide de manera distinta entre la función masculina y femenina dependiendo de sus costos de reproducción (Campbell 2000).

Se ha documentado que la función masculina es menos costosa que la femenina (Obeso, 2002), debido a que, una vez que los granos de polen han sido dispersados, la función masculina no tiene costos metabólicos adicionales (Lovett-Doust y Cavers, 1982; Obeso, 2002). En contraste, la función femenina implica costos adicionales durante los procesos posteriores a la polinización, ya que se continúan invirtiendo recursos para la protección y nutrición del embrión en desarrollo (Lovett-Doust y Cavers, 1982; Obeso, 2002). Estos costos directos de la función femenina se ven reflejados durante la producción de óvulos y desarrollo de las semillas ya que implican un costo extra al requerir proporciones más altas de proteínas y lípidos (Greenway y Harder, 2007). Por su parte, las estructuras de atracción de las flores requieren una mayor inversión de recursos (*i.e.*, carbono, nitrógeno y fósforo) que los órganos y estructuras de reproducción (polen, óvulos, producción de flores, maduración de frutos y viabilidad de semillas), por lo tanto, son más costosas (Ashman y Baker, 1992; Andersson, 1999; 2000). Smith y Evenson (1978) reportan que en diversas especies del género *Amaryllis* L. (Amaryllidaceae), el 70% de la energía total disponible para la planta es asignado a las estructuras de

atracción, mientras que sólo el 30% restante es invertido en las funciones sexuales. Por su parte, Grases y Ramírez, (1998), reportan que la asignación de recursos para la corola fue mayor que la asignación de recursos para las funciones reproductivas y vegetativas (cáliz) en *Nicotiana glauca* Grah. (Solanaceae), *Salvia coccinea* Buc'hoz ex Etl. (Lamiaceae), *Erythrina mitis* Jacq (Fabaceae) y *Kalanchoe pinnata* Lam. Pers. (Crasulaceae). Con un porcentaje de inversión de recursos del 46 y 45% para la corola y con un 29, 31, 21 y 39% respectivamente para las estructuras reproductivas, el resto de la energía fue distribuido hacia el cáliz (25, 23, 33 y 17% respectivamente). Así mismo, en *Chamaecrista nictitans* L. Moench (Fabaceae), los recursos asignados a las estructuras de atracción fueron mayores en comparación con los disponibles para las estructuras de reproducción (42 y 33%, respectivamente) (Raimúndez-Urrutia y Omaira-Hokche, 2008).

2.2.1. Limitación de recursos y disyuntivas en caracteres reproductivos y de atracción

La cantidad total de recursos que disponen las plantas para el desarrollo de sus órganos reproductivos y estructuras de atracción, pueden estar limitados por el suministro y absorción de nutrientes (Lovett-Doust y Harper, 1980; Tack-Cheung y Stephenson, 1993; Karlsson y Méndez, 2005), las condiciones ambientales (Aizen y Raffaele, 1998; Munné-Bosch, 2014), los niveles de hormonas (Munné-Bosch, 2014) y la arquitectura de la planta (Diggle, 1997, 2003; Aizen y Raffaele, 1998). Se ha reportado una relación positiva entre la disponibilidad de recursos y algunos aspectos reproductivos, es decir, a mayor cantidad de recursos, las estructuras reproductivas son de mejor calidad (*i.e.*, número, tamaño y viabilidad polínica) (McKone, 1987; Tak-Cheung y Stephenson, 1993). Consecuentemente, si los recursos son limitados, el éxito reproductivo de la planta puede ser afectado negativamente dentro y entre individuos y promover disyuntivas (*trade off*) entre las estructuras reproductivas (Polowick y Sawhney, 1985; Aizen y Raffaele, 1998; Diggle, 2003; Cao *et al.*, 2011). Dichas disyuntivas, pueden ocurrir entre caracteres de las funciones sexuales, (Campbell, 2000; Koelewijn y Hunscheid 2000; Parra-Tabla y Bullock, 2000; Sarkissian y Harder, 2001; Golonka *et al.*, 2005), entre funciones sexuales y estructuras de atracción (Leishman, 2001; Obeso, 2002; Greenway y Harder, 2007), así como, entre estructuras de la misma función (sexual y atracción) (Fenster y Carr, 1997; Sarkissian y Harder 2001; Yang y Guo, 2004).

La menor inversión de recursos en la función masculina, repercute en la inversión de la función femenina, ocasionando una disyuntiva entre la producción de granos de polen y de óvulos, el tamaño del ovario y la producción de semillas (Charlesworth y

Charlesworth, 1981; Charnov 1982; Rameau y Gouyon, 1991; Mazer y Hultgard, 1993; Fenster y Carr, 1997; Campbell, 2000; Koelewijn y Hunscheid 2000; Golonka *et al.*, 2005). Por ejemplo, Schoen, (1982), reportó un aumento en la producción de óvulos por ovario y una disminución en el número de granos de polen en *Gilia achilleifolia* Benth. (Polemoniaceae). De manera contraria, los individuos de *Primula farinosa* L. (Primulaceae) producen mucho polen por flor, pero pocos óvulos, mientras que los individuos de *P. scotica* Hook. y *Campanula rapunculoides* L. producen muchos óvulos por flor y pocos granos de polen (Mazer y Hultgard, 1993; Vogler *et al.*, 1999). Así mismo, se ha reportado una mayor producción de óvulos por flor, pero una disminución en el número de anteras en *Spergularia marina* L. Besser (Mazer *et al.*, 1999). Por su parte, Polowick y Sawhney, (1985) reportan un aumento en el tamaño de las anteras, pero una disminución en el tamaño del ovario en *Capsicum annuum* L. (Solanaceae). También se han reportado disyuntivas entre la producción de granos de polen por flor y la producción de semillas en *Gladiolus grandiflorus* L. (Iridaceae) y *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae) (Rameau y Gouyon, 1991; Atlan *et al.*, 1992).

Las disyuntivas entre las funciones reproductivas y estructuras de atracción se han observado entre la función masculina (*i.e.* número y tamaño de granos de polen) y la biomasa de las estructuras de atracción en *Collinsia parviflora* Lindl. (Scrophularaceae) (Parachnowitsch y Elle, 2004), *Dianthus caryophyllus* L. (Caryophyllaceae) (Kho y Baer, 1973), *Ipomoea wolcottiana* Rose (Parra-Tabla y Bullock, 2000) y *Muntingia calabura* L. (Muntingiaceae) (Bawa y Webb, 1983). Las flores con corolas grandes producen menor cantidad de granos de polen (Mazer y Hultgard, 1993), así como granos de polen de menor tamaño (Parachnowitsch y Elle, 2004). Del mismo modo, se reportan disyuntivas entre el tamaño de la corola y la función femenina (*i.e.*, producción de óvulos y frutos) en *Primula stricta*, *P. scotica*, *C. parviflora* y *Polemonium viscosum* Nutt. (Polemoniaceae) (Mazer y Hultgard, 1993; Galen, 2000; Parachnowitsch y Elle, 2004). Las flores con corolas más grandes producen pocos óvulos por flor (Mazer y Hultgard, 1993) y pocos frutos (Galen, 2000). También se han reportado disyuntivas entre la longitud del pistilo y el diámetro de la corola en *Solanum carolinense* L. (Solanaceae) (Elle, 1999) y entre la producción de semillas y la masa de las espigas en *Zea mays* L. (Garnier *et al.*, 1993).

Algunos estudios reportan correlaciones negativas en la producción de estructuras reproductivas de la misma función, por ejemplo, las disyuntivas entre el número y tamaño de granos de polen por flor se ha reportado en *Solanum* spp. L. (Solanaceae) (Mione y Anderson, 1992), *Primula farinosa* (Mazer y Hultgard, 1993), *Raphanus sativus* L.

(Brassicaceae) (Stanton y Young, 1994), en 17 especies de Fabaceae (Vonhof y Harder 1995), Scrophulariaceae (Fenster y Carr, 1997), *Brassica rapa* L. (Brassicaceae) (Sarkissian y Harder 2001), *Collinsia parviflora* (Parachnowitsch y Elle, 2004), así como en *Pedicularis* spp. L. (Orobanchaceae) (Yang y Guo, 2004). Estas plantas, tuvieron gran producción de granos de polen, pero de menor tamaño (Mazer y Hultgard, 1993; Sarkissian y Harder, 2001; Parachnowitsch y Elle, 2004; Yang y Guo, 2004) en comparación con plantas con pocos granos de polen, pero de mayor tamaño (Mazer y Hultgard, 1993). Así mismo, las especies con más óvulos producen óvulos más pequeños (Mazer y Hultgard, 1993; Greenway y Harder, 2007) y semillas de menor masa (Mazer y Dawson, 2001). Este conflicto entre el tamaño y número de los granos de polen, así como entre la producción y tamaño de óvulos se ha explicado como consecuencia de la subdivisión de recursos limitados en las plantas (Vonhof y Harder 1995).

En cactáceas existe poca evidencia empírica que demuestre la existencia de un conflicto entre las distintas funciones reproductivas (sexuales y de atracción). Nassar y Ramírez (2004), reportaron en *Melocactus curvispinus* Pfeiff. (Cactaceae) una disyuntiva entre las funciones sexuales, pues la asignación de recursos (en términos de biomasa) es mayor a la función femenina que a la masculina (1.9% y 1.2%, respectivamente). De manera similar, en *Pachycereus pringlei* (S.Watson) Britton & Rose (Cactaceae), Fleming *et al.* (1994), señalan una mayor asignación de recursos a la función femenina (45%) en comparación con la masculina (26%). Particularmente, en el caso de cactáceas columnares distribuidas en el hemisferio norte, la limitación de recursos experimentada por las flores producidas en las ramas y costillas orientadas al norte, también podría afectar la asignación de los recursos entre distintas funciones (*i.e.*, atracción vs. reproducción, función masculina vs. femenina) y dentro de la misma función disminuyendo el éxito de aquellas funciones en las que la planta invierte menor cantidad de recursos (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Heil *et al.*, 2002). Particularmente en *Myrtillocactus geometrizans*, la menor producción de yemas florales, órganos reproductivos, flores y frutos, en las ramas orientadas hacia el norte (Valencia-Mendoza, 2014; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Aguilar-García *et al.*, 2018), son evidencia de la limitación de recursos, ocasionada por la menor interceptación de RFA y ganancia de CO₂ (Ponce-Bautista *et al.*, 2017). Debido a dicha limitación de recursos y al supuesto de no translocación de recursos entre costillas, se espera que, las ramas con orientación norte experimenten disyuntivas de mayor intensidad entre y dentro de las distintas funciones sexuales y de atracción en comparación con las estructuras reproductivas ramas con orientación sur.

2.3. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo

El éxito reproductivo de las plantas está determinado por la producción, calidad y germinación de las semillas, así como por el establecimiento de las plántulas (Mazer *et al.*, 1986; McGinley, 1989; Dalling, 2002). La variación en la producción y tamaños de las semillas se atribuye a varios aspectos ambientales como, la temperatura (Roach y Wulff, 1987; Gutterman, 2000; Gao *et al.*, 2012), la intensidad de la luz (Cresswell y Grime, 1981; Galloway, 2001; Addison, 2003; Sopandie *et al.*, 2003; Fanindi *et al.*, 2010), y la cantidad de RFA interceptada (Cantagallo *et al.*, 1997; Dosio *et al.*, 2000; Purnomo, 2005; Figueroa-Castro y Valverde, 2011). De igual forma, las características fisiológicas y de arquitectura de la planta influyen en la variación del número, tamaño y/o masa de las semillas (Miao *et al.*, 1991; Fenner y Thompson 2005), así como, en la posición del fruto (McGinley, 1989) y los niveles de recursos durante el periodo reproductivo (Roach y Wulff, 1987; Galloway, 2001; Parciak, 2002; Blödner *et al.*, 2007).

La heterogeneidad ambiental, espacial y temporal a pequeña escala que experimentan las poblaciones de plantas durante el periodo reproductivo, son causa de la variación en la producción de polen, producción de óvulos y, por ende, de la variación en la producción, tamaño y/o masa de las semillas (Dosio *et al.*, 2000; Parciak, 2002; Gao *et al.*, 2012). Por ejemplo, Parciak (2002) reportó una mayor producción de semillas de *Prunus virginiana* L. (Rosaceae) en sitios con mayor humedad, en comparación con ambientes secos. Gao *et al.* (2012) reportaron un aumento en la producción y la masa de las semillas en plantas de *Leymus chinensis* Trin. Tzvelev (Poaceae) expuestas a altas temperaturas. Diversos estudios, reportaron un aumento en el número, masa y tamaño de las semillas de especies de Campanulaceae, Fabaceae y Poaceae, expuestas a alta intensidad de la luz, en comparación con plantas expuestas a sombra (Galloway, 2001; Addison, 2003; Sopandie *et al.*, 2003; Fanindi *et al.*, 2010). Asimismo, dichas características de las semillas se vieron afectadas positivamente por el aumento de la interceptación de RFA en *Helianthus annuus* L. (Asteraceae), *Zea mays* y *Pachycereus weberi* (Cantagallo *et al.*, 1997; Dosio *et al.*, 2000; Purnomo, 2005; Figueroa-Castro y Valverde, 2011).

Particularmente, en *P. weberi* y *M. geometrizans*, las diferencias en interceptación de RFA y ganancia de carbono entre ramas con distinta orientación, tienen un efecto positivo sobre los caracteres reproductivos (Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Córdova-Acosta, 2011; Aguilar-García, 2012; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-García *et al.*, 2018). El tamaño de la flor, la producción de anteras, granos de polen, longitud del ovario,

número de óvulos y semillas, así como la masa de las mismas, son mayores en estructuras reproductivas producidas en el lado sur de las ramas sur (Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Córdova-Acosta, 2011; Aguilar-García, 2012; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-García *et al.*, 2018). Además, se ha reportado que los granos de polen de *M. geometrizzans* provenientes de yemas florales producidas en el lado sur de las ramas orientadas al sur son de mejor calidad, ya que son de mayor tamaño, con mayor proporción de viabilidad y de germinación del tubo polínico, así como mayor elongación del tubo polínico en comparación con los granos de polen provenientes de yemas florales producidas en el lado norte de las ramas norte (Aguilar-García *et al.*, 2018).

La influencia paternal (calidad y/o cantidad de los granos de polen) sobre la descendencia ha sido poco estudiada (Aizen y Raffaele, 1998; Longás *et al.*, 2012). El polen producido en una condición ambiental posiblemente fertilizará óvulos de flores producidas en otra condición ambiental (Galloway, 2001). Debido a la variación ambiental experimentada en las ramas de *Myrtillocactus geometrizzans* con distinta orientación, es importante determinar si ambos entornos parentales influyen en las características de la descendencia y tienen un efecto sobre el éxito reproductivo. Por lo tanto, en este estudio, se espera que las flores, granos de polen y óvulos de *Myrtillocactus geometrizzans*, producidos en las costillas sur de las ramas sur, al recibir mayor intercepción de RFA sean de mayor calidad y que los granos de polen sean más exitosos en fecundar los óvulos. Así mismo, que los efectos parentales de las flores orientadas hacia el sur se vea reflejado en mayor éxito reproductivo en comparación con los efectos parentales de flores orientadas al norte.

3. HIPÓTESIS

1. Si las ramas con orientación sur disponen de mayor cantidad de recursos para la reproducción en comparación con las de orientación norte, entonces se espera que en las ramas orientadas al sur:

1. El inicio, la duración y el final de los estadios fenológicos y de los eventos del ciclo floral ocurran de manera más rápida.
2. Los caracteres asociados a las funciones sexuales (masculina y femenina) y de atracción presenten valores más altos.
3. La abundancia, diversidad y riqueza de visitantes florales sea mayor.
4. La relación polen: óvulos (P/O) sea mayor y el sistema reproductivo tienda a ser más xenogámico.

5. El éxito reproductivo (número de semillas por fruto y la proporción de semillas formadas) sea mayor.

2. Las estructuras reproductivas (yemas y flores) en las ramas orientadas hacia el norte en las cactáceas columnares distribuidas en el hemisferio norte reciben una menor intercepción de RFA. Ello puede determinar una limitación de recursos ocasionada por el supuesto de no translocación de fotosintatos, reflejándose en disyuntivas en las distintas funciones sexuales y de atracción, por lo que se espera:

1. Identificar correlaciones negativas (*disyuntiva/trade off*) de mayor intensidad entre los caracteres reproductivos y de atracción en comparación con las yemas y flores del lado sur de las ramas con orientación sur en las que se espera detectar correlaciones positivas.

3. Si las flores del sur de las ramas orientadas hacia el sur, disponen de mayor cantidad de recursos para la reproducción (polen y óvulos) y tienen granos de polen de mejor calidad, se espera:

1. Encontrar mayor éxito reproductivo (número, longitud, masa de las semillas y proporción de semillas formadas por fruto) en flores sur polinizadas con polen del sur, en comparación con flores norte polinizadas con polen de flores producidas en ramas con orientación norte.

2. Encontrar un efecto parental de mayor calidad sobre el número, longitud y masa de las semillas por fruto y la proporción de semillas formadas en comparación con las flores del norte de las ramas orientadas al norte.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar el efecto de la orientación de las flores sobre la biología reproductiva de *Myrtillocactus geometrizans* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Objetivos específicos

En estructuras reproductivas producidas en ramas con orientaciones contrastantes (norte vs. sur) de una población de *Myrtillocactus geometrizans* describir y comparar las siguientes características:

1. El inicio, fin, y duración de los distintos estadios fenológicos, la sincronía floral, así como la producción de estructuras reproductivas por estadio.
2. Los caracteres reproductivos sexuales [masculinos (número y tamaño de anteras, número de granos de polen por antera y por botón floral, diámetro de los granos de polen), femeninos (tamaño del ovario y número de óvulos por flor)] y de atracción (apertura máxima de la flor, número de pétalos y sépalos, tamaño de los pétalos).
3. El inicio, fin y duración de los eventos florales (antesis floral, dehiscencia de las anteras, receptividad estigmática, cierre de las flores, apertura floral máxima y receptividad estigmática máxima).
4. Sistema reproductivo (estimado a través de la relación P/O y tratamientos de polinización), limitación por polen y éxito reproductivo (número de semillas y proporción de semillas formadas por fruto).
5. La comunidad de visitantes florales (riqueza, abundancia, diversidad y frecuencia).
6. La existencia de disyuntivas entre estructuras de las funciones sexuales masculinas y femeninas, entre estructuras reproductivas y de atracción, así como entre órganos reproductivos dentro de la misma función sexual.
7. Efecto de la calidad parental (femenina y masculina) sobre el éxito reproductivo (número, masa, longitud de semillas y proporción de semillas formadas por fruto).

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Especie de estudio

Myrtillocactus geometrizans (Mart.) Console, es un cacto columnar arborescente, candelabriforme (2 - 5 m de altura) con un tallo corto, bien definido y ramificado (Fig. 1). Cada rama tiene entre 5 y 7 costillas (Arias *et al.*, 1997). Las flores son blancas con antesis diurna; 2- 3 cm de longitud y 2.5 – 3.5 cm de ancho. Diversas flores se desarrollan en la misma areola (Arias *et al.*, 1997). Los frutos son bayas de color púrpura oscuro, globoso a elipsoides, de 1 – 2 cm de largo y de 0.8 – 2 cm de ancho (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Las semillas miden 1.5 – 2 mm de largo. La temporada de

floración es de febrero a abril y la fructificación de marzo a septiembre (Arias *et al.*, 1997; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009). Sus principales polinizadores son abejas y sus dispersores son las aves (Arias *et al.*, 1997). *Myrtillocactus geometrizans* es una especie endémica distribuida en regiones áridas y semiáridas del centro al sur de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Guzmán *et al.*, 2003).

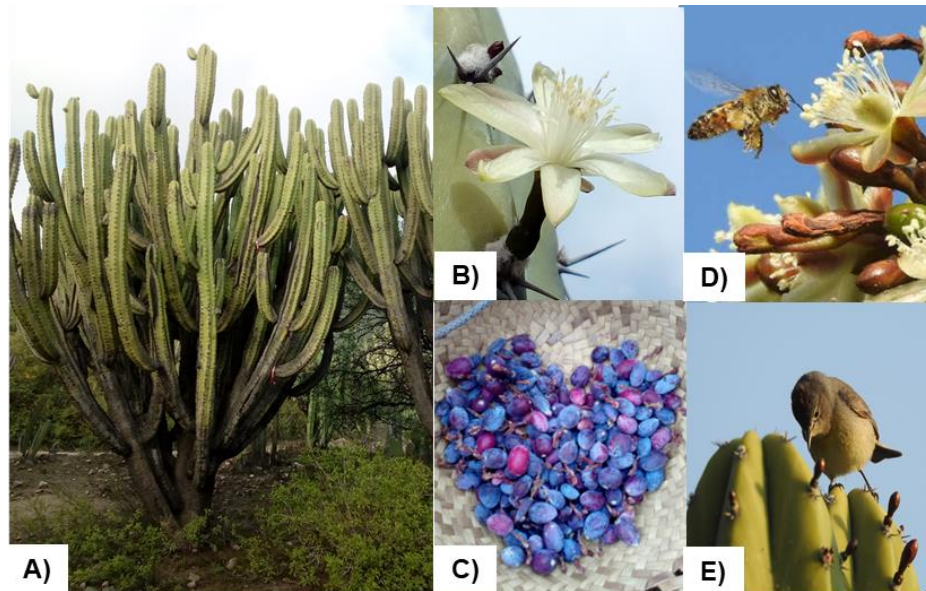


Figura 1. Estructuras vegetativas y reproductivas de *Myrtillocactus geometrizans*. A) Forma de vida; B) Flor; C) Frutos; D) principales polinizadores, y E) dispersores.

5.2. Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el sitio conocido como “Barranca del conejo” en Zapotitlán Salinas, dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán en el Estado de Puebla, México ($18^{\circ}19'09.60''N$, $97^{\circ}27'05.71''W$, 1445 msnm) (Fig. 2). La precipitación y temperatura medias anuales de la localidad son de 380 mm y $21^{\circ}C$, respectivamente. El clima que predomina es semicálido seco con lluvias en verano, que comprende de junio a septiembre (Arias *et al.*, 1997; Rzedowski, 2006). La vegetación es de tipo matorral xerófilo con dominancia de cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Rzedowski, 2006).

Los suelos son someros y pedregosos en la mayor parte del área, con diferentes niveles de alcalinidad y salinidad producto de la influencia de los diferentes substratos geológicos presentes en el sitio. Las principales unidades de suelos reportadas son: litosoles,

cambisoles cálcicos y xerosoles cálcicos, regosoles y fluvisoles calcáreos (Dávila, 1997; García-Martínez, 2002).

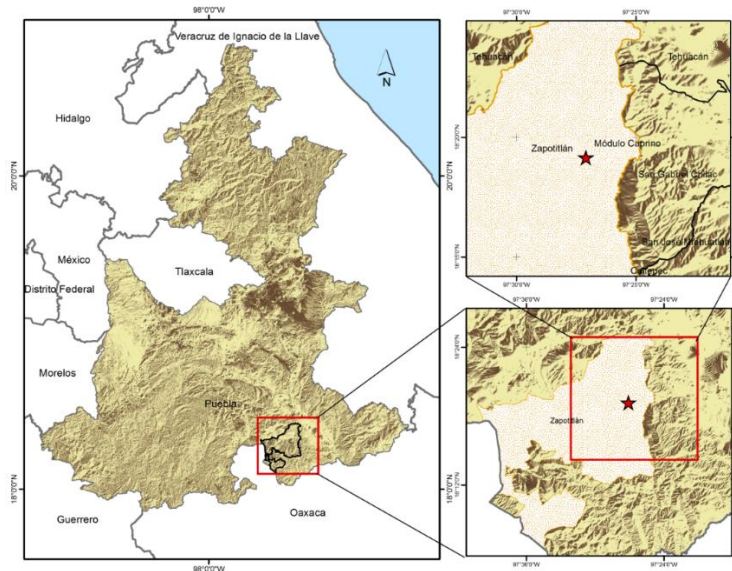


Figura 2. Ubicación del sitio de estudio conocido como “Barranca del conejo” en Zapotitlán Salinas, Puebla.

5.3. Fenología reproductiva en ramas con orientación contrastante

Para evaluar el efecto de la orientación de las ramas sobre la fenología de *M. geometrizzans*, seleccionamos las tres ramas más al sur (acimut 13 - 225°) y más al norte (acimut 315 - 45°) de 20 individuos. Se seleccionaron individuos reproductivos, que no estuvieran sombreados, con ramas en buen estado y con una altura promedio de 4 m. Los individuos de la población estudiada se encuentran distribuidos en un valle con un área de 32,736.89 m². Cada individuo de la población se encuentra ubicado a una distancia mínima de 3 m con su vecino más cercano. El número de estructuras reproductivas fueron cuantificadas periódicamente en las 20 areolas más apicales de cada costilla de las ramas muestreadas. Se consideraron cuatro fenofases al realizar las cuantificaciones: i) botón floral, estructura reproductiva totalmente cerrada (Fig. 3A); ii) flor en anthesis, caracterizada por la apertura y despliegue de los pétalos y sépalos (Fig. 3B); iii) fruto inmaduro, caracterizado por la presencia de un ovario visualmente bien desarrollado en conjunto con la senescencia de la flor (Fig. 3C) y iv) fruto maduro, caracterizado por la presencia de un pericarpio de color rojizo, de consistencia carnosa y turgente (Fig. 3D). La cuantificación de botones florales se realizó cada dos días desde el 28 de diciembre de 2018 hasta el 3

de junio de 2019. La fenología de los frutos (inmaduros y maduros) se siguió semanalmente desde esta fecha hasta el 21 de octubre de 2019.

Para determinar el tiempo preciso de inicio de la temporada reproductiva, se realizaron visitas al sitio cada semana a partir del 23 de noviembre de 2018. Una vez que se notó el desarrollo de los primeros botones y hasta que todas las estructuras reproductivas se encontraron en estadio de fruto inmaduro, el censo de la fenología reproductiva se registró cada tercer día (28 de diciembre de 2018 - 3 de junio de 2019). Posteriormente, los registros de fenología se realizaron semanalmente hasta que todos los frutos fueron dispersados (3 de junio - 21 de octubre de 2019).

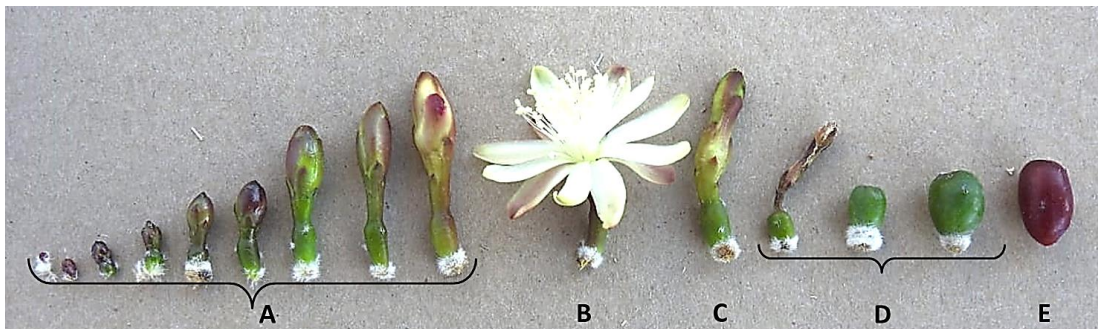


Figura 3. Fenofases reproductivas de *M. geometrizaans*: A) botón floral, B) flor en antesis, C) flor en post-antesis, D) fruto inmaduro y E) fruto maduro.

Con los datos de producción de estructuras reproductivas obtenidos, se construyeron fenogramas por estadio reproductivo de cada orientación para ilustrar los cambios fenológicos en el tiempo. Se aplicaron análisis de varianza (ANOVA) con medidas repetidas de dos vías para determinar la existencia de diferencias en el número promedio de estructuras reproductivas por areola por fecha de cada fenofase entre orientaciones. Con orientación (norte y sur) y tiempo (fecha) como factores fijos. Se cumplieron los supuestos de normalidad, circularidad y esfericidad, además se utilizó un alfa de 0.05.

El índice de sincronía floral (S ; Marquis, 1988) por orientación fue estimada con base en el número de flores en antesis. Dicho índice adquiere valores de entre 0 y 1, donde 1 es indicativo de sincronía floral completa y se calculó de la siguiente manera:

$$S = \sum_{t=0}^n \left[\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t} \right] * p_t$$

donde: x_t = número de flores en anthesis en cada fecha, $\sum_{t=0}^n x_t$ = número total de flores en anthesis de cada individuo con respecto al total de flores durante todo el periodo reproductivo y p_t = es la proporción de individuos con flores en cada fecha. La duración promedio (días) y la producción promedio máxima de estructuras reproductivas de cada fenofase y la sincronía floral, fueron evaluadas entre sectores con pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas, bajo la hipótesis de que la duración, la producción de estructuras de cada fenofase, así como la sincronía floral es mayor en las ramas con orientación sur en comparación con las del sector norte. El número de estructuras reproductivas y la producción máxima por fenofase se transformaron como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 2010).

5.4. Biología reproductiva en flores con orientación contrastante

A nivel de flor se evaluó la variación en producción y tamaño de los caracteres reproductivos y de atracción, eventos del ciclo floral, diversidad de visitantes florales, sistema de cruzamiento y éxito reproductivo en función de la orientación. Se eligieron ramas con orientación contrastante (sur y norte) dentro de cada individuo. Se utilizaron las flores más al sur y norte producidas en las costillas sur de las ramas orientadas hacia el sur y las costillas norte de las ramas orientadas hacia el norte, respectivamente.

5.4.1. Variación en caracteres reproductivos y de atracción

Durante febrero de 2018 y 2019, fueron colectados 30 botones florales con orientación contrastante de 19 individuos por cada sector (30 botones \times 2 sectores \times 19 individuos = 1140 botones florales). Además, en febrero de 2019 se colectó un total de 30 flores en anthesis de cada orientación de 12 individuos (30 botones \times 2 sectores \times 12 individuos = 720 flores). Las estructuras reproductivas colectadas fueron preservadas en una solución de formaldehído – alcohol etílico - ácido acético glacial (FAA) y se transportaron al laboratorio para su procesamiento.

De los botones y flores colectados, se determinaron 26 caracteres, 19 asociados a la función reproductiva y 6 a la función de atracción (Fig. 4). Las estructuras asociadas a la función masculina se determinaron en botones florales (*i.e.* número de anteras por botón floral, número de granos de polen por antera y por botón floral, así como el diámetro de los granos de polen, Fig. 4A) y flores en anthesis (*i.e.* longitud, ancho y área de las anteras y longitud del androceo, Fig. 4B). De manera similar, las estructuras asociadas a la función femenina se determinaron en botones florales (*i.e.* número y diámetro de óvulos, longitud, ancho y área de la cavidad ovárica, Fig. 4A) y flores en anthesis (*i.e.*

longitud, ancho y área del ovario, longitud del gineceo, número de lóbulos del estigma y longitud de lóbulos del estigma, Fig. 4B). Por último, las estructuras de atracción se determinaron en flores en antesis (*i.e.* diámetro máximo de la corola, número de sépalos y pétalos, longitud, ancho y área de los pétalos, Fig. 4B). Para determinar todos los caracteres reproductivos y de atracción, cada botón floral y flor en antesis fue disectado bajo un microscopio estereoscópico marca Nikon modelo SMZ645 (Chiyoda, Japón).

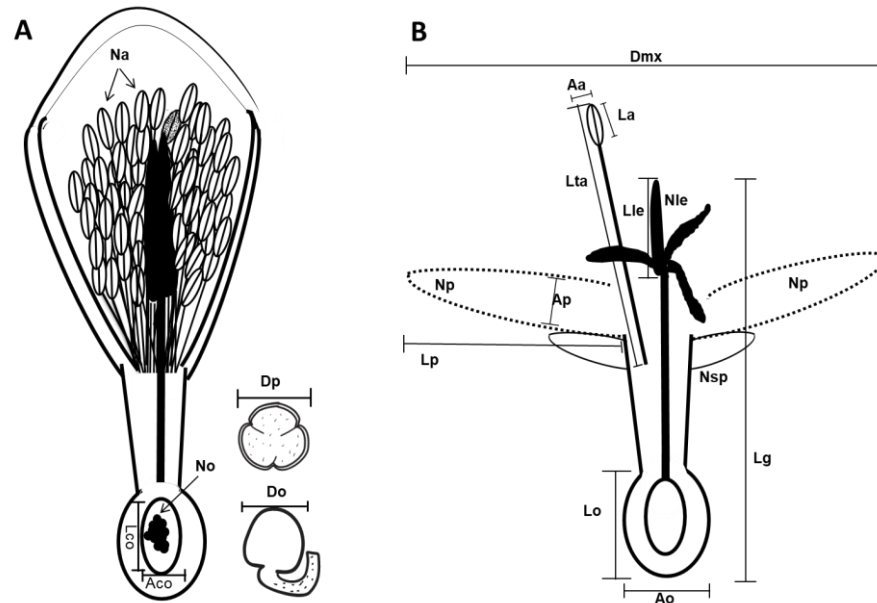


Figura 4. Caracteres reproductivos asociados con las funciones masculina, femenina y de atracción de *M. geometrizzans* en flores con orientación contrastante. A) caracteres medidos en botones florales: número de anteras (Na); número y diámetro (Dp) de los granos de polen; longitud (Lco) y ancho (Aco) de la cavidad ovárica; número de óvulos (No) y diámetro de los óvulos (Do). B) Caracteres medidos en flores en antesis: diámetro máximo de la corola (Dmx); número de pétalos (Np); número de sépalos (Nsp); longitud (Lp) y ancho (Ap) de los pétalos; longitud total del androceo (Lta); longitud (La) y ancho (Aa) de la antera; longitud del gineceo (Lg); número (Nle) y longitud de lóbulos del estigma (Lle); longitud (Lo) y ancho (Ao) del ovario.

Los caracteres asociados con la función masculina se determinaron de la siguiente manera: I) el número de anteras se determinó retirando con unas pinzas de disección cada estambre del botón floral; II) la longitud del androceo se determinó seleccionando dos estambres por botón; III) el tamaño de las anteras (largo, ancho y área) se determinó utilizando dos anteras por botón; IV) el número de granos de polen producidos por antera

se determinó tomando una antera por botón floral que fue colocada en una caja Petri con agua destilada. Cada antera fue triturada con ayuda de una aguja de disección y de esta manera los granos de polen fueron dispersados y contados utilizando un contador manual. El número de granos de polen se determinó en anteras de botones florales para asegurar que las anteras no fueran dehiscentes. V) La producción de granos de polen por botón fue estimada mediante la multiplicación del número de granos de polen por antera por el número de anteras producidas en cada botón floral; VI) para determinar el tamaño de los granos de polen se colocaron 5 anteras por botón en microtubos con 100 μ l de FAA y se sometieron a la técnica de acetólisis (Aguilar-García *et al.*, 2018); posteriormente se midió el diámetro ecuatorial de 25 granos de polen elegidos al azar por botón floral. Esta medición se realizó con ayuda de una reglilla de ocular en un microscopio óptico Nikon Eclipse 50i. El área de las anteras se determinó utilizando la fórmula de la elipse ($A = \pi ab$), siendo a y b los semiejes mayor (largo de antera) y menor (ancho de antera), respectivamente en la elipse.

La estimación de los caracteres asociados con la función femenina se describe a continuación: I) el número de óvulos por botón se estimó retirando el total de óvulos del ovario, cada óvulo fue separado con una aguja de disección en una caja Petri con agua destilada y se contabilizó con un contador manual; II) el tamaño de los óvulos fue estimado a partir de la medición del diámetro ecuatorial de 25 óvulos por ovario elegidos al azar; III) el tamaño del ovario y de la cavidad ovárica se estimó midiendo el largo y ancho y se estimó el área utilizando la fórmula de la elipse ($A = \pi ab$) siendo a y b los semiejes mayor (largo del ovario o de la cavidad ovárica) y menor (ancho del ovario o de la cavidad ovárica) de la elipse), respectivamente; IV) la longitud del gineceo se determinó desde la base del ovario hasta la superficie de los lóbulos estigmáticos; VI) el número de lóbulos del estigma y VII) la longitud del lóbulo del estigma, se midió desde la base de los lóbulos hasta el lóbulo más largo.

Los caracteres de atracción se estimaron de la siguiente manera: I) el diámetro floral máximo se midió con un vernier digital marca Mitutoyo modelo CD67-S15PS (Kanagawa, Japón) como la distancia entre la punta de los pétalos más largos ubicados en lados contrarios de la flor; II) el número de sépalos y pétalos se contó retirando con unas pinzas de disección todas las estructuras de la corola y del cáliz; y IV) el tamaño de cuatro pétalos elegidos al azar (longitud, ancho y área) se determinó mediante la fórmula de la elipse ($A = \pi ab$) siendo a y b los semiejes mayor (largo del pétalo) y menor (ancho del pétalo) de la elipse.

Los datos del número de granos de polen por antera y por botón floral, así como el número de lóbulos del estigma, óvulos, pétalos y sépalos se transformaron como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 2010). Los datos de todos los caracteres reproductivos y de atracción de botones y flores de ramas con orientaciones contrastantes se analizaron con pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas, para probar la hipótesis de que los botones y flores producidos en ramas del sector sur de los individuos tienen valores más altos en los caracteres morfométricos medidos respecto a aquellos producidos en ramas del sector norte. Los análisis estadísticos se realizaron en el programa NCSS versión 12.0.8, con nivel de significancia de 0.05.

5.4.2. Ciclo floral

A mediados de febrero de 2019, se realizaron observaciones en flores individuales para describir los eventos que tienen lugar durante la antesis floral. Las observaciones se realizaron en flores producidas en ramas con orientación contrastante (2 – 3 flores por rama) de 10 individuos diferentes ($n = 12$ flores; 58 y 54 de ramas sur y norte, respectivamente).

Para registrar los eventos del ciclo floral, un día antes de la observación se eligieron y marcaron los botones florales que estuvieran por iniciar la antesis, caracterizados por ser de gran tamaño (3 cm aproximadamente) y en los que se distinguían los elementos del perianto de color blanco.

Los eventos del ciclo floral fueron observados de las 04:30 h a las 14:00 h (o antes, dependiendo de la hora de cierre de las flores). Durante este periodo, las flores fueron observadas por dos periodos de 15 minutos cada hora para un total de observación de 285 min (4:45 h) por flor. En cada periodo de observación de 15 minutos, se registró el inicio, duración y fin de los siguientes eventos florales (Fig. 5): I) antesis floral; comenzó con la apertura de los pétalos y la observación del androceo y gineceo, mientras que el final de la misma se consideró en el momento del cierre completo de los pétalos; II) dehiscencia de las anteras (función masculina) se consideró a partir de la observación y presencia de granos de polen en la línea de dehiscencia, mientras que el final se estableció cuando ya no había presencia de polen; III) receptividad estigmática (función femenina) inició con la apertura y separación de los lóbulos estigmáticos y el final se consideró al momento del cierre de la flor. Así mismo, se determinó como receptividad estigmática máxima, el momento en que los lóbulos estigmáticos estuvieron completamente separados y expuestos. Además, en cada periodo de observación se

midió con un vernier digital marca Mitutoyo modelo CD67-S15PS (Kanagawa, Japón) el diámetro de la corola de cada flor.

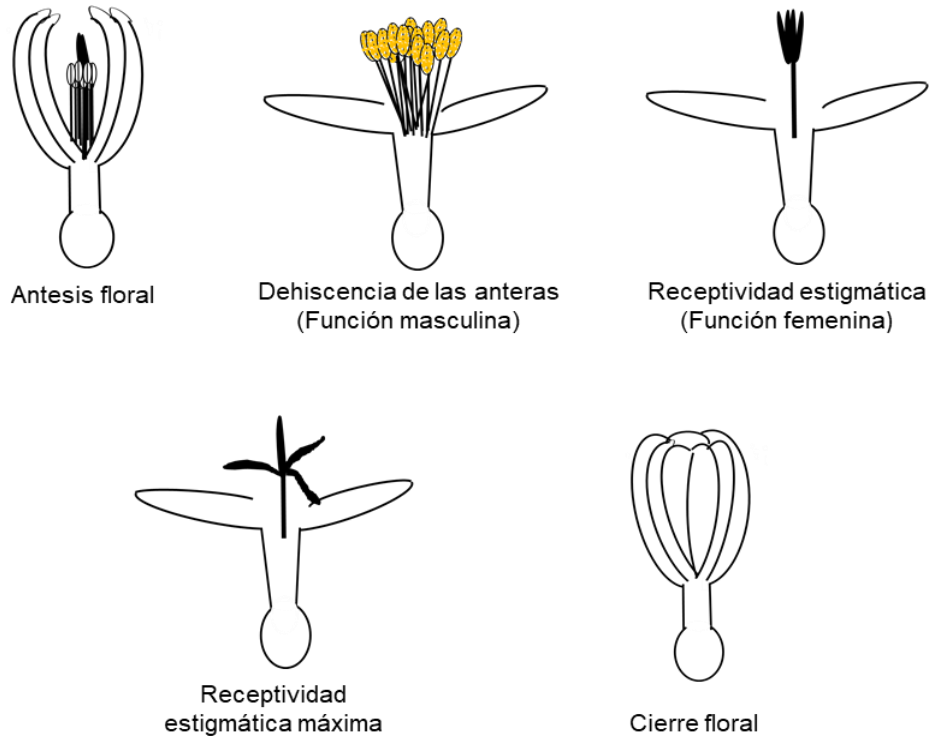


Figura 5. Eventos del ciclo floral que se observaron en flores de *M. geometrizzans*.

El tiempo de inicio y final de la antesis floral, de la función masculina y femenina, así como el tiempo máximo de la receptividad estigmática y el diámetro máximo de la corola fue comparado entre orientaciones mediante pruebas pareadas de Moore para datos circulares (Zar, 2010) en el programa Oriana para Windows v. 4.02 (Kovach, 2013). Por otra parte, la duración promedio (en horas) de la antesis floral y de la función femenina y masculina se compararon entre orientaciones mediante pruebas de $t_{(1)}$ pareadas, bajo la hipótesis de que la duración de las funciones sexuales y la antesis floral son más cortas en las flores con orientación sur en comparación con las del sector norte. El efecto de la orientación floral sobre el diámetro de la corola a lo largo del periodo de se evaluó a través de un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) para medidas repetidas utilizando como variable de respuesta el diámetro de la corola y como factores fijos la orientación y el tiempo. Los datos del diámetro de la corola se transformaron como $\ln(x)$ (Zar, 2010).

5.4.3. Visitantes florales

En febrero de 2019, se observaron y cuantificaron los organismos que visitaron las flores de *M. geometrizans* con orientaciones contrastantes. Todos los insectos visitantes fueron colectados. Las observaciones y colectas se realizaron simultáneamente en flores con orientaciones sur y norte de 20 individuos distintos. Las observaciones y colectas de los visitantes florales fueron realizadas en cinco flores por rama (5 flores × 2 ramas × 2 orientaciones × 20 individuos = 400 flores). Las colectas de los visitantes florales se realizaron en dos periodos de 15 minutos cada hora, de 04:30 a 14:0 h (o cuando la antesis floral finalizara) para un total de 285 min de observación (4:45 h) por flor. Todos los insectos que llegaron a las flores se colectaron con ayuda de redes entomológicas, también se registró la presencia de aves, pero no fueron colectadas. Se utilizaron cámaras de acetato de etilo para sacrificar a abejas, avispas y lepidópteros, los cuales fueron almacenados individualmente en bolsas de papel glassine. Por su parte, los coleópteros, dípteros, arácnidos, neurópteros, tisanópteros y hormigas fueron conservados en alcohol al 70%. Todos los insectos colectados fueron identificados al nivel taxonómico más bajo posible por entomólogos expertos.

Se determinó la riqueza específica, la abundancia, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), y la diversidad de la comunidad de visitantes florales colectados en flores sur y norte. Esos mismos parámetros se estimaron para los grupos más abundantes de visitantes florales (*i.e.* abejas, moscas y escarabajos). Esos parámetros fueron estimados para cada orientación de cada individuo. La riqueza y abundancia promedio de los visitantes florales se analizó mediante pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas bajo el supuesto de que en las flores de ramas con orientación sur hay más riqueza de especies y son más abundantes en comparación con las flores con orientación norte. La diversidad de especies de visitantes florales de cada individuo por orientación se estimó con el índice de Shannon-Wiener (H'), misma que se comparó entre orientaciones con pruebas de $t_{(1)}$ -Hutcheson (Zar, 2010), utilizando el programa PAST v. 2.17 (Hammer *et al.*, 2001). Finalmente, la composición de la comunidad de visitantes florales, así como la comunidad de abejas, moscas y escarabajos colectados en flores con orientación contrastante fueron evaluados con el índice de similitud de Sørensen. El efecto de la orientación sobre el número de abejas, moscas y escarabajos registrado durante el periodo de antesis floral fue analizado con un ANOVA de dos vías para medidas repetidas, considerando la orientación y el tiempo como factores fijos. Los datos de riqueza y abundancia fueron transformados como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 2010).

5.4.4. Sistema reproductivo y autocompatibilidad, limitación por polen y autofecundación mediada por vectores

El sistema reproductivo de flores de *M. geometrizans* con orientaciones contrastantes se determinó mediante la relación polen: óvulos (P/O) y experimentos de polinización. La relación P/O fue estimada con base en los datos de número de granos de polen y de óvulos por estructura reproductiva obtenidos previamente (sección 5.3.2). Con esos datos, el sistema reproductivo se determinó de acuerdo con las categorías propuestas por Cruden (1977; Cuadro 2) y se comparó entre sectores de distinta orientación mediante pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas, bajo la hipótesis de que en el sector sur la relación P/O es mayor en comparación con el sector norte.

Cuadro 2. Clasificación de sistemas reproductivos en plantas inferido a partir del cociente polen/óvulos (P/O; Cruden, 1977).

Sistema reproductivo	P/O X ± E.E.
Cleistogamia	4.7 ± 0.7
Autogamia obligada	27.7 ± 3.1
Autogamia facultativa	168.5 ± 22.1
Xenogamia facultativa	796.6 ± 87.7
Xenogamia	5859.2 ± 936.5

En marzo de 2019, cuatro tratamientos de polinización fueron aplicados en un total de 240 flores (4 botones × 2 ramas × 2 sectores × 15 individuos): I) polinización natural (PN), las flores se mantuvieron disponibles para todos los visitantes florales; II) autopolinización espontánea (AE), los botones florales fueron encapuchados y se dejaron sin manipulación hasta la senescencia de la flor y la maduración del fruto; III) autopolinización manual (geitonogamia, AM), las flores se polinizaron manualmente con polen del mismo individuo, y IV) polinización cruzada (PC), las flores en antesis se polinizaron manualmente con polen de flores con la misma orientación provenientes de 3 - 5 individuos diferentes. Para los tratamientos de autopolinización manual y polinización cruzada, se eligieron los botones florales que estuvieran por abrir, se emascularon antes de la antesis con el fin de evitar que se autopolinizaran y fueron encapuchadas con bolsas de tela (apertura <0.5 mm) hasta la maduración de los frutos. Todas las polinizaciones se realizaron cuando el estigma estaba receptivo. Después de aplicar cada tratamiento y

posterior a la senescencia de la flor en el tratamiento de polinización natural, todas las flores fueron encapuchadas con bolsas de tela y marcadas para distinguir entre tratamientos y se dejaron sin manipulación hasta la maduración del fruto. Los frutos de todos los tratamientos fueron colectados una vez que maduraron y se desprendieron naturalmente de la areola.

El número de semillas por fruto y la proporción de semillas formadas fueron estimados para cada tratamiento. La proporción de semillas formadas se estimó dividiendo el número de semillas producidas por fruto entre el número promedio de óvulos por ovario de flores con orientación contrastante (ver sección 5.3.2). Ambas variables se estimaron como el valor promedio de las dos flores por tratamiento de cada orientación por individuo. Dentro de cada orientación, se compararon ambas variables entre pares de tratamientos para determinar: i) sistema de autocompatibilidad, mediante la comparación de los tratamientos polinización cruzada y autopolinización; ii) limitación por polen, mediante la comparación de los tratamientos polinización natural y polinización cruzada; y iii) polinización mediada por vectores, mediante la comparación de los tratamientos autopolinización manual y autopolinización espontánea. Se realizaron pruebas de $t_{(1)}$ pareadas para evaluar la hipótesis de que las flores orientadas al norte tienen una tendencia hacia la autogamia y la autocompatibilidad y experimentan una limitación de polen más fuerte en comparación con las orientadas hacia el sur. Para estos análisis, el número de semillas por fruto y la proporción de semillas formadas se transformó como $(x + 0,5)^{1/2}$ y $\arcseno \sqrt{x}$, respectivamente (Zar, 2010).

5.4.5. *Éxito reproductivo*

En marzo de 2019 el éxito reproductivo de flores con orientación contrastante fue estimado como número de semillas por fruto y la proporción de semillas formadas. Un total de 60 flores (1 flor \times 2 ramas \times 2 orientaciones \times 15 individuos) se mantuvieron disponibles para todos los visitantes florales. Al final de la antesis floral, todas las flores se encapucharon con bolsas de tela (apertura <0.5 mm) y se dejaron sin manipulación hasta la maduración del fruto. Los frutos maduros fueron colectados y el número de semillas producidas en cada fruto fue cuantificado. La proporción de semillas formadas fue estimada dividiendo el número de semillas de cada fruto por el número de óvulos por ovario cuantificado en flores con orientaciones contrastante (ver sección 5.3.2). Los valores promedio de ambas variables fueron obtenidos utilizando datos de dos flores encapuchadas por orientación de cada individuo. Ambas variables fueron comparadas

entre orientaciones mediante pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas, bajo la hipótesis de que las flores orientadas al sur tienen un mayor éxito reproductivo que las orientadas al norte. Los datos de número de semillas y la proporción de semillas formadas se transformaron como $(x + 0.5)^{1/2}$ y arcoseno \sqrt{x} respectivamente (Zar, 2010). Todos los análisis estadísticos se realizaron empleando el programa NCSS versión 12.0.8. con nivel de significancia de 0.05.

5.5. Disyuntivas entre estructuras reproductivas y de atracción

Durante febrero de 2018 y 2019 se colectó un total de 30 botones florales y 30 flores en anthesis de las ramas del sector sur y norte de 20 individuos [30 botones/flores \times 2 sectores \times 20 individuos = 1200 botones florales/flores (ver sección 5.3.2)]. Para determinar si existen conflictos dentro y entre estructuras reproductivas (funciones sexuales) y de atracción, se utilizaron algunos caracteres masculinos (polen por antera, polen por botón, número de anteras, diámetro del polen y área de la antera), femeninos (número de óvulos, diámetro de los óvulos y área de la cavidad ovárica,) y de atracción (área de los pétalos, apertura floral y longitud floral) de los datos de morfología floral (ver sección 5.3.2). Se realizaron análisis de correlación de Pearson, con el número de cada carácter por botón por individuo de cada sector (norte y sur). Se realizó un total de 33 análisis de correlación; 12 análisis de correlación entre funciones sexuales, 11 entre caracteres de atracción y caracteres de funciones sexuales, y por último, 10 análisis de correlación entre caracteres dentro de la misma función (*i.e.*, femenina, masculina, atracción; Cuadro 3).

Posteriormente, los coeficientes de correlación se transformaron en coeficientes de Z de Fisher para realizar un metaanálisis y determinar el efecto del tamaño (*size effect*) (Borestein *et al.*, 2009). Se determinó la intensidad y dirección del efecto del tamaño sobre los coeficientes de correlación entre los diferentes caracteres de funciones sexuales y de atracción por sector (Cuadro 4). Por último, se realizaron diagramas de efectos (*forest plot*) para representar el tamaño promedio del efecto y su intervalo de confianza (IC) del 95% para cada comparación de caracteres por orientación. Se consideró que existen conflictos entre estructuras de funciones sexuales y de atracción, si la dirección de las correlaciones es negativa y significativa. Los análisis de correlación se realizaron usando el software NCSS 12.0.8., con nivel de significancia de 0.05 (Ncss, 2019).

Cuadro 3. Pares de caracteres florales asociados a las funciones sexuales (masculina y femenina) y estructuras de atracción de *Myrtillocactus geometrizans* utilizados para realizar análisis de correlación de Pearson por botón de cada individuo con distinta orientación.

Comparaciones entre funciones sexuales		
Masculina vs. femenina	Polen por botón	Número de óvulos
	Polen por antera	Número de óvulos
	Polen por botón	Diámetro de óvulos
	Polen por antera	Diámetro de óvulos
	Número de anteras	Número de óvulos
	Número de anteras	Diámetro de óvulos
	Diámetro del polen	Diámetro de óvulos
	Diámetro del polen	Número de óvulos
	Diámetro del polen	Área de la cavidad ovárica
	Área de la antera	Área de la cavidad ovárica
	Área de la antera	Número de óvulos
Área de la antera	Diámetro de óvulos	
Comparaciones entre estructuras de atracción y caracteres reproductivos		
Atracción vs. reproducción	Apertura floral	Número de anteras
	Apertura floral	Número de óvulos por flor
	Apertura floral	Diámetro de óvulos por flor
	Longitud floral	Número de óvulos por flor
	Longitud floral	Diámetro de óvulos por flor
	Longitud floral	Número de anteras
	Longitud floral	Área de la antera
	Área de los pétalos	Área de la antera
	Área de los pétalos	Número de óvulos por flor
	Área de los pétalos	Diámetro de óvulos por flor
	Área de los pétalos	Área de la cavidad ovárica
Comparaciones dentro de cada función sexual y estructuras de atracción		
Masculina	Polen por antera	Número de anteras
	Polen por botón	Número de anteras
	Diámetro del polen	Polen por botón
	Diámetro del polen	Número de anteras
Femenina	Número de óvulos	Área de la cavidad ovárica
	Número de óvulos	Diámetro de óvulos
	Diámetro de óvulos	Área de la cavidad ovárica
	Longitud floral	Área de los pétalos
Atracción	Longitud floral	Apertura floral
	Apertura floral	Área de los pétalos

Cuadro 4. Intensidad y dirección del coeficiente de correlación (Lind *et al.*, 2004).

Coeficiente de correlación r	Intensidad de relación lineal
$r = -1$	Negativa perfecta
$-1 < r < -0.5$	Negativa intensa
$r = -0.5$	Negativa moderada
$-0.5 < r < 0$	Negativa débil
$r = 0$	Sin correlación
$0 < r < 0.5$	Positiva débil
$r = 0.5$	Positiva moderada
$0.5 < r < 1$	Positiva intensa
$r = 1$	Positiva perfecta

5.6. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo

A mediados de febrero del 2020 se realizaron cruza manual recíprocas entre flores en antesis con distinta orientación de 18 individuos de *M. geometrizzans* elegidos al azar. Se eligieron las dos ramas más externas de cada sector y de cada rama se eligieron 3 flores en antesis, para un total de 216 flores (3 flores \times 2 ramas \times 2 sectores \times 18 individuos = 216 flores). Las flores se polinizaron empleando polen de distinta calidad (efecto paterno) (sur = alta, norte = baja). En cada una de las ramas seleccionadas de cada sector se aplicó uno de dos tratamientos: I) polinización con polen de flores del sector sur (108 flores), y II) polinización con polen de flores del sector norte (108 flores). Las flores seleccionadas como receptoras de polen (efecto materno) se eligieron en estadio de botón floral próximo a la antesis, se emascularon un día previo a la antesis floral y posteriormente se encapucharon con bolsas de tela (apertura <0.5 mm) para evitar que fueran visitadas por los insectos.

Para realizar las polinizaciones, se utilizó el polen por lo menos de 3 flores colectadas de individuos elegidos al azar (donadores) ubicados a una distancia mínima de 20 m de los individuos experimentales. Las polinizaciones se realizaron entre las 08:00 y las 11:00 h, de acuerdo con la secuencia de eventos del ciclo floral registrados previamente (ver sección 5.3.3), de tal manera que se garantizó la disponibilidad de granos de polen y la receptividad del estigma. Para polinizar cada flor, las anteras dehiscentes se colocaron directamente sobre el estigma de la flor receptora, hasta cubrir con granos de polen toda la superficie estigmática. Una vez realizadas las polinizaciones,

las flores se encapucharon con bolsas de tela de velo y se marcaron. Todas las flores se dejaron sin manipulación hasta la maduración del fruto. Los frutos colectados fueron guardados en bolsas de papel, para su posterior procesamiento. A partir de los tratamientos de polinización manual aplicados, se estimó la proporción de semillas formadas y el éxito reproductivo mediante tres variables (*i.e.* número, longitud y masa de las semillas). Todos los frutos resultantes de los tratamientos de polinización se disectaron para obtener y cuantificar el total de semillas que contenían. Posteriormente, todas las semillas fueron lavadas dos veces durante 3 min en una solución de agua con hipoclorito de sodio comercial al 2% en una proporción 9:1, seguido de un lavado en agua común durante 2 min, con el fin de retirar todo material de la pulpa y evitar formación de hongos. Finalmente, las semillas fueron secadas a la sombra en papel absorbente y se guardaron en sobres de papel (Hernández-Guerrero, com. pers.) para su manejo posterior. Para determinar la longitud de las semillas, se seleccionaron al azar 25 semillas por fruto que se encontraran en buen estado (*i.e.*, maduras y con testa completa). La longitud de cada semilla se determinó con la reglilla del microscopio estereoscópico marca CELESTRON LABS modelo S10-60 (Torrance California). Posteriormente, se determinó la masa de ese mismo conjunto de 25 semillas utilizando una balanza analítica digital (marca BTIHCEUOT, modelo HZ5003B).

Los datos, número, longitud y masa de las semillas y *seed-set* promedio por tratamiento de cada orientación por individuo se analizaron con pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas. Se realizaron dos comparaciones para evaluar el efecto materno (calidad de los óvulos) en el éxito reproductivo: i) las flores sur polinizadas con polen norte vs. las flores norte polinizadas con polen norte (FS/PN y FN/PN, respectivamente) y ii) las flores sur polinizadas con polen sur vs. las flores norte polinizadas con polen sur (FS/PS y FN/PS, respectivamente). De manera similar, se realizaron dos comparaciones para evaluar el efecto paterno en el éxito reproductivo: i) las flores sur polinizadas con polen sur vs. las flores sur polinizadas con polen norte (FS/PS y FS/PN, respectivamente) y ii) las flores norte polinizadas con polen sur vs. las flores norte polinizadas con polen norte (FN/PS y FN/PN, respectivamente). Todas las comparaciones se realizaron bajo la hipótesis de que el efecto paterno y materno de los frutos de ramas del sector sur tendrá mayor influencia sobre el éxito reproductivo en comparación con el éxito parental de los frutos de ramas del sector norte. Es decir, las flores donadoras y receptoras de polen sur, tendrán mayor éxito reproductivo en comparación con las flores donadoras y receptoras norte.

6. RESULTADOS

6.1. Fenología reproductiva en ramas con orientación contrastante

El periodo reproductivo de la población estudiada de *M. geometrizans* inició el 28 de diciembre de 2018, con un pico el 16 y 18 de febrero de 2019 para las ramas del sector norte y sur respectivamente y finalizó el 21 de octubre de 2019, lo que equivale a un periodo de 297 días reproductivos (Fig. 6).

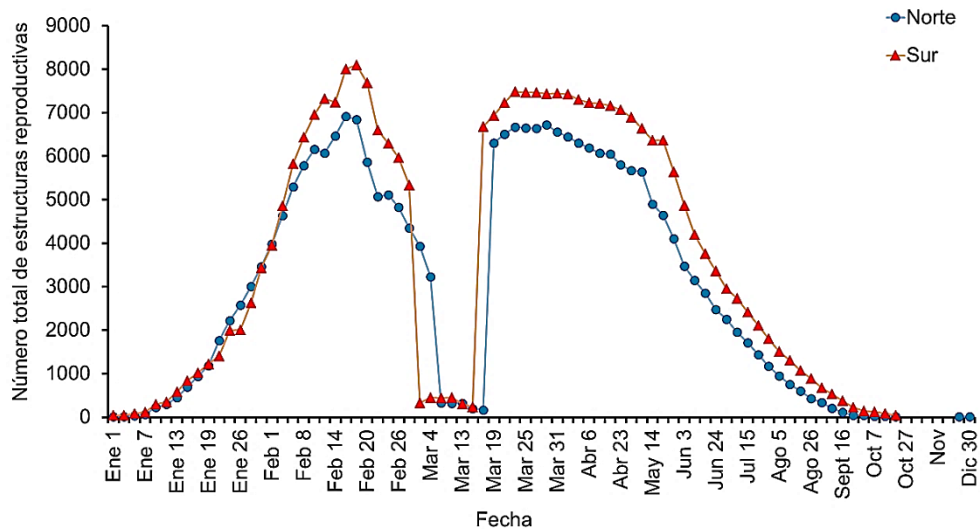


Figura 6. Seguimiento fenológico de la producción acumulada de estructuras reproductivas de *M. geometrizans* con orientaciones contrastantes, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.

La fenofase de botón inició el 28 de diciembre de 2018 y concluyó el 6 de abril, con una duración total de 99 días, tanto en las ramas del sector norte como en las del sector sur (Fig. 7). En cuanto a la duración promedio en días (\pm e.e.), no se encontraron diferencias significativas ($t_{(1), 19} = -1.32$, $P = 0.1012$) en la duración promedio de botones entre ramas con distinta orientación.

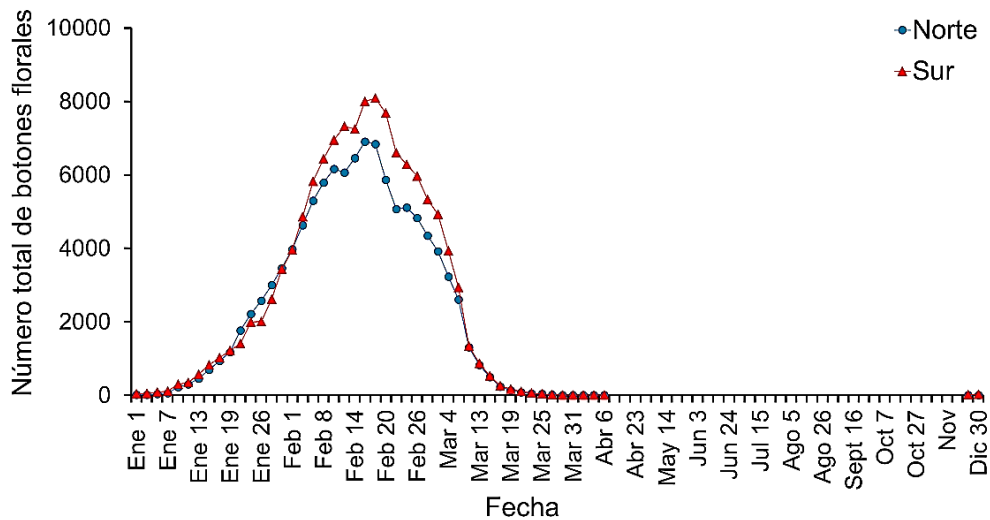


Figura 7. Seguimiento fenológico del número total acumulado de botones de *M. geometrizzans* de sectores con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.

La fenofase de flores en antesis en el sector sur inició el 11 de enero y finalizó el 4 de abril, representando un total de 83 días; mientras que para el sector norte inició el 26 de enero y finalizó el 2 de abril, con una duración total de 66 días (Fig. 8). No se encontraron diferencias significativas ($t_{(1), 19} = 1.50$, $P = 0.0750$) en la duración promedio de la fenofase de flores en antesis entre el sector norte (38.8 ± 2.54) y el sur (42.35 ± 2.34).

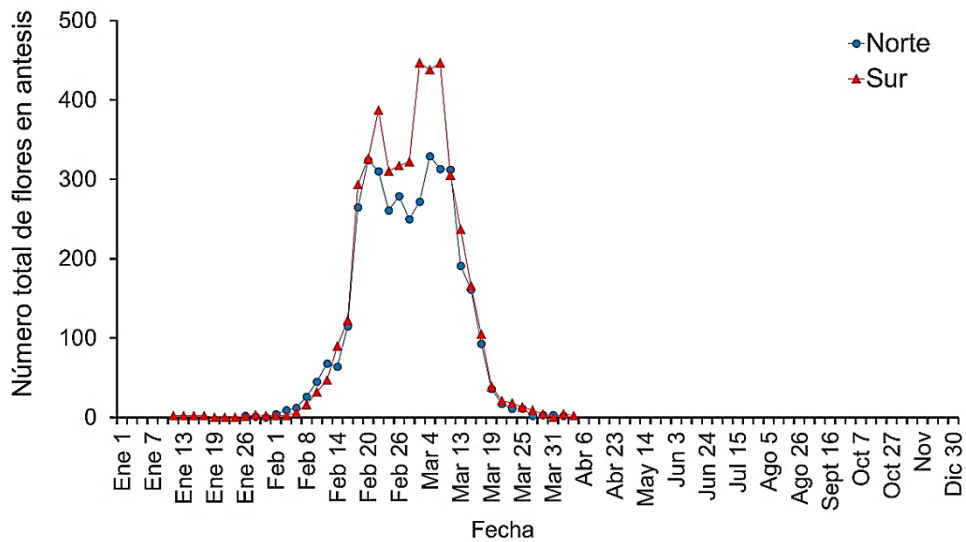
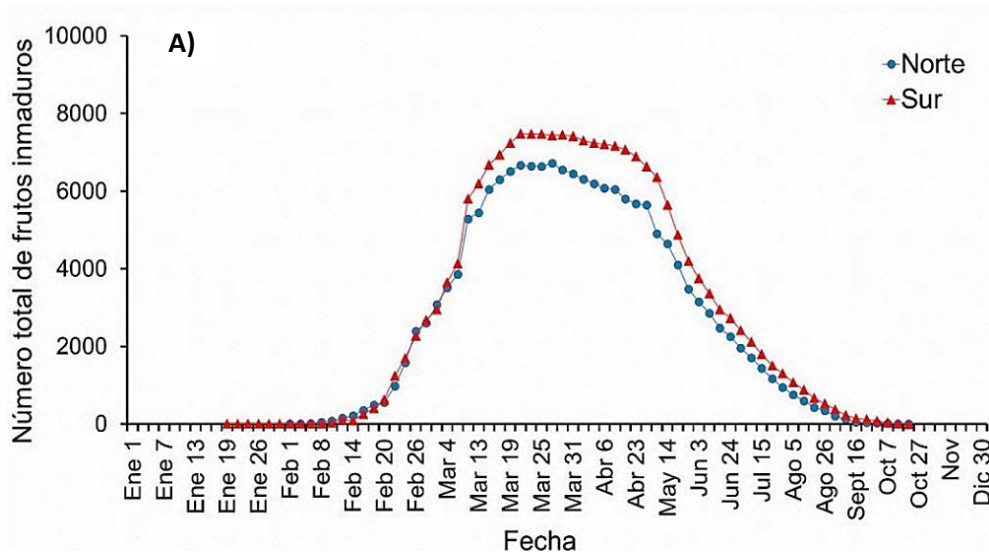


Figura 8. Seguimiento fenológico de la producción total acumulada de flores en antesis de *M. geometrizzans* de sectores con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.

La duración total de los frutos inmaduros en las ramas del sector sur fue de 268 días, inició el 19 de enero y finalizó el 14 de octubre; mientras que para el sector norte la duración total fue de 262 días, inició el 1 de febrero y finalizó el 21 de octubre (Fig. 9A). No se encontraron diferencias significativas ($t_{(1), 19} = 0.87$, $P = 0.1985$) en el tiempo promedio en días de desarrollo de frutos inmaduros entre el sector norte (189.75 ± 8.70) y sur (194.85 ± 7.88).

La fenofase de frutos maduros en el sector sur inició el 6 de febrero y finalizó el 21 de octubre, con 257 días de duración total; mientras que para el sector norte inició el 22 de febrero y finalizó el 14 de octubre, con una duración total de 234 días (Fig. 9B). No se encontraron diferencias significativas en la duración promedio. La duración promedio (en días) de la fenofase de frutos maduros en las ramas orientadas hacia el sur fue significativamente más larga (171.2 ± 7.39 , $t_{(1), 19} = 2.24$, $P = 0.0186$) en comparación con las orientadas hacia el norte (158.2 ± 8.08).



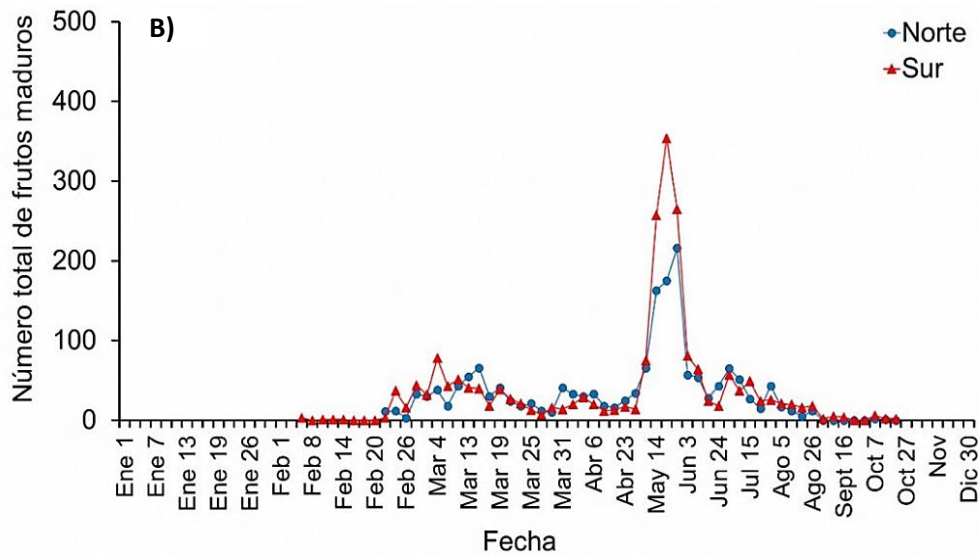


Figura 9. Seguimiento fenológico de la producción total de frutos inmaduros (A) y frutos maduros (B) de *M. geometrizans* producidos en sectores con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.

El análisis de varianza para medidas repetidas mostró un efecto significativo del tiempo y la orientación del sector sobre el número promedio de estructuras reproductivas por costilla por fecha de registro de todas las fenofases (Cuadro 5). Además, se vio un efecto significativo de la interacción de la orientación por el tiempo en la fenofase de fruto maduro. Para todas las fenofases, el número promedio de estructuras reproductivas por areola fue mayor en las ramas del sector sur en comparación con las ramas orientadas hacia el norte (Cuadro 5).

Cuadro 5. Número promedio (e.e.) de estructuras reproductivas por areola de cada fenofase desarrolladas en ramas de *Myrtillocactus geometrizans* con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Resultados de ANOVA de dos vías para medidas repetidas para probar el efecto de la orientación y el tiempo. Los efectos significativos se indican en negritas.

Fenofase reproductiva	Orientación		Efecto		
	Sur	Norte	Orientación	Tiempo	Orientación x tiempo
Botón	6.39 (0.18)	5.62 (0.18)	$F_{1, 1843}=8.70$ $P=0.0062$	$F_{48, 1843}=53.67$ $P< 0.0001$	$F_{48, 1843}=0.66$ $P=0.963$
Flor en anthesis	0.284 (0.01)	0.23 (0.01)	$F_{1, 1577}=7.14$ $P= 0.0076$	$F_{41, 1577}=30.40$ $P< 0.0001$	$F_{41, 1577}=0.96$ $P=0.5478$
Fruto inmaduro	7.360 (0.15)	6.59 (0.15)	$F_{1, 65}=12.42$ $P=0.0004$	$F_{65, 2489}=61.40$ $P< 0.0001$	$F_{65, 2489}=0.23$ $P=0.9999$
Fruto maduro	0.090 (0.005)	0.075 (0.005)	$F_{1, 2223}=4.05$ $P= 0.0444$	$F_{58, 2223}=19.32$ $P< 0.0001$	$F_{58, 2223}=1.58$ $P=0.0036$

El registro máximo de botones en el sector norte fue de 6911 (16 de febrero), mientras que en el sector sur fue de 8,091 (18 de febrero). El pico de flores en anthesis en el sector norte fue el 4 de marzo con 329 flores, mientras que en el sector sur se observaron dos picos, el 2 y el 6 de marzo, con 447 flores cada uno. El registro máximo de frutos inmaduros en el sector norte fue el 27 marzo con 6720 frutos inmaduros, mientras que en el sector sur fue el 21 de marzo con 7483. En cuanto al registro máximo de frutos maduros, en el sector norte fue el 28 de mayo con 216, mientras que en el sector sur fue el 21 de mayo con 354 frutos maduros. Los valores promedio del número máximo de flores en anthesis cuantificada en las ramas del sector sur (47 ± 8.4) fueron significativamente mayor en comparación con las ramas del sector norte (30 ± 8.41) (Cuadro 6). No se encontraron diferencias significativas entre sectores para el resto de las fenofases; sin embargo, sí es posible observar una tendencia de valores más altos en las ramas del sector sur (Cuadro 6).

Cuadro 6. Valores promedio (e.e.) del número máximo de estructuras reproductivas de cada estadio fenológico cuantificado en ramas de *Myrtillocactus geometrizans* con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Resultados de pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas. En todos los casos, grados de libertad = 19. Las diferencias significativas entre orientaciones se indican en negritas.

Fenofase reproductiva	Orientación			
	Sur	Norte	$t_{(1)}$	<i>P</i>
Botón	456.6 (57.39)	391.8 (45.68)	0.94	0.1795
Flor en antesis	47 (8.41)	30 (4.38)	1.84	0.0407
Fruto inmaduro	363.9 (48.16)	341.3 (45.16)	0.36	0.3614
Fruto maduro	20.09 (3.67)	15.25 (2.55)	1.31	0.1029

La duración del periodo de producción de flores en antesis de *M. geometrizans* fue equivalente a una cuarta parte de todo el periodo reproductivo en ambos sectores. Al inicio de la floración (11 de enero), tan solo el 5% de las plantas de la población muestreada tenían flores en el sector sur; por el contrario, en el sector norte la producción de flores se observó hasta el 26 de enero. De la temporada reproductiva de *M. geometrizans*, se registró el periodo de maduración de los frutos durante el 63 y 75% del periodo total en el sector norte y sur, respectivamente. El pico de la fenofase de frutos maduros en el sector norte estuvo representado por la producción de frutos en el 85% de las plantas monitoreadas, mientras que el pico de esa misma fenofase en el sector sur estuvo representado por la producción de frutos maduros en el 100% de las plantas monitoreadas.

Respecto a la sincronía floral, el índice de Marquis (1988) indicó que en las ramas orientadas hacia el sur la fenofase de flores en antesis es significativamente más sincrónica en comparación con las ramas del sector norte ($t_{(1), 19} = 2.67$; $P = 0.0075$), con un índice de 0.92 ± 0.01 en el sector sur y de 0.88 ± 0.013 en el sector norte.

6.2. Biología reproductiva en flores con orientación contrastante

6.2.1. Variación en caracteres reproductivos y de atracción

Se encontró un efecto significativo de la orientación de las flores en 11 de los 19 caracteres reproductivos analizados (Cuadro 7). Entre los caracteres asociados con la función masculina, las flores orientadas al sur produjeron significativamente más anteras (12.17%) y granos de polen (17.21%) por botón floral que las orientadas hacia el norte. Asimismo, los caracteres femeninos como el número de óvulos por botón floral (10.5%), tamaño de óvulos (12.6%), así como longitud, ancho y área del ovario (5.9%, 3.3% y 9.9%, respectivamente) y la cavidad del ovario (22.6%, 8.9% y 33.3%, respectivamente) fueron significativamente mayores en las flores orientadas hacia el sur en comparación con las orientadas al norte (Cuadro 7). En contraste, el número de lóbulos estigmáticos fue significativamente mayor en las flores orientadas al norte que en las orientadas hacia el sur (5.3%; Cuadro 7).

En cuanto a los caracteres de atracción, dos de los seis caracteres analizados fueron significativamente diferentes entre orientaciones (Cuadro 7). El ancho y el área de los pétalos fueron significativamente mayores en las flores orientadas al sur que en las orientadas hacia el norte (8.6% y 10.9%, respectivamente; Cuadro 7). Finalmente, aunque el diámetro máximo de la corola y la longitud del pétalo no fueron significativamente diferentes entre las orientaciones, las flores orientadas al sur tuvieron valores marginalmente mayores para ambas variables (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valor promedio (e.e.) de los caracteres reproductivos de botones florales y flores de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Resultados de las pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas. Diferencias significativas para cada variable entre orientaciones se indica en negritas. $g/$ grados de libertad.

Caracter floral	Orientación floral		$t_{(1)}$ [g.l.]	P
	Sur	Norte		
Estructuras reproductivas: función masculina				
Número de anteras/botón floral	83.43 (2.77)	74.31 (2.93)	5.35 [18]	<0.0001
Longitud de la antera (mm)	1.56 (0.04)	1.54 (0.04)	1.09 [11]	0.1400
Ancho de la antera (mm)	0.87 (0.01)	0.87 (0.02)	0.06 [11]	0.5200
Área de la antera (mm ²)	1.08 (0.04)	1.06 (0.03)	0.54 [11]	0.2900
Longitud del androceo (mm)	12.71 (0.27)	12.68 (0.25)	0.234 [11]	0.4000
Número de granos de polen/antera	615.11 (22.44)	594.98 (18.89)	1.12 [18]	0.1390
Número de granos de polen/botón floral	51408.6 (2769.93)	43860.1 (2047.92)	4.43 [18]	<0.0001
Diámetro de los granos de polen (µm)	55.40 (0.60)	55.26 (0.73)	0.17 [14]	0.4300
Estructuras reproductivas: función femenina				
Número de óvulos/ botón floral	74.09 (3.10)	67.03 (2.83)	3.68 [18]	<0.0001
Diámetro de los óvulos (µm)	338.77 (21.97)	300.85 (4.92)	5.14 [18]	<0.0001
Longitud del ovario (mm)	6.27 (0.192)	5.92 (0.10)	2.65 [11]	0.0110
Ancho del ovario (mm)	3.73 (0.01)	3.61 (0.07)	1.84 [11]	0.0450
Área del ovario (mm ²)	18.38 (0.69)	16.73 (0.50)	3.42 [11]	0.0020
Longitud de la cavidad ovárica (mm)	2.77 (0.09)	2.26 (0.06)	8.21 [18]	<0.0001
Ancho de la cavidad ovárica (mm)	1.34 (0.04)	1.23 (0.04)	3.43 [18]	0.0014
Área de la cavidad ovárica (mm ²)	2.92 (0.14)	2.19 (0.09)	7.25 [18]	<0.0001
Longitud del gineceo (mm)	20.34 (0.49)	19.95 (0.55)	1.30 [11]	0.1090
Número de lóbulos del estigma	4.09 (0.10)	4.32 (0.13)	-2.87 [11]	0.0076
Longitud de los lóbulos del estigma (mm)	5.64 (0.20)	5.76 (0.23)	-0.58 [11]	0.716

Continuación cuadro 7.

Caracter floral	Orientación floral		$t_{(1)}$ [g.l.]	P
	Sur	Norte		
Estructuras de atracción				
Diámetro máximo de la corola (mm)	29.09 (0.72)	28.73 (0.65)	1.53 [11]	0.0770
Número de pétalos/flor	13.16 (0.28)	13.32 (0.29)	-0.94 [11]	0.8170
Número de sépalos/flor	3.27 (0.05)	3.23 (0.05)	1.36 [11]	0.1000
Longitud de los pétalos (mm)	15.35 (0.38)	15.01 (0.42)	1.63 [11]	0.0640
Ancho de los pétalos (mm)	5.92 (0.29)	5.45 (0.13)	1.87 [11]	0.0430
Área de los pétalos (mm ²)	71.73 (4.44)	64.68 ± 2.90	2.51 [11]	0.0140

6.2.2. Ciclo floral

Las flores de *M. geometrizzans* tuvieron antesis diurna y su ciclo floral se completó en un promedio de $7.41 \pm 0:07$ y $7:87 \pm 0:07$ h para flores sur y norte, respectivamente. la orientación floral tuvo un efecto significativo en el tiempo de inicio y fin de la función masculina y el fin de la antesis floral (también corresponde al fin de la función femenina) (Cuadro 8). Las flores del sector sur cerraron significativamente más temprano que las flores del sector norte, así mismo, la liberación de los granos de polen (*i.e.* inicio de la función masculina) inició y finalizó significativamente más temprano que en las del sector norte. La hora promedio en que inició y finalizó la dehiscencia de las anteras en flores del sector sur fue a las $05:28 \pm 00:19$ h y $08:44 \pm 00:08$ h, respectivamente; mientras que en las flores del sector norte fue a las $05:50 \pm 00:15$ h y $09:07 \pm 00:13$, respectivamente (Cuadro 8). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el inicio de la antesis floral y de la función femenina, así como en la hora del día de la apertura máxima de la corola y la receptividad estigmática máxima (Cuadro 8).

Cuadro 8. Valores promedio (e.e.) de la hora del día en que ocurren los diferentes eventos del ciclo floral registrados en flores de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Resultados de las pruebas pareadas de Moore para datos circulares (R'). En todos los casos, $n = 10$. Diferencias significativas entre orientaciones se indican en negritas.

Evento del ciclo floral	Orientación		R'	P
	Sur	Norte		
Inicio antesis floral	4:41 a.m. (8 min)	4:38 a.m. (6 min)	0.84	0.1000
Inicio función masculina	5:28 a.m. (19 min)	5:50 a.m. (15 min)	1.07 5	<0.05
Inicio función femenina	7:11 a.m. (25 min)	7:02 a.m. (19 min)	0.29	0.5000
Fin antesis floral (fin de función femenina)	12:05 p.m. (11 min)	12:29 (12 min)	1.37	0.0010
Fin función masculina	8:44 a.m. (8 min)	9:07 a.m. (13 min)	1.00	<0.05
Apertura máxima de la corola	8:18 a.m. (15 min)	8:45 a.m. (17 min)	0.95	0.1000
Receptividad estigmática máxima	9:27 a.m. (32 min)	9:32 a.m. (30 min)	0.11	0.5000

La duración promedio de la antesis floral ($t_{(1),9} = -4.85$, $P < 0.0001$) y de la función femenina ($t_{(1),9} = -2.21$, $P = 0.0150$) fue significativamente mayor en las flores del norte (7.87 ± 0.07 h, and 5.42 ± 0.12 h respectivamente) en comparación con las flores del sur. La duración promedio de la función masculina no fue significativamente diferente entre flores con orientación contrastante (sur: 3.22 ± 0.12 h; norte: 3.217 ± 0.09 h). Finalmente, se encontró un efecto significativo de la orientación ($F_{1, 315} = 5.43$, $P = 0.0203$) y del tiempo ($F_{17, 315} = 83.3$, $P < 0.0001$), pero no de la interacción orientación \times tiempo ($F_{17, 315} = 1.15$, $P = 0.3023$; Fig.10) en la variación del diámetro de la corola durante el periodo de antesis. Las flores del norte tuvieron un diámetro de la corola 6.5% más grande que las flores orientadas hacia el sur (22.40 ± 0.41 mm; 21.04 ± 0.41 mm, respectivamente; Fig.10).

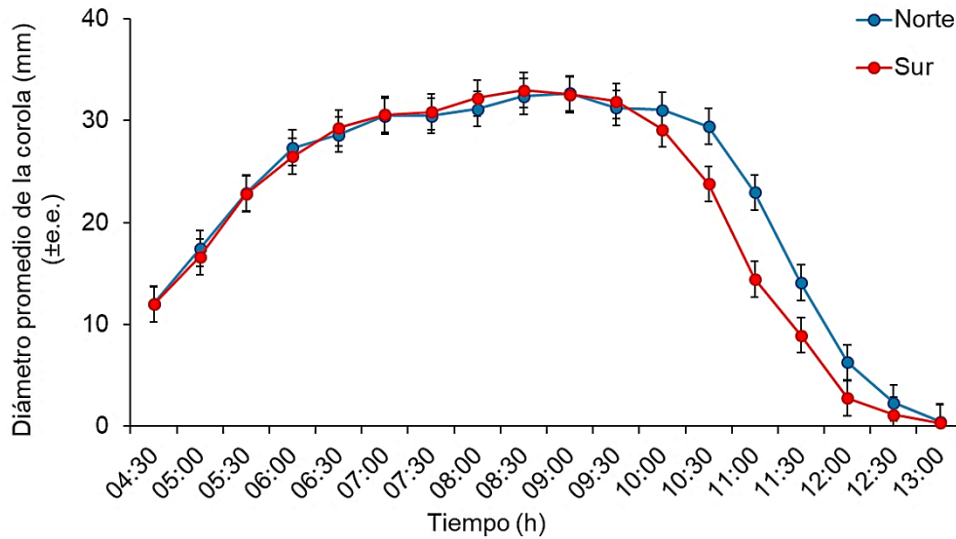


Figura 10. Variación en el diámetro de la corola durante todo el periodo de antesis de *M. geometrizzans* en flores con distinta orientación, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla.

6.2.3. Visitantes florales

Durante el periodo de observación de visitantes florales de *M. geometrizzans*, se colectó un total de 30 morfoespecies, pertenecientes a 7 órdenes de artrópodos: Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Thysanoptera, Neuroptera y Araneae, además de haber observado aves del Orden Apodiformes. De estas morfoespecies, 25 se observaron en las flores del sector norte; mientras que en las flores del sector sur se observaron 23 morfoespecies de los mismos órdenes excepto Thysanoptera (Cuadro 9).

La abundancia total de visitantes florales colectados sobre las flores de *M. geometrizzans* fue de 969 individuos. De estos, 488 fueron registrados en el sector sur, y los restantes 481 en el sector norte (Cuadro 9). Los órdenes de visitantes más abundantes en las flores del sector norte fueron Hymenoptera con 392 individuos (81.5%), Coleoptera con 42 individuos (8.73%), Diptera con 27 individuos (5.61%) y Apodiformes con 10 individuos (2%). Por su parte, los órdenes Araneae, Lepidoptera, Neuroptera y Thysanoptera fueron los menos abundantes con 4 (0.8%), 3 (0.6%), 1 (0.2%) y 2 (0.42%) individuos, respectivamente (Cuadro 9). En el sector sur, los órdenes más abundantes fueron Hymenoptera con 352 individuos (72.1%), Coleoptera con 87 individuos (17.83%), Diptera con 26 (5.33 %) y Lepidoptera con 12 (2.4%), mientras que Araneae, Neuroptera y Apodiformes fueron poco abundantes (1.2, 1 y 0.8%, respectivamente; Cuadro 9).

Las flores orientadas hacia el sur tuvieron una riqueza y abundancia promedio de especies de visitantes florales de 2.13 ± 0.07 y 4.73 ± 0.35 , respectivamente; mientras que las flores del norte tuvieron una riqueza promedio de especies de 2.04 ± 0.10 y una abundancia promedio de visitantes florales de 4.60 ± 0.42 . No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la riqueza ($t_{(1),19} = 0.74$, $P = 0.2341$) y abundancia ($t_{(1),19} = 0.31$; $P = 0.3799$) promedio de especies entre orientaciones contrastantes. De manera similar, el índice de diversidad de Shannon-Wiener de la comunidad de visitantes florales no difirió significativamente entre orientaciones ($t_{(1),961.67} = 0.142$; $P = 0.2341$). Se obtuvo un índice de diversidad de 1.31 y 1.3 para las flores del sector sur y norte, respectivamente. La comunidad de visitantes florales de *M. geometrizers* con orientaciones contrastantes tiene una similitud del 75%. De las 30 morfoespecies, 18 fueron registradas en ambas orientaciones; mientras que 5 y 7 morfoespecies se encontraron únicamente en las flores orientadas hacia el sur y norte, respectivamente (Cuadro 9).

Las abejas (Apidae, Halictidae y Andrenidae), escarabajos y moscas fueron los tres grupos de visitantes florales con la abundancia relativa más alta en ambas orientaciones (sur: 72.1, 17.83 y 5.33%, norte: 81.5, 8.73 y 5.61%, respectivamente). Un total de cuatro morfoespecies de abejas fueron colectadas en las flores de ambas orientaciones. La abundancia total de las abejas en las flores del sur y norte fue de 330 y 348, respectivamente. La riqueza promedio de especies de abejas fue similar en las flores con orientaciones contrastantes (1.2 ± 0.091 ; $t_{(1),19} = 0.001$, $P = 0.5000$). Asimismo, la orientación de las flores no tuvo un efecto significativo en la abundancia promedio de abejas (sur: 16.4 ± 4.15 ; norte: 17.4 ± 3.81 ; $t_{(1),19} = -0.17$, $P = 0.4334$) y el índice de diversidad de Shannon (sur: 0.13; norte: 0.11; $t_{(1),675.1} = 0.43$, $P = 0.3336$). El índice de similitud para la comunidad de abejas fue del 100%. Se colectó un total de tres y cuatro morfoespecies de dípteros en flores orientadas al sur y al norte, respectivamente. La abundancia total de moscas en flores orientadas hacia el sur y el norte fue de 26 y 27, respectivamente. La riqueza promedio de especies (sur: 0.8 ± 0.22 , norte: 0.75 ± 0.2 ; $t_{(1),19} = 0.08$, $P = 0.4685$) y abundancia promedio (sur: 1.3 ± 0.46 , norte: 1.35 ± 0.49 ; $t_{(1),19} = -0.19$, $P = 0.4256$) de las moscas no fueron significativamente diferentes entre orientaciones. Asimismo, el índice de diversidad de Shannon-Wiener de las comunidades de moscas en las flores orientadas al sur (0.654) y al norte (0.893) no fue significativamente diferente ($t_{(1),52.28} = -1.09$, $P = 0.1403$). Las comunidades de dípteros que visitaron flores con orientaciones contrastantes tuvieron una similitud del 85.7%.

Cuadro 9. Abundancia de distintos grupos de visitantes florales observados sobre las flores de *M. geometrizzans* con orientación contrastante, en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Sp (descriptor), n.d. = no determinado.

Orden: Familia		Especies	Orientación floral	
			Sur	Norte
		Apodiformes		
Trochilidae	Morfoespecie 1		4	10
		Araneae		
Linyphiidae	Morfoespecie 1		1	1
	Morfoespecie 2		2	0
	Morfoespecie 3		0	2
Oxyopidae	Morfoespecie 1		2	1
Thomisidae	Morfoespecie 1		1	0
		Coleoptera		
Melyridae	Morfoespecie 1		83	41
	Morfoespecie 2		4	0
	Morfoespecie 3		0	1
		Diptera		
Syrphidae	<i>Eristalis tenax</i> (Vergara-Briceño)		19	18
n.d.	Morfoespecie 2		6	5
	Morfoespecie 3		1	3
	Morfoespecie 4		0	1
		Hymenoptera		
Andrenidae	<i>Perdita</i> sp. 1 (Vergara-Briceño)		1	3
Apidae	<i>Apis mellifera</i> (Vergara-Briceño)		321	341
Chrysididae	Morfoespecie 1		1	0
Formicidae	<i>Crematogaster obscura</i> (Castaño Meneses)		6	16
	<i>Camponotus</i> sp. (Castaño Meneses)		3	7
	<i>Pseudomyrmex major</i> (Castaño Meneses)		0	3
	<i>Camponotus atriceps</i> (Castaño Meneses)		2	4
Halictidae	<i>Augochlora</i> sp. 1 (Vergara-Briceño)		1	2
	<i>Augochlora</i> sp. 2 (Vergara-Briceño)		7	2
Vespidae	Morfoespecie 1		5	13
	Morfoespecie 2		5	0
n.d.	Morfoespecie 1		0	1
		Lepidoptera		
Hesperiidae	<i>Atrytonopsis edwardsi</i> (A. Ibarra)		11	1
Lycaenidae	<i>Leptotes cassius</i> (A. Ibarra)		1	2
		Neuroptera		
Coniopterygidae	<i>Semidalis arnaudi</i> (Márquez-López y Cancino-López)		1	1
		Thysanoptera		
Thripidae	Morfoespecie 1		0	1
	Morfoespecie 2		0	1
Total			488	481

Las comunidades de escarabajos en flores con orientación contrastante estuvieron compuestas por un total de dos morfoespecies en cada orientación, y una abundancia total de 87 y 42 escarabajos en flores orientadas al sur y al norte, respectivamente. Tanto la riqueza promedio ($t_{(1), 19} = 2.29$, $P = 0.0168$) como la abundancia promedio ($t_{(1), 19} = 2.62$, $P = 0.0084$) de escarabajos fueron significativamente mayores en las flores orientadas hacia el sur (0.8 ± 0.12 morfoespecies; 4.35 ± 1.34 individuos) que en las orientadas al norte (0.5 ± 0.11 morfoespecies; 2.1 ± 0.77 individuos). En contraste, no se encontraron diferencias significativas en el índice de diversidad de Shannon-Wiener entre flores con orientación contrastante (sur: 0.18, norte: 0.1; $t_{(1), 91.19} = 0.71$, $P = 0.2397$). El índice de similitud de las comunidades de escarabajos que visitan flores con orientación contrastante fue del 50%.

La actividad de forrajeo de los grupos de visitantes florales más abundantes fue similar en flores con orientación contrastante. La actividad de forrajeo de las abejas inició a las 07:00 h, con un pico de actividad a las 09:30 h y finalizó a las 12:30 y 14:30 h en las flores orientadas al sur y al norte, respectivamente (Fig. 11). Las actividades de forrajeo de los dípteros comenzaron antes que las de las abejas; estos insectos se registraron de 06:30 a 12:30 y de 06:00 a 14:30 h en flores orientadas al sur y norte, respectivamente (Fig. 11). Finalmente, la actividad de forrajeo de los escarabajos en flores con orientación sur y norte fue de 09:00 a 12:30 y de 09:30 a 15:00 h, respectivamente (Fig. 11). Se encontró un efecto significativo del tiempo, pero no de la orientación ni de la interacción tiempo \times orientación sobre la abundancia de abejas (tiempo: $F_{21, 817} = 12.55$, $P < 0.0001$, orientación: $F_{1, 817} = 0.01$, $P = 0.9298$, tiempo \times orientación: $F_{21, 817} = 0.54$, $P = 0.9534$) y moscas (tiempo: $F_{21, 817} = 2.72$, $P < 0.0001$, orientación: $F_{1, 817} = 0.73$, $P = 0.3943$, tiempo \times orientación: $F_{21, 817} = 0.66$, $P = 0.8701$). En contraste, la abundancia de escarabajos se vio afectada significativamente por el tiempo ($F_{21, 817} = 7.71$, $P < 0.0001$), la orientación ($F_{1, 817} = 5.99$, $P = 0.0146$) y la interacción tiempo \times orientación ($F_{21, 817} = 1.67$, $P = 0.0297$). La abundancia de los escarabajos fue significativamente mayor en las flores orientadas al sur (87 individuos) en comparación con las orientadas al norte (42 individuos). Además, en las flores orientadas hacia el sur, las actividades de forrajeo de los escarabajos comenzaron y terminaron antes que en las flores orientadas al norte (Fig.11).

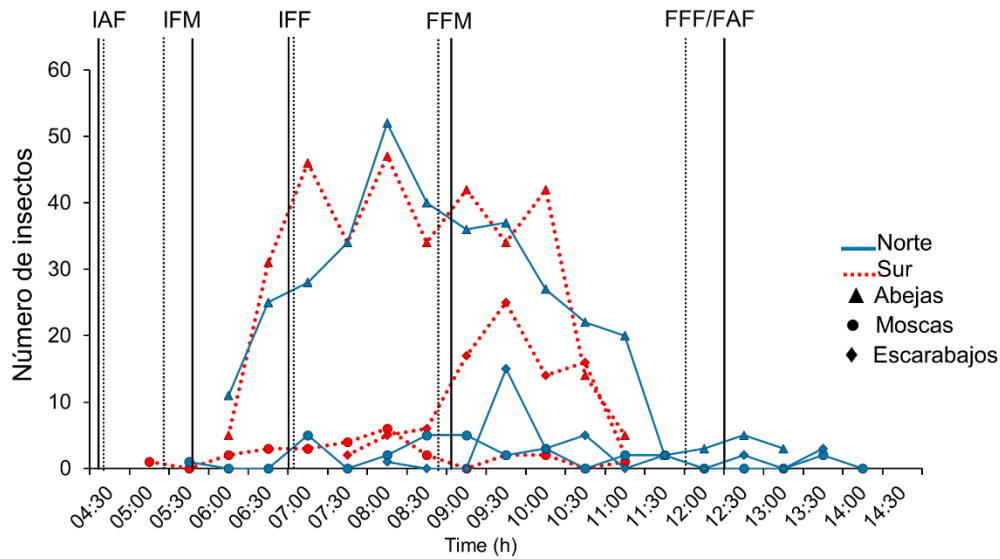


Figura 11. Abundancia de abejas, moscas y escarabajos observada durante todo el periodo de antesis floral de *M. geometrizans* en el sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Las líneas verticales indican la hora del día en el que se registraron los diferentes eventos del ciclo floral: IAF= inicio de la antesis floral, IFM = inicio de la función masculina, IFF = inicio de la función femenina, FFM = fin de la función masculina, FFF = fin de la función femenina, FAF = fin de la antesis floral.

6.2.4. Sistema reproductivo y autocompatibilidad, limitación por polen y autofecundación mediada por vectores

La orientación de las flores no tuvo un efecto significativo en la relación P: O ($t_{(1), 19} = 1.2$, $P = 0.1224$). Las flores orientadas al sur y al norte tuvieron una relación P: O de 723.65 ± 41.74 y 689.26 ± 40.01 , respectivamente. De acuerdo con la clasificación de Cruden (1977), el sistema reproductivo de la especie se encuentra entre el autogámico facultativo y el xenogámico facultativo. La proporción de semillas formadas y el número de semillas por fruto fueron muy variables entre los tratamientos de polinización (Cuadro 10). Las flores de ambas orientaciones tuvieron la mayor producción de semillas por fruto y proporción de semillas formadas bajo los tratamientos de polinización natural (PN) y polinización cruzada (PC) (Cuadro 10). La producción de semillas y *seed-set* fueron significativamente diferentes en ambas orientaciones al comparar la polinización cruzada y los tratamientos de autopolinización manual (Cuadro 10), lo que indica que las flores de

ambas orientaciones tienen un sistema reproductivo mixto, aunque las flores orientadas al norte tienen una tendencia más fuerte hacia la xenogamia. Además, esta comparación indica que, aunque podría ocurrir la autopolinización, se prefiere fuertemente la polinización cruzada (Cuadro 10). Se obtuvo una mayor producción de semillas y proporción de semillas formadas en el tratamiento de polinización natural en comparación con el de polinización cruzada, lo que indica que las flores de ambas orientaciones no experimentan limitación de polen (Cuadro 10). Por último, la autofecundación no parece estar mediada por vectores ya que no se encontraron diferencias significativas en la producción de semillas y la proporción de semillas formadas entre los tratamientos de autopolinización espontánea y manual para ambas orientaciones (Cuadro 10).

6.2.5. Éxito reproductivo

El número promedio de semillas y la proporción de semillas formadas (\pm e.e.) para los individuos de *M. geometrizzans* fue de 28.8 ± 4.063 y 0.413 ± 0.059 , respectivamente. En las flores orientadas al sur y al norte, la producción promedio de semillas por fruto fue de 29.03 ± 4.5 y 28.6 ± 6.95 , respectivamente. Las flores orientadas hacia el sur tuvieron un promedio de la proporción de semillas formadas de 0.39 ± 0.06 , mientras que en las orientadas al norte fue de 0.43 ± 0.1 . Ni el número de semillas por fruto ($t_{(1), 14} = 0.771$, $P = 0.2267$), ni la proporción de semillas formadas ($t_{(1), 14} = -0.03$, $P = 0.4882$) fueron significativamente diferentes entre orientaciones.

Cuadro 10. Número promedio [e.e.] de semillas por fruto y proporción de semillas formadas (*seed-set*) [e.e.] estimados a partir de flores de *M. geometrizans* del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla, sobre las que se aplicaron diferentes tratamientos de polinización. Se muestran los resultados de las pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas entre tratamientos de polinización para determinar el sistema de apareamiento, la limitación del polen y el sistema de autocompatibilidad en flores con orientación contrastante. PC = polinización cruzada, AE = autopolinización espontánea, PN = polinización natural, AM = autopolinización manual. En todos los casos, grados de libertad = 14. Las diferencias significativas entre los tratamientos de polinización se indican en negritas.

Aspecto reproductivo (comparaciones entre tratamientos)	Número de semillas por fruto		<i>Seed-set</i>	
	Tratamiento (\bar{X} [e.e.])	$t_{(1)}$ (<i>P</i>)	Tratamiento (\bar{X} [e.e.])	$t_{(1)}$ (<i>P</i>)
Flores orientadas al sur				
Sistema reproductivo y autocompatibilidad (PC vs. AM)	PC (19.37 [4.45])	4.764 (0.0002)	PC (0.25 [0.059])	4.328 (0.0003)
	AM (1.53 [1.4])		AM (0.019 [0.018])	
Limitación por polen (PN vs. PC)	PN (29.03 [4.48])	1.797 (0.0469)	PN (0.39 [0.06])	10.738
	PC (19.37 [(4.45)])		PC (0.25 [0.06])	(< 0.0001)
Autopolinización mediada por vectores (AE vs. AM)	AE (2.3 [8.9])	0.066 (0.5262)	AE (0.03 [0.03])	0.2671 (0.6033)
	AM (1.53 [1.4])		AM (0.019 [0.018])	
Flores orientadas al norte				
Sistema reproductivo y autocompatibilidad (PC vs. AM)	PC (22.47 [7.94])	2.933 (0.0054)	PC (0.29 [0.08])	2.390 (0.0157)
	AM (4.03 [3.53])		AM (0.06 [0.05])	
Limitación por polen (PN vs. PC)	PN (28.57 [6.95])	0.919 (0.1868)	PN (0.43 [0.12])	1.303 (0.1067)
	PC (22.47 [7.94])		PC (0.29 [0.08])	
Autopolinización mediada por vectores (AE vs. AM)	AE (0.06 [0.06])	-1.23 (0.1188)	AE (0.0008 [0.0008])	-1.16 (0.1327)
	AM (4.03 [3.53])		AM (0.06 [0.05])	

6.3. Disyuntivas entre estructuras reproductivas y de atracción

De manera general, el meta-análisis de las correlaciones entre caracteres de distinta función sexual indicó que el tamaño del efecto medio en 10 de 12 comparaciones realizadas fue similar entre orientaciones (Fig. 12). El 90 y 80% de las correlaciones fueron positivas en el sector sur y norte respectivamente. Mientras que, el 10 y 20% fueron correlaciones negativas en el sector sur y norte respectivamente. Así mismo, se detectó que, en flores de ambas orientaciones el 30% de correlaciones fueron muy débiles. El meta-análisis mostró diferencias en el tamaño del efecto medio en el número de anteras vs. diámetro de los óvulos y el diámetro del polen vs. diámetro de óvulos, entre orientaciones contrastantes. Mientras el tamaño del efecto medio del número de anteras vs. diámetro de los óvulos es positivo y significativo en las flores del sector norte, en el sector sur la correlación es nula. Por su parte, el tamaño del efecto del diámetro del polen vs. diámetro de óvulos es positivo y significativo en flores de ambas orientaciones, pero con intensidad moderada y débil en las flores del sector sur y norte, respectivamente (Fig. 12). No se encontró un efecto medio negativo y significativo entre caracteres de las funciones sexuales en flores de ambas orientaciones.

En cuanto a las comparaciones de caracteres de atracción y caracteres de reproducción (masculinos y femeninos), el metaanálisis indicó que 10 de las 11 correlaciones de caracteres son similares entre orientaciones (Fig. 13). En el sector sur, el 28% son comparaciones positivas y significativas (apertura floral vs. número de óvulos por flor; longitud floral vs. número de óvulos por flor y área de los pétalos vs. número de óvulos por flor) y el 9% son comparaciones negativas y significativas (longitud floral vs. diámetro de óvulos por flor) (Fig.13). En el sector norte, el 70% son comparaciones positivas y significativas (apertura floral vs. número de anteras; apertura floral vs. número de óvulos por flor; longitud floral vs. número de óvulos por flor; longitud floral vs. diámetro de óvulos por flor; área de los pétalos vs. área de la antera; área de los pétalos vs. número de óvulos por flor; área de los pétalos vs. diámetro de óvulos; área de los pétalos vs. área de la cavidad ovárica) (Fig. 13). El 36.3% de dichas comparaciones se identificaron de manera exclusiva en las ramas con orientación norte (apertura floral vs. número de anteras, el área de pétalos vs. área de cavidad ovárica/diámetro de óvulos por flor/área de la antera) (Fig. 13).

El tamaño del efecto medio de la correlación entre longitud floral vs. diámetro de óvulos por flor es significativo y de intensidad débil en ambas orientaciones, pero difieren en la dirección de la correlación, indicando dirección positiva y negativa en flores norte y

sur, respectivamente (Fig. 13). Por su parte, el tamaño del efecto medio de la correlación entre el área de los pétalos vs. diámetro de los óvulos por flor, difiere entre orientaciones, en la dirección, intensidad y significancia. En las flores del sector sur, el tamaño del efecto medio es nulo. Por el contrario, en las flores del sector norte, el tamaño del efecto medio es positivo, débil y significativo. El tamaño del efecto medio de las correlaciones entre apertura floral vs. número de anteras y área de los pétalos vs. área de la antera, muestran una tendencia diferente entre flores con distinta orientación. En flores del sector norte, ambas interacciones son positivas, significativas, con intensidad débil. Por el contrario, en las flores con orientación sur, las correlaciones no son significativas, muestran dirección positiva y negativa, respectivamente e intensidad débil (Fig. 13).

Por último, el metaanálisis de correlaciones entre caracteres de la misma función reveló que 9 de 10 comparaciones son similares entre orientaciones. Se detectó un 30% y 20% de correlaciones nulas entre caracteres de la función masculina en el sector sur y norte, respectivamente, y un 10% entre caracteres de la función femenina en ambas orientaciones (Fig. 14). El tamaño del efecto de la interacción entre longitud floral vs. apertura floral es positivo y significativo en flores de orientaciones contrastantes, pero con distinta intensidad, siendo débil en flores sur y moderada en flores norte (Fig. 14). No obstante que el tamaño del efecto medio de la apertura floral vs. área de los pétalos y diámetro de los óvulos vs. área de la cavidad ovárica es positivo y significativo en flores de ambas orientaciones, el tamaño del efecto medio es mayor en flores de ramas con orientación norte (Fig. 14). No se encontraron correlaciones negativas y significativas entre caracteres de la función masculina, femenina y de atracción en flores de ramas de ambas orientaciones.

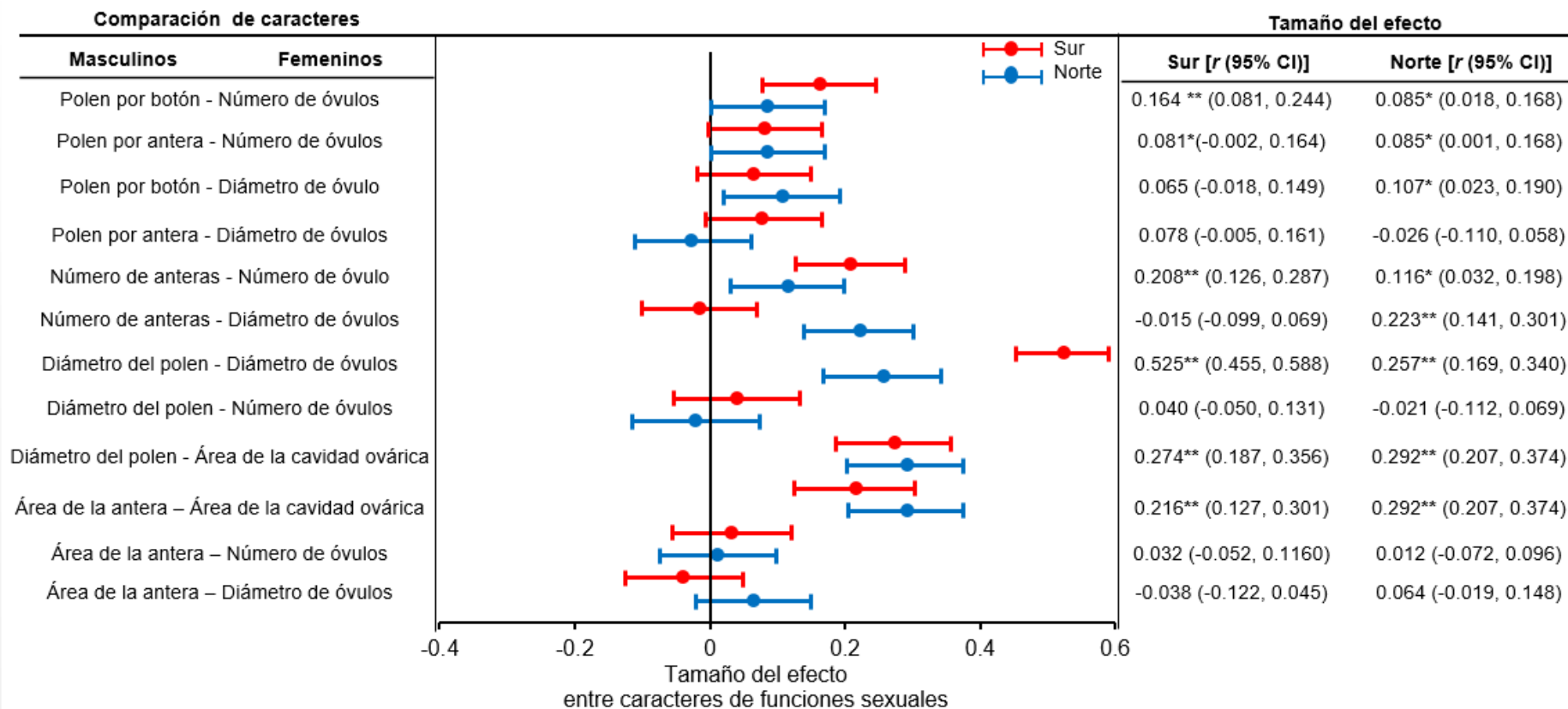


Figura 12. Tamaño del efecto entre los caracteres florales asociados con las funciones sexuales en botones y flores de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes, del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Cada coeficiente se muestra como un punto con su intervalo de confianza del 95%. El tamaño promedio del efecto (r [CI]) se indica en la columna de la derecha. Valores de significancia de $P < 0.05$ * y $P < 0.0001$ **.

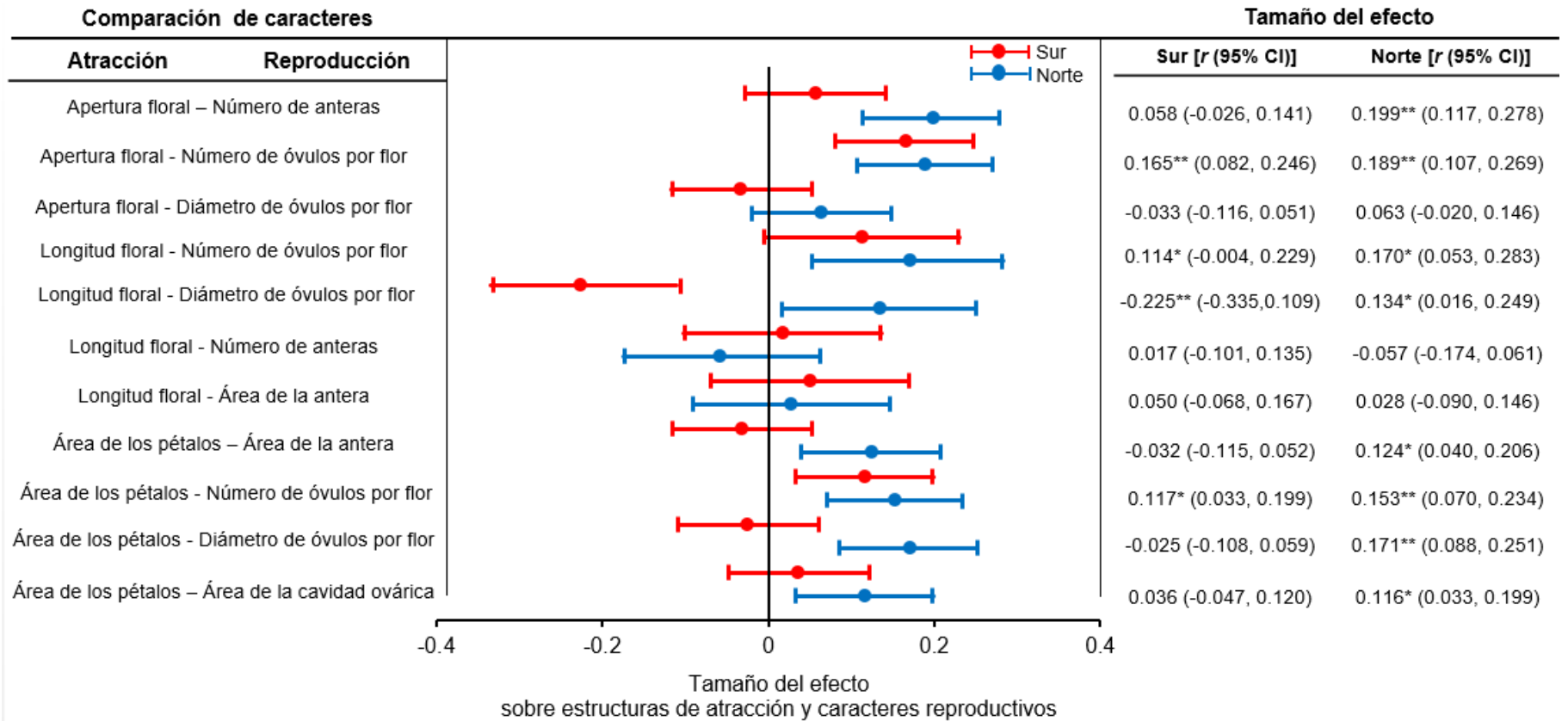


Figura 13. Tamaño del efecto entre los caracteres de atracción y caracteres reproductivos en botones y flores de *M. geometrizans* con orientaciones contrastantes del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Cada coeficiente se muestra como un punto con su intervalo de confianza del 95%. El tamaño promedio del efecto (r [CI]) se indica en la columna de la derecha. Valores de significancia de $P < 0.05$ * y $P < 0.0001$ *

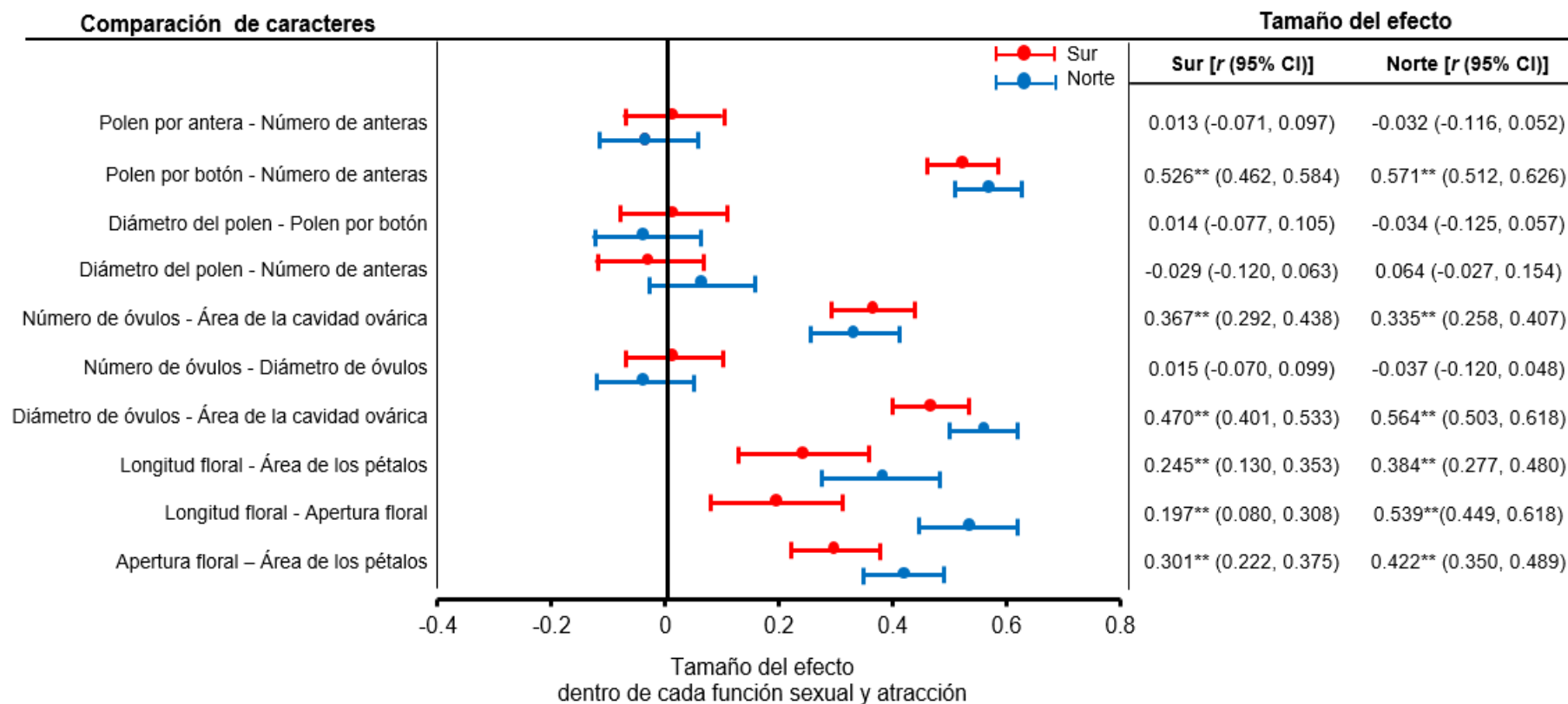


Figura 14. Tamaño del efecto dentro de los caracteres de cada función sexual y de atracción en botones y flores de *M. geometrizzans* con orientaciones contrastantes del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Cada coeficiente se muestra como un punto con su intervalo de confianza del 95%. El tamaño promedio del efecto (r [CI]) se indica en la columna de la derecha. Valores de significancia de $P < 0.05$ * y $P < 0.0001$ **.

6.4. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo

Se encontró un efecto significativo de la calidad de los óvulos (efecto materno) sobre el número de semillas por fruto y la proporción de semillas germinadas de *M. geometrizans* (Cuadro 11). Las flores de las ramas del sector sur polinizadas con polen proveniente de flores de las ramas del sector norte (FS/PN) tuvieron una producción promedio de semillas por fruto y proporción promedio de semillas formadas significativamente mayor en comparación con lo obtenido en flores norte polinizadas con polen norte (FN/PN) (Cuadro 11). Los frutos provenientes del tratamiento de polinización FS/PN presentaron un incremento del 25% en la producción de semillas y 22% en la proporción de semillas formadas en comparación con el tratamiento de polinización FN/PN (Cuadro 11). También se detectaron diferencias marginalmente significativas en la masa promedio de las semillas entre los tratamientos de flores sur polinizadas con polen sur (FS/PS) y flores norte polinizadas con polen sur (FN/PS) (Cuadro 11). Las semillas de los frutos producidos en flores sur polinizadas con polen sur tuvieron una masa promedio marginalmente significativo, en comparación con las semillas producidas por flores norte polinizadas con polen sur (Cuadro 11). Por último, no se encontró un efecto significativo de la calidad de los óvulos de flores sur y norte al ser polinizadas con polen norte (FS/PN y FN/PN, respectivamente) y polinizadas con polen sur (FS/PS y FN/PS), en la masa promedio y longitud de la semilla, así como en el número y proporción de semillas formadas por fruto, respectivamente.

No se encontró un efecto paterno significativo en el éxito reproductivo (número, longitud y masa promedio de semillas) y proporción de semillas formadas, evaluado con la comparación de las flores con orientación sur polinizadas con polen tanto sur (FS/PS) como norte (FS/PN) (Cuadro 11). En contraste, las flores de ramas norte polinizadas con polen de flores de ramas sur tuvieron un incremento marginalmente significativo del 15 y 14% en la producción de semillas y proporción de semillas formadas, respectivamente, en comparación con las flores de ramas norte polinizadas con polen de ramas del norte (Cuadro 11).

Cuadro 11. Efecto materno y paterno sobre los valores promedio [e.e.] del número de semillas y masa y longitud de 25 semillas por fruto, así como la proporción de semillas formadas (*seed set*) estimado a partir de flores de *M. geometrizans* del sitio barranca del conejo en Zapotitlán Salinas Puebla. Se muestran los resultados de las pruebas de $t_{(1)}$ -pareadas entre tratamientos. FS/PN = flor sur polinizada con polen norte; FS/PS = flor sur polinizada con polen sur; FN/PN = flor norte polinizada con polen norte; FN/PS = flor norte polinizada con polen sur. En todos los casos, grados de libertad = 17. Las diferencias significativas y marginalmente significativas entre los tratamientos de polinización se indican en negritas.

Comparaciones entre tratamientos	Número de semillas/fruto		Masa (mg)		Longitud de la semilla (mm)		Seed-set	
	\bar{X} (e.e.)	$t_{(1)}$ (P)	\bar{X} (e.e.)	$t_{(1)}$ (P)	\bar{X} (e.e.)	$t_{(1)}$ (P)	\bar{X} (e.e.)	$t_{(1)}$ (P)
Efecto materno (calidad de los óvulos)								
FS/PN	55.601 (5.952)	1.836	0.0145 (0.0006)	0.696	1.226 (0.023)	-1.137	0.675 (0.066)	1.902
vs.	44.324 (5.029)	(0.041)	0.0139 (0.0006)	(0.247)	1.275 (0.042)	(0.864)	0.550 (0.057)	(0.037)
FN/PN								
FS/PS	50.517 (5.169)	-0.116	0.0148 (0.0011)	1.580	1.223 (0.05)	0.207	0.615 (0.058)	-0.390
vs.	52.148 (6.047)	(0.545)	0.0129 (0.0008)	(0.066)	1.213 (0.026)	(0.419)	0.643 (0.064)	(0.649)
FN/PS								
Efecto paterno (calidad del polen)								
FS/PS	50.517 (5.169)	-0.573	0.0148 (0.0011)	0.409	1.223 (0.05)	-0.081	0.615 [0.058]	0.797
vs.	55.601 (5.952)	(0.713)	0.0145 (0.0006)	(0.343)	1.226 (0.023)	(0.532)	0.675 [0.066]	(0.78)
FS/PN								
FN/PS	52.148 (6.047)	1.541	0.0129 (0.0008)	-1.106	1.213 (0.026)	-1.729	0.643 (0.064)	1.6036
vs.	44.324 (5.029)	(0.07)	0.0139 (0.0006)	(0.858)	1.275 (0.042)	(0.94)	0.550 (0.057)	(0.063)
FN/PN								

7. DISCUSIÓN

7.1. Efecto de la orientación floral sobre aspectos de la biología reproductiva

Los resultados mostraron que algunos aspectos fenológicos (sincronía floral, producción de estructuras reproductivas y duración de la fenofase del fruto maduro) y la mayoría de los caracteres florales (10 de 19 estructuras reproductivas y 2 de 6 caracteres de atracción) tuvieron valores más altos en las estructuras reproductivas orientadas al sur que en las orientadas hacia el norte. Además, algunos eventos del ciclo floral (el inicio y el final de la función masculina, así como el final de la antesis) ocurrieron primero en las flores orientadas al sur. En contraste, la mayoría de los parámetros de la comunidad de visitantes florales fueron similares entre orientaciones; excepto por la abundancia de escarabajos, que fueron mayores en las flores orientadas hacia el sur. Tanto la relación P:O como los tratamientos de polinización mostraron que las flores de *M. geometrizzans* de ambas orientaciones tienen un sistema reproductivo mixto. Contrariamente a lo esperado, el éxito reproductivo fue similar para las flores de ambas orientaciones. Hasta donde se conoce, este es el primer estudio que aborda la importancia de la orientación sobre diversos aspectos de la biología reproductiva de un cactus columnar a nivel de flor.

La mayoría de las diferencias observadas en los aspectos reproductivos entre orientaciones podrían explicarse por la existencia en las diferencias de intercepción de RFA y temperatura en ramas con orientación contrastante (Johnson, 1924; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Rosas-García, 2010; Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-García, 2012; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Warren *et al.*, 2017; Aguilar-García *et al.*, 2018). Particularmente para los aspectos fenológicos, la alta intercepción de RFA y temperatura alargan la duración de cada fenofase y favorecen la transición entre ellas (Bernier *et al.*, 1981; Bernier, 1988; Newstrom *et al.*, 1994; Talón *et al.*, 1999; Borchert *et al.*, 2005; Bustamante y Búrquez, 2008). Además, se ha registrado una floración sincrónica, así como un período de floración más temprano, pero más prolongado, en las cactáceas *Ferocactus wislizeni* Britton & Rose y *Stenocereus thurberi* Engelm. Buxb. expuestos a altas temperaturas (Fleming *et al.*, 2001; McIntosh, 2002; Bustamante y Búrquez, 2008). En *M. geometrizzans*, se encontró que la producción máxima de flores en antesis, la sincronía floral, la duración de la fenofase del fruto maduro y la producción de estructuras reproductivas fueron significativamente mayores en las ramas orientadas al sur que en las orientadas hacia el norte. Resultados similares se han

registrado previamente en *M. geometrizzans* (Rosas-García, 2010; Valencia-Mendoza, 2014; Ponce-Bautista *et al.*, 2017) así como en otras especies de Cactaceae como *Carnegieia gigantea* Britton & Rose (Johnson, 1924), *Pachycereus pringlei* (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000), *P. weberi* (Córdova-Acosta, 2011) y *P. pecten-aboriginum* (Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015).

Se ha demostrado que el tamaño de la flor (Herrera, 1991 y Ashmand y Hitchens, 2000) y los caracteres asociados con las funciones sexuales (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Heil *et al.*, 2002) están determinados por la disponibilidad de recursos. Los resultados mostraron que los caracteres asociados con la función masculina (número de anteras y granos de polen por botón floral), femenina (número y tamaño de óvulos, así como tamaño del ovario y de la cavidad del ovario) y de atracción (tamaño de los pétalos) tuvieron valores más altos en las flores orientadas al sur; es decir, aquellas con mayor intercepción de RFA y disponibilidad de recursos (Tinoco -Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Ponce-Bautista *et al.*, 2017). Se ha registrado previamente un patrón similar para los caracteres asociados con las funciones masculina (tamaño de la antera y número de granos de polen), femenina (número de óvulos y longitud del ovario) y de atracción (tamaño de la flor) en *M. geometrizzans* y *Pachycereus weberi* (Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Córdova-Acosta, 2011; Aguilar-García, 2012; Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-García *et al.*, 2018). Sin embargo, no se encontró un efecto significativo de la orientación sobre el número y tamaño de los granos de polen, como lo registraron previamente Aguilar-García *et al.* (2018). Estudios en diferentes especies de plantas han registrado la existencia de variación en el tamaño y producción de estructuras reproductivas, óvulos, granos de polen y semillas a lo largo del período reproductivo (Schemske, 1978; Stanton, 1987; McKone, 1989; Kang y Primack, 1991; Wolfe, 1992; Pressman *et al.*, 1998; Snook *et al.*, 2005; Zimmerman *et al.*, 2007). Tales variaciones se han explicado por cambios en las condiciones en la temperatura, intensidad de la luz, humedad ambiental (Schemske *et al.*, 1978; Pressman *et al.*, 1998; Zimmerman *et al.*, 2007) y la limitación de recursos (Stanton, 1987; McKone, 1989; Kang y Primack, 1991; Wolfe, 1992; Snook *et al.*, 2005) experimentadas por las estructuras reproductivas producidas en diferente tiempo durante el período reproductivo. Se sugiere que los estudios futuros aborden los efectos de la orientación sobre el número y el tamaño de los granos de polen entre temporadas reproductivas.

Asimismo, cuatro de los ocho eventos del ciclo floral evaluados (inicio de la función masculina y final de las funciones masculina y femenina, así como fin de la antesis) ocurrieron previamente en las flores orientadas al sur que en las orientadas hacia el norte. Estas diferencias podrían explicarse por una mayor interceptación de RFA y temperatura experimentada por aquellas estructuras reproductoras orientadas hacia el ecuador, como se ha registrado para otras cactáceas (Johnson, 1924; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Ortíz *et al.*, 2010; Cano-Rodríguez, 2017). La dehiscencia más temprana de las anteras en las flores orientadas al sur podría prevenir la deshidratación y la pérdida de viabilidad de los granos de polen expuestos a altas temperaturas (Dafni y Firmage, 2000). Sin embargo, la dehiscencia de las anteras antes de la antesis floral (observada en el 32% de las flores orientadas al sur) podría favorecer la autogamia (Rodríguez *et al.*, 1990) en una especie autocompatible en la que los vectores de polen no son necesarios para la polinización autógena, como ocurre con *M. geometrizans* (este estudio). Por el contrario, la duración total de la antesis floral y la función femenina fueron más largas en las flores orientadas al norte. Las condiciones microambientales podrían explicar estas diferencias (Kudo, 1995; Hedhly *et al.*, 2003; Vesprini y Pacini, 2005; Prokop *et al.*, 2019). La baja interceptación de RFA y la temperatura, así como la alta humedad ambiental (Córdova-Acosta, 2011) podrían favorecer una antesis floral más larga sin exponer los gametos a altas temperaturas que podrían disminuir su viabilidad (Stöser y Anvari, 1982; Hedhly *et al.*, 2003). Además, el comienzo tardío de la función masculina en las flores con esta orientación proporciona recompensas florales para los visitantes florales tardíos.

Contrario a las hipótesis planteadas en esta tesis, la comunidad de visitantes florales fue similar en flores con orientación contrastante. Las diferencias en el despliegue floral (*i.e.*, número y tamaño de las flores) entre orientaciones solo tuvieron un efecto significativo en la abundancia y riqueza de los escarabajos. La temperatura diferencial entre flores con orientación contrastante podría explicar este patrón, ya que la recompensa térmica es común entre los insectos (Sapir *et al.*, 2006; Seymour y Matthews, 2006; Willmer, 2011). Estos insectos han sido considerados polinizadores ineficaces porque mastican partes florales y tienen movimientos de corta distancia, favoreciendo la polinización autógena y geitonógama (Prada *et al.*, 1998; Griffin y Eckert, 2003; Maas *et al.*, 2007; Jiménez-Martínez *et al.*, 2015). Se registraron actividades de forrajeo de escarabajos, moscas y abejas en flores de *M. geometrizans* durante ambas funciones sexuales (Fig. 11). Por lo tanto, las diferencias en su abundancia y el patrón de actividad de los visitantes florales a lo largo del ciclo floral podrían determinar su efectividad como

polinizadores de *M. geometrizzans*. En consecuencia, es muy probable que las abejas sean el principal polinizador de las especies estudiadas; como se ha registrado para otros cactus (Cruz y Casas, 2002; Otero-Arniz *et al.*, 2003; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Rocha *et al.*, 2007; Ortíz *et al.*, 2010).

La relación P:O, así como los tratamientos de polinización, sugieren que *M. geometrizzans* tiene un sistema reproductivo mixto. Asimismo, se ha registrado un sistema reproductivo mixto para otras especies de Cactaceae (Jiménez-Sierra *et al.*, 2009; Flores-Martínez *et al.*, 2013; Cano-Rodríguez, 2017; Aguilar-García *et al.*, 2018). Sin embargo, los resultados de los tratamientos de polinización mostraron que las flores orientadas al sur tienen una tendencia más fuerte hacia más producción de semillas autógamias (12% vs. 0.26% en las flores orientadas al norte). Esta diferencia podría explicarse por el aumento del número de botones florales con anteras dehiscentes antes de la antesis floral (sur: 32%, norte: 15%), despliegue floral y abundancia de escarabajos en las flores orientadas al sur. La dehiscencia de las anteras en los botones florales (Rodríguez *et al.*, 1990), una fuerte superposición en las funciones sexuales (Sipes y Tepedino, 1995; Endress, 2010) y un gran despliegue floral (Lloyd y Schoen, 1992), han sido documentadas como fenómenos comunes que promueven la autogamia.

Finalmente, el éxito reproductivo no fue significativamente diferente entre flores con orientación contrastante. Se han obtenido respuestas similares para *P. weberi* (Figueroa-Castro y Valverde, 2011), así como para otras especies distintas de cactus (Totland, 1996; Imamura y Ushimaru, 2007). Tres argumentos, no excluyentes entre sí, podrían explicar la falta de diferencias en el número de semillas y la proporción de semillas formadas entre flores con orientación contrastante. Primero, si la limitación de recursos puede causar el aborto de estructuras reproductivas (Stephenson, 1981; Aker, 1982) en las flores orientadas al norte, las estructuras restantes experimentarán menos competencia por recursos, lo que a su vez favorecerá la producción de semillas (Figueroa-Castro y Valverde, 2011) y el éxito reproductivo. En segundo lugar, las flores de ambas orientaciones son visitadas por un número similar de insectos y no experimentan limitación de polen; sin embargo, los escarabajos florívoros de la familia Melyridae (Mayor, 2002) fueron significativamente más abundantes en las flores orientadas al sur. Las actividades de forrajeo de los escarabajos pueden disminuir el éxito reproductivo de las flores orientadas al sur. En tercer lugar, la antesis floral y la función femenina más largas, así como el retraso en la función masculina en las flores orientadas al norte, podrían favorecer la visita de insectos y la polinización durante un período de tiempo más

prolongado, favoreciendo su éxito reproductivo. En consecuencia es necesario que en los estudios futuros se explore la importancia relativa de cada uno de estos fenómenos, así como analizar la calidad de las semillas producidas.

7.2. Disyuntivas entre estructuras reproductivas y de atracción

Las disyuntivas (*trade off*) entre estructuras reproductivas y caracteres de atracción, se han considerado ampliamente como el resultado de la limitación de recursos que experimentan las plantas (Polowick y Sawhney, 1985; Aizen y Raffaele, 1998; Diggle, 2003; Cao *et al.*, 2011). En *Myrtillocactus geometrizans* no se encontró evidencia de tales disyuntivas a pesar de la limitación de recursos que experimentan las ramas orientadas hacia el norte (Ponce-Bautista *et al.*, 2017). La razón de dicha ausencia, podría ser que la limitación de recursos cause disyuntivas entre estructuras vegetativas (*i.e.*, crecimiento) y estructuras de reproducción y/o dispersión (Martorell *et al.*, 2005), así como, entre las características de las semillas (*i.e.*, número, tamaño, masa y germinación) (Milberg *et al.*, 2000; Giorgis *et al.*, 2015). Esto lo podemos observar, con la aportación de Rosas-García (2010), quien encontró diferencias en el número promedio de ramas de *M. geometrizans* con distinta orientación. Es decir, debido a la limitación de recursos causada por la menor interceptación de RFA, el sector norte del tallo tiene un menor desarrollo de ramas en comparación con el sector sur.

Por su parte, en las flores sur de las ramas del sector sur se detectó una disyuntiva entre la longitud floral y diámetro de óvulos por flor, en comparación con las flores norte de las ramas del sector norte, en las cuales esta correlación fue positiva. Esta disyuntiva no afecta su éxito reproductivo, ya que las estructuras reproductivas de la función femenina (número y diámetro de óvulos y tamaño del ovario) son de mejor calidad en flores de las ramas sur (Aguilar-García, *et al.*, 2018; Cuadro 7). Además, se ha reportado que las flores de *M. geometrizans* orientadas al sur son de mayor tamaño (Valencia-Mendoza, 2014), con pétalos más grandes y corolas marginalmente de mayor tamaño, en comparación con las orientadas al norte (Cuadro 7). Estudios similares, indican que las especies de flores grandes invierten proporcionalmente menos recursos en óvulos, en comparación con las especies de flores pequeñas (Mazer y Hultgard, 1993; Galen, 2000; Parachnowitsch y Elle, 2004). La evidencia de una correlación negativa (disyuntiva) en las flores del sur, puede obedecer a distintas razones. Primero, las estructuras de atracción son más costosas en cuanto a inversión de recursos, que las estructuras de reproducción y su asignación de recursos difieren entre funciones en competencia (Ashman y Baker, 1992; Mazer y Hultgard, 1993; Andersson, 1999; 2000; Cao *et al.*, 2011). Segundo, la

disponibilidad de recursos varía entre temporadas reproductivas y durante el periodo reproductivo (Wolfe, 1992; Snook *et al.*, 2005; Zimmerman *et al.*, 2007). Por último, *M. geometrizans* tiene una mayor inversión de recursos en la producción de estructuras vegetativas del sector sur del tallo (Rosas-García, 2010), lo que puede ocasionar una disyuntiva con otras funciones reproductivas o de atracción.

Las correlaciones significativas y positivas en flores con orientaciones contrastantes (longitud floral vs. apertura floral y diámetro del polen vs. diámetro de los óvulos) difieren en intensidad. En las flores orientadas al norte, la intensidad moderada entre la longitud y apertura florales, sugiere una mayor inversión de recursos en las estructuras de atracción, en comparación con las flores del sur que presentan intensidad débil. Esto se puede ver reflejado en la ausencia de diferencias significativas en el diámetro máximo de la corola entre flores de distinta orientación (Cuadro 7). Además, en las flores del norte, el ciclo floral es más amplio y durante este periodo el diámetro de la corola es más grande, en comparación con las flores orientadas hacia el sur (Fig. 10). Las flores orientadas al norte puede beneficiar la atracción de visitantes florales, ya que los polinizadores visitan flores con corolas más grandes en busca de más recompensas florales (*i.e.*, alimento, refugio) (Blarer *et al.*, 2002; Zuliani y Farji-Brener, 2020).

Por su parte, en las flores con orientación sur, la correlación entre el diámetro del polen y diámetro de los óvulos es positiva con intensidad moderada, lo que coincide con la mayor producción de estructuras reproductivas probablemente favorecidas por una mayor disponibilidad de recursos (Aguilar-García *et al.*, 2018; Cuadro 7). No obstante que la cantidad, distribución y limitación de recursos no se midió directamente en este estudio, se tiene el antecedente de que las ramas con orientación sur en cactáceas columnares distribuidas en el hemisferio norte, producen más estructuras reproductivas y/o de mayor tamaño debido a una mayor disponibilidad de recursos (Tinoco -Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Córdova-Acosta *et al.*, 2011; Aguilar-García *et al.*, 2012; Valencia-Mendoza, 2014; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-Gastelum y Molina-Freaner, 2015; Ponce-Bautista *et al.*, 2017). Por lo tanto, las ramas sur, más vigorosas pueden invertir más recursos en todas las facetas de la reproducción, incluyendo el número y tamaño de las flores, el número de óvulos y el número de granos de polen (Burd, 1995), así como en el desarrollo de estructuras vegetativas (Rosas-García *et al.*, 2010) y la distribución de recursos a estas funciones puede asegurar una adecuación óptima (Charlesworth y Charlesworth 1981; Charnov 1982; Morgan 1992).

La falta de disyuntivas entre las estructuras de las funciones sexuales masculinas (Cruden y Miller-Ward, 1981; Aguilar *et al.*, 2002; López *et al.*, 2006), femeninas (Mazer y Hultgard, 1993; Golonka *et al.*, 2005; Greenway y Harder, 2007), de atracción (Mazer y Hultgard, 1993; Galen, 2000; Parachnowitsch y Elle, 2004) no es sorprendente. Además, las disyuntivas entre la reproducción sexual y el crecimiento vegetativo han recibido poca atención (Bowers, 1996; Martorell *et al.*, 2005; Giorgis *et al.*, 2015). A pesar de que, en este estudio no se consideró a la función vegetativa (número de ramas, crecimiento vegetativo mensual), ni las características de las semillas para determinar la existencia de disyuntivas, este es el primer aporte sobre la inversión diferencial de recursos a las estructuras de reproducción y de atracción de *M. geometrizans*. Se sugiere que las flores del sector norte, al tener recursos limitados invierten de manera diferencial gran cantidad de recursos a las estructuras de atracción, con una inversión mayor a estructuras reproductivas femeninas. Mientras que en las flores del sector sur, se sugiere una inversión de recursos similar a las estructuras de distinta función sexual, sacrificando la inversión a estructuras de atracción.

7.3. Efecto de la calidad parental (materno y paterno) sobre el éxito reproductivo

El éxito reproductivo de *Myrtillocactus geometrizans* puede estar determinado por los efectos maternos, ya que se mostraron diferencias claras en la producción de semillas y la proporción de semillas formadas, en el tratamiento de flores del sector sur polinizadas con polen del sector norte. De manera similar, se detectó una tendencia a producir semillas de mayor masa, en flores del sector sur, polinizadas con polen del sector sur. Estos resultados pueden estar determinados por la calidad de las flores sur, asociada a la mayor interceptación de RFA, ganancia de CO₂, mayor temperatura y por ende a la mayor disponibilidad de recursos, que experimentan las ramas orientadas al sur en comparación con las ramas orientadas al norte (Figuroa-Castro y Valverde, 2011; Ponce-Bautista *et al.*, 2017). Estudios similares reportan, un incremento en la producción, tamaño y masa de las semillas en ambientes maternos con gran cantidad de recursos, mayor intensidad de luz y mayor interceptación de RFA, durante la temporada reproductiva, en comparación con plantas con menor disponibilidad de recursos y condiciones ambientales menos favorables (Cresswell y Grime, 1981; Roach y Wulff, 1987; Cantagallo *et al.*, 1997; Dosio *et al.*, 2000; Gutterman, 2000; Galloway, 2001; Addison, 2003; Sopandie *et al.*, 2003; Purnomo, 2005; Fanindi *et al.*, 2010; Figuroa-Castro y Valverde, 2011; Longás *et al.*, 2012).

La cantidad de recursos de la planta madre durante la temporada reproductiva, se invierten directamente en el desarrollo del óvulo y al desarrollo y nutrición del embrión (tejidos y estructuras accesorias de la semilla) (Roach y Wulff, 1987; Mazer y Gorchov, 1996; Weiner *et al.*, 1997; Fenner y Thompson, 2005), así como en la producción y tamaño de las semillas (Lovett-Doust y Cavers, 1982; Obeso, 2002). Particularmente, en *Pachycereus weberi* se reportó una mayor producción de semillas y de mayor tamaño en frutos provenientes de flores con orientación sur, en comparación con las flores orientadas al norte del tallo (Figueroa-Castro y Valverde, 2011). Por su parte, en *M. geometrizzans*, se considera importante el componente materno, ya que las flores del sector sur al ser de mayor calidad (Valencia-Mendoza, 2014; Aguilar-García *et al.*, 2018; ver sección 6.2) tuvieron mayor éxito reproductivo sin importar la calidad de los granos de polen (cantidad, tamaño, viabilidad y germinación del tubo polínico) con que las flores sean polinizadas (norte vs. sur). Sin importar que el efecto paterno es precigótico y su efecto sobre el éxito reproductivo de *M. geometrizzans* es marginalmente significativo, una adecuada cantidad y calidad de polen afecta indirectamente al futuro embrión (Young y Stanton, 1990; Kearns e Inouye, 1993; Lacey, 1996; Aizen y Raffaele, 1998; Ashman *et al.*, 2004; Longás *et al.*, 2012).

A pesar de no encontrar diferencias significativas del efecto paterno sobre el éxito reproductivo (número de semillas, masa, longitud y seed set) de *M. geometrizzans*, se puede observar una tendencia de mayor producción de semillas en flores norte polinizadas con polen sur, en comparación con flores norte polinizadas con polen norte. Esta tendencia se podría reforzar aumentando el tamaño de muestra y considerando, la calidad de los granos de polen de flores del sector sur (Aguilar-García *et al.*, 2018), las temperaturas bajas y menor humedad de las ramas norte (Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011), la tasa de fertilización y producción de semillas podría aumentar (Postweiler *et al.*, 1985; Cerovic´ y Ruzic´, 1992; Carbonell-Bejerano *et al.*, 2011) y con ello aumentar el éxito reproductivo de las flores norte. Por último, la masa y tamaño de las semillas no se ven afectados por las características parentales, sin embargo debemos considerar que el éxito reproductivo en plantas con frutos carnosos tipo baya (como el de *M. geometrizzans*) se garantiza a través de la producción de un gran número de semillas por fruto y no con semillas de tamaño grande (Ramírez y Berry, 1993). Quizás los efectos parentales y las diferencias en el éxito reproductivo se corroboren e intensifiquen con la capacidad germinativa de las semillas y el establecimiento de las plántulas.

8. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio mostraron fuertes evidencias de los efectos de la orientación hacia el Ecuador, en diversos aspectos de la biología reproductiva (fenología, morfología, ciclo floral, número y proporción de semillas formadas) de *M. geometrizzans*, posiblemente como consecuencia de la mayor intercepción de RFA (Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Ponce-Bautista *et al.*, 2017; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000), la ganancia de carbono (Ponce-Bautista *et al.*, 2017) y la cantidad de recursos. Dicha variación en los caracteres reproductivos observados dentro del mismo individuo, puede tener consecuencias ecológicas y evolutivas (Herrera, 2009), como, la regulación de la expresión genética, la dinámica poblacional, así como en la interacción con otros organismos (Herrera, 2009).

La ausencia de disyuntivas en las yemas florales de las ramas orientadas al norte y la presencia en las yemas florales de las ramas orientadas al sur de *M. geometrizzans*, sugieren que las flores con distinta orientación pueden invertir sus recursos a las estructuras masculinas, femeninas y de atracción de manera diferente y tener distintas estrategias para asegurar su éxito reproductivo. A su vez, la cantidad de recursos de las ramas con distinta orientación pueden destinarse al crecimiento vegetativo o a las estructuras de dispersión. Es decir, las disyuntivas en las ramas orientadas hacia el norte podrían detectarse entre caracteres reproductivos y vegetativos, así como entre los caracteres de las semillas (Milberg *et al.*, 2000; Martorell *et al.*, 2005; Giorgis *et al.*, 2015).

Por último, pese a las diferencias en intercepción de RFA y la variación de la biología reproductiva en ramas con distinta orientación, no se encontraron diferencias significativas en el éxito reproductivo de flores de *M. geometrizzans*. Sin embargo, se pudo detectar que el éxito reproductivo está determinado en gran parte por el efecto materno. Las flores de las ramas orientadas al sur polinizadas con polen de distinta orientación aportan mayor éxito en cuanto a producción y proporción de semillas formadas. Por último, el sistema reproductivo mixto en flores con orientación contrastante, permite el aseguramiento reproductivo vía autógama y xenógama y con ello un mayor éxito adaptativo. Este es el primer estudio integrativo de los efectos de la orientación sobre diversos aspectos de la biología reproductiva de un cactus columnar a nivel de flor.

9. PERSPECTIVAS

Los resultados obtenidos y discutidos en el presente estudio dan un gran acercamiento a mostrar que la biología reproductiva de las flores de cactáceas columnares varía en diferentes condiciones microambientales dentro de un mismo individuo, por lo cual se plantean algunas perspectivas para realizar experimentos futuros que se pueden encaminar a obtener resultados que demuestren más a fondo el efecto de la orientación floral sobre la biología reproductiva de *M. geometrizzans* y son los siguientes:

1. A pesar del esfuerzo que se requiere para determinar los visitantes florales, se sugiere ampliar el muestreo en más flores o por un periodo más largo, tratando de coincidir con el periodo de floración máxima.
2. Determinar el comportamiento de los visitantes florales y el polinizador más efectivo en las flores de ambas orientaciones.
3. Evaluar las causas y consecuencias de la producción de frutos partenocárpicos en ramas con distinta orientación.
4. Determinar el éxito reproductivo de las flores con distinta orientación mediante la evaluación de la capacidad germinativa de las semillas y el establecimiento de las plántulas.

10. LITERATURA CITADA

- Addison, H.J. 2003. Shade Shade tolerance of tropical forage legumes for use in agroforestry systems. Thesis. School of Tropical Biology James Cook University. pp 345.
- Aguilar, R., Bernardello, G., y Galetto, L. 2002. Pollen–pistil relationships and pollen size-number trade-off in species of the tribe Lycieae (Solanaceae). *Journal of Plant Research*, 115(5): 335-340.
- Aguilar-García, S. A. 2012. Caracterización del polen de *Pachycereus weberi* (Cactaceae): efecto de la orientación de las flores. Tesis de licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. Páginas pp.
- Aguilar-García, S. A., Figueroa-Castro, D. M., Valverde, P. L., y Vite, F. 2018. Effect of flower orientation on the male and female traits of *Myrtillocactus geometrizzans* (Cactaceae). *Plant Biology*, 20: 531-536.

- Aguilar-Gastelum, I., y Molina-Freaner, F. 2015. Orientación de las flores de dos poblaciones Norteñas de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 93: 1-7.
- Aizen, M. A., y Raffaele, E. 1998. Flowering-shoot defoliation affects pollen grain size and postpollination pollen performance in *Alstroemeria aurea*. *Ecology*, 79: 2133-2142.
- Aker, C. L. 1982. Regulation of flower, fruit and seed production by a monocarpic perennial, *Yucca whipplei*. *The Journal of Ecology*, 70: 357-372.
- Albrechtsen, B. R. 2000. Flowering phenology and seed predation by a tephritid fly: Escape of seeds in time and space. *Ecoscience*, 7: 433-43.
- Alonso-Pedano, M., y Ortega-Baes, P. 2012. Generalized and complementary pollination system in the Andean cactus *Echinopsis schickendantzii*. *Plant Systematics and Evolution*, 298: 1671-1677.
- Andersson, S. 2000. The cost of flowers in *Nigella degenii* inferred from flower and perianth removal experiments. *International Journal of Plant Sciences*, 161(6): 903-908.
- Andersson, S. 1999. The cost of floral attractants in *Achillea ptarmica* (Asteraceae): evidence from a ray removal experiment. *Plant Biology*, 1: 569-572
- Arias, M. S., Gama, L. S., y Guzmán C. L. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ashman, T. L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *The American Naturalist*, 144(2): 300-316.
- Ashman, T. L. y Hitchens, M. S. 2000. Dissecting the causes of variation intra-inflorescence allocation in a sexually polymorphic species, *Fragaria virginiana* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 87: 197-204.
- Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., y Wilson, W. G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85(9): 2408-2421.

- Ashman, T. L., y Baker, I. 1992. Variation in floral sex allocation with time of season and currency. *Ecology*, 73(4): 1237-1243.
- Ashman, T. L., y Schoen, D. J. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: an experimental investigation. *Evolutionary Ecology*, 11: 289–300.
- Ashton, P. S., Givnish, T. J., y Appanah, S. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *The American Naturalist*, 132: 44-66.
- Atamian, H. S., Creux, N. M., Brown, E. A., Garner, A. G., Blackman, B. K., y Harmer, S. L. 2016. Circadian regulation of sunflower heliotropism, floral orientation, and pollinator visits. *Plant Science*, 353(6299): 587-591.
- Atlan, A., Gouyon, P. H., Fournial, T., Pomete, D., y Couvet, D. 1992. Sex allocation in an hermaphroditic plant: the case of gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. *Journal of Evolutionary Biology*, 5(2): 189-203.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinator and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, 62: 775-788.
- Barrett, S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 358: 991-1004.
- Bawa, K. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: C. E. Jones, J. R. Little (Eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. (pp. 394-410). New York: Van Nostrand Reinhold.
- Bernier, G., Kinet, J. M., y Sachs, R. M. 1981. *The Physiology of Flowering*. Florida: Boca Raton: CRC Press.
- Bernier, G. 1988. The control of floral evocation and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39: 175-219.
- Blarer, A., T. Keasar, y A. Shmida. 2002. Possible mechanisms for the formation of flower size preferences by foraging bumblebees. *Ethology*, 108: 341-351.

- Blödner, C., Goebel, C., Feussner, I., Gatz, C., y Polle, A. 2007. Warm and cold parental reproductive environments affect seed properties, fitness, and cold responsiveness in *Arabidopsis thaliana* progenies. *Plant, Cell and Environment*, 30(2): 165-175.
- Borenstein, M., Hedges, L. V., Higgins, J. P. T. y Rothstein, H. R. 2009. An introduction to meta-analysis. Estados Unidos de América: John Wiley & Sons.
- Bowers, J. E. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*: 34-40.
- Bravo-Hollis, H., y Sánchez-Mejorada, R. H. 1978. Las cactáceas de México. Vol 1. México City: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Burd, M. 1995. Ovule packaging in stochastic pollination and fertilization environments. *Evolution*, 49(1): 100-109.
- Bustamante, E., y Búrquez, A. 2008. Fenología y biología reproductiva de las cactáceas columnares. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 50(3): 68-88.
- Campbell, D. R. 2000. Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Tree*, 15(6): 227-232.
- Cano-Rodríguez, M. 2017. Biología floral y uso de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. Ex Pfeiff.) Console (Cactaceae) en Cadereyta de Montes Querétaro, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cao, G., Xue, L., Li y Pan, K. 2011. The relative importance of architecture and resource competition in allocation to pollen and ovule number within inflorescences of *Hosta ventricosa* varies with the resource pools. *Annals of Botany*, 107: 1413-1419.
- Carbonell-Bejerano, P., Urbez, C., Granell, A., Carbonell, J., y Perez-Amador, M. A. 2011. Ethylene is involved in pistil fate by modulating the onset of ovule senescence and the GA-mediated fruit set in *Arabidopsis*. *BMC plant biology*, 11(1): 1-9.
- Cerović, R., y Ružić, D. 1992. Senescence of ovules at different temperatures and their effect on the behaviour of pollen tubes in sour cherry. *Scientia Horticulturae*, 51(3-4): 321-327.

- Charlesworth, D. y Charlesworth B. 1987. The Effect of Investment in Attractive Structures on Allocation to Male and Female Functions in Plants. *Evolution*, 41(5): 948-968.
- Charlesworth, D., y Charlesworth, B. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15(1): 57-74.
- Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ. Estados Unidos.
- Clark-Tapia, R., y Molina-Freaner F. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution*, 247: 155-164.
- 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, México, D.F. pp.
- Cresswell, E. G., y Grime, J. P. 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. *Nature*, 291(5816): 583-585.
- Cresswell, J. E., y Galen, C. 1991. Frequency-dependent selection and adaptive surfaces for floral character combinations: the pollination of *Polemonium viscosum*. *The American Naturalist*, 138(6): 1342-1353.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden, R. W., y Miller-Ward, S. 1981. Pollen-Ovule Ratio, Pollen Size, and the Ratio of Stigmatic Area to the Pollen-Bearing Area of the Pollinator: An Hypothesis. *Evolution*, 35: 96-974.
- Cruz, M., y Casas, A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 51: 561-576
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press.

- Dafni, A., y Firmage, D. 2000. Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution*, 222: 113-132.
- Dalling, J. W. 2002. Ecología de semillas. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, 345-375.
- Dar, S., Arizmendi, M. D. C., y Valiente-Banuet, A. 2006. Polinización diurna y nocturna de *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) en el centro de México. *Annals of Botany*, 97(3): 423-427.
- Dávila, P. 1997. Tehuacán-Cuicatlán Region, México, in Davis, S.D. (ed.), *Centres of Plant Diversity: Cambridge, The World Wide Fund for Nature (WWF), The World Conservation Union (IUCN)*, 139-143.
- Diggle, P. K. 1997. Ontogenetic contingency and floral morphology: the effects of architecture and resource limitation. *International Journal of Plant Sciences*, 158(S6): S99-S107.
- Diggle, P. K. 2003. Architectural effects on floral form and function: a review. *Regnum Vegetabile*, 141: 63-80.
- Dosio, G. A., Aguirrezábal, L. A., Andrade, F. H., y Pereyra, V. R. 2000. Solar radiation intercepted during seed filling and oil production in two sunflower hybrids. *Crop Science*, 40(6): 1637-1644.
- Drezner, T. D. 2020. The importance of microenvironment : *Opuntia* plant growth, form and the response to sunlight. *Journal of Arid Environments*, 178: 104-144.
- Elle, E. 1999. Sex allocation and reproductive success in the andromonoecious perennial *Solanum carolinense* (Solanaceae). I. Female success. *American Journal of Botany*, 86(2): 278-286.
- Endress, P. K. 2010. The evolution of floral biology in basal angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, 365: 411-421.
- Fanindi, A., Prawiradiputra, B. R., y Abdullah, L. 2010. Effect of light intensity on forages and seed production of Kalopo (*Calopogonium muconoides*). *Jurnal Ilmu Ternak dan Veteriner*, 15(3): 205-214.

- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1): 78–91.
- Fenner, M., y Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fenner, M., y Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Fenster, C. B. y Carr, D. E. 1997. Genetics of sex allocation in *Mimulus* (Scrophulariaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 10(4): 641-661.
- Figueroa-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., 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.
- Fleming, T. H., Maurice, S., Buchmann, S. L., y Merlin, D. 1994. Reproductive Biology and Relative Male and Female Fitness in a Trioecious Cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81(7): 858-867.
- Fleming, T. H., y Holland, J. N. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecología*, 114: 368-375.
- Flores-Martínez, A., Manzanero, G. I., Golubov, J., y Mandujano, M. C. 2013. Biología floral de *Mammillaria Huitzilopochtli*, una especie rara que habita en acantilados. *Botanical Sciences*, 91(3): 349-356.
- Galen, C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49: 631-640.
- Galen, C. 2000. High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *The American Naturalist*, 156(1): 72-83.

- Galloway, L. F. 2001. The effect of maternal and paternal environments on seed characters in the herbaceous plant *Campanula americana* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 88(5): 832-840.
- Gao, S., Wang, J., Zhang, Z., Dong, G., y Guo, J. 2012. Seed production, mass, germinability, and subsequent seedling growth responses to parental warming environment in *Leymus chinensis*. *Crop and Pasture Science*, 63(1): 87-94.
- García-Martínez, M.G., 2002. Mapeo y caracterización de los suelos de las terrazas aluviales del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Superiores Iztacala, tesis de Licenciatura. 78 p.
- Garnier, P., Maurice, S., y Olivieri, I. 1993. Costly pollen in maize. *Evolution*, 47(3): 946-949.
- 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.
- Geller, G. N., y Nobel, P.S. 1987. Comparative cactus architecture and PAR interception. *American Journal of Botany*, 74: 998-1005.
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295-304.
- Gibson, A. C., y Nobel, P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., y Gurvich, D. E. 2015. Flowering phenology, fruit set and seed mass and number of five coexisting *Gymnocalycium* (Cactaceae) species from Córdoba Mountain, Argentina. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 142(3): 220-230.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., y Ortega-Baes, P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69: 173-203.

- Golonka, A. M., Sakai, A. K., y Weller, S. G. 2005. Wind pollination, sexual dimorphism, and changes in floral traits of *Schiedea* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 92(9): 1492-1502.
- Grases, C., y Ramírez, N. 1998. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 46(4): 1095-1108.
- Greenway, C. A., y Harder, L. D. 2007. Variation in ovule and seed size and associated size–number trade-offs in angiosperms. *American Journal of Botany*, 94(5): 840-846.
- Griffin, C. A., y Eckert, C. G. 2003. Experimental analysis of biparental inbreeding in a self-fertilizing plant. *Evolution*, 57: 1513-1519.
- Gutterman, Y. 2000. Maternal effects on seeds during development. pp. 59–84 in Fenner, M. (Ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (2nd edition), 410 pp. Wallingford, CABI Publishing.
- Guzmán, U., Arias, S., y Dávila, P. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Haig, D., y Westoby, M. 1988. Inclusive fitness, seed resources, and maternal care, 60-79 in Doust, J. L., y Doust, L. L. (Eds.) *Plant reproductive ecology patterns and strategies*, Oxford University Press on Demand, 344 pp.
- Haller, M. H., y Magness, J. R. 1933. Relation of leaf area and position to quality of fruit and to bud differentiation in apples. *Technical Bulletin*, 338: 1-36.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. y Ryan, P. D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1-9
- Hedhly, A., Hormaza, J. I., y Herrero, M. 2003. The effect of temperature on stigmatic receptivity in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Plant Cell and Environment*, 26(10): 1673-1680.

- Heil, M., Hilpert, A., Fiala, B., Hashim, R. B., Strohm, E., Zotz, G., y Linsenmair K. E. 2002. Nutrient allocation of *Macaranga triloba* ant plants to growth, photosynthesis and indirect defence. *Functional Ecology*, 16: 475-483.
- Herce, M. F., Martorell, C., Alfonso-Fernández, C., Boullosa, L. F. V. V., y Meave, J. A. 2014. Stem tilting in the inter-tropical cactus *Echinocactus platyacanthus*: an adaptive solution to the trade-off between radiation acquisition and temperature control. *Plant Biology*, 16: 571-577.
- Herrera, J. 1991. The reproductive biology of a riparian Mediterranean shrub, *Nerium oleander* L. (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 106: 147-172.
- Herrera, C.M. 2009. Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals. University of Chicago Press, Chicago, EEUU. 437 pp.
- Heslop-Harrison, J. 1975. Incompatibility and the pollen-stigma interaction. *Annual Review of Plant Physiology*, 26(1): 403-425.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., Iñiguez-Dávalos, L. I., y Sánchez-cordero, V. 2005. Pollination Ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a Chiropterophilous Columnar Cactus, in a Tropical Dry Forest of Mexico. *American Journal of Botany*, 92(3): 503-509.
- Imamura, A., y Ushimaru, T. 2007. Flower orientation on slopes in the mycoheterotrophic species *Monotropastrum globosum*. *Plant Species Biology*, 22: 161-166.
- Ishii, H. S., y Morinaga, S. I. 2005. Intra- and inter-plant level correlations among floral traits in *Iris gracilipes* (Iridaceae). *Evolutionary Ecology*, 19: 435-448.
- Jiménez-Martínez, E., Jirón, C. V., y Téllez, M. M. 2015. Abundancia, riqueza y diversidad de insectos asociados al cultivo de marango (*Moringa oleifera* L.) en Managua, Nicaragua. *La Calera*, 15: 100-105.
- Jiménez-Sierra, C. L., Matías-Palafox, M. L. y Jiménez-Sánchez, M. G. 2009. Aspectos demográficos y reproductivos de *Pachycereus weberi* (J. M. Coult.) Backeb. (Cactaceae) en una nueva localidad en el Estado de Hidalgo, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 54: 36-47.

- 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.
- Juan, G.A. 2002. Estudio sobre la morfología, variabilidad molecular y biología reproductiva de *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter (*Leguminosae*). Bases para su conservación. Tesis doctoral. Universidad de Alicante, Alicante. 524 pp.
- Juárez, L., Méndez-Dewar, G., y Nava-Tablada, M. E. 2016. Aspectos fenológicos y actividad del polinizador de una orquídea terrestre. *Rinderesu*, 1: 77-84
- Kang, H., y Primack, R. B. 1991. Temporal variation of flower and fruit size in relation to seed yield in celandine poppy (*Chelidonium majus*; Papaveraceae). *American Journal of Botany*, 78: 711-722.
- Karlsson, P. S., y Méndez, M. (2005). The resource economy of plant reproduction. In *Reproductive allocation in plants*, 1-49. Academic Press.
- Kearns, C. A., e Inouye D. W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, Colorado. 583 pp.
- Kelly, D., y Sork, V. L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 427-447.
- Koelewijn, H. P., Hunscheid, M. P. H. 2000. Intraspecific variation in sex allocation in hermaphroditic *Plantago coronopus* (L.). *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 302-315.
- Koubouris, G. C., Metzidakis, I. T., y Vasilakakis, M. D. 2009. Impact of temperature on olive (*Olea europaea* L.) pollen performance in relation to relative humidity and genotype. *Environmental and Experimental Botany*, 67: 209-214.
- Kovach W.L. 2013. *ORIANA for Windows v. 4.02*. Wales: Kovach Computing Services.
- Kudo, G. 1995. Ecological Significance of Flower Heliotropism in the Spring Ephemeral *Adonis ramosa* (Ranunculaceae). *Oikos*, 72(1): 14-20.

- Lacey, E. P. 1996. Parental effects in *Plantago lanceolata* L.I.: a growth chamber experiment to examine pre-and postzygotic temperature effects. *Evolution*, 50(2): 865-878.
- Lee, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, New York, 179-202.
- Leishman, M. R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos*, 93(2): 294-302.
- Lind, D. Mason, W., Lind, R., Marchal, W., y Manson, R. 2004. Estadística para administración y economía. Alfaomega grupo editor. Bogotá, Colombia.
- Lloyd, D. G. 1987. Allocations to pollen, seeds and pollination mechanisms in self-fertilizing plants. *Functional Ecology*, 1(2): 83-89.
- Lloyd, D. G., y Schoen, D. J. 1992. Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153: 358-369.
- Lloyd, D. G. 1980. Sexual strategies in plants I. A hypothesis of serial adjustment of maternally investment during one reproductive session. *New Phytologist*, 86: 69-79.
- Lobo, J. A., Quesada, M., Stoner, K. E., Fuchs, E. J., Herrerías-Diego, Y., Rojas, J., y Saborío, G. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, 90: 1054–1063.
- Longás, M. D. L. M., Sabbatini, M. R., Batlla, D., y Chantre, G. R. 2021. Effect of contrasting maternal nitrogen environments on *Buglossoides arvensis* seed germination response to gibberellic and abscisic acids. *Weed Research*, 61(3): 221-230.
- López, H. A., Anton, A.M. y Galetto. 2006. Pollen-pistil size correlation and pollen size-number trade-off in species of Argentinian Nyctaginaceae with different pollen reserves. *Plant systematics and Evolution*, 256: 69-73.

- Lovett-Doust, J. y Harper, J.L. 1980. The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniolobos olusatrum* L. *New Phytologist*, 85(2): 251-264.
- Lovett-Doust, J., y Cavers, P. B. 1982. Biomass allocation in hermaphrodite flowers. *Canadian Journal of Botany*, 60(12): 2530-2534.
- Maas, P. J. M., Maas, J., y Miralha, J. M. S. 2007. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. Annonaceae. *Rodriguésia*, 58: 617-662
- Mandujano, M. del C., Carrillo-Angeles, I., Martínez-Peralta, C., y Golubov, J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. In *Desert Plants* (K.G. Ramaw, pp. 197–230). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Martorell, C., Vega, E., y Ezcurra, E. 2006. Morphological consequences of the trade-off between growth and reproduction in a columnar cactus (*Lophocereus schottii*). *Plant Ecology*, 183(1): 125-131.
- Marquis, R. J. 1988. Phenological Variation in the Neotropical Understory Shrub Piper Arielanum : Causes and Consequences. *Ecology*, 69(5): 1552–1565.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2 ed. London: Academic Press. 889 pp.
- Martínez-Gordillo, M. 2014. Atlas de familias de angiospermas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. 270 pp.
- Mayor, A. J. 2002. 74. Melyridae Leach 1815. In R. H. Arnett Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley, J. H. Frank (Eds.), *American Beetles, Volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (pp. 281–304).
- Mazer, S. J., Delesalle, V. A., Neal, P. R. 1999. Responses of floral traits to selection on primary sexual investment in *Spergularia marina*: the battle between the sexes. *Evolution* 53: 717–731.
- Mazer, S. J., Snow, A. A., y Stanton, M. L. 1986. Fertilization dynamics and parental effects upon fruit development in *Raphanus raphanistrum*: consequences for seed size variation. *American Journal of Botany*, 73(4): 500-511.

- Mazer, S. J., y Dawson, K. A. 2001. Size-dependent sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): ontogenetic and among-plant variation. *American Journal of Botany*, 88(5): 819-831.
- Mazer, S. J., y Gorchov, D. L. 1996. Parental effects on progeny phenotype in plants: distinguishing genetic and environmental causes. *Evolution*, 50(1): 44-53.
- Mazer, S. J., y Hultgard, U. M. 1993. Variation and covariation among floral traits within and among four species of northern European *Primula* (Primulaceae). *American Journal of Botany*, 80(4): 474-485.
- Milberg, P., Andersson, L., y Thompson K. 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10: 99–104
- McGinley, M. A. 1989. Within and among plant variation in seed mass and pappus size in *Tragopogon dubious*. *Canadian Journal of Botany*, 67(5): 1298-1304.
- McIntosh, M. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 159: 1-13.
- McKone, M. J. 1987. Sex Allocation and Outcrossing Rate: A Test of Theoretical Predictions Using Bromegrasses (*Bromus*). *Evolution*, 41(3): 591–598.
- McKone, M. J. 1989. Intraspecific variation in pollen yield in bromegrass (Poaceae: *Bromus*). *American Journal of Botany*, 76: 231-239.
- Miao, S. L., Bazzaz, F. A., y Primack, R. B. 1991. Persistence of maternal nutrient effects in *Plantago major*: the third generation. *Ecology*, 72(5): 1634-1642.
- Mione, T., y Anderson, G. J. 1992. Pollen-ovule ratios and breeding system evolution in *Solanum* section *Basarthurum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 79: 279-287.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martínez, A., Fleming, T. y Valiente-Banuet, A. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments*, 56: 117-127.

- Morgan, M. T. 1992. Attractive structures and the stability of hermaphroditic sex expression in flowering plants. *Evolution*, 46(4): 1199-1213.
- Mossop, R., Macnair, M. R., y Robertson, A. W. 1994. Within-Population variation in sexual resource allocation in *Minulus guttatus*. *Functional Ecology*, 8(3): 410-418.
- Munguía-Rosas, M. A., y Sosa, V. J. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, 211(1): 191-201.
- Munné-Bosch, S. 2014. Sex ratios in dioecious plants in the framework of global change. *Environmental and Experimental Botany*, 109: 99-102.
- Nassar J. M., y Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melón cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 248: 31-44.
- Nassar, J. M., Hamrick, J. L., y Fleming, T. H. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 90(11):1628-1637.
- NCSS. 2019. NCSS 12.0.8 Statistical Software. Kaysville, Utah: NCSS, LLC.
- Newstrom, L., Frankie, G., y Baker, H. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26: 141-159.
- Nobel, P.S. 1982. 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.
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A., y Valiente-Banuet, A. 2006. Reproductive Biology in Wild and Silvicultural Managed Populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53: 277-287.
- Obeso, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155: 321-348.
- Ohashi, K. y Yahara. 2001. Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. *Cognitive Ecology of*

- Pollination (eds L. Chittka y J.D. Thomson), pp. 274-296. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ortíz, F., Stoner, K. E., Pérez-Negrón, E., y Casas, A. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, 74: 897–904.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E., y Valiente-Banuet, A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central: reproductive biology. *American Journal of Botany*, 90(4): 593-602.
- Parachnowitsch, A. L., y Elle, E. 2004. Variation in sex allocation and male-female trade-offs in six populations of *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae S.L.). *American Journal of Botany*, 91(8): 1200–1207.
- Parciak, W. 2002. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant. *Ecology*, 83(3): 780-793.
- Parra-Tabla, V. y Bullock, S.H. 2000. Phenotypic natural selection on flower biomass allocation in the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae). *Plant Systematic and Evolution*, 221: 167-177.
- Patiño, S., Jeffree, C. y Grace, J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia*, 130: 373-379.
- Pérez-Villafaña, G. M., y Valiente-Banuet, A. 2009. Effectiveness of dispersal of an ornithocorous cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a patchy environment. *The Open Biology Journal*, 2(1): 101-113.
- Petit, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*, 49: 521–531.
- Pilson, 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 122: 72–82.

- Piña, H.H. 2007. Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México. 110 pp.
- Polowick, P.L y V. K. Sawhney.1985. Temperature effects on male fertility and flower and fruit development in *Capsicum annuum* L. *Scientia Horticulturae*, 25: 117-127.
- Ponce-Bautista, A., Valverde, P. L., Flores, J., Zavala-Hurtado, A., Vite, F., López-Ortega, G., y Pérez-Hernández, M. A. 2017. Photosynthetically active radiation and carbon gain drives the southern orientation of *Myrtillocactus geometrizans* fruits. *Plant Biology*, 19(2): 279-285.
- Postweiler, K., Stösser, R., y Anvari, S. F. 1985. The effect of different temperatures on the viability of ovules in cherries. *Scientia Horticulturae*, 25: 235–239.
- Prada, M., Molina, D., Villarroel, D., Barrios, R., y Díaz, A. 1998. Efectividad de dos especies del género *Elaeidobius* (Coleoptera: Curculionidae) como polinizadores en palma aceitera. *Bioagro*, 10: 3-10.
- Pressman, E., Moshkovitch, H., Rosenfeld, K., Shaked, R., Gamliel, B., y Aloni, B. 1998. Influence of low night temperatures on sweet pepper flower quality and the effect of repeated pollinations, with viable pollen, on fruit setting. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 73(1): 131-136.
- Prokop, P., Jersáková, J., Fančovičová, J., y Pipiška, M. 2019. Flower closure enhances pollen viability in *Crocus discolor* G. Reuss. *Flora*, 250: 68–71.
- Purnomo, D. 2005. Tanggapan varietas tanaman jagung terhadap irradiasi rendah. *Agrosains* 7: 86-93.
- Raimúndez-Urrutia, E., y Hokche, D, O. 2008. Aspectos de la biología reproductiva de dos especies de chamaecrista moench (*caesalpinioideae-leguminosae*)/Aspects of the reproductive biology of two Chamaecrista Moench species (Caesalpinioideae-Leguminosae). *Acta Botanica Venezuelica*, 31(2): 461-472.

- Rameau, C., y Gouyon, P. H. 1991. Resource allocation to growth, reproduction and survival in *Gladiolus*: the cost of male function. *Journal of Evolutionary Biology*, 4(2): 291-307.
- Ramírez, N. y Berry, P. 1993. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndromes de dispersión. *Ecotropicos*, 6: 43-60.
- Ramírez-Bullón, N., A. Ceroni-Stuva y V. Castro-Cepero. 2014. Fenología de cuatro especies de cactáceas del cerro Umarcata. Valle del río chillón. Canta-lima. Perú. *Ecología aplicada*, 13: 177-185.
- Rivera, G., Elliott, S., Caldas, L. S., Nicolossi, G., Coradin, V. T. R., y Borchert, R. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees*, 16: 445–456.
- Roach, D. A., y R. D. Wulff. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 18: 209-235.
- Rocha, E. A., Machado, I. C., y Zappi, D. C. 2007. Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Catinga” in northeastern Brazil. *Bradleya*, 25: 129–144.
- Rodríguez, P., Galán, S., y Herrero, M. 1990. Evaluation of papaya autogamy. *Fruits*, 45: 387-391.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Alcantara-Eguren, A., y Arita, H. T. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist. *Journal of Biogeography*, 26: 1065-1077.
- Rosas-García, E. M. 2010. Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Myrtillocactus geometrizans*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F.
- Ruiz, A., Santos, M., y Cavelier, J. 2000. Estudio Fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotrópica*, 32(3): 397-407.

- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. 1ra. Edición digital. México.
- Sapir, Y., Shmida, A., y Ne'eman, G. 2006. Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncoclytus irises*. *Oecología*, 147: 53–59.
- Sarkissian, T. S., y Harder, L. D. 2001. Direct and indirect responses to selection on pollen size in *Brassica rapa* L. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 456-468.
- Schemske, D. W. 1978. Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy and chasmogamy. *Ecology*, 59: 596-613.
- Schemske, D. W., Willson, M. F., Melampy, M. N., Miller, L. J., Verner, L., Schemske, K. M., y Best, L. B. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology*, 59: 351-366
- Schoen, D. J. 1982. Male reproductive effort and breeding system in an hermaphroditic plant. *Oecologia*, 53(2): 255-257.
- Seymour, R. S. y Matthews, P. G. D. 2006. The role of thermogenesis in the pollination biology of the Amazon waterlily *Victoria amazonica*. *Annals of Botany*, 98: 1129-1135.
- Sipes, S. D., y Tepedino, V. J. 1995. Reproductive biology of the rare orchid, *Spiranthes diluvialis*: breeding system, pollination, and implications for conservation. *Conservation Biology*, 9: 929-938.
- Smith, C.A., y Evenson, W. E. 1978. Energy Distribution in Reproductive Structures of *Amaryllis*. *American Journal of Botany*, 65(6): 714-716.
- Snook, L. K., Cámara-Cabrales, L., y Kelty, M. J. 2005. Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): patterns of variation and implications for sustainability. *Forest Ecology and Management*, 206: 221–235.
- Sopandie, D., Chozin, M.A., Sastrosumarjo, S., Juhaeti, T. y Sahardi. 2003. Toleransi padi gogo terhadap naungan. *Hayati*, 10: 71-75.

- Stanton, M. L. 1987. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: II. Factors limiting seed production. *American Journal of Botany*, 74: 188-196.
- Stanton, M. L., y Young, H. J. 1994. Selecting for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L. *Journal of Evolutionary Biology*, 7: 271-285.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 253–279.
- Stinson, K. A. 2004. Natural selection favors rapid reproductive phenology in *Potentilla pulcherrima* (Rosaceae) at opposite ends of a subalpine snowmelt gradient. *American Journal of Botany*, 94: 531-539.
- Stösser, R., y Anvari, S. F. 1982. On the senescence of ovules in cherries. *Scientia Horticulturae*, 16(1): 29-38.
- Tak-Cheung, L., y Stephenson, A. G. 1993. Effects of soil nitrogen on pollen production, pollen grain size, and pollen performance in *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany*, 80(7): 763-768.
- Talón, M., Mehouachi, J., Iglesia, D. J., Tardo, F. R., Lliso, I., Moya, J. L., Gómez-Cadenas, A. y Primo-Millo, E. 2000. Citrus fruit-let abscission: Physiological bases supporting the "competition hypothesis". Orlando, Florida: Proceedings of the 9th Congress of the International Society of the Citriculture.
- Tinoco-Ojanguren, C., y Molina-Freaner, F. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*, 78(12): 1489-1494.
- Totland, O. 1993. Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany*, 71: 1072-1079.
- 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.

- Valdés, D. B., González-Torres, L. R., y Bejerano, A. P. 2011. Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 163-168.
- Valencia-Mendoza, C.M. 2014. Efecto de la orientación de las flores en el éxito de la polinización en *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Rojas-Martínez, A., y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M.C., Villaseñor, J. L., Ortega, J. y Soriano, J. A. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 67: 25-74.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A. y Arizmendi, M.C. 1997a. Pollination biology of two Winter-blooming guant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., y Arizmendi, M.C. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Van der Kooij, C. J., Kevan, P. G., y Koski, M. H. 2019. The thermal ecology of flowers. *Annals of Botany*, 124: 343-353.
- Van Doorn, W. G., y Van Meeteren, U. 2003. Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany*, 54: 1801-1812.
- Vesprini, J. L., y Pacini, E. 2005. Temperature-dependent floral longevity in two *Helleborus* species. *Plant Systematics and Evolution*, 252: 63-70.
- Vogler, D. W., Peretz, S., y Stephenson, A. G. 1999. Floral plasticity in an iteroparous plant: the interactive effects of genotype, environment, and ontogeny in *Campanula rapunculoides* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 86(4): 482-494.

- Vonhof, M. J., y Harder, L. D. 1995. Size-number trade-offs and pollen production by papilionaceous legumes. *American Journal of Botany*, 82: 230–238.
- Warren, S. D., Aguilera, L. E., Baggett, L. S., y Zuñiga, M. 2017. Floral orientation in *Eulychnia acida*, an arborescent cactus of the Atacama Desert, and implications for cacti globally. *Ecosphere*, 8: e01937.
- Weiner, J., Martinez, S., Muller-Scharer, H., Stoll, P., y Schmid, B. 1997. How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology*, 85(2): 133-142.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. New Jersey: Prentice University Press.
- Wolfe, L. M. 1992. Why the size of reproductive structures declines through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae): Developmental constraints vs. resource limitation. *American Journal of Botany*, 79: 1286-1290.
- Wright, J. W., y Meagher, T. R. 2003. Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Ecology*, 84: 2062-2073.
- Yang, C. F., y Guo, Y. H. 2004. Pollen size-number trade-off and pollen-pistil relationships in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 247(3): 177-185.
- Young, H. J., y Stanton, M. L. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology*, 71: 536-547.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice-Hall.
- Zhang, S, Ai, H. L., Yu, W. B., Wang, H., y Li, D. Z. 2010. Flower heliotropism of *Anemone rivularis* (Ranunculaceae) in the Himalayas: effects on floral temperature and reproductive fitness. *Plant Ecology*, 209: 301-312
- Zhang, S., Hu, H., Zhou, Z., Xu, K., Yan, N., y Li, S. 2005. Photosynthesis in Relation to Reproductive Success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany*, 96, 43-49.
- Zhang, S., Shi-Bao, Z., Hong-Hu, K. X., Zhong-Rong, L., y Yong-Ping, Y. 2007. Flexible and reversible responses to different irradiance levels during photosynthetic acclimation of *Cypripedium guttatum*. *Journal of Plant Physiology*, 164: 611-620.

Zimmerman, J. K., Wright, S. J., Calderón, O., Pagan, M. A., y Paton, S. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 231-251.

Zuliani, M., y Farji-Brener, A. 2020. El impacto de las variaciones en la morfología floral sobre las visitas de polinizadores y el éxito reproductivo del arbusto *Cytisus scoparius*. *Ecología Austral*, 30(3): 428-437.

11. ANEXOS

11.1. Artículo publicado

Aguilar-García, S. A., Figueroa-Castro, D. M., Valverde, P. L., Vite, F., López-Ortega, G., y Pérez-Hernández, M. A. (2022). Reproductive biology of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) flowers with contrasting orientation. *Plant Species Biology*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12371>

Reproductive biology of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) flowers with contrasting orientation

Sandra Aracely Aguilar-García¹ | Dulce María Figueroa-Castro² |
Pedro Luis Valverde³ | Fernando Vite³ | Gerardo López-Ortega³ |
Marco Aurelio Pérez-Hernández³

¹Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México

²Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México

³Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México

Correspondence

Dulce María Figueroa-Castro, Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, C.P. 72570, Ciudad Universitaria, Puebla, México.
Email: figgery@gmail.com

Pedro Luis Valverde, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México.
Email: plvp@xanum.uam.mx

Funding information

Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Grant/Award Number: 143.05.27; Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa and CONACYT, Grant/Award Number: 565716

Abstract

In columnar cacti, a higher production of reproductive structures on branches oriented towards the Equator has been explained by their higher interception of photosynthetic active radiation (PAR) as well as resource availability. The goal of this study was to evaluate the effect of orientation on diverse aspects of the reproductive biology of *Myrtillocactus geometrizans*. Phenology was studied in north- and south-facing branches. Floral cycle events, floral visitors, reproductive traits associated with sexual and attraction functions, and reproductive success were estimated from reproductive structures with contrasting orientation. Pollination experiments were conducted to evaluate the effect of orientation on mating system. Our results showed that south-facing branches had a longer duration of the mature fruit phenophase. Moreover, flower synchrony, production of reproductive structures, and floral traits associated with the male (number of anthers and pollen grains per floral bud), female (number and size of ovules and dimensions of both ovary and ovary cavity), and attraction (petal size) functions had higher values in south-facing flowers. The beginning and ending of the male function and the end of flower anthesis occurred earlier in south-facing flowers. Diversity of floral visitors was similar between orientations, except for beetles whose abundance was greater in flowers oriented towards the south. North- and south-facing flowers had a mixed mating system, with similar reproductive success. Our results showed strong differences in the reproductive biology of an intertropical columnar cactus, probably in response to the uneven PAR interception and resource availability in branches and flowers with contrasting orientation.

KEYWORDS

floral cycle, floral traits, mating system, photosynthetic active radiation, reproductive phenology

1 | INTRODUCTION

Plant reproductive biology is influenced by both biotic and abiotic factors (Fenner, 1998; Kelly & Sork, 2002). Pollinator, disperser, and predator availability figure among the

biotic factors (Albrechtsen, 2000; Lobo et al., 2003; Totland, 1993), whereas precipitation, photoperiod, temperature, and photosynthetically active radiation (PAR) have been recognized as important abiotic factors (Borchert et al., 2005; Bustamante & Búrquez, 2008; Munguía-Rosas & Sosa, 2010;

Petit, 2001; Sapir et al., 2006; Zhang et al., 2005, 2007). Altogether, these factors might have strong effects on plant reproductive biology (Bernier et al., 1981; Borchert et al., 2005; Bustamante & Búrquez, 2008; Díaz-Segura et al., 2020).

Particularly, a number of studies have addressed the importance of PAR interception on plant reproductive biology. PAR interception is positively associated with plant photosynthetic activity (Drezner, 2020; Geller & Nobel, 1987; Lee, 1988) and temperature (Herce et al., 2014; Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000). Therefore, it determines resource availability (i.e., carbohydrates produced through photosynthesis) for the production of flowers, fruits, and gametes (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Zhang et al., 2005) and flower size (Ashman & Hitchens, 2000; Herrera, 1991). In turn, a high investment in the production of reproductive structures and floral rewards might favor pollination (Atamian et al., 2016; Ohashi & Yahara, 2001; Patiño et al., 2002) and reproductive success (Stinson, 2004; Wright & Meagher, 2003). For instance, it has been shown that both temperature and PAR interception have a positive effect on flower lifespan, anther dehiscence, the development and transfer of pollen grains, stigma receptivity, pollen germination, and pollen tube growth rate (Hedhly et al., 2003; Van Doorn & Van Meeteren, 2003; Vesprini & Pacini, 2005).

In columnar cacti, it has been documented that PAR interception is not uniform throughout all the photosynthetic surfaces (Geller & Nobel, 1987) and that resources are probably not translocated among ribs (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000). In these cacti, photosynthetic surfaces facing towards the Equator have the highest PAR interception (Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner, 2015; Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Ponce-Bautista et al., 2017; Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000) as well as the highest CO₂ gain (Ponce-Bautista et al., 2017) and have a high availability of resources for different functions, including the reproductive one (Aguilar-García et al., 2018; Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner, 2015; Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Ponce-Bautista et al., 2017; Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000; Warren et al., 2017). In contrast, photosynthetic surfaces facing away from the Equator might experience a strong resource limitation, caused by both low PAR interception and reduced resource translocation. Such limitation in the availability of resources might have a negative effect on reproductive success (Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Ponce-Bautista et al., 2017).

Myrtillocactus geometrizans (Mart. Ex. Pfeiff.) Console is an arborescent columnar cactus in which uneven PAR interception and CO₂ gain (Ponce-Bautista et al., 2017) seem to explain the differential investment in a number of reproductive structures from branches and flowers produced around the stem. In this cactus, fruit production;

anther number; number, size, viability, and germinability of pollen grains; pollen tube length; ovary size; flower size; and the pollen:ovule (P:O) ratio are greater in the southernmost ribs of south-facing branches (i.e., those oriented towards the Equator) in comparison with the northernmost ribs of branches facing northwards (Aguilar-García et al., 2018; Ponce-Bautista et al., 2017). Nevertheless, to our knowledge there are no integrative studies addressing the effect of both branch and flower orientation on its reproductive biology. Here, we evaluate the effects of branch orientation on the phenology of *M. geometrizans*, as well as the variation in reproductive and attraction traits, floral cycle, diversity of floral visitors, mating system, and reproductive success between flowers produced on the southernmost and northernmost ribs of branches oriented towards the south and north, respectively. According to the literature, we predict that in south-facing branches the reproductive period will be longer, more synchronous, and with a higher production of reproductive structures than north-facing branches (Aguilar-García et al., 2018; Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner, 2015; Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Fleming et al., 2001; Johnson, 1924; Ponce-Bautista et al., 2017; Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000). Likewise, it is expected that the floral cycle events will be shorter (Hedhly et al., 2003; Johnson, 1924; Prokop et al., 2019; Van Doorn & Van Meeteren, 2003; Vesprini & Pacini, 2005) and that the production and size of traits associated with the sexual and attraction functions will be higher in south-facing flowers (Ashman & Hitchens, 2000; Charlesworth & Charlesworth, 1987; Herrera, 1991). In turn, these factors will cause the diversity of floral visitors to be higher in south-facing flowers, preventing geitonogamy and favoring outcross pollination (OP) (Bawa, 1983; Bustamante & Búrquez, 2008; Marquis, 1988) and reproductive success (Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Wright & Meagher, 2003).

2 | METHODS

2.1 | Study system

Myrtillocactus geometrizans is an arborescent columnar cactus (2–5 m in height) with a short, well-defined, branched main stem. Each branch has between five and seven ribs (Arias et al., 1997). Flowers are white with diurnal anthesis; they are 2–3 cm in length and 2.5–3.5 cm wide. Fruits are dark purple, globose to ellipsoidal berries (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978). The species flowers from February to April and fructifies from March to September (Arias et al., 1997). Bees and birds are its main pollinators and dispersers, respectively (Arias et al., 1997). *Myrtillocactus geometrizans* is an

endemic species distributed in most arid and semiarid regions of central to southern Mexico (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978).

2.2 | Study site

The study was conducted in the locality of Zapotitlán Salinas, within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve in Central Mexico (18°19'09.60"N, 97°27'05.71"W, 1445 masl). Mean annual precipitation and temperature at the locality are 380 mm and 21°C, respectively. Climate is semiarid with a rainy season from June to September (Arias et al., 1997; Rzedowski, 2006). Vegetation is a xerophytic scrub dominated by columnar cacti (Rzedowski, 2006).

2.3 | Reproductive phenology in branches with contrasting orientation

To evaluate the effect of branch orientation on the phenology of *M. geometrizans*, we selected the three southern-most (azimuth 135–225°) and northern-most branches (azimuth 315–45°) of 20 randomly selected plants. The number of reproductive structures was quantified periodically on the 20 apical areoles of each rib within each of the sampled branches. Four phenophases were considered when conducting quantifications: (1) floral buds (reproductive structures before anthesis); (2) flowers in anthesis (flowers with petals and sepals displayed); (3) immature fruits (senescent flowers with a swollen and well-developed ovary); and (4) mature fruits (reddish with a fleshy and turgent consistency). Quantification of floral buds and flowers was conducted every other day from December 28, 2018 to June 3, 2019. Fruit (immature and mature) phenology was followed weekly from this date up to October 21, 2019.

The mean number of reproductive structures of each phenophase per areole was analyzed by two-way repeated-measures ANOVA in which orientation (north and south) and time (date) were used as fixed factors. The floral synchrony index (*S*; Marquis, 1988) per orientation was estimated with data of number of flowers in anthesis. The index was estimated for each sampled individual and orientation. Mean duration (in days) and mean maximal production of reproductive structures of each phenophase as well as floral synchrony were compared between orientations (north and south) with paired $t_{(1)}$ -tests. We tested the hypothesis that all of these traits were higher in south-facing branches than in the north-facing ones. The number of reproductive structures per phenophase and the maximal production of reproductive structures were transformed as $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 2010).

2.4 | Reproductive biology in flowers with contrasting orientation

Variation in production and size of reproductive and attraction traits, floral cycle events, diversity of floral visitors, the mating system, and reproductive success as a function of orientation were evaluated at the flower level. Branches with contrasting orientation (south and north) within each individual were chosen. The southern- and northern-most flowers produced on south-facing ribs from branches oriented towards the south and north-facing ribs from branches oriented towards the north, respectively, were used.

2.4.1 | Variation in reproductive and attraction traits, and floral cycle events

A total of 25 traits associated with reproductive (19) and attraction (six) functions were measured in floral buds and flowers in anthesis with contrasting orientation preserved in formaldehyde:ethylic alcohol:glacial acetic acid (see Table S1 for date and sample size details). Male function traits measured in floral buds (1–4) and flowers in anthesis (5–8) were: (1) number of anthers per floral bud; (2) number of pollen grains per anther; (3) number of pollen grains per floral bud; (4) pollen size; (5–7) anther length, width, and area; and (8) stamen length (see Table S2 for details). Female function traits measured from floral buds (1–5) and flowers in anthesis (6–11) were: (1) number of ovules per floral bud; (2) ovule size; (3–5) length, width, and area of the ovary cavity; (6–8) ovary length, width, and area; (9) pistil length; (10) number of stigmatic lobules; and (11) length of the longest stigma lobule (see Table S2 for details). Finally, the attraction-associated traits measured in flowers in anthesis included: (1) maximal corolla diameter; (2) number of sepals; (3) number of petals; and (4–6) petal length, width, and area (see Table S2 for details).

The effect of flower orientation on each trait measured was evaluated with a paired $t_{(1)}$ -test. We tested the hypothesis that for all the traits measured, south-facing flowers had greater values than north-facing flowers. The number of pollen grains per anther and per floral bud and the number of ovules, sepals, petals, and stigmatic lobules were transformed as $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 2010).

We conducted observations on individual flowers with contrasting orientation to describe the events that take place during flower anthesis (see Table S1 for date and sample size details). Floral buds of around 3 cm in length in which the white color of the petals was distinguishable were chosen the day before observations were conducted. Floral cycle events were observed from 4:30

a.m. to 2:00 p.m. (or before, if flower anthesis ended earlier). During that period, flowers were observed twice during 15 min every hour, for a total observation time of 285 min (4 h 45 min) per flower. During each 15-min observation period, we recorded the beginning, duration, and ending of the following floral events: (1) flower anthesis, (2) anther dehiscence (male function), and (3) stigmatic receptivity (female function) (see Table S2 for details). In addition, maximal stigmatic receptivity of each flower was determined when all the stigma lobules were completely separated and exposed. Moreover, on every observation period we measured corolla diameter of each flower.

Beginning and ending time of flower anthesis, female and male functions, time of maximal stigmatic receptivity, and maximal corolla diameter were compared between orientations with paired Moore tests for circular data (Zar, 2010). Since the ending time of stigmatic receptivity corresponds to the time of flower closure, this particular record corresponds to both events of the flower cycle. These analyses were conducted in the software ORIANA for Windows v. 4.02 (Kovach, 2013). Mean duration (in hours) of flower anthesis and female and male functions were compared between orientations with paired $t_{(1)}$ -tests. We tested the hypothesis that duration of the sexual functions and flower anthesis are shorter in south-facing flowers than in those facing northwards. The effect of flower orientation on corolla diameter throughout the whole anthesis period was examined with two-way repeated-measures ANOVA. Orientation and time were used as fixed factors. Corolla diameter was transformed as $\ln(x)$ (Zar, 2010).

2.4.2 | Floral visitors

We observed the groups of organisms visiting flowers of *M. geometrizans* with contrasting orientation. All the insects visiting the flowers were collected. Collections were conducted simultaneously on south- and north-facing flowers of 20 individual plants (see Table S1 for date and sample size details). Floral visitors were collected in two 15-min periods each hour separated by 15-min periods, from 4:30 a.m. to 2:00 p.m. (or when flower anthesis ended) for a total time of 285 min (4 h 45 min). Insects were collected with aerial nets. Bees and lepidopterans were sacrificed in ethyl acetate chambers and preserved individually in glassine paper bags. Beetles, flies, neuropterans, thrips, ants, and spiders were preserved in 70% alcohol. Insects were identified to the lowest taxonomic level by expert entomologists.

Species richness, abundance, and the Shannon diversity index of the whole community of floral visitors

collected on south- and north-facing flowers were estimated. Those same parameters were also estimated for the most abundant groups of floral visitors (i.e., bees, flies, and beetles). These parameters were estimated for each orientation within each sampled individual. Differences in species richness and abundance of floral visitors between orientations were analyzed with paired $t_{(1)}$ -tests. We tested the hypothesis that species richness and abundance of floral visitors were greater in south-facing flowers compared with those oriented towards the north. Diversity was compared between orientations with $t_{(1)}$ -Hutcheson tests (Zar, 2010) using the software PAST v. 2.17 (Hammer et al., 2001). Finally, the composition of the whole community of floral visitors as well as of the communities of bees, flies, and beetles collected on flowers with contrasting orientations was evaluated with the Sørensen similarity index. The effect of orientation on the number of bees, flies, and beetles recorded throughout the whole period of flower anthesis was examined with two-way repeated-measures ANOVA, in which orientation and time were considered as fixed factors. Species richness and abundance were transformed as $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 2010).

2.4.3 | Mating system, pollen limitation, and reproductive success

The mating system was determined on flowers with contrasting orientation through the estimation of the P:O ratio and pollination experiments. The P:O ratio was estimated with data of number of pollen grains and ovules per floral bud. The mating system on each orientation was determined following Cruden's (1977) classification. The P:O ratio was compared between orientations with a paired $t_{(1)}$ -test under the hypothesis that it was higher in south-facing flowers.

In addition, four pollination treatments were applied on a total of 240 flowers (see Table S1 for date and sample size details): (1) natural pollination (NP): flowers were accessible to any floral visitor during the anthesis period; (2) spontaneous self-pollination (SSP): floral buds were bagged before and during flower anthesis; (3) hand self-pollination (HSP): flowers in anthesis were hand-pollinated with pollen from other flowers within the same individual; and (4) OP: flowers in anthesis were hand-pollinated with pollen from three to five individuals. In the HSP and OP treatments, mature floral buds were emasculated the day before anthesis and bagged until pollination treatments were done. After pollen supplementation in the HSP and OP treatments and after flower anthesis ended in the NP treatment all experimental flowers were bagged with veil fabric (<0.5 mm mesh size) up to fruit maturation.

The number of seeds per fruit and seed set were estimated for each treatment. Seed set was estimated by dividing the number of seeds produced in each fruit by the mean number of ovules produced in flowers with contrasting orientation. Both variables were estimated as a mean value from each pair of flowers per treatment used in each individual plant. Within each orientation, we compared both variables between pairs of treatments to determine: (1) the mating and self-compatibility system, OP and HSP; (2) pollen limitation, NP and OP; and (3) selfing mediated through vectors, HSP and SSP. Paired $t_{(1)}$ -tests were used to evaluate the hypotheses that north-facing flowers have a trend towards autogamy and self-compatibility and experience stronger pollen limitation in comparison with those facing southwards. For these analyses, the number of seeds per fruit and seed set were transformed as $(x + 0.5)^{1/2}$ and arcsine \sqrt{x} , respectively (Zar, 2010).

The reproductive success of flowers with contrasting orientation was estimated as the number of seeds per fruit and seed set. A total of 60 flowers (see Table S1 for date and sample size details) were tagged before anthesis and bagged with veil fabric (<0.5 mm mesh size) once they became senescent and up to fruit maturation. Mature fruits were collected and the number of seeds per fruit was quantified. Seed set was estimated by dividing the number of seeds produced in each fruit by the mean number of ovules per ovary quantified previously in flowers with contrasting orientation. Average values of both variables were obtained using data of the two flowers tagged per orientation on each individual. Both variables were compared between orientations with paired $t_{(1)}$ -analyses, which tested the hypothesis that south-facing flowers had a greater reproductive success than those facing northwards. The number of seeds per fruit and seed set were transformed as $(x + 0.5)^{1/2}$ and arcsine \sqrt{x} , respectively (Zar, 2010). All t -tests and ANOVAs were conducted in the software NCSS 12.0.8. (NCSS, 2019).

3 | RESULTS

3.1 | Reproductive phenology in branches with contrasting orientation

In both orientations, the reproductive period of *M. geometrizans* had a total duration of 297 days (December 28, 2018 to October 21, 2019; Figure S1). Total duration of the floral bud and the immature fruit phenophases were similar between orientations (Figure S1, Table S3). In contrast, total duration of the flower in anthesis and the mature fruit phenophases were slightly longer in south-facing branches (Figure S1, Table S3).

The phenophases of flowers in anthesis and immature fruits in north-facing branches had a shorter mean duration (\pm standard error; 38.8 ± 2.54 and 189.75 ± 8.70 days, respectively) than those in south-facing branches (42.35 ± 2.34 and 194.85 ± 7.88 days, respectively). Also, mature fruit phenophases lasted shorter in north- (158.2 ± 8.08 days) than in south-facing branches (171.2 ± 7.39 days). Finally, floral buds had an intermediate mean duration, lasting an average of 68.95 ± 4.53 and 64.25 ± 4.53 days in north- and south-facing branches, respectively. No significant differences between orientations were found in the mean duration of floral buds ($t_{(1),19} = -1.32$, $p = 0.1012$), flowers in anthesis ($t_{(1),19} = 1.50$, $p = 0.0750$), and immature fruits ($t_{(1),19} = 0.87$, $p = 0.1985$). In contrast, mean duration of mature fruits in south-facing branches was significantly longer compared with that of those facing northwards ($t_{(1),19} = 2.24$, $p = 0.0186$).

Two-way repeated-measures ANOVA showed a significant effect of both orientation and time on the mean number of reproductive structures per areole for all the phenophases (Table 1). In addition, a significant effect of the interaction orientation \times time was found in mature fruits (Table 1). For all phenophases, the mean number of reproductive structures per areole was greater in south-facing branches than in those facing towards the north (Table 1). Mean maximal production of reproductive structures did not differ significantly between orientations, except for flowers in anthesis, whose maximal production was greater in south-facing branches (Table S4).

The mean Marquis index showed that flowering in south-facing branches is significantly more synchronous than in those oriented towards the north ($t_{(1),19} = 2.67$, $p = 0.0075$). The mean Marquis index was 0.92 ± 0.01 and 0.88 ± 0.013 in south- and north-facing branches, respectively.

3.2 | Reproductive biology in flowers with contrasting orientation

3.2.1 | Variation in reproductive and attraction traits, and floral cycle events

A significant effect of flower orientation was found on 11 out of the 19 reproductive traits (Table 2). Among the traits associated with the male function, south-facing flowers produced significantly more anthers (12.17%) and pollen grains (17.21%) per floral bud than those facing towards the north. Likewise, the number of ovules per floral bud (10.5%), ovule size (12.6%), and the length, width, and area of the ovary (5.9%, 3.3%, and 9.9%, respectively) and the ovary cavity (22.6%, 8.9%, and

TABLE 1 Mean (standard error) number of reproductive structures per areole of each phenophase developed on branches of *Myrtillocactus geometrizans* with contrasting orientation

Reproductive phenophase	Branch orientation		Effect		
	South	North	Orientation	Time	Orientation × time
Floral buds	6.39 (0.18)	5.62 (0.18)	$F_{1,1843} = 8.70$ $p = 0.0062$	$F_{48,1843} = 53.67$ $p < 0.0001$	$F_{48,1843} = 0.66$ $p = 0.9630$
Flowers in anthesis	0.28 (0.01)	0.23 (0.01)	$F_{1,1577} = 7.14$ $p = 0.0076$	$F_{41,1577} = 30.40$ $p < 0.0001$	$F_{41,1577} = 0.96$ $p = 0.5478$
Immature fruits	7.36 (0.15)	6.59 (0.15)	$F_{1,65} = 12.42$ $p = 0.0004$	$F_{65,2489} = 61.40$ $p < 0.0001$	$F_{65,2489} = 0.23$ $p = 0.9999$
Mature fruits	0.09 (0.005)	0.075 (0.005)	$F_{1,2223} = 4.05$ $p = 0.0444$	$F_{58,2223} = 19.32$ $p < 0.0001$	$F_{58,2223} = 1.58$ $p = 0.0036$

Note: Results of two-way repeated-measures ANOVAs to test the effects of orientation and time (date) are shown. Significant effects are indicated in bold.

33.3%, respectively) were significantly greater in flowers facing towards the south in comparison with those facing northwards (Table 2). In contrast, the number of stigmatic lobules was significantly higher in north-facing flowers than in those facing towards the south (5.3%; Table 2).

As for the attraction traits, two out of the six traits analyzed were significantly different between orientations (Table 2). Petal width and area were significantly greater in south-facing flowers than in those oriented towards the north (8.6% and 10.9%, respectively; Table 2). Finally, although maximal corolla diameter and petal length were not significantly different between orientations, south-facing flowers had marginally greater values for both of these variables (Table 2).

Flowers of *M. geometrizans* have diurnal anthesis, which lasted an average of 7.41 ± 0.07 h and 7.87 ± 0.07 h in south- and north-facing flowers, respectively. Flower orientation had a significant effect on the beginning and ending time of the male function as well as the ending time of flower anthesis (which also corresponds to the ending time of female function; Table 3). These three events of the floral cycle took place earlier in south-facing flowers than in those oriented towards the north. No significant differences were detected for the beginning of both flower anthesis and the female function, maximal stigmatic receptivity and maximal corolla diameter between flowers with contrasting orientation (Table 3).

Mean duration of flower anthesis ($t_{(1),9} = -4.85$, $p < 0.0001$) and the female function ($t_{(1),9} = -2.21$, $p = 0.0150$) were significantly longer in north-facing flowers (7.87 ± 0.07 h, and 5.43 ± 0.12 h, respectively) than in those facing south (7.41 ± 0.07 h and 4.92 ± 0.21 h, respectively). Mean duration of the male function was not significantly different between flowers with contrasting orientation (south: 3.36 ± 0.12 h; north:

3.28 ± 0.09 h). A significant effect of orientation ($F_{1,315} = 5.43$, $p = 0.0203$) and time ($F_{17,315} = 83.3$, $p < 0.0001$), but not of the interaction orientation × time ($F_{17,315} = 1.15$, $p = 0.3023$; Figure 1) was found for the variation in corolla diameter throughout the anthesis period. North-facing flowers had a 6.5% greater corolla diameter than south-facing flowers (22.40 ± 0.41 mm and 21.04 ± 0.41 mm, respectively; Figure 1).

3.2.2 | Floral visitors

A total of 30 morphospecies from the orders Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Thysanoptera, Neuroptera, Araneae, and Apodiformes visited the flowers of *M. geometrizans*. Out of these, a total of 25 and 23 morphospecies were recorded in north- and south-facing flowers, respectively (Table S5). The total abundance of floral visitors to south- and north-facing flowers was 488 and 481, respectively (Table S5). Flowers oriented towards the south had a mean species richness of 2.13 ± 0.07 and a mean abundance of 4.73 ± 0.35 floral visitors. North-facing flowers had a mean species richness of 2.04 ± 0.10 and a mean abundance of 4.60 ± 0.42 floral visitors. The community of floral visitors at south- and north-facing flowers had a diversity index of 1.31 and 1.3, respectively. Mean species richness ($t_{(1),19} = 0.74$, $p = 0.2341$), mean abundance ($t_{(1),19} = 0.31$, $p = 0.3799$), and diversity ($t_{(1),961.67} = 0.142$, $p = 0.4435$) were not significantly different between orientations. The communities of arthropods visiting the flowers of *M. geometrizans* with contrasting orientations had a similarity of 75%. Out of the 30 morphospecies, 18 were recorded in flowers from both orientations, whereas five and seven morphospecies were found only on south- and north-facing flowers, respectively (Table S5).

TABLE 2 Mean values (standard error) of reproductive and attraction traits on floral buds and flowers of *Myrtillocactus geometrizans* with contrasting orientation and results of $t_{(1)}$ -paired tests

Floral trait	Orientation		$t_{(1)}$ (df)	<i>p</i>
	South	North		
Reproductive traits: male function				
Anther number/floral bud	83.43 (2.77)	74.31 (2.93)	5.3 (18)	<0.0001
Anther length (mm)	1.56 (0.04)	1.54 (0.04)	1.09 (11)	0.1400
Anther width (mm)	0.87 (0.01)	0.87 (0.02)	0.06 (11)	0.5200
Anther area (mm ²)	1.08 (0.04)	1.06 (0.03)	0.54 (11)	0.2900
Stamen length (mm)	12.71 (0.27)	12.68 (0.25)	0.23 (11)	0.4000
Pollen grain number/anther	615.11 (22.44)	594.98 (18.89)	1.12 (18)	0.1390
Pollen grain number/floral bud	51408.6 (2769.93)	43860.1 (2047.92)	4.43 (18)	<0.0001
Pollen grain diameter (μm)	55.40 (0.60)	55.26 (0.73)	0.17 (14)	0.4300
Reproductive traits: female function				
Ovule number/floral bud	74.09 (3.10)	67.03 (2.83)	3.68 (18)	<0.0001
Ovule diameter (μm)	338.77 (21.97)	300.85 (4.92)	5.14 (18)	<0.0001
Ovary length (mm)	6.27 (0.19)	5.92 (0.10)	2.65 (11)	0.0110
Ovary width (mm)	3.73 (0.01)	3.61 (0.07)	1.84 (11)	0.0450
Ovary area (mm ²)	18.38 (0.69)	16.73 (0.50)	3.42 (11)	0.0020
Ovary cavity length (mm)	2.77 (0.09)	2.26 (0.06)	8.21 (18)	<0.0001
Ovary cavity width (mm)	1.34 (0.04)	1.23 (0.04)	3.43 (18)	0.0014
Ovary cavity area (mm ²)	2.92 (0.14)	2.19 (0.09)	7.25 (18)	<0.0001
Pistil length (mm)	20.34 (0.49)	19.95 (0.55)	1.30 (11)	0.1090
Number of stigma lobules	4.09 (0.10)	4.32 (0.13)	-2.87 (11)	0.0076
Stigma lobule length (mm)	5.64 (0.20)	5.76 (0.23)	-0.58 (11)	0.7160
Attraction function				
Maximal corolla diameter (mm)	29.09 (0.72)	28.73 (0.65)	1.53 (11)	0.0770
Number of petals/flower	13.16 (0.28)	13.32 (0.29)	-0.94 (11)	0.8170
Number of sepals/flower	3.27 (0.05)	3.23 (0.05)	1.36 (11)	0.1000
Petal length (mm)	15.35 (0.38)	15.01 (0.42)	1.63 (11)	0.0640
Petal width (mm)	5.92 (0.29)	5.45 (0.13)	1.87 (11)	0.0430
Petal area (mm ²)	71.73 (4.44)	64.68 (2.90)	2.51 (11)	0.0140

Note: Significant differences between orientations are shown in bold.
Abbreviation: *df*, degrees of freedom.

Bees (Apidae, Halictidae, and Andrenidae), beetles, and flies were the groups of floral visitors with the highest relative abundance in both orientations (south: 72.1%, 17.83%, and 5.33%; north: 81.5%, 8.73%, and 5.61%, respectively). A similar number of morphospecies of bees (two) and beetles (two) was collected in flowers with contrasting orientation. Three and four morphospecies of dipterans were collected on south- and north-facing flowers, respectively. The total abundance of bees and flies collected in south-facing (330 and 26, respectively) and north-facing flowers (348 and 27, respectively) was similar. Beetle abundance in flowers oriented towards

the south (87) was twice the one recorded in north-facing flowers (42). No significant differences between flowers with contrasting orientation were found in the mean species richness and mean abundance of bees and flies (Table S6). Moreover, the diversity index of the communities of bees, flies, and beetles did not differ between flower orientations (Table S6). Mean species richness and mean abundance of beetles were significantly higher in south-facing flowers than in those oriented towards the north (Table S6). Finally, the similarity indexes of the communities of bees, flies, and beetles were 100%, 85.7%, and 50%, respectively.

TABLE 3 Mean values (standard error) of the time of day at which the different events of the floral cycle were recorded in flowers of *Myrtillocactus geometrizans* with contrasting orientation and results of Moore paired tests for circular data (R')

Floral cycle event	Flower orientation		R'	p
	South	North		
Beginning of flower anthesis	4:41 a.m. (8 min)	4:38 a.m. (6 min)	0.849	0.1000
Beginning of male function	5:28 a.m. (19 min)	5:50 a.m. (15 min)	1.075	<0.05
Beginning of female function	7:11 a.m. (25 min)	7:02 a.m. (19 min)	0.290	0.5000
Ending of flower anthesis (also ending of stigmatic receptivity)	12:05 p.m. (11 min)	12:29 p.m. (12 min)	1.378	0.0010
Ending of male function	8:44 a.m. (8 min)	9:07 a.m. (13 min)	1.003	<0.05
Maximal corolla diameter	8:18 a.m. (15 min)	8:45 a.m. (17 min)	0.950	0.1000
Maximal stigmatic receptivity	9:27 a.m. (32 min)	9:32 a.m. (30 min)	0.114	0.5000

Note: In all cases, $n = 10$. Significant differences between orientations are shown in bold.

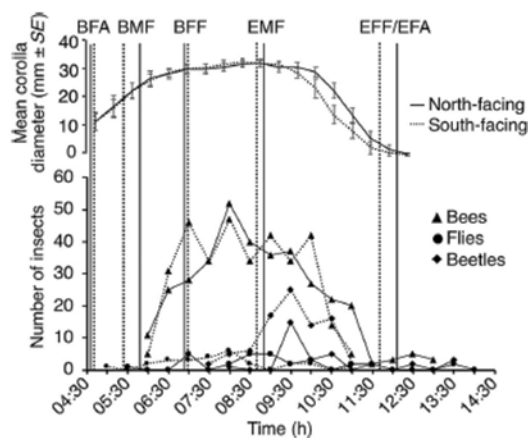


FIGURE 1 Variation in flower corolla diameter (top) and abundance of the bees, flies, and beetles (bottom) observed on the flowers of *Myrtillocactus geometrizans* throughout the whole anthesis period. Vertical lines indicate the daytime in which the different events of the floral cycle were recorded. BFA, beginning of flower anthesis; BMF, beginning of the male function; BFF, beginning of the female function; EMF, ending of the male function; EFF, ending of the female function; EFA, ending of flower anthesis. Within and between (vertical lines) graphs, continuous lines correspond to flowers oriented towards the north, whereas dotted lines refer to south-facing flowers

Foraging activities of the most abundant groups of floral visitors were similar in flowers with contrasting orientation (Figure 1). Foraging activities of bees started at 7:00 a.m., peaked at 9:30 a.m., and ended at 12:30 p.m. and 2:30 p.m. in south- and north-facing flowers, respectively (Figure 1). Foraging activities of dipterans started earlier than those of bees; these insects were

recorded from 6:30 a.m. to 12:30 p.m. and from 6:00 a.m. to 2:30 p.m. in south- and north-facing flowers, respectively (Figure 1). Finally, beetles foraged on south- and north-facing flowers from 9:00 a.m. to 12:30 p.m. and from 9:30 a.m. to 3:00 p.m., respectively (Figure 1). A significant effect of time, but not of orientation nor the interaction time \times orientation, on the abundance of bees (time: $F_{21,817} = 12.55$, $p < 0.0001$; orientation: $F_{1,817} = 0.01$, $p = 0.9298$; time \times orientation: $F_{21,817} = 0.54$, $p = 0.9534$) and flies (time: $F_{21,817} = 2.72$, $p < 0.0001$; orientation: $F_{1,817} = 0.73$, $p = 0.3943$; time \times orientation: $F_{21,817} = 0.66$, $p = 0.8701$) was found. In contrast, the abundance of beetles was significantly affected by time ($F_{21,817} = 7.71$, $p < 0.0001$), orientation ($F_{1,817} = 5.99$, $p = 0.0146$), and the interaction time \times orientation ($F_{21,817} = 1.67$, $p = 0.0297$). The abundance of beetles was significantly higher in south-facing flowers (87 individuals) in comparison with those facing northwards (42 individuals). Moreover, in flowers oriented towards the south, the foraging activities of beetles started and ended earlier than in north-facing flowers (Figure 1).

3.2.3 | Mating system, pollen limitation, and reproductive success

Flower orientation did not have a significant effect on the P:O ratio ($t_{(1),19} = 1.2$, $p = 0.1224$); south- and north-facing flowers had a P:O ratio of 723.65 ± 41.74 and 689.26 ± 40.01 , respectively. According to Cruden's (1977) classification, the mating system of the species is between facultative autogamous and facultative xenogamous.

Seed set and seed number per fruit were highly variable among pollination treatments (Table 4). Flowers from both orientations had the highest production of seeds per fruit and seed set under the NP and OP

TABLE 4 Mean (standard error) number of seeds per fruit and mean seed set (standard error) estimated from flowers of *Myrtillocactus geometrizans* with pollination treatments to infer different reproductive features (mating system, self-compatibility system, pollen limitation, selfing mediated through vectors)

Reproductive feature (treatment comparisons)	Number of seeds per fruit		Seed set	
	Treatment (mean [SE])	$t_{(1)} (p)$	Treatment (mean [SE])	$t_{(1)} (p)$
South-facing flowers				
Mating system and self-compatibility (OP vs. HSP)	OP (19.37 [4.45]), HSP (1.53 [1.4])	4.764 (0.0002)	OP (0.25 [0.059]), HSP (0.019 [0.018])	4.328 (0.0003)
Pollen limitation (NP vs. OP)	NP (29.03 [4.48]), OP (19.37 [4.45])	1.797 (0.0469)	NP (0.39 [0.06]), OP (0.25 [0.06])	10.738 (<0.0001)
Selfing mediated through vectors (SSP vs. HSP)	SSP (2.3 [8.9]), HSP (1.53 [1.4])	0.066 (0.5262)	SSP (0.03 [0.03]), HSP (0.019 [0.018])	0.2671 (0.6033)
North-facing flowers				
Mating system and self-compatibility (OP vs. HSP)	OP (22.47 [7.94]), HSP (4.03 [3.53])	2.933 (0.0054)	OP (0.29 [0.08]), HSP (0.06 [0.05])	2.390 (0.0157)
Pollen limitation (NP vs. OP)	NP (28.57 [6.95]), OP (22.47 [7.94])	0.919 (0.1868)	NP (0.43 [0.12]), OP (0.29 [0.08])	1.303 (0.1067)
Selfing mediated through vectors (SSP vs. HSP)	SSP (0.06 [0.06]), HSP (4.03 [3.53])	-1.23 (0.1188)	SSP (0.0008 [0.0008]), HSP (0.06 [0.05])	-1.16 (0.1327)

Note: Results of paired $t_{(1)}$ -tests between pollination treatments to determine the mating system, pollen limitation, and the self-compatibility system in flowers with contrasting orientation are shown.

Abbreviations: OP, outcross pollination; SSP, spontaneous self-pollination; NP, natural pollination; HSP, hand self-pollination. In all cases, degrees of freedom = 14. Significant differences between pollination treatments are shown in bold.

treatments (Table 4). Seed production and seed set were significantly different in both orientations when comparing the OP and HSP treatments (Table 4), indicating that flowers from both orientations have a mixed (although predominantly xenogamous) mating system, although those facing northwards have a stronger trend towards xenogamy. Moreover, this comparison indicates that although self-pollination might occur, outcross pollen is strongly preferred (Table 4). A higher production of seeds and seed set was obtained in the NP treatment in comparison with the OP one, indicating that pollen limitation is not experienced by flowers from both orientations (Table 4). Finally, selfing does not seem to be mediated through pollen vectors, since no significant differences in seed production and seed set between the spontaneous and hand self-pollination treatments were found for both orientations (Table 4).

In south- and north-facing flowers, the mean production of seeds per fruit was 29.03 ± 4.5 and 28.6 ± 6.95 , respectively. Flowers oriented towards the south had a mean seed set of 0.39 ± 0.06 , whereas it was 0.43 ± 0.1 in those facing northwards. Nor the number of seeds per fruit ($t_{(1),14} = 0.771$, $p = 0.2267$) nor seed set

($t_{(1),14} = -0.03$, $p = 0.4882$) was significantly different between orientations.

4 | DISCUSSION

Flowering synchrony, production of reproductive structures, and duration of the mature fruit phenophase were significantly greater in south-facing branches than in those facing northwards. Also, most floral traits (10 out of 19 reproductive traits and two out of six attraction traits) had greater values in south-facing flowers than in those oriented towards the north. Moreover, some floral cycle events (male function beginning and ending as well as ending of flower anthesis) occurred earlier in south-facing flowers. However, most parameters of the community of floral visitors were similar between orientations, except for beetle abundance, which was higher in south-facing flowers. Both the P:O ratio and pollination treatments showed that the flowers of *M. geometrizans* from both orientations have a mixed (although predominantly xenogamous) mating system. Contrary to our expectations, reproductive success was similar for flowers from

both orientations. To our knowledge, this is the first study addressing the importance of orientation on diverse aspects of the reproductive biology of a columnar cactus at both branch and flower levels.

Most differences in reproductive traits observed between orientations might be explained by the existence of an uneven PAR interception and temperature on branches with contrasting orientation (Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner, 2015; Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Johnson, 1924; Ponce-Bautista et al., 2017; Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000). Particularly for phenological aspects, high PAR interception and temperature lengthen the duration of each phenophase and favor the transition between them (Bernier et al., 1981; Borchert et al., 2005; Bustamante & Búrquez, 2008). Moreover, synchronous flowering, as well as an earlier but longer flowering period has been recorded in individuals of *Ferocactus wislizeni* and *Stenocereus thurberi* exposed to high temperatures (Bustamante & Búrquez, 2008; Fleming et al., 2001; McIntosh, 2002). In *M. geometrizans*, we found that the maximal production of flowers in anthesis, floral synchrony, the duration of the mature fruit phenophase, and the production of reproductive structures were significantly greater in south-facing branches than in those oriented towards the north. Similar results have been previously recorded in *M. geometrizans* (Ponce-Bautista et al., 2017) as well as in other Cactaceae species such as *Carnegiea gigantea* (Johnson, 1924), *Pachycereus pringlei* (Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000), *Pachycereus weberi* (Córdova-Acosta, 2011), and *Pachycereus pecten-aboriginum* (Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner, 2015).

It has been shown that flower size (Ashman & Hitchens, 2000; Herrera, 1991) and traits associated with the sexual functions (Charlesworth & Charlesworth, 1987) are determined by resource availability. As we predicted, our results showed that traits associated with the male (number of anthers and pollen grains per floral bud), the female (number and size of ovules and size of the ovary and the ovary cavity), and the attraction functions (petal size) had greater values in south-facing flowers (i.e., those produced on ribs within branches with higher PAR interception and resource availability; Aguilar-Gastélum & Molina-Freaner, 2015; Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Ponce-Bautista et al., 2017; Tinoco-Ojanguren & Molina-Freaner, 2000). A similar pattern has been previously recorded for traits associated with the male (anther size and number of pollen grains), female (number of ovules and ovary length) and attraction (flower size) functions in *M. geometrizans* and *P. weberi* (Aguilar-García et al., 2018; Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro & Valverde, 2011). Nevertheless, we did not find a significant effect of orientation on the number and size of pollen grains, as previously recorded by Aguilar-García et al. (2018). Studies on

different plant species have recorded the existence of variation in size and production of reproductive structures, ovules, pollen grains, and seeds throughout the reproductive period (Kang & Primack, 1991; McKone, 1989; Snook et al., 2005; Wolfe, 1992; Zimmerman et al., 2007). Such variation has been explained by micro-environmental factors (Schemske et al., 1978; Zimmerman et al., 2007) and resource limitation (Kang & Primack, 1991; McKone, 1989; Snook et al., 2005; Wolfe, 1992) experienced by reproductive structures produced at different times during the reproductive period. Future studies should address the effects of orientation on the number and size of pollen grains among reproductive seasons.

Likewise, four (beginning of the male function and end of the male and female functions as well as flower anthesis) out of eight floral cycle events evaluated occurred earlier in south-facing flowers than in those oriented towards the north. These differences might be explained by the higher PAR interception and temperature experienced by those reproductive structures oriented towards the Equator, as has been recorded for other Cactaceae (Johnson, 1924; Oaxaca-Villa et al., 2006; Ortiz et al., 2010). Earlier anther dehiscence in south-facing flowers might prevent the dehydration and loss of viability of pollen grains exposed to high temperatures (Dafni & Firmage, 2000). However, anther dehiscence prior to flower anthesis (observed in 32% of the south-facing flowers) might favor autogamy (Rodríguez et al., 1990) in a self-compatible species in which pollen vectors are not necessary for autogamous pollination, such as *M. geometrizans* (this study). In contrast, total durations of flower anthesis and the female function were longer in north-facing flowers. Micro-environmental conditions might explain these differences (Hedhly et al., 2003; Prokop et al., 2019; Vesprini & Pacini, 2005). Low PAR interception and temperature as well as high humidity (Córdova-Acosta, 2011) might favor longer flower anthesis without exposing the gametes to high temperatures that could decrease their viability (Hedhly et al., 2003). Moreover, the late beginning of the male function on flowers with this orientation provides floral rewards for late floral visitors.

Contrary to our expectations, the community of floral visitors was similar in flowers with contrasting orientation. Differences in floral display (i.e., number and size of flowers) between orientations only had a significant effect on the abundance of beetles. Differential temperature between flowers with contrasting orientation might explain such pattern, since thermal reward is common among insects (Búrquez et al., 1987; Sapir et al., 2006; Seymour & Matthews, 2006; Willmer, 2011). Except for a few studies (e.g., Búrquez et al., 1987), beetles have been considered ineffective pollinators because they chew on floral parts and have short-distance movements, favoring autogamous and geitonogamous pollination (Griffin & Eckert, 2003;

Jiménez-Martínez et al., 2015; Prada et al., 1998). Foraging activities of beetles, flies, and bees on flowers of *M. geometrizans* were recorded during both sexual functions (Figure 1). Therefore, differences in their abundance throughout the floral cycle might determine their effectiveness as pollinators of *M. geometrizans*. Accordingly, it is highly probable that bees are the main pollinator of the studied species, as has been recorded for other cacti (Cruz & Casas, 2002; Oaxaca-Villa et al., 2006; Ortiz et al., 2010).

Our results with respect to the P:O ratio as well as pollination treatments suggest that *M. geometrizans* has a mixed mating system. Likewise, a mixed mating system has been recorded for other Cactaceae species (e.g., Jiménez-Sierra et al., 2009). Nevertheless, results from pollination treatments showed that south-facing flowers have higher production of autogamous seeds than north-facing flowers (12% vs. 0.26%, respectively). This difference might be explained by the higher number of floral buds with dehiscent anthers prior to anthesis (south: 32%; north: 15%), floral display, and beetle abundance in south-facing flowers. Anther dehiscence in floral buds (Rodríguez et al., 1990), the overlap in sexual functions (Endress, 2010; Sipes & Tepedino, 1995), and high floral display (Lloyd & Schoen, 1992) have been documented as common phenomena promoting autogamy.

Finally, reproductive success was not significantly different between flowers with contrasting orientation. Similar results have been obtained for *P. weberi* (Figueroa-Castro & Valverde, 2011) and non-cactus species (Imamura & Ushimaru, 2007; Totland, 1996). Three not mutually exclusive arguments might explain the lack of differences in seed number and seed set between flowers with contrasting orientation. First, if resource limitation might cause abortion of reproductive structures (Stephenson, 1981) in north-facing flowers, the remaining structures will experience less resource competition, which in turn will favor seed filling (Figueroa-Castro & Valverde, 2011) and reproductive success. Second, flowers from both orientations are visited by a similar number of insects and do not experience pollen limitation; however, the florivorous beetles from the Melyridae family (Mayor, 2002) were significantly more abundant in south-facing flowers. Foraging activities of beetle might decrease the reproductive success of south-facing flowers. Third, the longer flower anthesis and female function as well as the delay in the male function in north-facing flowers might favor insect visitation and pollination for a longer period of time, favoring their reproductive success. Future studies must explore the relative importance of each of these phenomena as well as analyze the quality of the seeds produced.

In columnar cacti of the Northern Hemisphere, such as *M. geometrizans*, PAR interception (Figueroa-Castro & Valverde, 2011; Ponce-Bautista et al., 2017; Tinoco-

Ojanguren & Molina-Freaner, 2000) and carbon gain (Ponce-Bautista et al., 2017) are higher in the southern-most ribs of south-facing branches than in the northern-most ribs of branches facing northwards. This pattern might determine the existence of a differential resource availability on branches with contrasting orientation and the reproductive structures within them. Therefore, both branches and flowers with contrasting orientations might experience different micro-environmental conditions (Galen & Stanton, 2003; Patiño et al., 2002; Patiño & Grace, 2002; Totland, 1996) and exposition to florivores (this study). Nevertheless, reproductive success was similar in both orientations, suggesting the development of specific strategies to surpass the challenging micro-environment that the flowers within each orientation experience. This is the first integrative study of the orientation effects of both branches and flowers on the reproductive aspects of a columnar cactus.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank E. Pérez-González, A. E. Muñoz-Hernández, X. M. Sánchez-Collazo, A. C. Elvira-Enríquez, I. L. Castillo-Sánchez, J. A. Pérez-Labastida, A. L. Aguilar-García, T. E. Rojas-Sierra, N. Diyarza, A. L. Mendoza-Pérez, and A. Y. Aguilar García for field and laboratory assistance. Personnel from the Helia Bravo Hollis Botanical Garden in Zapotitlán Salinas allowed us to conduct the fieldwork at this locality. Members of the laboratory of Histofisiología at the Facultad de Ciencias Biológicas of the Benemérita Universidad Autónoma de Puebla provided facilities for conducting acetolysis procedures. C. H. Vergara-Briceño, G. Castaño-Meneses, L. Aguilar-García, A. Ibarra, G. Montiel-Parra, D. R. Guerrero-Fuentes, Y. Marquez-López, and R. J. Cancino-López were very supportive at identifying the floral visitors collected. S.A.A.-G. thanks the Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud of the Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa and CONACyT for the grant awarded (565716). This work was partially supported by Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (grant number 143.05.27).


CONFLICT OF INTERESTS

We have no conflict of interest to declare.

ORCID

Dulce María Figueroa-Castro  <https://orcid.org/0000-0003-3611-191X>

Pedro Luis Valverde  <https://orcid.org/0000-0003-0258-4890>

Marco Aurelio Pérez-Hernández  <https://orcid.org/0000-0003-0372-0110>

REFERENCES

- Aguilar-García, S. A., Figueroa-Castro, D. M., Valverde, P. L., & Vite, F. (2018). Effect of flower orientation on the male and female traits of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae). *Plant Biology*, 20, 531–536. <https://doi.org/10.1111/plb.12713>
- Aguilar-Gastélum, I., & Molina-Freaner, F. (2015). Orientación de las flores de dos poblaciones norteñas de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 93, 1–7. <https://doi.org/10.17129/botsci.232>
- Albrechtsen, B. R. (2000). Flowering phenology and seed predation by a tephritid fly: Escape of seeds in time and space. *Ecoscience*, 7, 433–443. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682614>
- Arias, M. S., Gama, L. S., & Guzmán, C. L. (1997). In C. A. L. Juss (Ed.), *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ashman, T. L., & Hitchens, M. S. (2000). Dissecting the causes of variation intra-inflorescence allocation in a sexually polymorphic species, *Fragaria virginiana* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 87, 197–204. <https://doi.org/10.2307/2656906>
- Atamian, H. S., Creux, N. M., Brown, E. A., Garner, A. G., Blackman, B. K., & Harmer, S. L. (2016). Circadian regulation of sunflower heliotropism, floral orientation, and pollinator visits. *Plant Science*, 353, 587–591. <https://doi.org/10.1126/science.aaf9793>
- Bawa, K. (1983). Patterns of flowering in tropical plants. In C. E. Jones & J. R. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology* (pp. 394–410). Van Nostrand Reinhold.
- Bernier, G., Klnet, J. M., & Sachs, R. M. (1981). *The physiology of flowering*. CRC Press.
- Borchert, R., Renner, S. S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., & Hildebrand, P. V. (2005). Photoperiodic induction of synchronous flowering near the equator. *Nature*, 433, 627–629. <https://doi.org/10.1038/nature03259>
- Bravo-Hollis, H., & Sánchez-Mejorada, R. H. (1978). *Las cactáceas de México* (Vol. 1). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Búrquez, A., Sarukhán, K. J., & Pedroza, A. L. (1987). Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 94, 407–419. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1987.tb01058.x>
- Bustamante, E., & Búrquez, A. (2008). Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany*, 102, 1019–1030. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn194>
- Charlesworth, D., & Charlesworth, B. (1987). The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution*, 41, 948–968. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05869.x>
- 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*. MSc Thesis. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.
- Cruden, R. W. (1977). Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31, 32–46. <https://doi.org/10.2307/2407542>
- Cruz, M., & Casas, A. (2002). Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 51, 561–576. <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0955>
- Dafni, A., & Firmage, D. (2000). Pollen viability and longevity: Practical, ecological and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution*, 222, 113–132. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_6
- Díaz-Segura, O., Golubov, J., Mandujano, M. C., & Zavala-Hurtado, J. A. (2020). Reproductive characteristics that favor invasiveness in *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. *Plant Species Biology*, 35, 270–282. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12278>
- Drezner, T. D. (2020). The importance of microenvironment: *Opuntia* plant growth, form and the response to sunlight. *Journal of Arid Environments*, 178, 104–144. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104144>
- Endress, P. K. (2010). The evolution of floral biology in basal angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, 365, 411–421. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0228>
- Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 78–91. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00053>
- Figueroa-Castro, D. M., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.027>
- Fleming, T. H., Sahley, C. T., Holland, J. N., Nason, J. D., & Hamrick, J. L. (2001). Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71, 511–530. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2001\)071\[0511:SDCCAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071[0511:SDCCAT]2.0.CO;2)
- Galen, C., & 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. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.5.724>
- Geller, G. N., & Nobel, P. S. (1987). Comparative cactus architecture and PAR interception. *American Journal of Botany*, 74, 998–1005. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1987.tb08709.x>
- Griffin, C. A., & Eckert, C. G. (2003). Experimental analysis of biparental inbreeding in a self-fertilizing plant. *Evolution*, 57, 1513–1519. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00359.x>
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1–9.
- Hedhly, A., Homaza, J. I., & Herrero, M. (2003). The effect of temperature on stigmatic receptivity in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Plant Cell and Environment*, 26, 1673–1680. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01085.x>
- Herce, M. F., Martorell, C., Alfonso-Fernández, C., Boulosa, L. F. V. V., & Meave, J. A. (2014). Stem tilting in the inter-tropical cactus *Echinocactus platyacanthus*: An adaptive solution to the trade-off between radiation acquisition and temperature control. *Plant Biology*, 16, 571–577. <https://doi.org/10.1111/plb.12085>
- Herrera, J. (1991). The reproductive biology of a riparian Mediterranean shrub, *Nerium oleander* L. (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 106, 147–172. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1991.tb02289.x>
- Imamura, A., & Ushimaru, T. (2007). Flower orientation on slopes in the myco-heterotrophic species *Monotropastrum globosum*.

- Plant Species Biology*, 22, 161–166. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2007.00188.x>
- Jiménez-Martínez, E., Jirón, C. V., & Téllez, M. M. (2015). Abundancia, riqueza y diversidad de insectos asociados al cultivo de marango (*Moringa oleifera* L.) en Managua, Nicaragua. *La Calera*, 15, 100–105. <https://doi.org/10.5377/calera.v15i25.5978>
- Jiménez-Sierra, C. L., Matias-Palafox, M. L., & Jiménez-Sánchez, M. G. (2009). Aspectos demográficos y reproductivos de *Pachycereus weberi* (J. M. Coult.) Backeb. (Cactaceae) en una nueva localidad en el Estado de Hidalgo, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 54, 36–47.
- 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. <https://doi.org/10.2307/1929166>
- Kang, H., & Primack, R. B. (1991). Temporal variation of flower and fruit size in relation to seed yield in celandine poppy (*Chelidonium majus*; Papaveraceae). *American Journal of Botany*, 78, 711–722. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1991.tb12595.x>
- Kelly, D., & Sork, V. L. (2002). Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 427–447. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433>
- Kovach, W. L. (2013). *ORIANA for windows v. 4.02*. Kovach Computing Services.
- Lee, T. D. (1988). *Patterns of fruit and seed production. Plant reproductive ecology: Patterns and strategies*. Oxford University Press.
- Lloyd, D. G., & Schoen, D. J. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153, 358–369. <https://doi.org/10.1086/297040>
- Lobo, J. A., Quesada, M., Stoner, K. E., Fuchs, E. J., Herreras-Diego, Y., Rojas, J., & Saborío, G. (2003). Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, 90, 1054–1063. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.7.1054>
- Marquis, R. J. (1988). Phenological variation in the neotropical understory shrub *piper arielanum*: Causes and consequences. *Ecology*, 69, 1552–1565. <https://doi.org/10.2307/1941653>
- Mayor, A. J. (2002). 74. Melyridae leach 1815. In R. H. Arnett, Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley, & J. H. Frank (Eds.), *American beetles, volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (pp. 281–304). CRC Press.
- McIntosh, M. (2002). Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 159, 1–13. <https://doi.org/10.1023/A:1015589002987>
- McKone, M. J. (1989). Intraspecific variation in pollen yield in bromegrass (Poaceae: *Bromus*). *American Journal of Botany*, 76, 231–237. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1989.tb11306.x>
- Munguía-Rosas, M. A., & Sosa, V. J. (2010). Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae) a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, 211, 191–201. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9784-z>
- NCSS. (2019). *NCSS 12.0.8 statistical software*. NCSS, LLC.
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A., & Valiente-Banuet, A. (2006). Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53, 277–287. <https://doi.org/10.1007/s10722-004-6147-4>
- Ohashi, K., & Yahara, T. (2001). Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press.
- Ortiz, F., Stoner, K. E., Pérez-Negrón, E., & Casas, A. (2010). Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, 74, 897–904. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.01.009>
- Patiño, S., & Grace, J. (2002). The cooling of convolvulaceous flowers in a tropical environment. *Plant, Cell and Environment*, 25, 41–51. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00801.x>
- Patiño, S., Jeffree, C., & Grace, J. (2002). The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia*, 130, 373–379. <https://doi.org/10.1007/s00442-001-0824-1>
- Petit, S. (2001). The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*, 49, 521–531. <https://doi.org/10.1006/jare.2001.0801>
- Ponce-Bautista, A., Valverde, P. L., Flores, J., Zavala-Hurtado, A., Vite, F., López-Ortega, G., & Pérez-Hernández, M. A. (2017). Photosynthetically active radiation and carbon gain drives the southern orientation of *Myrtillocactus geometrizans* fruits. *Plant Biology*, 9, 279–285. <https://doi.org/10.1111/plb.12530>
- Prada, M., Molina, D., Villarroel, D., Barrios, R., & Díaz, A. (1998). Efectividad de dos especies del género *Elaeidobius* (Coleoptera: Curculionidae) como polinizadores en palma aceitera. *Bioagro*, 10, 3–10.
- Prokop, P., Jersáková, J., Fančovičová, J., & Pipiška, M. (2019). Flower closure enhances pollen viability in *Crocus discolor* G. Reuss. *Flora*, 250, 68–71. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.019>
- Rodríguez, P., Galán, S., & Herrero, M. (1990). Evaluation of papaya autogamy. *Fruits*, 45, 387–391.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sapir, Y., Shmida, A., & Ne'eman, G. (2006). Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocyclops irises*. *Oecologia*, 147, 53–59. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0246-6>
- Schemske, D. W., Willson, M. F., Melampy, M. N., Miller, L. J., Verner, L., Schemske, K. M., & Best, L. B. (1978). Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology*, 59, 351–366.
- Seymour, R. S., & Matthews, P. G. D. (2006). The role of thermogenesis in the pollination biology of the Amazon waterlily *Victoria amazonica*. *Annals of Botany*, 98, 1129–1135. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl201>
- Sipes, S. D., & Tepedino, V. J. (1995). Reproductive biology of the rare orchid, *Spiranthes diluvialis*: Breeding system, pollination, and implications for conservation. *Conservation Biology*, 9, 929–938. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040929.x>
- Snook, L. K., Cámara-Cabrales, L., & Keltý, M. J. (2005). Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* king): Patterns of variation and implications for sustainability. *Forest Ecology and Management*, 206, 221–235. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.003>
- Stephenson, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 253–279.
- Stinson, K. A. (2004). Natural selection favors rapid reproductive phenology in *Potentilla pulcherrima* (Rosaceae) at opposite ends of a subalpine snowmelt gradient. *American Journal of Botany*, 94, 531–539. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.4.531>

- Tinoco-Ojanguren, C., & Molina-Freaner, F. (2000). Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1489–1494. <https://doi.org/10.1139/b00-133>
- Totland, O. (1993). Pollination in alpine Norway: Flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany*, 71, 1072–1079. <https://doi.org/10.1139/b93-124>
- 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. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12726.x>
- Van Doorn, W. G., & Van Meeteren, U. (2003). Flower opening and closure: A review. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1801–1812. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg213>
- Vesprini, J. L., & Pacini, E. (2005). Temperature-dependent floral longevity in two *Helleborus* species. *Plant Systematics and Evolution*, 252, 63–70. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0261-9>
- Warren, S. D., Aguilera, L. E., Baggett, L. S., & Zuñiga, M. (2017). Floral orientation in *Eulychnia acida*, an arborescent cactus of the Atacama Desert, and implications for cacti globally. *Ecosphere*, 8, e01937. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1937>
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Prentice University Press.
- Wolfe, L. M. (1992). Why the size of reproductive structures declines through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae): Developmental constraints vs. resource limitation. *American Journal of Botany*, 79, 1286–1290. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb13733.x>
- Wright, J. W., & Meagher, T. R. (2003). Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Ecology*, 84, 2062–2073. <https://doi.org/10.1890/02-0676>
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall.
- Zhang, S., Hu, H., Zhou, Z., Xu, K., Yan, N., & Li, S. (2005). Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany*, 96, 43–49. <https://doi.org/10.1093/aob/mci146>
- Zhang, S., Shi-Bao, Z., Hong-Hu, K. X., Zhong-Rong, L., & Yong-Ping, Y. (2007). Flexible and reversible responses to different irradiance levels during photosynthetic acclimation of *Cypripedium guttatum*. *Journal of Plant Physiology*, 164, 611–620. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.02.012>
- Zimmerman, J. K., Wright, S. J., Calderón, O., Pagan, M. A., & Paton, S. (2007). Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: The role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 231–251. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003890>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found in the online version of the article at the publisher's website.

How to cite this article: Aguilar-García, S. A., Figueroa-Castro, D. M., Valverde, P. L., Vite, F., López-Ortega, G., & Pérez-Hernández, M. A. (2022). Reproductive biology of *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) flowers with contrasting orientation. *Plant Species Biology*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12371>