



UNIVERSIDAD DE ORIENTE  
NUCLEO DE SUCRE  
POSTGRADO EN BIOLOGÍA APLICADA  
MENCION BOTÁNICA

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE TRES ESPECIES DE CACTÁCEAS  
CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN XERÓFILA DEL ESTADO  
SUCRE, VENEZUELA**

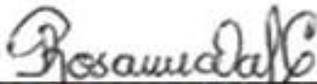
ROGER ALEXANDER VELÁSQUEZ ARENAS

TRABAJO DE GRADO PRESENTADO COMO REQUISITO PARCIAL PARA  
OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER SCIENTIARUM EN BIOLOGÍA  
APLICADA, MENCION BOTÁNICA

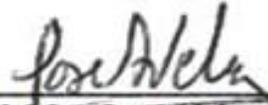
CUMANÁ, OCTUBRE DE 2017

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE TRES ESPECIES DE CACTÁCEAS  
CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN XERÓFILA DEL ESTADO  
SUCRE, VENEZUELA**

APROBADO POR:

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Rosanna Valeño C.  
Asesor(a)

  
\_\_\_\_\_  
Dr. José Imery  
Jurado Principal

  
\_\_\_\_\_  
M.Sc. José Veliz  
Jurado Principal



VICERRECTORADO ACADÉMICO  
CONSEJO DE ESTUDIOS DE POSTGRADO

Núcleo de: ...Sucre.....

Postgrado en: ...Biología Aplicada.....

Nº: 03 /2017

ACTA DE DEFENSA DE TRABAJO DE GRADO

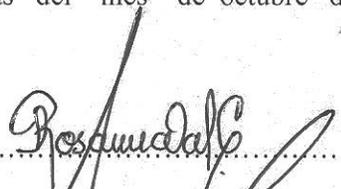
Nosotros, Dra. Rosanna Valerio, Dr. José Imery Buiza y M.Sc. José Veliz, integrantes del Jurado designado por la Comisión Coordinadora del Postgrado en Biología Aplicada. Para examinar el Trabajo de Grado intitulado: "BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE TRES ESPECIES DE CACTÁCEAS CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN XERÓFILA DEL ESTADO SUCRE, VENEZUELA", presentado por el Licdo. Roger Velásquez Arenas, con cédula de identidad N° 13.835.206, a los fines de cumplir con el requisito legal para optar al grado de: Magíster Scientiarum en Biología Aplicada, Mención Botánica, hacemos constar que hemos examinado el mismo e interrogado al postulante en sesión pública celebrada hoy, a las 9:00 A.M., EN EL SALON DE DOCTORADO EN EDUCACIÓN, RECTORADO II, NÚCLEO DE SUCRE, UNIVERSIDAD DE ORIENTE. Finalizada la defensa del trabajo por parte del postulante, el Jurado decidió... APROBARLO .....(Aprobarlo o Improbarlo) por considerar, sin hacerse solidario de las ideas expuestas por el autor que él mismo (se/no se) ajusta a lo dispuesto y exigido en el Reglamento de Estudios de Postgrado de la Institución.

En fe de lo anterior se levanta la presente Acta, que firmamos conjuntamente con la Coordinadora del Postgrado en: BIOLOGIA APLICADA.

En la ciudad de: Cumaná, a los treinta (30) días del mes de octubre de 2017.

Jurado Examinador:

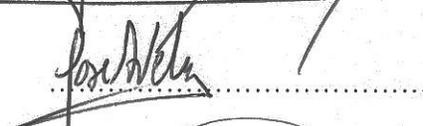
Dra. Rosanna Valerio

(Tutor)..... 

Dr. José Imery Buiza



MSc. José Veliz



Coordinadora del Programa de Postgrado:

Dra.: Sonia Nusetti

Nombre



Firma y Sello



## ÍNDICE

	Pág.
DEDICATORIA .....	I
AGRADECIMIENTOS .....	II
LISTA DE TABLAS .....	III
LISTA DE FIGURAS .....	IV
RESUMEN .....	V
INTRODUCCIÓN .....	1
METODOLOGÍA .....	7
ÁREA DE ESTUDIO .....	7
MATERIAL VEGETAL .....	8
FENOLOGÍA .....	8
BIOLOGÍA FLORAL .....	8
RECEPTIVIDAD ESTIGMÁTICA .....	9
PRODUCCIÓN DE NÉCTAR Y CONCENTRACIÓN DE SACAROSA .....	9
PRODUCCIÓN, BIOMASA Y ABORTO DE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS .....	9
BIOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN .....	11
CARGA DE POLEN Y GERMINACIÓN .....	12
RELACIÓN POLEN-ÓVULO .....	12
ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS .....	13
BIOLOGÍA DE LA DISEMINACIÓN .....	13
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....	13
RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	15
FENOLOGÍA .....	15
BIOLOGÍA FLORAL .....	18
PRODUCCIÓN DE NÉCTAR Y CONCENTRACIÓN DE SACAROSA .....	23
PRODUCCIÓN, BIOMASA Y ABORTO DE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS .....	24

EFICIENCIA REPRODUCTIVA .....	30
BIOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN.....	31
CARGA DE POLEN Y GERMINACIÓN.....	37
RELACIÓN POLEN-ÓVULO.....	38
ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS .....	39
BIOLOGÍA DE LA DISEMINACIÓN .....	46
CONCLUSIONES.....	49
RECOMENDACIONES.....	51
BIBLIOGRAFÍA .....	52
HOJAS DE METADATOS.....	61

## **DEDICATORIA**

A mis padres Luisa Yolanda (†) y José Del Pilar por todo lo que han hecho por mí, porque con su fortaleza, consejos, sacrificios y confianza, permitieron mi formación profesional.

A mis tíos Mercedes y Rafael Arenas, hermanas Mariela, Laura y Elluz Velásquez, mi esposa Ruth Lara e hija Ruthgelys y mis sobrinos Yenson y Yenyimal por su cariño, amor y confianza brindada que me ayudó y motivó a seguir adelante cuando más lo necesitaba. Espero que éste logro le sirva de estímulo en el futuro, a la nueva generación tanto familiar como amigos a lograr nuevas metas a nivel profesional, Dios los bendiga a todos.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Dios por darme vida, salud, fortaleza, esperanza para salir adelante y así cumplir mis metas.

A la profesora Rosanna Valerio, por su guía, dedicación, amistad y paciencia para conmigo que permitieron finalizar este trabajo.

A mis compañeros y amigos Jesús Bello y Jorge Muñoz por su confianza, apoyo y valiosa colaboración en las actividades de campo, laboratorio e identificación de los insectos.

A los Profesores José Véliz y José Imery, por su apoyo de laboratorio y comentarios.

Al Lcdo. Víctor Franco, por su amistad, comentarios, sugerencias y colaboración en el transcurso del trabajo.

A mis hermanas Mariela y Laura por su apoyo moral incondicional.

A mí cuñada Zulay Rojas por su apoyo y colaboración tanto a nivel familiar como profesional.

A mis amigas Roraisy Cortez, Heidy Márquez, Luz Mary Marcano, por brindarme su amistad, compañerismo, apoyo y valiosa colaboración bien sea en la fase de trabajo de campo, laboratorio o contribución en el desarrollo del manuscrito final de este trabajo.

## LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Color de los verticilos florales de las especies <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> (Cactaceae) en el estado Sucre, Venezuela (N = 30). .....	19
Tabla 2. Número de estructuras y dimensiones florales (mm) de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> (Cactaceae) en el estado Sucre, Venezuela (N = 30).....	21
Tabla 3. Variables relativas a la antesis, longevidad floral y hora de maduración de los órganos sexuales de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> (Cactaceae) en el estado Sucre, Venezuela. (N =20 flores).....	22
Tabla 4. Volumen de néctar ( $\mu$ l) y concentración de sacarosa ( $^{\circ}$ Brix) en flores de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	23
Tabla 5. Producción (número) de estructuras reproductivas en <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	25
Tabla 6. Biomasa seca (g) de las estructuras florales de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	25
Tabla 7. Relaciones de biomasa seca de las estructuras reproductivas de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	26
Tabla 8. Biomasa seca (g) de frutos y semillas de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	27
Tabla 9. Porcentaje de flores abortadas, semillas abortadas y eficiencia reproductiva de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	27
Tabla 10. Dimensiones del cuerpo, sitio de transporte, frecuencia de visitas y tipo de actividad de los polinizadores y visitantes de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	32
Tabla 11. Número de estambres/flor, número de granos de polen/antera y por flor, número de óvulos/flor y relación polen/óvulo de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . .....	39
Tabla 12. Ubicación taxonómica de las aves consumidores de los frutos y semillas de <i>Opuntia elatior</i> y reptiles consumidores de los frutos <i>O. caribaea</i> . .....	46

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Climadiagrama con datos de temperatura y precipitación registrados en Cumaná y Guayacán, estado Sucre, durante enero a octubre del año 2016. . . . .	15
Figura 2. Producción mensual de flores de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> en Cumaná y Guayacán, estado Sucre, durante enero a octubre de 2016. ....	15
Figura 3. Producción mensual de frutos de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> en Cumaná y Guayacán, estado Sucre, durante enero a octubre de 2016. ....	16
Figura 4. Flores de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . ....	19
Figura 5. Sección longitudinal de la flor de las tres especies de <i>Opuntia</i> estudiadas.....	20
Figura 6. Algunos órdenes y familias de agentes polinizadores y visitantes de <i>Opuntia elatior</i> . a: abeja (Hymenoptera, Halictidae); b: ave (Apodiforme, Trochilidae).....	36
Figura 7. Ordenes de agentes polinizadores y visitantes de <i>Opuntia caracasana</i> . a: abeja (Hymenoptera-Apidae); b: mariposa (Lepidoptera-Pieridae); c: hormiga (Hymenoptera-Formicidae); d: abeja (Hymenoptera); e: Mosca (Díptera-Asilidae); escarabajo (Coleoptera).....	36
Figura 8. Algunos órdenes de agentes polinizadores y visitantes de <i>Opuntia caribaea</i> . a: mariposa (Lepidoptera); b: hormiga (Hymenoptera-Formicidae).....	37
Figura 10. Producción de frutos (porcentaje) de acuerdo a las estrategias reproductivas de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . ....	40
Figura 11. Comparación de la producción de frutos (número y porcentaje) entre especies por estrategia reproductiva en <i>O. elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> .....	43
Figura 12. Producción de semillas (número y porcentaje) de acuerdo a las estrategias reproductivas de <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> .....	44
Figura 13. Comparación de la producción de semillas (porcentaje) entre especies por estrategia reproductiva en <i>Opuntia elatior</i> , <i>O. caracasana</i> y <i>O. caribaea</i> . ....	45
Figura 14. Frutos de <i>Opuntia elatior</i> (lado izquierdo), <i>Opuntia caracasana</i> (centro) y <i>Opuntia caribaea</i> (lado derecho). ....	46
Figura 15. Fruto de <i>Opuntia elatior</i> consumido por ave (a) y Ejemplar de <i>Ameiva bifrontata</i> consumiendo frutos de <i>O. caribaea</i> (b).....	47

## RESUMEN

Se evaluó la biología reproductiva de tres especies de cactáceas en el estado Sucre, Venezuela, con el fin de obtener información necesaria para el futuro aprovechamiento agroalimentario de estas. Para ello, se estudió la fenología, morfología floral, relación polen/óvulo, tipos de polinizadores, dispersores y niveles de producción, biomasa y aborto de flores, frutos y semillas de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*. La observación de los visitantes florales se realizó en el campo, mientras que las determinaciones relativas al número de estambres, granos de polen y óvulos, medidas florales y biomasa de estructuras reproductivas, se hicieron en el laboratorio. Las plantas de *O. elatior* y *O. caracasana* produjeron los valores máximos de floración durante los meses de enero a marzo, a diferencia de *O. caribaea*, quien sólo mostró producción de flores en los meses de junio a agosto, con un nivel máximo de producción en julio. La relación polen/óvulo fue muy alta en todas las especies, mayor a 4072,76, ubicándolas en las categorías de xenógamas facultativas o xenógamas obligadas. Las flores de *O. elatior* fueron visitadas por abejas, escarabajos, saltamontes, hormigas y aves (colibríes), siendo las abejas y aves los principales polinizadores. *O. caracasana* fue polinizada por abejas y visitada por mariposas, saltamontes, hormigas y moscas. En *O. caribaea*, las aves se consideraron los principales polinizadores, con algunas visitas de mariposas y hormigas. La producción de frutos fue alta en *O. elatior* (43,94%) y *O. caribaea* (66,19%) y baja en *O. caracasana* (30,17%). El aborto de flores-frutos fue alto en *O. elatior* (56,05%) y *O. caracasana* (59,83%) y bajo en *O. caribaea* (33,81%). El aborto de óvulos fue mayor al 50% en cada una de las especies. La relación biomasa fruto/biomasa flor fue alta en todas las especies, mientras que la relación pericarpo/semilla fue alta en *O. elatior*, baja en *O. caracasana* y cero en *O. caribaea*, debido a la ausencia de semillas en esta última. *O. elatior* y *O. caribaea* invierten más en estructuras de reproducción que de atracción, mientras que en *O. caracasana* ocurre lo contrario. La eficiencia reproductiva fue baja en *O. elatior* y *O. caracasana* y nula en *O. caribaea*. *O. elatior* presentó un sistema de reproducción sexual mixto el cual combinó la autogamia y la alogamia en proporciones similares. *O. caracasana* fue capaz de reproducirse tanto por vía sexual (polinización cruzada) como asexual (apomixis); *O. caribaea* produjo frutos sin semillas en todas las estrategias reproductivas probadas. Los frutos y semillas de *O. elatior* fueron dispersados por aves (ornitocoria) y las de *O. caribaea* por reptiles (saurocoria), mientras que en *O. caracasana* no se observaron agentes dispersores.

Palabras claves: Biología floral, *Opuntia*, polinización, ecología reproductiva.

## INTRODUCCIÓN

La reproducción es el mecanismo por el cual las especies aseguran su permanencia a través de una sucesión de generaciones en el tiempo. En las plantas se conocen dos tipos de reproducción: sexual y asexual. La primera implica la unión de gametos para formar una célula (cigoto) a partir de la cual se origina un nuevo individuo y la segunda consiste en la formación de organismos a partir de células de un solo progenitor sin que ocurra la unión de gametos o células sexuales (Begon *et al.*, 1999; Clark, 2004).

La reproducción asexual puede ocurrir de manera vegetativa, cuando se originan individuos a partir de yemas provenientes de partes del individuo tales como tubérculos, bulbos, rizomas, cladodios, estolones o cormos, los cuales dan origen a hijuelos que constituyen clones de la planta parental; o puede ser apomíctica, cuando se forman embriones ya sea a partir de tejido esporofítico (apomixis esporofítica) o a partir de células del saco embrionario (apomixis gametofítica) (Lindorf *et al.*, 1999).

La reproducción sexual ocurre por mecanismos de autofertilización o fertilización cruzada. La autofertilización consiste en la fecundación de una flor por polen proveniente ya sea de la misma flor (autogamia) o de flores de la misma planta (geitonogamia) siendo promovida por condiciones tales como el tipo de antesis, cleistogamia (apertura parcial de las flores), condición monocárpica y transferencia de polen. La fertilización cruzada o xenogamia es el proceso mediante el cual las flores de un individuo son fecundadas por polen proveniente de flores de otros individuos de la misma especie y es favorecida por mecanismos tales como la diecia (sexos separados en dos individuos), heteromorfia (formas florales distintas dentro de una misma población), dicogamia (momento de dehiscencia de la antera con relación a la receptividad estigmática) y autoincompatibilidad (incapacidad de los granos de polen para introducir su tubo polínico a través de la pared celular del estigma de su propia flor) (Lindorf *et al.*, 1999).

En *Opuntia* (Cactaceae, Magnoliopsida), género de plantas conocidas coloquialmente como tunas, ocurren los dos tipos de reproducción mencionados. Así, la

reproducción asexual en *Opuntia* es muy común en condiciones naturales ya que solo requiere partes vegetativas (generalmente grandes y protegidas por espinas) con una alta probabilidad de convertirse en individuos adultos en corto tiempo (Aguirre, 1970; Bobich y Nobel, 2001a,b; Mandujano *et al.*, 2001). Algunas especies se reproducen principalmente por esta vía vegetativa como son: *O. fragilis*, *O. polyacantha*, *O. strigil*, *O. trichophora* y *O. quimilo* (Anthony, 1954; Bobich y Nobel, 2001a; Nattero y Malerba, 2011), donde su multiplicación ocurre por desprendimiento natural de los cladodios. Una vez que el cladodio se encuentra en contacto con el sustrato, se desarrollan raíces adventicias desde las aréolas. Uno de los inconvenientes de la reproducción asexual es que produce organismos genéticamente idénticos a la planta madre, lo que reduce la variabilidad genética de la población, y en general esto implica menores oportunidades para la dispersión a largo alcance (Bobich y Nobel, 2001a,b), lo que trae como resultado poblaciones con una alta densidad, pero con poca distribución, ya que se encuentran rodeando a la planta madre (Bobich y Nobel, 2001b). No obstante, en *O. fragilis*, la dispersión de los cladodios o porciones de cladodios puede ser muy amplia (Frego y Staniforth, 1985), sobre todo cuando los animales causan el desprendimiento (Anthony, 1954; Bobich y Nobel, 2001b) y dispersión (Frego y Staniforth, 1985). Por otra parte, parece probable que en ausencia de la multiplicación vegetativa, la mayoría de las plantas no llegan a vivir más de 20 a 25 años (Bowers, 1996).

El fenómeno de apomixis también ha sido citado para diferentes especies de este género: *O. aurantiaca*, *O. dillenii*, *O. glaucophylla*, *O. leucantha*, *O. streptacantha*, *O. rafinesqui*, entre otras (Mondragón y Pimienta, 1995). El desarrollo de embriones adventicios a partir del tejido nucelar (apomixis esporofítica) o embriones que se desarrollan desde óvulos no fertilizados (apomixis gametofítica) son los casos más comunes de apomixis dentro de este género.

La reproducción sexual, aunque parece ser más compleja y arriesgada en comparación con la asexual al implicar órganos, etapas y procesos (brote floral, flor, antesis, polinización, fruto, producción de semillas, dispersión, germinación, desarrollo de las plántulas y crecimiento de éstas) necesarios para la fecundación y el crecimiento

(Barbera *et al.*, 1991, 1992, 1994; Nerd y Mizrahi, 1995; Mandujano *et al.*, 1996, 1997;

Pimienta y Del Castillo, 2002), también ocurre con cierta frecuencia en las opuntias. Según Pimienta y Del Castillo (2002), *Opuntia* exhibe un síndrome floral que permite tanto la autofecundación como la fecundación cruzada (Mandujano *et al.*, 1996). Se ha registrado, de hecho, la presencia de autogamia y xenogamia ocurriendo simultáneamente en poblaciones de algunas especies, dependiendo del tiempo y del espacio, aunque probablemente el sistema reproductivo imperante es el xenogámico (Mandujano *et al.*, 1996). Además, se han citado numerosos ejemplos de niveles de ploidia, introgresiones, formaciones de poblaciones híbridas, trihíbridas y también hibridaciones entre especies de áreas geográficamente aisladas (Del Castillo, 1999). La hibridación es uno de los principales indicadores para postular la xenogamia como el sistema principal reproductivo en este género, ya que trae consigo la existencia de nuevos individuos con atributos morfológicos intermedios entre especies simpátricas (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Además se ha reportado la presencia de cleistogamia en *Opuntia* (Del Castillo, 1999), lo cual favorece la reproducción sexual de tipo autógena.

Las plantas del género *Opuntia* se caracterizan de manera general por presentar tallos verdes, suculentos, de forma aplanada, cladodios sucesivos y hojas deciduas en cladodios. Las flores son solitarias, sésiles, actinomorfas y de color amarillo, rojo, anaranjado, blanco o moteado (Bravo, 1978; Anderson, 2001). La mayoría de las poblaciones presentan flores hermafroditas, pero también existen especies monoicas, dioicas, trioicas y ginodioicas (Bravo, 1978; Gibson y Nobel, 1986; Del Castillo, 1999; Anderson, 2001; Díaz y Cocucci, 2003). Presentan numerosos estambres amarillos o verdes (Grant *et al.*, 1979; Osborn *et al.*, 1988; Schlindwein y Wittmann, 1997) con una disposición espiralada alrededor del estilo (Boke, 1980). En algunos casos los estambres más cercanos al estilo son cortos y crecen sucesivamente más tiempo, los más largos se encuentran cerca de los tépalos (Grant y Grant, 1981; Schlindwein y Wittmann, 1997). Los estambres en este género desarrollan dos tipos de movimientos tigmonásticos positivos: un movimiento de los estambres hacia el lugar de contacto y un segundo movimiento de los estambres hacia el estilo independientemente del lugar de contacto. En este último tipo de movimiento, cuando las anteras se mueven hacia el centro, las

más externas quedan sobre las del centro (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Para el primer tipo, Toumey (1985) sugiere que este proceso facilita el contacto del polen con el cuerpo del insecto. El segundo proceso se ha sugerido que evita el robo de néctar ya que obliga a los polinizadores a entrar en contacto con el estigma para llegar a las anteras retributivas que son las que se encuentran cubiertas por las externas (Schlindwein y Wittmann, 1997).

La floración de las opuntias ocurre cuando la temperatura media mensual, en las regiones subtropicales, supera los 16 °C (Nerd y Mizrahi, 1995), abarcando el periodo de floración de 3 a 25 semanas (Wessels y Swart, 1990; Sánchez *et al.*, 1991). En la mayoría de las especies, la producción de frutos se lleva a cabo en la estación seca o verano, pero tomándolas como un género, los frutos se producen prácticamente durante todo el año, como ocurre en varios cultivares mexicanos (Gallegos y Méndez, 2000), incluyendo Xoconostle (Scheinvar, 1999), así como en la mayoría de las especies de las Islas Galápagos (Grant y Grant, 1981). Los frutos son uniloculares y polispérmicos (García *et al.*, 2003), siendo estos o sus semillas dispersados con diferente nivel de éxito ya sea por pequeños animales, como hormigas, hasta mamíferos de tamaño mediano (Aguirre, 1970; Mandujano *et al.*, 1997).

Las especies del género *Opuntia* son un componente principal de la vegetación presente en los ambientes áridos y semiáridos de los países tropicales, subtropicales y templados, donde la actividad agrícola y ganadera representa una ocupación importante por la población rural (Russell, 1990). En Venezuela, las zonas áridas y semiáridas ocupan un total aproximado de 28 000 km<sup>2</sup> y están cubiertas en su mayoría por vegetación xerofítica espinosa distribuidas principalmente en el litoral del mar Caribe y en las cercanías de las costas del estado Sucre (MARNR, 1980). Una de las principales especies silvestres que componen este tipo de vegetación por su densidad son las pertenecientes al género *Opuntia*, el cual se encuentra representado en el país por las especies: *O. bisetosa* Pittier, *O. boldinghii* Britton et Rose, *O. caracasana* Salm-Dyck, *O. caribaea* Britton et Rose, *O. crassa* Haw (excluida por ser considerada como un ecotipo de *O. caracasana* Salm-Dyck, *O. curassavica* (L.) Miller, *O. depauperata* Britton et Rose, *O. schumannii* Weber y *O. elatior* Miller (Trujillo y Ponce, 1988).

Recientemente se ha incorporado a la lista de especies *O. lilae* (Trujillo y Ponce 1990), faltando tres nuevas especies por describir, lo que haría un total de 11 (Baltasar Trujillo, comunicación personal 31/05/2004), las cuales están distribuidas como elementos naturales de los ecosistemas semiáridos.

Estas especies son un componente importante en la alimentación de la fauna silvestre nativa (insectos, reptiles, aves y mamíferos) de las zonas donde éstas habitan, debido a su alta eficiencia en el uso del agua, resistencia a largos períodos de sequía, altas temperaturas y su buena adaptación a suelos pobres en nutrientes y condiciones agroecológicas propias de estas zonas. Adicionalmente, muchas especies de *Opuntia* poseen un gran valor económico ya que son utilizadas como alimento para el ganado y sus frutos y semillas se emplean para la confección de mermeladas, harinas, productos deshidratados, conservas e incluso colorantes naturales (Sáenz, 1997; Sáenz *et al.*, 1998; Sepúlveda *et al.*, 2000).

A nivel mundial, los estudios realizados hasta ahora sobre el género *Opuntia* incluyen aspectos relacionados con su reproducción, fenología y sistemas de entrecruzamiento; la mayoría de estos trabajos han sido llevados a cabo en México, país considerado como punto de radiación evolutiva de este género y donde es de suma importancia desde el punto de vista alimentario para sus poblaciones (McKey, 1975). Sin embargo, en otros países de América también se han realizado estudios de biología reproductiva en especies de *Opuntia*; entre éstos podemos citar, por ejemplo, el de Negrón (1998), quien estudió la biología reproductiva de *O. spinosissima* en Florida, Estados Unidos y el de Lenzi y Ignacio (2012), quienes estudiaron los sistemas reproductivos de *O. monacantha* al sureste de Brasil.

En Venezuela, como en el resto de los países de América del sur, las investigaciones realizadas sobre *Opuntia* se han orientado solamente a la caracterización físico-química de sus frutos y semillas y sus posibles usos agroindustriales (Cerezal y Duarte, 2005). En este sentido, Vilorio *et al.* (2002) y Moreno *et al.* (2008), estudiaron el potencial nutricional de los frutos y cladodios de *O. boldinghii* y *O. elatior*, sugiriendo el aprovechamiento de estas especies como fuente de materia prima para la elaboración de productos alimenticios que pudieran constituir una importante alternativa para la

industria agroalimentaria venezolana. No obstante, sobre la biología reproductiva de *Opuntia* en el país es poco lo que se conoce.

La biología reproductiva de plantas, rama de la botánica que estudia los niveles de producción, aborto y biomasa de estructuras reproductivas (óvulos, flores, frutos y semillas), modos de reproducción, características florales, tipos de polinizadores y forma de diseminación de las especies vegetales, es de gran importancia para los estudios ecológicos y agronómicos, puesto que brinda las herramientas necesarias para diseñar estrategias relativas a la conservación y aprovechamiento de recursos vitales para el humano como lo son los frutos y las semillas. Así, conocimientos sobre el número de flores producidas y abortadas por individuo de una especie agronómicamente importante, por ejemplo, permite predecir la producción de frutos a futuro, lo cual es de particular interés para todas aquellas personas e instituciones interesadas en la comercialización de dicha especie, puesto que las flores constituyen los futuros frutos, materia prima para la elaboración de los productos. Asimismo, nociones acerca de la producción de semillas por planta, permiten no sólo extrapolar la cantidad de semillas obtenidas para el área sembrada, sino calcular cuánto debería sembrar el productor para obtener el número de individuos requerido en sus próximos cultivos. Por otra parte, la identificación y estudio del comportamiento de los polinizadores y agentes dispersores de una especie vegetal, resulta de vital importancia para la toma de medidas necesarias para su protección. Adicionalmente, los estudios sobre biología reproductiva de especies vegetales permiten diseñar e implementar medidas para la conservación y restauración de los ecosistemas donde se encuentran dichas especies.

Por lo antes expuesto y con la iniciativa de generar conocimiento sobre la biología reproductiva de algunas especies de *Opuntia* de las regiones semiáridas de Venezuela, fuentes potenciales de recursos aprovechables a nivel agroalimentario, surgió el presente trabajo, el cual tiene como objetivo evaluar la biología floral, estrategias reproductivas y niveles de producción de flores, frutos y semillas de tres especies de Cactacea (*Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*) del estado Sucre, como un aporte para la generación de conocimientos útiles en la conservación y futuro aprovechamiento de dichas plantas.

## METODOLOGÍA

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos zonas semiáridas del estado Sucre: una localizada en las adyacencias de las instalaciones de la Escuela de Ciencias, Departamento de Matemática e Instituto Oceanográfico de Venezuela, del Núcleo de Sucre de la Universidad de Oriente (UDO), Cumaná (10° 26' 11" N, 64° 11' 36" O), a 25 m.s.n.m., en donde se muestreó a *Opuntia elatior* Miller, y otra correspondiente a un sector xerófilo llamado Guamachal (10° 39' 49" N y 63° 49' 23" O), cercano a la población de Guayacán, al noreste de la península de Araya, en donde se evaluaron las especies *O. caracasana* Salm-Dyck y *O. caribaea* Britton & Rose.

Fisiográficamente, las dos áreas en estudio están enmarcadas en la subregión continental costera (0 y 100 m.s.n.m.) de la región insular y litoral de la franja costera (Huber, 1997) y corresponden a ambientes semiáridos donde la precipitación media anual se ubica entre los 300 y 1000 mm y la temperatura media anual es > 28°C. El suelo es de tipo franco arcillo-arenoso, pedregoso en algunas áreas, pH alcalino, salinidad variable (entre baja a ligeramente alta) y porcentajes de carbono, nitrógeno, materia orgánica y relación Carbono/Nitrógeno entre bajos a intermedios (Franco-Salazar *et al.*, 2012).

La vegetación acompañante de las especies de *Opuntia* evaluadas corresponde a la de un bosque espinoso (Tamayo, 1967), bosque xerofítico tipo arbustivo espinoso (Sarmiento, 1976) o monte espinoso tropical (Ewell *et al.*, 1976). Este bosque lo componen, en su mayoría, plantas con espinas o aguijones de conformaciones diversas. Posee árboles y arbustos de poca altura y abundancia de formas suculentas. La vegetación herbácea es pobre durante la estación seca. En la estación lluviosa prospera un estrato herbáceo, representado por las familias: Poaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae y Malvaceae, por lo tanto, existen formas vegetales en función del ciclo lluvia-sequía. La presencia de espinas, la caída de hojas, la anualidad y la suculencia constituyen algunas de las estrategias particulares adoptadas por las especies propias de este tipo de vegetación para enfrentar las condiciones ambientales del medio.

## **Material vegetal**

Se estudiaron 3 especies de cactáceas: *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*, ésta última considerada en la actualidad, de acuerdo a las clasificaciones modernas, como una sinonimia de *Cylindropuntia caribaea* (Britton & Rose) F.M.Knuth, género adoptado recientemente debido, principalmente, a la forma de sus tallos cilíndricos notablemente alargados longitudinalmente y con espinas cubiertas por una vaina papirácea. Para efectos de este trabajo, *Cylindropuntia caribaea* fue considerada como *Opuntia caribaea*. De cada especie se marcaron y enumeraron 30 ejemplares adultos los cuales fueron monitoreados durante un periodo de 10 meses. La identificación de cada especie se realizó de acuerdo a los procedimientos taxonómicos tradicionales y se corroboró en el herbario “Isidro Ramón Bermúdez Romero” (UDO-Núcleo de Sucre). La actualización y verificación de los nombres científicos se ajustaron al sistema de clasificación *The Plant list* (2010).

## **Fenología**

El estudio fenológico se realizó durante diez meses (enero a octubre del 2016). En cada zona de estudio se seleccionaron y marcaron 10 individuos reproductivos de cada especie. Se verificó que fuesen individuos sanos, con una altura entre 1,5 y 2 m al menos. Desde el momento del marcaje se realizaron censos periódicos (cada 15 días) de la condición reproductiva de cada individuo, determinándose el número de flores y frutos maduros. Para ello, las yemas florales, flores adultas y frutos producidos por cada individuo fueron marcados y contados durante toda la temporada de floración, lo cual permitió determinar la producción por individuo de estas estructuras reproductivas durante los diez meses de muestreo.

## **Biología floral**

La morfología, color y dimensiones florales se determinó en el laboratorio. La clasificación de los tipos florales se realizó según Leppik (1977) y Faegri y Van der Pijl (1979). El color de las diferentes partes florales se verificó utilizando el atlas de colores de Berol Prismacolor (1938). La caracterización morfológica y estructura de las partes florales se confirmó usando la terminología de Radford *et al.* (1974). Las dimensiones florales se determinaron en un total de 30 flores en anthesis por especie, mediante la

utilización de un vernier marca Mitutoyo, con el cual se estimaron los siguientes parámetros: longitud externa de la flor, diámetro externo e interno de la corola, longitud del pistilo, longitud promedio de los estambres y distancia antera-estigma. La longevidad floral se determinó considerando la hora exacta en que ocurrió la apertura de la flor (hora de antesis) hasta la hora en que se produjo el cierre floral; el proceso de antesis (apertura de la flor) se evaluó en flores de diferentes individuos para cada especie, cuantificando el número de flores marcadas que abren en intervalos de media hora, y se midió el diámetro de la corola cada 2 horas para determinar la hora exacta de antesis total de la flor en un mínimo de 10 flores por especie, en las flores también se registró la posición de los lóbulos del estigma, posición de los estambres y el momento en que sucedió la dehiscencia de las anteras.

### **Receptividad estigmática**

La receptividad estigmática se comprobó mediante el método de Osborn *et al.* (1998) que evalúa la actividad de la enzima peroxidasa y consiste en colocar una gota de peróxido de hidrógeno al 40% sobre los estigmas a evaluar y observar si ocurre la formación de burbujas, lo cual se considera como un resultado positivo indicador de receptividad estigmática. Esta prueba se realizó en 15 flores por especie y en tres estadios: botones florales, flores en antesis y flores próximas al cierre.

### **Producción de néctar y concentración de sacarosa**

Se evaluó la presencia de nectarios florales y extraflorales. La producción de néctar se midió en 15 flores elegidas al azar para cada especie distribuidas entre los 10 individuos marcados. El día anterior a la antesis los botones próximos a abrir fueron embolsados para evitar el consumo de néctar por parte de los visitantes florales. El volumen de néctar acumulado se extrajo con ayuda de una jeringa de 1 ml de capacidad y la concentración de sacarosa (°Brix) se cuantificó mediante la utilización de un refractómetro portátil (Ramírez, 2007).

### **Producción, biomasa y aborto de estructuras reproductivas**

La eficiencia reproductiva se determinó mediante la estimación de variables relacionadas con la producción, aborto y biomasa de estructuras reproductivas. Algunas de estas variables se determinaron directamente (por conteo directo), mientras que otras

se calcularon a partir de la información suministrada por las variables directas, todo esto de acuerdo a la metodología descrita por Ramírez (1992).

Las variables directas determinadas en este estudio fueron las siguientes:

- 1) Número de flores por planta: se determinó por conteo directo en 10 individuos de cada especie.
- 2) Número de óvulos por flor: se cuantificó por disección directa y observación bajo microscopio estereoscópico de ovarios provenientes de 30 flores en anthesis o de yemas bien desarrolladas.
- 3) Número de frutos por planta: se determinó por contaje directo en 10 individuos de cada especie.
- 4) Número de semillas totales por fruto: se determinó por conteo directo en 30 frutos maduros por especie.
- 5) Número de semillas abortadas por fruto: se cuantificó discriminando del total de semillas por fruto, la cantidad de semillas abortivas, considerándose abortivas aquellas semillas malformadas, de tamaño reducido, aplastado y/o carente de embrión.
- 6) Biomasa seca de la flor: se estimó sumando la biomasa seca de cada parte floral (tépalos, androceo y gineceo) obtenida mediante el uso de balanza analítica en donde se pesaron las muestras vegetales luego de su deshidratación en estufa a 40°C durante 4 días.
- 7) Biomasa seca de frutos y semillas: se determinó en 15 unidades por especie las cuales fueron colocadas en estufa a 40°C durante 4 semanas y luego pesadas en balanza analítica.

Las variables estimadas a partir de las directas fueron las siguientes:

- 1) Relación pericarpo/semilla: proporciona el costo total de producción de semillas promedio por fruto relativo al pericarpo promedio por fruto. Se estimó dividiendo la biomasa promedio del pericarpo del fruto entre la biomasa promedio de semillas por fruto.

- 2) Relación biomasa fruto/biomasa flor: se estimó dividiendo la biomasa promedio del fruto entre la biomasa promedio de la flor. Esta relación indica el aumento en biomasa necesario para producir un fruto a partir de una flor.
- 3) Relación biomasa reproductiva/biomasa vegetativa: se consiguió de dividir la suma de las biomásas promedios del androceo y gineceo entre la biomasa promedio de los tépalos.
- 4) Relación biomasa androceo/biomasa gineceo: resultó de dividir la biomasa promedio del androceo entre la biomasa promedio del gineceo.
- 5) Proporción de semillas abortadas: se estimó dividiendo el número promedio de semillas abortadas por fruto entre el promedio de semillas por fruto y el resultado se multiplica por cien.
- 6) Proporción de óvulos abortados: se estimó restándole a cien el producto de dividir el promedio de semillas por fruto (incluida las semillas abortadas) entre el promedio de óvulos por flor y el valor obtenido se multiplica por cien.
- 7) Proporción flores-frutos abortados: se determinó restándole a cien el producto de la relación entre el número de frutos por planta y el número de flores por planta y el resultado se multiplica por cien.
- 8) Fecundidad relativa, eficiencia global o eficiencia reproductiva: se determinó restándole al número de semillas por fruto el número de semillas abortadas por fruto; este resultado se multiplicó por el promedio de frutos por planta y el valor obtenido se dividió entre el producto de multiplicar el número de óvulos por flor entre el número promedio de flores por planta, finalmente el resultado se expresa porcentualmente, multiplicando por cien.

$$\text{Fecundidad relativa} = \frac{(\text{semillas totales/fruto} - \text{semillas abortadas/fruto}) \times \text{frutos/infrutescencia}}{\text{óvulos/flor} \times \text{flores/inflorescencia}} \times 100$$

### **Biología de la polinización**

Durante 20 horas distribuidas en cinco días se observaron los visitantes florales, los cuales fueron capturados para ser identificados, medidos longitudinalmente y examinados cuidadosamente para determinar el lugar de transporte (cabeza, tórax y

extremidades) y abundancia del polen transportado. Este procedimiento se efectuó para los visitantes de cada especie. La frecuencia de visita de cada especie visitante se estableció durante el tiempo de observación.

### **Carga de polen y germinación**

La carga de polen sobre los estigmas y el porcentaje de germinación del polen fueron determinados directamente en los estigmas. Un total de 10 estigmas expuestos a polinización natural fueron colectados luego de tres a cinco horas después de la anthesis para cada especie. Cada estigma se colocó en una lámina portaobjeto con una gota de hematoxilina al 1% más una gota de glicerina acuosa 1:1, se cubrió con una laminilla cubreobjetos y se observó al microscopio donde se procedió a contar, para cada muestra, el número total de granos de polen y tubos polínicos desarrollados en cada estigma.

### **Relación polen-óvulo**

La relación polen-óvulo se calculó dividiendo el número de granos de polen por flor entre el promedio de óvulos por flor. Este procedimiento se efectuó por separado para cada especie. El número de granos de polen por flor se estimó multiplicando el número de granos de polen por antera por el número promedio de anteras por flor. El número de granos de polen por antera se calculó de acuerdo al procedimiento de Lloyd (1965), el cual consistió en colocar en un vial cinco anteras cerradas provenientes de flores diferentes, se le agregó una gota de solución acetolítica (una parte de ácido sulfúrico en nueve partes de ácido acético anhidro) y se dejó secar durante unos minutos hasta abrir las anteras y expulsar los granos de polen. A continuación se añadieron 0,2 ml de ácido acético anhidro en glicerina y se mezcló en un vortex durante 30 segundos. Una gota de esta mezcla se colocó en cada una de las dos secciones del hematocitómetro, donde se realizaron cuatro mediciones para un total de ocho conteos por cámara de Neubauer. El procedimiento de conteo se efectuó cinco veces por vial, para un número total de viales y anteras de 2 y 10, respectivamente. El número de granos de polen por antera por cada ocho cámaras muestreadas se calculó a través de la siguiente fórmula:

$$\text{N}^\circ \text{ de granos de polen/antera} = \frac{\text{N}^\circ \text{ de granos}}{8 \text{ (cámaras)} \times 5 \text{ (anteras)}} \times \frac{0,2 \text{ (volumen utilizado)}}{0,0001 \text{ (volumen contado)}}$$

### **Estrategias reproductivas**

Se realizaron pruebas de polinización natural (PN), autopolinización (AP), geitonogamia (GE), polinización cruzada (PC) y apomixis (APO), en 50 flores pertenecientes a cinco individuos por especie, para un total de 150 flores en 15 individuos; esto de acuerdo a la metodología descrita por Ruíz-Zapata y Arroyo (1978). Se marcaron dos flores por tratamiento en cada planta para cada una de las pruebas. Para la PN, se marcaron flores antes de la antesis y se dejaron expuestas a los polinizadores. En la prueba de AP, se marcaron y embolsaron individualmente botones florales próximos a abrir y se dejaron así hasta la producción de frutos. Para la GE, se marcaron y embolsaron en cada bolsa dos flores en estado de botón. En la prueba de PC, botones florales previos a la antesis fueron marcados, emasculados y embolsados hasta el momento de la apertura floral. Posteriormente, una vez ocurrida la antesis, las flores fueron polinizadas manualmente con polen proveniente de otros individuos y a continuación, cada flor polinizada fue embolsada nuevamente hasta la producción de frutos. Para la prueba de APO, flores en estado de botón se marcaron, emascularon y embolsaron hasta la producción de frutos y semillas sin fertilización. Para cada prueba reproductiva, se contó el número de frutos y semillas producidas por flor.

### **Biología de la diseminación**

Los frutos y semillas fueron caracterizados morfológicamente considerando las dimensiones, color, biomasa y estructuras asociadas a la diseminación. Además, se observó la presencia de agentes de dispersión en el campo durante el periodo de producción de frutos maduros.

### **Análisis estadísticos**

Para comparar los promedios de algunas variables (longitud de la flor, número de granos de polen, número de semillas por fruto) entre especies se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal Wallis y se aplicó una prueba *a posteriori* de comparación múltiple de diferencias honestamente significativas (HSD) de Tukey para observar la formación de grupos. Para comparar la producción de frutos y semillas por estrategia

reproductiva se utilizó la prueba estadística G (Sokal y Rohlf, 1969) basada en la distribución de frecuencias de frutos producidos y no producidos en relación al total de flores entre pruebas experimentales. La prueba G permite comparar las distintas estrategias reproductivas, de dos en dos, de tal manera que al final del proceso se pueden dilucidar los grupos formados entre pruebas reproductivas (aquellas similares estadísticamente) y aquellas pruebas que difieren de las otras. Involucra el cálculo de un valor teórico de G facilitado por la tabla chi-cuadrado y utiliza valores de  $\alpha=0,05$  (para determinar la existencia o no de diferencias significativas),  $\alpha=0,01$  para determinar la presencia de diferencias muy significativas y  $\alpha=0,005$  para determinar la presencia de diferencias altamente significativas. Los datos se analizaron mediante el modelo estadístico computarizado STATGRAPHICS Centurión XV.II.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Fenología

En la Figura 1 se observan los datos de temperatura y precipitación registrados durante los meses de enero a octubre del año 2016 en la ciudad de Cumaná (región más próxima a la zona de Guayacán y de la que se tienen registros en el estado Sucre), donde se puede observar dos épocas bien marcadas: una de sequía, durante los meses de enero a mayo y otra de lluvia en los meses de junio a octubre.

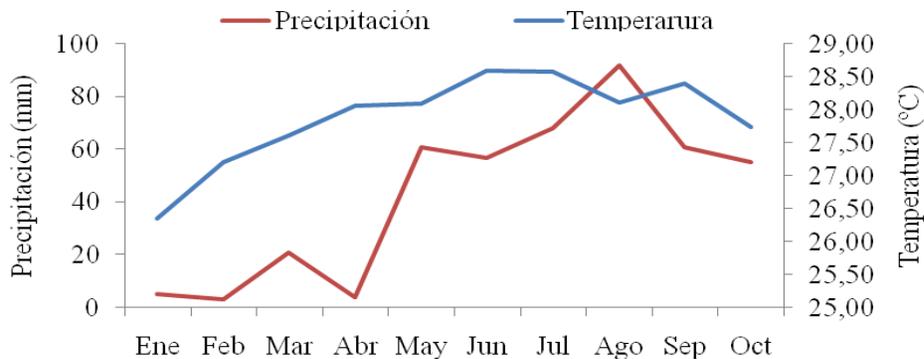


Figura 1. Climadiagrama con datos de temperatura y precipitación registrados en Cumaná y Guayacán, estado Sucre, durante enero a octubre del año 2016. Datos suministrados por el Boletín del INAMEH, 2016.

*Opuntia elatior* y *O. caracasana* produjeron flores durante todo el tiempo que duró el muestreo, con valores máximos de floración durante el periodo enero-marzo, mientras que *O. caribaea* sólo produjo flores en el periodo de junio-agosto, con un nivel máximo de producción en julio (Figura 2).

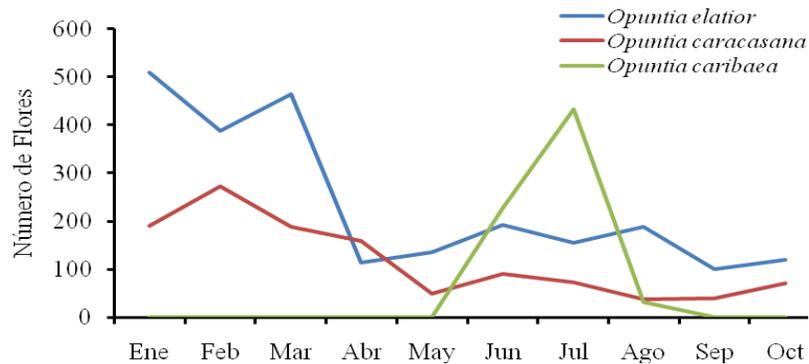


Figura 2. Producción mensual de flores de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea* en Cumaná y Guayacán, estado Sucre, durante enero a octubre de 2016.

En cuanto a la época de producción de frutos, las especies *O. elatior*, *O. caracasana* mostraron formación de frutos durante casi todo el año, con un nivel máximo de producción en marzo y agosto-septiembre, respectivamente. *O. caribaea* presentó un periodo de formación de frutos a comienzos de julio, con un máximo de producción en agosto y una permanencia de éstos sobre las plantas durante un tiempo aproximado de siete meses, periodo en el cual alcanzan su estado de madurez (Figura 3).

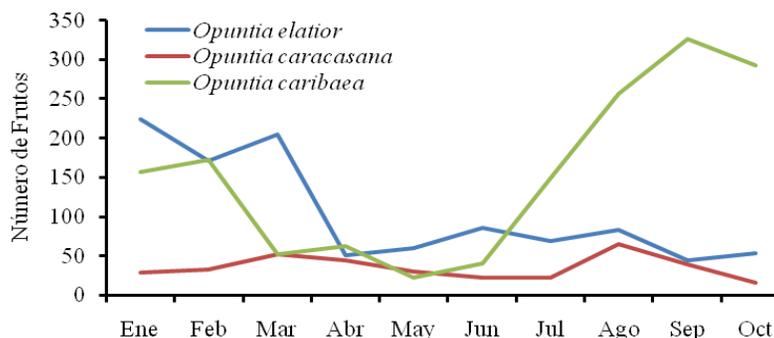


Figura 3. Producción mensual de frutos de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea* en Cumaná y Guayacán, estado Sucre, durante enero a octubre de 2016.

Al relacionar los datos obtenidos de la producción de flores de las especies de *Opuntia* evaluadas, con los datos de temperatura y precipitación registrados durante los meses de enero a octubre en la ciudad de Cumaná, se puede observar que *O. elatior* y *O. caracasana* presentan una mayor floración en los meses de sequía, comportamiento opuesto al de *O. caribaea*, la cual comienza a florecer en el periodo de mayor precipitación.

Una revisión de la fenología floral de *Opuntia* en América, incluyendo especies de México, Brasil, Estados Unidos, muestra que muchas de éstas florecen en períodos del año distintos al mostrado por las especies de *Opuntia* evaluadas. Así, *Opuntia polyacantha* (Osborn *et al.*, 1988), *O. stricta*, *O. maxima* (Gimeno y Vila, 2002) y *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996) florecen en los meses de mayo a junio que corresponde a las estaciones Primavera-Verano, mientras que *O. compressa* (Baskin y Baskin, 1977) y *O. ficus-indica* (Nieddu y Spano, 1992) florecen de abril a junio (Primavera-Verano). Por su parte *O. streptacantha* (García, 1984) y *O. leucotricha* (Rodríguez, 1981) florecen de marzo a junio (Primavera-Verano); otras especies tales como *O. echios*, *O. megasperma*, *O. helleri* y *O. galapageia* (Grant y Grant, 1981) en

las Islas Galápagos florecen de marzo a noviembre. Mientras que *Opuntia palmadora* florece de agosto a noviembre (Locatelli y Machado, 1999) meses que pertenecen a las estaciones de Invierno-Primavera; las especies *O. brunneogemmia* y *O. viridirubra* (Schlindwein y Wittmann, 1997) florecen de octubre a febrero (Invierno-Primavera) y *O. quimilo* (Díaz y Cocucci, 2003) florece entre agosto y enero (Invierno-Primavera-Verano).

Por otra parte, algunos estudios de biología reproductiva de *Opuntia spinosissima* (Negrón, 1998), *O. cochineria* (Rodríguez, 1981), *O. tomentosa* y *O. robusta* (Beutelspacher, 1971), reportan que, en la primera especie, la producción de flores se produjo durante los meses de diciembre a abril; en la segunda, la floración fue de febrero a marzo, mientras que en las dos últimas, la floración comenzó en febrero y se extendió hasta el mes de abril (Invierno- Primavera). Estos resultados concuerdan en cuanto algunos meses con lo reportados en este estudio para las especies *O. elatior* y *O. caracasana*, pero ninguno concuerda con el periodo de floración de *O. caribaea*, el cual ocurre entre junio y julio.

De acuerdo a los reportes señalados anteriormente, pareciera que la tendencia general observada es que la mayoría de las especies de *Opuntia* tienden a florecer durante la sequía en aquellos países correspondientes a las zonas tropicales, mientras que en las regiones templadas, aquellas en donde se producen las cuatro estaciones, las plantas florecen cuando culmina el invierno y comienzan a aumentar las temperaturas, extendiéndose este plazo hasta finales del verano. Resultados que podríamos decir que son parecidos a los reportados por *O. elatior* y *O. caracasana* a diferencia de *O. caribaea* que florece a principio de las lluvias, finales del verano comienzo del invierno para las especies de los otros países antes reportadas.

Existen reportes de fructificación en varias especies de *Opuntia*; tales como *O. stricta* y *O. máxima* (Gimeno y Vila, 2002) las cuales fructificaron en los meses de junio-julio. Mientras que *O. robusta* (Beutelspacher, 1971) fructifica de abril a junio y *O. echios*, *O. megasperma*, *O. helleri* y *O. galapageia* (Grant y Grant, 1981) fructifican en el periodo junio-julio y noviembre. La fecha de fructificación de todas estas especies no concuerda con las obtenidas en este estudio para *O. elatior* (enero a abril), *O.*

*caracasana* (uno pequeño en marzo-abril y otra época en agosto) y *O caribaea* (agosto a marzo).

Si se compara el periodo de fructificación mostrado por *O. joconostle* (Sánchez *et al.*, 1991), la cual fructifica en diciembre a abril, se observa que concuerda con el periodo de fructificación de *O. elatior*. Asimismo, el periodo de fructificación de *O. compressa* de agosto-septiembre (Baskin y Baskin, 1977) es similar a la segunda época de fructificación mostrado por *O. caracasana*, y parte de la época de fructificación de *O caribaea*.

En Venezuela, el único reporte fenológico que se tiene sobre especies de *Opuntia* corresponde a Rondón y Pulido (2001), quienes, al evaluar el aspecto fenológico de varias especies de cactáceas, en el estado Merida, reportaron que *O. elatior* florece y fructifica de enero a mayo, período similar al observado en este trabajo, mientras que *O. caribaea*, presenta dos épocas de floración, uno de noviembre a julio y otro de agosto a septiembre; y dos épocas de fructificación, una de enero a abril y otro de septiembre a noviembre, meses diferentes a los hallados en esta investigación. Esto se puede deber a la diferencia de altitud y horas luz entre las zonas de muestreo (Merida y Sucre).

### **Biología floral**

Las tres especies de *Opuntia* estudiadas presentan flores solitarias, rotáceas, sésiles, actinomorfas y hermafroditas, con un número de tépalos que va de 11 a 16 para *O. elatior*, 17 a 29 en *O. caracasana* y 14 a 21 en *O. caribaea*. Las tres especies presentan un ovario ínfero, unilocular, plurióvulado, inmerso en un receptáculo desarrollado que contiene al perianto, androceo y gineceo (Figura 5). La coloración de los tépalos en las distintas especies va desde amarillo en *O. caracasana* y *O. caribaea*, hasta salmón a anaranjado en *O. elatior* (Figura 4). Las características de los restantes verticilos florales se describen en la Tabla 1.



*Opuntia elatior*

*Opuntia caracasana*

*Opuntia caribaea*

Figura 4. Flores de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Tabla 1. Color de los verticilos florales de las especies *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea* (Cactaceae) en el estado Sucre, Venezuela (N = 30).

Verticilo floral	<i>O. elatior</i>	<i>O. caracasana</i>	<i>O. caribaea</i>
Tépalos	Salmón a anaranjado	Amarillo verdoso	Amarillo
Antera	Rosado purpura	Amarrillo Claro	Arena
Filamento	Amarillo claro	Amarrillo Claro	Amarillo claro
Estigma	Verde manzana	Amarillo limón	Amarillo limón
Estilo	Crema	Amarillo limón	Amarillo claro

Las características florales mencionadas para las especies estudiadas ya han sido descritas con anterioridad por Bravo (1978), Anderson (2001), Stuppy (2002), Pinkava (2003), Díaz y Cocucci (2003), quienes describen estos rasgos como generales para el género *Opuntia*. Dichos autores mencionan, entre otras cosas, que las flores de este género son a menudo vistosas, hermafroditas, radialmente simétricas y de color amarillo, naranja, rosado, purpura, rojo, magenta, blanco o incluso bicolor o moteado. Con respecto a los valores concernientes al número de tépalos hallado en las tres especies evaluadas (de 11 a 29), se nota que estos se aproximan a los valores promedios reportados por Osborn *et al.* (1988) para *O. polyacantha* (24 tépalos) y *O. phaeacantha* (19 tépalos), respectivamente.

El androceo de las tres especies presentan los estambres arreglados en espiral alrededor del estilo, los más cercanos a los tépalos de mayor tamaño, mientras que los cercanos al estilo son de menor tamaño (Figura 5). Estas características ya han sido descritas por otros autores como Grant *et al.* (1979), Boke (1980), Grant y Grant (1981)

y Schlindwein y Wittmann (1997) en este género.

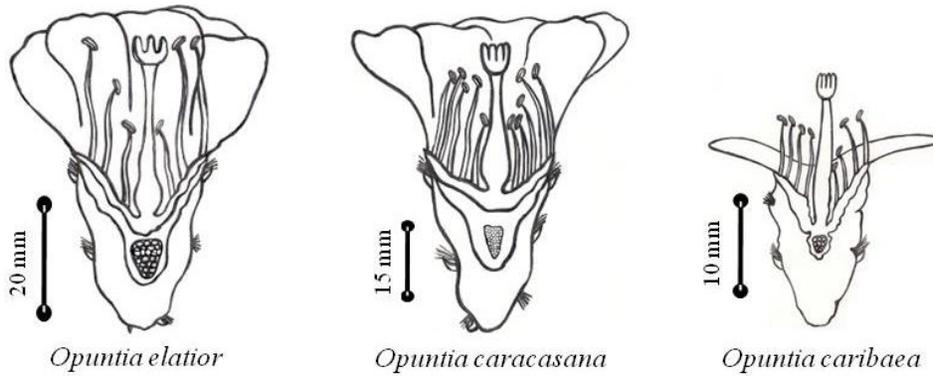


Figura 5. Sección longitudinal de la flor de las tres especies de *Opuntia* estudiadas.

El elevado número de estambres observado en *O. elatior* (453), *O. caracasana* (387) y *O. caribaea* (123), parece ser común en las especies de este género. Así, Osborn *et al.* (1988) contabilizaron 265 estambres en *O. polyacantha* y 358 en *O. phaeacantha*, mientras que Schlindwein y Wittmann (1997) contaron 450 estambres en *O. viridirubra* y 598 en *O. brunneogemmia*.

El gineceo de las tres especies evaluadas presenta un estilo simple, sin ramificaciones, y un estigma multilobulado localizado en el centro de la flor y por encima de las anteras en *O. caracasana* y *O. caribaea* y a la misma altura de los estambres en *O. elatior*. El ovario es unilocular y contiene numerosos óvulos (Figura 5). Estas características morfológicas y de coloración han sido reportadas en otras oportunidades para *Opuntia* por Bravo (1978), Grant *et al.* (1979), Rosas y Pimienta (1986) y Anderson (2001). El número promedio de óvulos/flor fue de 108 en *O. elatior*, 84 en *O. caracasana* y 18 en *O. caribaea*, valores que podrían ser considerados bajos si se les compara con los 270 y 366 óvulos señalados para *O. ficus-indica* (Nerd y Mizrahi, 1994) y *O. rastrera* (Mandujano *et al.*, 1996) respectivamente.

Las dimensiones florales (Tabla 2) mostraron diferencias significativas (KW=0,0;  $p \leq 0,05$ ) entre especies, con excepción de la distancia antera-estigma de *O. caracasana* y *O. elatior* donde no hubo diferencias, pero sí entre la distancia de estas dos especies con la de *O. caribaea*.

Los valores del diámetro externo de las flores de *O. elatior* y *O. caracasana* evaluadas se encuentran dentro del rango reportado para *O. polyacantha* y *O.*

*phaeacantha* por Osborn *et al.* (1988), entre 45 mm y 85 mm; que es rango de tamaño que generalmente presentan las flores pertenecientes a este género. Sin embargo se pudo determinar que las flores de *O. caribaea* son de la mitad del tamaño de las otras dos especies estudiadas.

Tabla 2. Número de estructuras y dimensiones florales (mm) de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea* (Cactaceae) en el estado Sucre, Venezuela (N = 30).

VARIABLES FLORALES	<i>O. elatior</i>	<i>O. caracasana</i>	<i>O. caribaea</i>
Número de tépalos	13,33 ± 1,58 c	20,80 ± 2,98 a	16,85 ± 2,30 b
Número de lóbulos del estigma	6,60 ± 1,07 b	8,20 ± 1,23 a	4,40 ± 0,50 c
Número de estambres	453,29 ± 31,07 a	387,40 ± 70,55 b	123,67 ± 31,26 c
Número de óvulos	108,33 ± 8,50 a	84,17 ± 14,45 b	18,14 ± 3,02 c
longitud de la flor	57,87 ± 5,45 b	61,09 ± 19,09 a	26,32 ± 3,75 c
Diámetro externo de la flor	40,39 ± 5,70 b	58,98 ± 3,22 a	21,19 ± 1,54 c
Diámetro interno de la flor	24,07 ± 2,75 a	22,87 ± 3,78 b	19,12 ± 1,52 c
Longitud promedio de estambres	20,97 ± 0,09 a	11,19 ± 0,84 b	4,55 ± 0,87 c
Longitud del pistilo	28,75 ± 1,66 a	19,84 ± 1,75 b	12,53 ± 0,26 c
longitud del ovario	10,5 ± 0,40 a	8,22 ± 1,01 b	2,38 ± 0,42 c
Diámetro del ovario	7,5 ± 0,40 a	3,45 ± 0,56 b	2,15 ± 0,37 c
Distancia anteras-estigma	0,32 ± 0,13 b	0,31 ± 0,99 b	2,99 ± 0,31 a

(KW= 0,0; p≤0,05); (Promedio ± Desviación estándar).

La antesis es diurna en las tres especies estudiadas. En *O. elatior* y *O. caracasana*, la apertura floral comienza a las 8:00 am y el cierre se produce a las 7:00 pm, para una longevidad floral total de 11 horas. En *O. caribaea* la flor dura aproximadamente 8 horas abierta, efectuando la antesis a las 11:00 am y el cierre a las 9.00 pm (Tabla 3).

La hora de antesis y longevidad floral mostrados por *O. elatior* y *O. caracasana* concuerdan con lo referido por Osborn *et al.* (1988) quienes señalan una antesis diurna y longevidad floral promedio entre 7-11 horas para *O. polyacantha* y *O. phaeacantha*. Similarmente, en *O. rastrera*, la antesis floral se inicia a las 08:00 am, alcanzando la plena apertura a las 12:00 pm y luego las flores se van cerrando gradualmente hasta que el proceso se completa a las 7:30 pm (Mandujano *et al.*, 1996).

Tabla 3. Variables relativas a la antesis, longevidad floral y hora de maduración de los órganos sexuales de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea* (Cactaceae) en el estado Sucre, Venezuela. (N =20 flores).

Componente floral	<i>O. elatior</i>	<i>O. caracasana</i>	<i>O. caribaea</i>
Antesis	8:00 am- 9:40 am	8:00 - 10:00 am	11:00 am- 2:30 pm
Cierre Floral	6:30 - 7:00 pm	6:00 - 7:00 pm	8:00 - 9:00 pm
Longevidad floral	10-11 horas	10-11 horas	8-9 horas
Dehiscencia de las anteras	8:20 - 9:15 am	8:00 - 8:30 am	1:00 - 2:30 pm
Receptividad estigmática	8:00 am- 9:40 am	8:00 - 10:00 am	11:00 am- 2:30 pm

La receptividad estigmática (Figura 5) en cada una de las especies comienza al mismo tiempo que la antesis floral, aumentando su intensidad en el transcurso de la misma, hasta la apertura total de la flor, donde comienza a disminuir junto con el cierre de la flor (Tabla 3). La dehiscencia de las anteras, por su parte, también ocurre con la apertura de la flor en *O. caracasana* y *O. elatior*, tardándose un poco más en *O. caribaea*, comenzando entre la 1:00 - 2:30 pm justo cuando ocurre la apertura total de la flor. Estos resultados indican la condición homógama de las especies en estudio, esto es, la funcionabilidad unísona de los dos sexos sobre la misma planta, descartándose así la dicogamia, es decir, la existencia de separación temporal en la maduración de los sexos dentro de las flores de la misma planta. La condición homógama se ha señalado en la mayoría de las especies del género *Opuntia* (Bravo, 1978; Mandujano *et al.*, 1996; Reyes-Agüero *et al.*, 2006) y otras cactáceas como *Ferocactus robustus* (Piña, 2000).

La presencia de hercogamia (separación espacial de las anteras y el estigmas) sólo fue observada en *O. caribaea*, la cual mostró una separación espacial mayor de 2 mm (Tabla 2) entre ambas estructuras, mecanismo utilizado por la planta para evitar la autofertilización y promover la polinización cruzada. Esta estrategia también la utilizan otras especies pertenecientes al género, como por ejemplo, *O. basilaris* y *O. rastrera* (Grant y Grant, 1979), al igual que las flores de *O. tomentosa*, las cuales no tienen dicogamia (separación espacial de los sexos), pero sí presentan una marcada hercogamia (Mandujano *et al.*, 2014).

Sin embargo la presencia de este mecanismo en esta especie para evitaría que pudiera ocurrir la auto-fecundación, no cumple su función ya que los insectos visitantes

se posan en más de una flor por individuo promoviéndola. A pesar de que la mayoría de las flores abren de manera sincronizada para impedir el efecto de este mecanismo.

La hercogamia según algunos científicos se le conoce asociada a especies que presentan autoincompatibilidad gametofítica o esporofítica (Ganders, 1979; Richards, 1997). Situación que ya algunos investigadores han descrito en las especies pertenecientes al género *Opuntia*.

### **Producción de néctar y concentración de sacarosa**

El volumen de néctar fue mayor en *O. elatior*, más no así la concentración de sacarosa, la cual varió muy poco entre especies (Tabla 4). El néctar, junto con el polen, constituyen los atrayentes más importantes para los visitantes y polinizadores en estas especies. Su oferta en un mayor volumen néctar es probable que influya en una mayor tasa de visitas por parte de los insectos quienes llegan a las flores atraídos para satisfacer la necesidad primaria de alimentación. En este sentido, es posible que el mayor volumen de néctar mostrado por *O. elatior* en comparación con las otras dos especies, constituya una estrategia de atracción para los visitantes, posibles polinizadores, quienes abundaron, de hecho, en esta especie.

Tabla 4. Volumen de néctar ( $\mu$ l) y concentración de sacarosa ( $^{\circ}$ Brix) en flores de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Variables	<i>O. elatior</i>	<i>O. caracasana</i>	<i>O. caribaea</i>
Volumen de néctar	55,3	13,6	9,2
Concentración de sacarosa	11,2	12,4	14,9

Según Grant y Hurd (1979), la cantidad de néctar puede variar o incluso faltar en las distintas especies de *Opuntia*. La ausencia de néctar en algunas especies puede deberse a la pérdida de nectarios en las flores diurnas y está correlacionada con la aridez o escasez de agua (Grant y Hurd, 1979). Así, mientras algunas especies de *Opuntia* de las Islas Galápagos producen una gran cantidad de néctar por flor (110  $\mu$ l), siendo esta característica típica de las flores que atraen aves (Grant y Grant, 1981), otras exhiben bajas cantidades de esta sustancia (11,8  $\mu$ l), como ocurre en *Opuntia robusta* (Del Castillo y González, 1988).

Los volúmenes de néctar y concentración de sacarosa exhibidos por las especies aquí estudiadas son más altos que los presentes en otras especies del mismo género, como es el caso de *Opuntia rastrera*, que produjo aproximadamente 0,39 µl de néctar, con una concentración de sacarosa de 38,7 °Brix (Mandujano *et al.*, 1996) y *Opuntia imbricata* (0,1µl) (Mcfarland *et al.*, 1989). Por otra parte, se ha señalado una producción de néctar de 26 µl en *Opuntia macrocentra* (Mandujano *et al.*, 2014) y de 15-25 µl en *O. palmadora* (Locatelli y Machado, 1999) valores menores a los de *O. elatior*, pero mayores a los de *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Las frecuentes visitas realizadas por las aves a *O. elatior* posiblemente se deban, al elevado volumen de néctar presentado por las flores de estas plantas (Faegri y Van der Pijl, 1979). Que en junto con el color salmón a anaranjado de la corola son atributos florales de gran atracción para este tipo de visitantes. Así, de acuerdo a Faegri y Van der Pijl (1979), las flores ornitófilas suelen ser de color rojo, de forma tubular, néctar abundante y de gran tamaño. Las flores de *O. elatior*, aunque no exhiben un color rojo, poseen una coloración salmón a naranja que resultó atrayente para las especies de aves visitantes tales como *Amazilia tobaci* y *Leucipux fallax*.

### **Producción, biomasa y aborto de estructuras reproductivas**

#### Producción de estructuras reproductivas

La producción de flores, frutos, óvulos y semillas de *O. elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea* se muestran en la Tabla 5. Si se refieren los valores contenidos en esta tabla en términos de porcentaje de producción, se observa que *O. elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea* mostraron niveles de producción de frutos de 43,94%, 30,17% y 66,19%, respectivamente, es decir, medianos a altos en *O. elatior* y *O. caribaea* y bajo en *O. caracasana*. Asimismo se observa que un porcentaje aceptable de óvulos por flor llegan a ser semillas (43,07 % en *O. elatior* y 44,90% en *O. caracasana*), sin producción de éstas o sólo observables en períodos tempranos del desarrollo del fruto en *O. caribaea*.

Los valores de producción de frutos mostrados por *O. elatior* (43,94%) y *O. caribaea* (66,19%) igualaron o sobrepasan los reportados por Sutherland (1986) y Ramírez y Berry (1993) para plantas hermafroditas de 38% y 42,1%, respectivamente.

#### Biomasa de estructuras reproductivas

Tabla 5. Producción (número) de estructuras reproductivas en *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

VARIABLES FLORAL	N	<i>O. elatior</i>	<i>O. caracasana</i>	<i>O. caribaea</i>
Nº de flores/planta	10	237,1	117,3	231
Nº de frutos/planta	10	104,2	35,4	152,9
Nº de óvulos/flor	30	108,8	84,1	18,1
Nº de semillas/fruto	30	46,9	37,8	0

Los promedios de la biomasa seca (g) de las partes florales (Tabla 6) como base para la estimación de las relaciones entre verticilos vegetativos y reproductivos muestran que *Opuntia elatior* presenta una mayor inversión de biomasa floral en las estructuras reproductivas que en las de atracción (56%); mientras que *O. caracasana* invierte más en verticilos de atracción (58%) y en *O. caribaea* la inversión de biomasa es prácticamente igual para ambas verticilos (Tabla 6). A pesar de que las flores de *O. elatior* y *O. caracasana* son casi similares en cuanto a tamaño, número de estambres y óvulos, las flores de *O. elatior* presentan una biomasa dos veces mayor que la de *O. caracasana* y cuatro veces mayor a la de *O. caribaea*, debido al menor tamaño floral exhibido por esta última.

Tabla 6. Biomasa seca (g) de las estructuras florales de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Estructuras florales	N	<i>Opuntia elatior</i>			<i>Opuntia caracasana</i>			<i>Opuntia caribaea</i>		
		$\bar{X}$	DE	%	$\bar{X}$	DE	%	$\bar{X}$	DE	%
Tépalos	15	0,125	0,023	43,56	0,096	0,043	57,66	0,036	0,028	47,79
Androceo	15	0,104	0,019	36,14	0,033	0,007	19,88	0,030	0,027	39,15
Gineceo	15	0,058	0,016	20,30	0,037	0,014	22,46	0,010	0,005	13,06
Biomasa de la Flor		0,287			0,166			0,075		

$\bar{X}$  : Promedio; DE: Desviación Estándar.

Con respecto a la relación biomasa androceo/biomasa gineceo, se observó que las tres especies presentaron una mayor inversión de biomasa en la parte reproductiva masculina (androceo) en comparación con la femenina (gineceo); siendo está mucho más alta en *O. elatior* y *O. caribaea* (Tabla 7), característica que generalmente se presenta en las plantas con polinización cruzada (Mandujano *et al.*, 1996). Como es el caso de las especies en estudio, las cuales presentan rasgos característicos de especies que presentan este tipo de polinización como es el color de los tépalos, la gran cantidad

de estambres y granos de polen, un variado número de visitantes florales y la producción de néctar.

Tabla 7. Relaciones de biomasa seca de las estructuras reproductivas de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Estructuras reproductivas	<i>O. elatior</i>	<i>O. caracasana</i>	<i>O. caribaea</i>
Pericarpio/semilla (g)	1,08	0,43	-
Biomasa fruto/Biomasa flor (g)	7,13	8,59	2,83
Biomasa androceo/Biomasa gineceo	1,780	0,885	3,00
Biomasa reproductiva/Biomasa vegetativa	1,296	0,734	1,09

La asignación de biomasa a la función masculina es una ventaja que favorece la reproducción cruzada, ya que al aumentar el número de estambres y anteras productoras de polen, se incrementa también la capacidad de atracción de las plantas a los agentes visitantes, posibles polinizadores quienes favorecerán la producción de semillas con nuevas combinaciones genéticas que aumentan la posibilidad de sobrevivir a los cambios ambientales (Lloyd, 1965; Solomon, 1987). Así, una mayor producción de anteras y granos de polen resultará en una mayor atracción de insectos visitantes quienes incrementarán la probabilidad de ocurrencia de fertilización cruzada, tal y como fue observado en las especies de *Opuntia* estudiadas, las cuales, no sólo fueron visitadas por una gran cantidad y variedad de insectos, sino que mostraron distintos valores de polinización cruzada.

La relación pericarpio/semilla (Tabla 7) fue baja en *O. caracasana*, ausente en *O. caribaea* (debido a la ausencia de formación de semillas) y alta en *O. elatior*, lo que indica que existe una mayor inversión de biomasa en la producción del pericarpio en *O. elatior* y lo contrario en *O. caracasana*. En lo que respecta a la relación biomasa fruto/biomasa flor se observó que ésta fue alta en las tres especies estudiadas, con el valor más bajo en *O. caribaea*, lo que significa que producir un fruto a partir de una flor resulta relativamente costoso para todas las especies.

La biomasa seca del fruto de *O. elatior* es mayor que la biomasa del fruto de las otras dos especies (Tabla 8), esto puede deberse a que los frutos de esta especie son más grandes y presentan a su vez un mayor número de semillas por fruto. Es importante

mencionar, que los frutos de *O. caribaea* no presentaron semillas, característica que pudo haber influido en la menor biomasa exhibida por los mismos.

Tabla 8. Biomasa seca (g) de frutos y semillas de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Variables	<i>O. elatior</i>		<i>O. caracasana</i>		<i>O. caribaea</i>	
	$\bar{X}$	DE	$\bar{X}$	DE	$\bar{X}$	DE
Biomasa seca del fruto	2,047	0,82	1,426	0,81	0,214	0,11
Biomasa seca de las semillas	2,967	1,28	1,128	0,34	0	0

$\bar{X}$  : Promedio; DE: Desviación Estándar.

#### Proporción de estructuras reproductivas abortadas

El aborto de semillas fue muy bajo en *O. elatior* y *O. caracasana* y total en *O. caribaea*, cuya ausencia de semillas fue del 100% en los frutos adultos, con sólo algunas presentes transitoriamente en frutos inmaduros. El aborto de óvulos fue mediano a alto en *O. elatior* y *O. caracasana* y total en *O. caribaea*. Las flores, por su parte, abortaron considerablemente en *O. elatior* y *O. caracasana* y en una proporción relativamente baja en *O. caribaea* (Tabla 9).

Tabla 9. Porcentaje de flores abortadas, semillas abortadas y eficiencia reproductiva de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Variables	<i>O. elatior</i>	<i>O. caracasana</i>	<i>O. caribaea</i>
Porcentaje de semillas abortadas	6,01	7,67	100
Porcentaje de óvulos abortados	58,27	55,09	100
Porcentaje flores/frutos abortados	56,05	69,83	33,81
Eficiencia reproductiva	17,24	12,51	0

La magnitud de los niveles de aborto se podría jerarquizar en una secuencia decreciente: flores-frutos > óvulos > semillas. Esto indica que la abscisión flores-frutos es el mayor límite en la producción de frutos y semillas. Los niveles de flores-frutos abortados y la proporción de óvulos abortados tienen alto valor selectivo en la producción de semillas (Ramírez, 1992).

*O. elatior* (43,94%) y *O. caribaea* fueron capaces de producir una mediana cantidad de frutos de elevado costo (alta biomasa fruto/biomasa flor) a expensas de un relativo nivel de aborto de flores (56,02% en *O. elatior* y 33,81% en *O. caribaea*).

De acuerdo a Sutherland (1986) existe un balance entre los costos asociados a la producción de frutos y el nivel de aborto de estructuras reproductivas, de tal manera que un aumento en el costo por fruto debe conllevar a una reducción en el número total de frutos producidos. Igualmente, Ramírez (1992) señaló que a menor costo del fruto, mayor número y menores niveles de aborto de los mismos, o dicho de otra forma, la proporción de flores-frutos abortados está asociada con el peso y número de las estructuras reproductivas: a mayor número y peso, mayor nivel de aborto.

No obstante, otros autores han sugerido que cuando los frutos son costosos, la planta invierte en la producción de una cantidad considerable de éstos puesto que tales frutos generalmente sólo contienen una o pocas semillas las cuales son bien protegidas mediante el desarrollo de un pericarpo grueso. Dicho de otro modo, en especies de frutos costosos, en donde existe por lo general un bajo número de óvulos/flor, una alta relación pericarpo/semilla y una alta relación biomasa fruto/biomasa flor (alto costo para producir un fruto a partir de una flor), los frutos originados (de una o pocas semillas protegidas por un pericarpo grueso), son producidos en cantidades medias ~~a altas~~, a elevados niveles de aborto de flores y bajo aborto de óvulos. Para Stephenson (1981) el aborto de frutos en las primeras etapas de desarrollo y el cese de actividad de desarrollo previo a la caída del fruto, favorece el ahorro de recursos que requerirán para el crecimiento de los frutos restantes, para futuras reproducciones y crecimiento vegetativo.

Tales afirmaciones, concuerdan con los resultados obtenidos en *O. elatior*, en la cual, se puede observar que de acuerdo a los resultados de alta relación biomasa fruto/biomasa flor y elevada relación pericarpo/semilla la formación de sus frutos es bastante costosos y esto es compensado con un nivel relativamente elevado de aborto de flores-frutos. Asimismo, *O. caracasana* produjo frutos más costosos que el resto de las especies (de mayor relación biomasa fruto/biomasa flor), pero en una menor cantidad y portadores de semillas de alta calidad (baja relación pericarpo semilla), todo ello con la finalidad de garantizar la producción efectiva de progenie.

Es importante mencionar, que durante la disección de las yemas florales de *O. caracasana*, se pudo observar que algunas de estas fueron atacadas por larvas de alguna

especie de díptero o lepidóptero, esta consumen la totalidad o parte del ovario, eliminando las posibilidades de desarrollo del fruto. Así, es probable que esta presión por depredación haya repercutido en el alto nivel de aborto de flores observado en esta especie. Este suceso ha sido descrito con anterioridad para *Opuntia tomentosa* de México (Mandujano *et al.*, 2014).

Con relación al aborto de óvulos, Sutherland (1986, 1987) refirió que probablemente, los altos niveles de óvulos abortados respondan a características diferentes a la limitación de polinizadores en plantas y pudieran estar asociados con fallas en la polinización y en consecuencia en la fertilización, con aborto selectivo o limitación de recursos.

En las tres especies estudiadas se observó un alto porcentaje de óvulos abortados. Tal vez esto se deba al hecho de que en especies con gran número de óvulos por flor y semillas por fruto, la proporción de semillas abortivas puede ser alta debido a que muchos óvulos son abortados antes de llegar a formar una semilla. Así, desde el punto de vista energético es conveniente abortar óvulos y no malgastar energía en semillas que aborten (Ramírez, 1992).

Fisher y Matthies (1998) refirieron que la producción natural de semillas depende fuertemente de los polinizadores y de la transferencia efectiva de polen dentro de la flor, por lo que una limitación de polinizadores puede reducir potencialmente la calidad de una planta en términos de producción de semillas.

*O. caribaea* constituyó un caso extremo en el cual se produjo un aborto de óvulos y de semillas del 100% asociado a un bajo nivel de aborto de flores. Esta característica y la ausencia de autofertilización en *O. caracasana* se podrían atribuir a alguna especie de autoincompatibilidad que esté ocurriendo en estas especies, que este suprimiendo la Autogamia y permitiendo la poca producción de semillas producidas por Xenogamia *O. caracasana*, mientras que *O. caribaea* puede estar ocurriendo lo mismo, pero con la posible existencia de alguna anomalía cromosómica que este reduciendo la fertilidad totalmente en esta especie.

## **Eficiencia reproductiva**

La eficiencia reproductiva, variable relativa al número de semillas producidas por una especie vegetal y asociada a la producción y aborto de estructuras reproductivas (flores, frutos, óvulos y semillas), fue baja en dos de las especies en estudio (*O. elatior* y *O. caracasana*) y nula en *O. caribaea*.

Asimismo, el aborto de flores, semillas y frutos inmaduros, fenómeno común en las plantas (Stephenson, 1981; Bawa y Webb, 1984; Sutherland, 1987), es un factor determinante en la producción de semillas de las mismas y ha sido relacionado con factores como escasez de polinizadores (Bawa y Webb, 1984; Sutherland, 1987), aborto selectivo (Charnov, 1979; Stephenson, 1981), incertidumbre en el ambiente (Stephenson, 1981; Bawa y Webb, 1984) y limitación de recursos (Stephenson, 1981; Ramírez, 1992).

La proporción de aborto de flores y óvulos en *O. elatior* y *O. caracasana* estudiadas fueron altos, lo que probablemente se tradujo en la baja eficiencia reproductiva mostrada por estas dos especies. De manera similar, *O. caribaea* exhibió un nivel de aborto de óvulos y semillas del 100% asociado a un bajo nivel de aborto de flores y a una eficiencia reproductiva prácticamente nula por las formas de reproducción evaluadas, tanto sexuales como asexuales vía apomixis. Esto significa que mientras las dos primeras especies abortan flores y una cierta cantidad de óvulos para garantizar la producción de frutos y semillas, *O. caribaea* aparentemente sólo sobrevive por la presencia de una reproducción vegetativa promovida por la capacidad generativa de nuevos individuos a través de cladodios y frutos prolíferos. Por otra parte, la producción de semillas ha sido asociada al sistema reproductivo de la planta, de tal manera que especies autógamas generalmente exhiben una mayor producción de semillas que las xenógamas. Según Proctor y Yeo (1979) la autogamia es un mecanismo reproductivo que ofrece ventajas desde el punto de vista de la eficiencia reproductiva puesto que asegura una producción de semillas generalmente alta, caso contrario de la xenogamia, en donde los valores de eficiencia reproductiva son comúnmente más bajos en comparación con la autogamia. Tales aseveraciones parecen concordar con los bajos valores de eficiencia reproductiva mostrados por las especies de *Opuntia* en estudio.

## **Biología de la polinización**

La unidad de polinización en las tres especies es la flor individual; no obstante, aunque ésta funcionó en la mayoría de los casos como atrayente individual de los visitantes, algunas veces se presentaron agrupaciones relativamente densas de flores (de 10 a 20) que ejercieron efectivamente esta función. Las flores de *Opuntia elatior* fueron visitadas por insectos tales como abejas (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera) y saltamontes (Orthoptera) y por aves (colibríes) de la familia Apodiforme. *O. caracasana* fue visitada por insectos: abejas (Hymenoptera), mariposas (Lepidoptera), saltamontes (Orthoptera) y moscas (Diptera). *O. caribaea*, por su parte, fue visitada por pequeñas mariposas (Lepidoptera) y colibríes (Tabla 10, Figuras 6-8). Adicionalmente, muchas hormigas (Hymenoptera, Formicidae) fueron observadas de manera abundante en los botones y receptáculos de las flores de todas las especies evaluadas.

Uno de los patrones más acentuados en las angiospermas es la correspondencia general en muchas características florales con la forma y conducta de los polinizadores. Estas características incluyen tamaño, color, forma y fenología floral, tipo y química de recompensas, posición y función temporal de los órganos sexuales, entre otras (Jonhston, 1991). Tal interacción entre la morfología y conducta del polinizador y las características florales ha sido estudiada ampliamente por varios investigadores (Proctor y Yeo, 1973; Stebbins, 1974; Faegri y Van der Pijl, 1979 y Baker, 1983) y es la responsable de la eficiente recepción y diseminación del polen. Incluso, la relación funcional existente entre los rasgos florales y los sucesos reproductivos en términos de producción de semillas, ha sido estudiada (Jonhston, 1991).

En base a tal correspondencia, y de acuerdo a lo señalado por Faegri y Van der Pijl (1979), las flores tipo taza, aquellas con los órganos sexuales ubicados más o menos en el centro de la flor y completamente expuestos a los visitantes, son comúnmente visitadas por insectos quienes al posarse sobre dichos órganos reciben el polen en sus patas o abdomen; este tipo de polinización es considerada por algunos como sucia y desordenada y habitualmente se asocia a escarabajos y otros insectos que durante el proceso pueden recibir el polen en cualquier parte de su cuerpo.

Tabla 10. Dimensiones del cuerpo, sitio de transporte, frecuencia de visitas y tipo de actividad de los polinizadores y visitantes de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Orden Familia Especies	Largo del cuerpo (mm)	Sitio de transporte	Tipo de actividad	Especie vegetal (Frecuencia de visitas %)
Apodiforme				
Trochilidae				
<i>Leucipux fallax</i>	100,5	-	P	1 (8,27), 3 (6,01)
<i>Amazilia tobaci</i>	100,1	-	p	1(13,26)
Lepidoptera				
Pieridae				
<i>Phoebis sennae</i>	45,9	-	V	2 (3,31), 3 (2,01)
Riodinidae				
<i>Aricoris erostratus</i>	37,5	-	V	3 (0,44)
Orthoptera				
Acrididae				
<i>Leptoglossus zonatus</i>	19,4	-	V	1 (0,11), 2 (1,23)
Hymenoptera				
Apidae				
<i>Apis mellifera</i>	14,5	Ab, Pa 3	P	1 (24,30), 2 (20,11)
<i>Euglossa</i> sp	8,5	Pa1	V	3
Megachilidae				
<i>Megachile</i> sp.	12,5	Ca, To, Ab, Pa 3	P	1 (33,33), 2 (27,89)
Halictidae				
<i>Augochlorella</i> sp.	8,8	Ca, To, Ab, Pa 2	P	1 (0,44), 2 (0,29)
<i>Lasioglossum</i> sp1	11,3	Ala, To, Ab, Pa 3	P	1 (15,33), 2 (17,45)
<i>Lasioglossum</i> sp2	10,4	Ala, To, Ab, Pa 2	P	1 (9,50)
<i>Perdita</i> sp.	6,0	Ab, Pa 1	V	1 (0,33), 2 (0,55)
<i>Dialictus</i> sp	3,2	-	V	1 (0,11)
Formicidae				
<i>Creumatogaster</i> sp 1	2,8	Pa 2	V	1 (0,88), 2 (1,66),
<i>Creumatogaster</i> sp 2	5,7	To, Ab, Pa 3	V	3 (0,69)
<i>Camponotus</i> sp.	4,9	Tó, Ab 2	V	2 (0,66)
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	5,2	Ca, Pa 3	V	1 (0,33), 2 (0, 57)
Coleoptera				
Curculionidae				
<i>Sp. 1</i>	3,9	To, Ab, Pa 2	V	2 (2,20)
Nitidulidae				
<i>Carpophilus</i> sp.	2,0	To, Ab 2	V	1 (1,10), 2 (2,87)
Díptera				
Asilidae				
<i>Sp. 2</i>	6,3	-	V	2 (0,22)
Calliphoridae				
<i>Chrysomya</i> sp.	8,1	To, Ab, Al 2	V	2 (0,77)

Abundancia de polen: 1 = ausente, 2 = escaso, 3 = abundante. Sitio de transporte: Ca = Cabeza, To = tórax, Ab = abdomen, Pa = patas, Al = Alas. Tipo de actividad: V = Visitante, P = polinizador. Especie vegetal: 1 = *O. elatior*, 2 = *O. caracasana*, 3 = *O. caribaea*.

Considerando la morfología floral de las especies evaluadas se puede notar que, en efecto, los visitantes más comunes de estas estructuras fueron insectos, siendo

capaces de posarse sobre éstas y tomar el polen de las mismas; sin embargo, las flores también fueron visitadas por aves, atraídas por el néctar localizado en la base del estilo, pudiendo introducir su pico por entre los numerosos estambres y recibir parte del polen liberado por las anteras.

Xena y Madriz (1994) consideran al color amarillo como el segundo en la escala de colores por atraer a un grupo variado de visitantes, seguido de los colores verde, rojo y anaranjado los cuales atraen varias especies de animales, pero en menor número. La atracción de estos colores se debe, por ejemplo, en las aves, a que detectan luz en casi todo el espectro ultravioleta, sintiéndose más atraídas por las flores que presentan colores intensos, amarillos, rojos, lo cual es muy notable en los colibríes que se orientan hacia las flores utilizando esta franja del espectro visible (Mizrahi, 2003). Por su parte, las abejas tienen una visión que va del azul al espectro ultravioleta, siendo capaces de diferenciar tres colores complementarios entre varias intensidades de gris: el amarillo, el verde-azul y el azul.

Las abejas fueron los visitantes más frecuentes, ellas aterrizaron directamente en el estigma o en las anteras en busca de néctar o polen, se sostenían en éste durante unos segundos y posteriormente descendían hacia la parte interior de la flor, donde se encuentran las glándulas nectaríferas localizadas en la base del estilo y estambres. Durante este proceso, el cuerpo del insecto toca las anteras de la flor, lo que asegura la captación de los granos de polen y su posterior deposición en los estigmas con los que se tenga contacto. Debido a este comportamiento, frecuencia de visitas y carga de polen, se podría considerar a las abejas como los principales polinizadores de *O. elatior* y *O. caracasana*, resultado que concuerda con lo reportado para otras especies de *Opuntia* (Grant y Grant, 1979; Mandujano *et al.*, 1996) como por ejemplo *Opuntia tomentosa* y *O. robusta* de Pedregal de San Ángel, México, en las cuales la polinización es efectuada principalmente por abejas de las familias Megachilidae, Apidae y Halictidae (Beutelspacher, 1971), suceso que concuerda con lo observado en este estudio.

Sin embargo, no se descarta la posible labor como polinizadores de los colibríes, quienes fueron los visitantes que ocuparon el segundo puesto en frecuencia de visitas, seguido de hormigas y escarabajos. Este grupo de visitantes también ha sido reportado

en muchas especies del género *Opuntia*, entre ellas *O. tomentosa* (Beutelspacher, 1971). Los colibríes son un grupo de animales que prefieren flores tubulares de anthesis diurna, color rojo, alta producción de néctar y ausencia de olor (Faegri y Van der Pijl, 1979).

En algunas flores de *O. elatior* y *O. caracasana* se observaron escarabajos posados cerca del estigma y los filamentos, con un posterior desplazamiento hacia la parte inferior de la flor, en donde permanecían hasta el cierre floral, utilizándola como sitio de sesteo y/o cría. Aunque los coleópteros visitaron numerosas veces las especies estudiadas, muchos de ellos han sido reportados como ladrones de recompensa (polen y néctar) más que como polinizadores. No obstante, su constante revoloteo en las anteras de la flor no descarta la posibilidad de ser captadores y transportadores de polen al estigma de la misma flor o de otras flores, permitiéndoles actuar como polinizadores de manera indirecta, al igual que las hormigas. Este tipo de comportamiento de los coleópteros ya ha sido reportado para otras especies de cactáceas (Martínez-Peralta obs. pers.) y específicamente para *O. basilaris*, *O. lindheimeri* y *O. robusta* (Grant y Grant, 1979; Del Castillo y González, 1988).

Es posible, por otra parte, que los coleópteros sean parásitos de las flores de *Opuntia*, como se ha encontrado en *O. compressa* y en *O. imbricata* (McFarland *et al.*, 1989), pues tienen poca o nula movilidad entre flores, y se dedican principalmente a consumir las recompensas solamente.

Las flores de *O. caracasana* y *O. caribaea* fueron visitadas por mariposas, pero a éstas no se les consideró como polinizadores debido a su comportamiento, ya que solo se posaron en los tépalos sin llegar a entrar en contacto con el estigma de la flor, y a su frecuencia de visitas, la cual fue muy baja.

Las hormigas, aunque fueron observadas de manera abundante en los botones y receptáculos de las flores de todas las especies evaluadas, no pueden ser consideradas como polinizadores, puesto que éstas aparentemente sólo visitaban la flor en busca del néctar localizado en la base del estilo, sin lograr entrar en contacto efectivo con las anteras y los granos de polen, más no con el estigma. La presencia de las especies del género *Crematogaster* en la parte externa de la flor se debe a que consumen el néctar producido por los nectarios extraflorales localizados debajo de las escamas, condición

descrita para este género en otras especies como *Opuntia tomentosa*, *O. robusta* y *O. stricta* (Beutelspacher, 1971; Olivares *et al.*, 1999). Además de que las hormigas actúan como medio de defensa contra los depredadores florales.

Aunque una especie de hormiga de gran tamaño visitó ocasionalmente las flores de *O. caribaea*, logrando entrar en contacto con anteras y estigmas, ésta no puede ser considerada como posible polinizador puesto que su carga de polen y frecuencia de visitas fueron muy bajas.

Aunque no es muy clara la presencia de un síndrome de polinización específico en las tres especies, el hecho de que las flores de *O. elatior* presenten un perianto de color salmón a anaranjado y que sus flores sean visitadas constantemente por colibríes, animales que en muchas ocasiones han sido asociados con la polinización de flores de colores vivos como el rojo, esto permite sugerirlos como posibles polinizadores, aunque no hay reportes abundantes sobre polinización de colibríes en *Opuntia* (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

La gran variedad de insectos y en especial el elevado número de abejas reportados en este trabajo, ya ha sido referido por otros investigadores en trabajos sobre biología reproductiva y polinización en especies del género *Opuntia*, destacando que las abejas pertenecientes a las familias Megachilidae, Halictidae y Apidae, observadas en este estudio, son visitantes o polinizadores generales de las especies de este género, entre éstas *Opuntia heliabravoana*, que fue visitada por 16 especies de abejas, donde el 50% de ellas pertenecen a la familia Halictidae y un 25% a la familia Apidae, seguida en bajo porcentaje por la familia Megachilidae (Sánchez *et al.*, 2016). Sin embargo, en las especies *O. polyacantha* y *O. phaeacantha* ocurre todo lo contrario, de las 18 especies de abejas visitantes el 50% pertenecen a la familia Megachilidae, seguida por la familia Halictidae en un 20% (Osborn *et al.*, 1988).

En base a lo antes expuesto, es posible considerar a *O. elatior* como una especie de polinización mixta melitofila y ornitofila, a *O. caracassana* como melitofila y a *O. caribaea* como ornitofila, destacándose que el síndrome de polinización dominante en las especies de este género es la melitofilia o polinización por abejas (Mandujano *et al.*, 2001).



Figura 6. Algunos órdenes y familias de agentes polinizadores y visitantes de *Opuntia elatior*. a: abeja (Hymenoptera, Halictidae); b: ave (Apodiforme, Trochilidae).

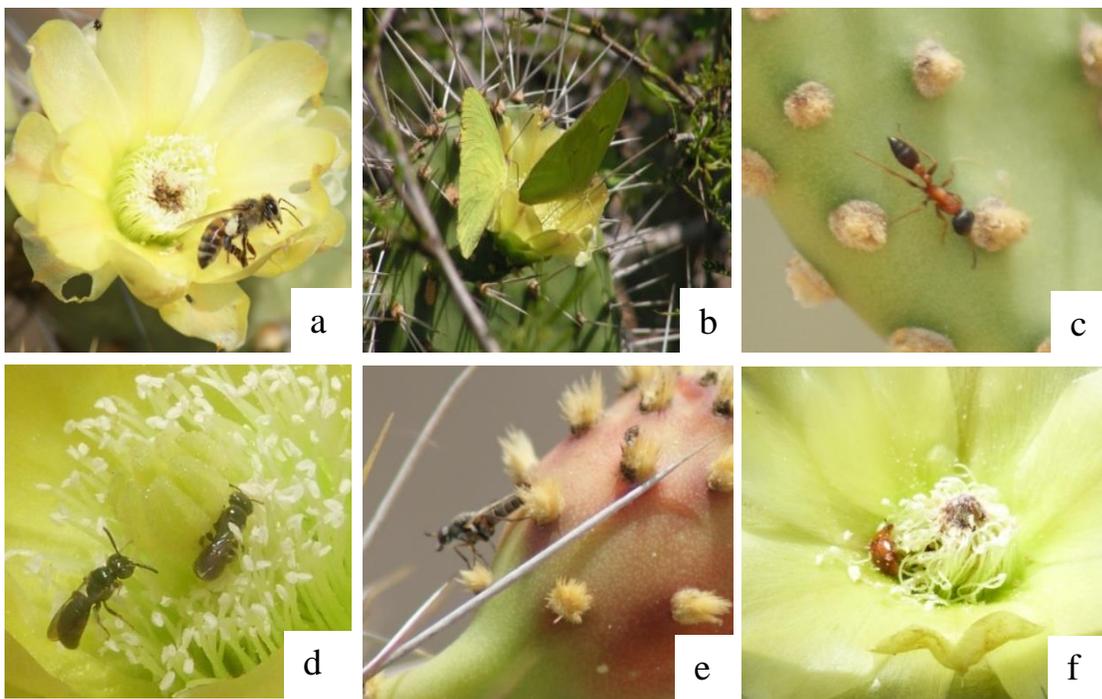


Figura 7. Ordenes de agentes polinizadores y visitantes de *Opuntia caracasana*. a: abeja (Hymenoptera-Apidae); b: mariposa (Lepidoptera-Pieridae); c: hormiga (Hymenoptera-Formicidae); d: abeja (Hymenoptera); e: Mosca (Díptera-Asilidae); escarabajo (Coleoptera).



Figura 8. Algunos órdenes de agentes polinizadores y visitantes de *Opuntia caribaea*. a: mariposa (Lepidoptera); b: hormiga (Hymenoptera-Formicidae).

### **Carga de polen y germinación**

La carga de polen sobre los estigmas de las flores estudiadas fue de 4839,30 en *O. elatior*, 1534,40 en *O. caracasana* y 1450,07 en *O. caribaea*. Estos valores son bajos si se comparan con el número de granos de polen/flor producidos por cada especie, lo que significa que solo una pequeña proporción de los granos de polen producidos por las flores logran caer efectivamente sobre los estigmas. La cantidad de polen observada, de hecho, corresponde a lo contenido en 1 o 2 anteras solamente.

Por otro lado, la cantidad de polen depositada sobre los estigmas supera el número de óvulos en el ovario (108,88 óvulos/flor en *O. elatior*, 84,17 en *O. caracasana* y 18,17 en *O. caribaea*). Esto concuerda con lo señalado por Cruden (1977) en el sentido de que la relación P/O debe exceder el mínimo requerido y que de dos a siete granos de polen por óvulo son suficientes para maximizar la producción de semillas.

El porcentaje de granos de polen germinados sobre los estigmas no pudo ser determinado debido a la carencia de éstos en las muestras observadas, aun cuando la colecta de los estigmas se realizó en horas incluidas dentro del tiempo de duración de la antesis (Tabla 11). Sólo escasos granos de polen con emergencia de tubo polínico fueron observados sobre los estigmas de las especies de *Opuntia* estudiadas (Figura 9).

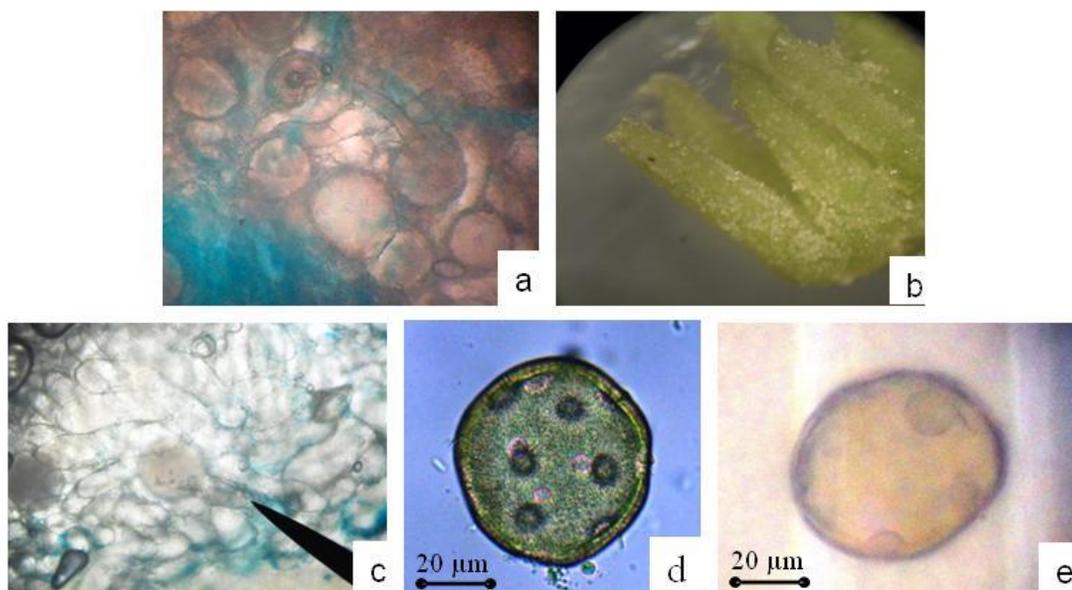


Figura 9. Granos de polen germinados sobre los estigmas de *Opuntia elatior* (a y c), estigma multilobulado de *O. caracasana* mostrando adherencia de polen (b), grano de polen de *O. elatior* (d) y grano de polen de *O. caribaea* (e).

### Relación polen-óvulo

Un número de granos de polen por flor superior a los 340000 y relación polen/óvulo (P/O) mayor a 4000 respectivamente (Tabla 11) son considerados altos para las tres especies estudiadas. Estos valores, según Cruden y Lyon (1985), ubican a la especie *O. caracasana* en la categoría de xenógama facultativa y a las otras dos en la categoría de xenógamas obligadas.

La xenogamia es un sistema de apareamiento característico de especies autoincompatibles, asociado con una alta relación polen/óvulo y una alta asignación de biomasa masculina y de atracción (Hokche y Ramírez, 2006).

La xenogamia facultativa exhibida por *O. caracasana* indica que en esta especie puede ocurrir entrecruzamiento de manera facultativa, es decir, no obligatoria o exclusiva, de tal manera que puede ser combinada con otras formas de reproducción. Este sistema de apareamiento ha sido reportado con anterioridad para *O. tomentosa*, correspondiendo a un sistema mixto el cual incluye fertilización cruzada combinada con autofertilización (Mandujano *et al.*, 2014).

Tabla 11. Número de estambres/flor, número de granos de polen/antera y por flor, número de óvulos/flor y relación polen/óvulo de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*.

Variables	N	<i>Opuntia elatior</i>		<i>Opuntia caracasana</i>		<i>Opuntia caribaea</i>	
		$\bar{X}$	DE	$\bar{X}$	DE	$\bar{X}$	DE
Nº Estambres/flor	30	453,29	31,07	387,40	70,55	123,67	31,26
Nº Granos de polen/antera	10	2000	322,36	884,88	79,06	3100	585,14
Nº Granos de polen/flor	-	906571,4	33674,2	342804,0	30628,5	383377	52468,7
Nº Óvulos/flor	30	108,88	23,19	84,17	14,45	18,17	7,71
Relación polen/óvulo	-	8326,34		4072,76		21099,45	

$\bar{X}$  : Promedio; DE: Desviación estándar.

### Estrategias reproductivas

Los resultados obtenidos sobre la producción de frutos y semillas en las distintas pruebas reproductivas aplicadas, muestran que casi todas las especies evaluadas produjeron frutos y/o semillas en la totalidad o algunas de las pruebas reproductivas realizadas, con excepción de *O. caribaea*, quien no mostró producción de semillas en ninguna de las pruebas evaluadas.

#### Comparación de la producción de frutos entre estrategias reproductivas por especie

Los resultados de los cruces controlados muestran que *O. elatior* es capaz de producir frutos de manera efectiva por polinización natural (70%), autopolinización (50%), geitonogamia (60%) y polinización cruzada (60%), sin diferencias estadísticamente significativas entre estas estrategias (Figura 10). Estos resultados demuestran que esta especie utiliza un sistema de reproducción sexual mixto que combina la autogamia y la alogamia en proporciones similares. La prueba de apomixis (APO) no arrojó resultados positivos, demostrando que en esta especie no se originan frutos por este tipo de reproducción asexual.

De acuerdo a Steward *et al.* (1996), sistemas reproductivos mixtos han sido hallados en varias especies de plantas y representan una forma de reproducción que no sólo asegura la supervivencia ante condiciones ambientales adversas, tales como escasez de polinizadores, sino que promueve el mantenimiento de la diversidad genética dentro de la población. La capacidad de producir frutos por autogamia pudo haber evolucionado como una manera de mantener un genotipo altamente adaptado a su ambiente (Stebbins, 1974; Richards, 1986; Parker, 1992). La polinización cruzada juega

un papel muy importante dentro de la reproducción de las especies debido a que promueve el flujo génico reduciendo las diferencias microgeográficas e incrementando las variaciones genéticas con el consecuente mayor potencial de adaptación ante eventuales cambios ambientales (Richards, 1986; Schoen y Brown, 1991).

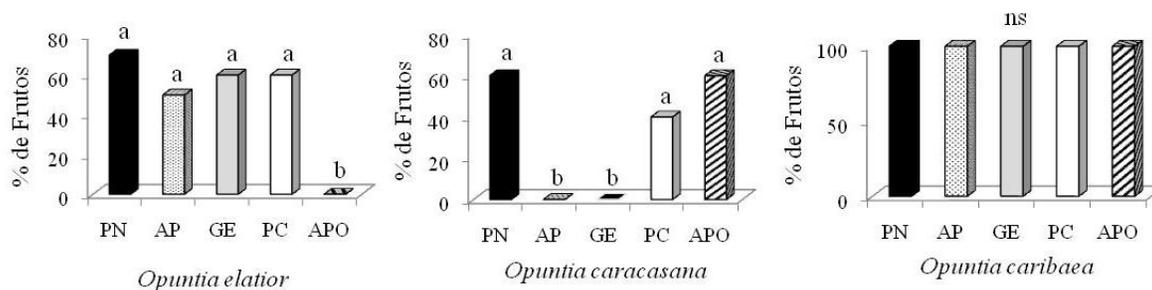


Figura 10. Producción de frutos (porcentaje) de acuerdo a las estrategias reproductivas de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*. PN: Polinización natural; AP: Autopolinización; GE: Geitonogamía; PC: Polinización cruzada; APO: Apomixis. Las letras indican el resultado de la comparación entre estrategias reproductivas por especie luego de la aplicación de la prueba G. Letras iguales indican similitud estadística entre pruebas. Los valores porcentuales de los frutos formados se obtuvieron a partir de un  $n=10$  equivalente al número de flores manipuladas por prueba.

La presencia de un sistema reproductivo mixto, el cual incluye fertilización cruzada combinada con autofertilización, ha sido sugerida como condición ancestral en el género *Opuntia* (Del Castillo, 1999) y posiblemente en toda la familia Cactaceae.

La especie *O. caracasana* no presentó formación de frutos en las pruebas de autopolinización y geitonogamia, pero sí en las restantes estrategias, evidenciándose la formación de frutos hasta en las flores emasculadas y no polinizadas. Las pruebas de polinización natural y apomixis presentaron los mayores porcentajes de formación de frutos (60%), en comparación con la polinización cruzada (40%) encontrándose diferencias significativas entre esta estrategia con respecto a las dos primeras (Figura 10).

Estos resultados demuestran que en *O. caracasana* predomina una reproducción asexual vía apomixis combinada con cierto nivel de reproducción sexual por entrecruzamiento (xenogamia), la primera tal vez como una manera de asegurar la reproducción en condiciones en las que falla la función masculina y la segunda como una forma de asegurar la variabilidad genética en la especie. Esta forma de reproducción coincide con la reportada por Richards (1990) quien la catalogó como agamosperma

facultativa, aquella en la cual la reproducción sexual y asexual coexisten en la misma población. De acuerdo a este mismo autor, en este tipo de poblaciones se pueden establecer ciclos sexuales y agámicos donde estarán algunos individuos sexuales y otros agamospérmicos. El potencial para producir frutos agámicos representa una ventaja para estas especies ya que podrán reproducirse y producir plantas adaptadas a ambientes particulares, como las zonas perturbadas donde crecen, pobres en nutrientes y caracterizados por una baja densidad poblacional.

En base a lo anterior, cabe la posibilidad que en los frutos producidos por esta especie coexistan embriones sexuales junto con asexuales (apomícticos), lo cual podría ser favorable para estas especies en donde las condiciones ambientales de las zonas donde se establecen resultan adversas para el asentamiento de nuevas plántulas.

Teóricamente, la variación genética es un mecanismo que brinda cierta resistencia contra factores ambientales desfavorables, por lo que la producción de embriones sexuales asegura un nivel de variabilidad genética ventajoso para la planta. No obstante, la generación de embriones apomicticos constituye una ventaja en aquellos casos en donde la disponibilidad de polen y/o la provisión de polinizadores se ven afectadas, por lo que la presencia de semillas por la vía asexual garantiza la supervivencia en condiciones desfavorables (Del Castillo, 1999; Mandujano *et al.*, 2014).

La apomixis, producción de semillas sin previa fertilización (Pérez, 2000), es frecuente en *Opuntia* (Pimienta, 1990; Mondragón y Pimienta, 1995) en la cual, lo más común es el desarrollo de embriones adventicios formados a partir de tejido nucelar (apomixis esporofítica) (García y Pimienta, 1996; Vélez y Rodríguez, 1996; Mondragón, 2001). De acuerdo a Mondragón (2001), la apomixis es frecuente en poblaciones xenógamas de *Opuntia*, siendo común la poliembrionía en poblaciones silvestres de *O. robusta*, *O. cochinera*, *O. leucotricha*, *O. rastrera*, *O. streptacantha* (Trujillo, 1986), *O. joconostle* (Sánchez, 1997) y *O. stricta* (Reinhardt *et al.*, 1999).

El hecho de que las pruebas de AP y GE hayan arrojado resultados negativos en *O. caracasana* significa que existe la posibilidad de que esta especie sea autoincompatible, existiendo un rechazo hacia su propio polen y una aceptación del

polen proveniente de otros individuos. A este respecto es importante aclarar que los individuos usados como padres para la prueba de PC de este estudio, se encontraban a una distancia aproximada de 50 a 100 m los unos de los otros, lo cual redujo la probabilidad de que se tratara de clones generados por la propagación vegetativa que se lleva a cabo de forma natural en esta especie.

*O. caribaea*, a pesar de que presentó una producción de frutos del 100% en todas las pruebas reproductivas realizadas (Figura 10), dichos frutos no produjeron semillas. Es posible que el origen de estos frutos provenga del estímulo promovido por el evento de polinización, que hace que los ovarios de las flores induzcan a su transformación en frutos, fenómeno conocido como partenocarpia. Esta condición del fruto puede suceder en distintas especies como respuesta a diversos estímulos, entre ellos, ambiente, autoincompatibilidad, nutrición o manejos hormonales, los cuales tienen efecto sobre el crecimiento del tubo polínico, razón por la cual recibe el segundo calificativo de estimulativa. Además, puede tener un carácter natural o artificial y ser regulada por causas genéticas (Chamarro, 1995).

Según Baldini (1992), la partenocarpia es un fenómeno en el cual existe la formación de fruto sin semillas, previa fecundación, es decir, es un fruto que, de acuerdo a Varoquaux *et al.* (2000) posee sólo vestigios de las semillas producto del aborto, o muy pocas en comparación con una variedad no partenocárpica.

Una de las causas asociadas a la formación de frutos por partenocarpia tiene que ver con la concentración de la hormona auxina (ácido indolacético) dentro de los órganos florales, lo que permite que los frutos se formen sin semillas (Masahumi *et al.*, 2010).

El alto contenido de auxinas produce alteraciones en el normal desarrollo reproductivo y en la formación de semillas. Producen problemas sobre los óvulos, reduciendo la cantidad.

La especie *O. caribaea*, según las observaciones y pruebas realizadas en esta investigación, es capaz de reproducirse a través de la formación de frutos sin semillas, los cuales son capaces de formar nuevos individuos vía asexual por reproducción vegetativa a través de la proliferación, a partir de sus areolas, de segmentos de tallo

(brazos) capaces de enraizar y dar origen a nuevas plantas. Así, tales frutos parecen funcionar como reservas nutritivas para la producción de nuevos individuos.

Con respecto a la condición hercógama (separación espacial de las anteras y estigmas) mostrada por *O. caribaea*, la cual mostró una separación espacial mayor de 2 mm entre los filamentos y el estigma, se cree que este mecanismo utilizado por la planta para evitar la autofertilización y promover la polinización cruzada, no evitó la ocurrencia de autopolinización, ya que de igual forma se produjeron frutos por este tipo de estrategia reproductiva.

Comparación de la producción de frutos entre especies por prueba reproductiva

El porcentaje de frutos por polinización natural (PN) no varió entre *O. elatior* (70%) y *O. caracasana* (60%), pero sí entre estas dos con respecto a *O. caribaea* (100%). La autopolinización (AP) presentó diferencias significativas entre *O. elatior* (50%) y *O. caribaea* (100%), únicas especies que produjeron frutos mediante esta estrategia (Figura 11).

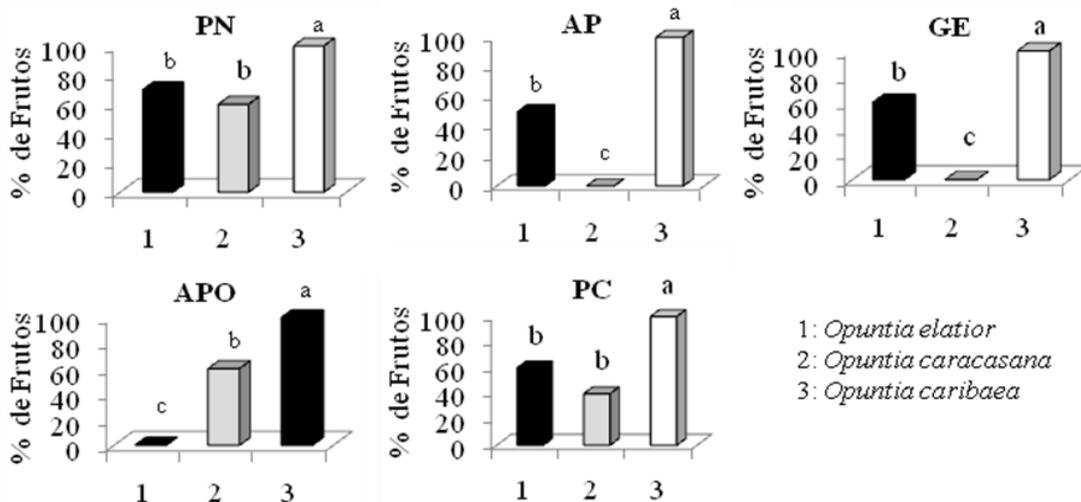


Figura 11. Comparación de la producción de frutos (número y porcentaje) entre especies por estrategia reproductiva en *O. elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*. PN: Polinización natural; AP: Autopolinización; GE: Geitonogamia; PC: Polinización cruzada; APO: Apomixis. Las letras indican el resultado de la comparación entre estrategias reproductivas por especie luego de la aplicación de la prueba G. Letras iguales indican similitud estadística entre pruebas. Los valores porcentuales de los frutos formados se obtuvieron a partir de un n= 10 equivalente al número de flores manipuladas por prueba.

En la prueba de geitonogamia (GE) las especies que produjeron frutos fueron *O. elatior* (60%) y *O. caribaea* (100%), con diferencias significativas entre éstas. En la polinización cruzada (PC), la formación de semillas no varió estadísticamente entre *O. elatior* (60%) y *O. caracasana* (40%), pero sí entre éstas y *O. caribaea* (100%). La producción de frutos por apomixis varió significativamente entre *Opuntia caracasana* (60%) y *O. caribaea* (100%), siendo nula en *O. elatior*.

#### Comparación de la producción de semillas entre estrategias reproductivas por especie

De manera general, la producción de semillas en *O. elatior* y *O. caracasana* fue baja, ya que escasamente superó el 30%. En *O. elatior*, la producción y porcentaje de semillas varió significativamente entre pruebas reproductivas, con una mayor valor de éstas por PN: 350 (32,15%), mientras que la producción fue casi similar entre por AP: 263 (24,16%) y PC: (21,22%) en comparación con GE, prueba que mostró los menores valores de producción de semillas 231 (21,22%) (Figura 12). El hecho de que *O. elatior* haya mostrado una producción de semillas estadísticamente similar entre AP y PC indica que esta especie se reproduce indistintamente mediante autofertilización y fertilización cruzada, exhibiendo así un sistema reproductivo mixto que incluye autogamia y alogamia.

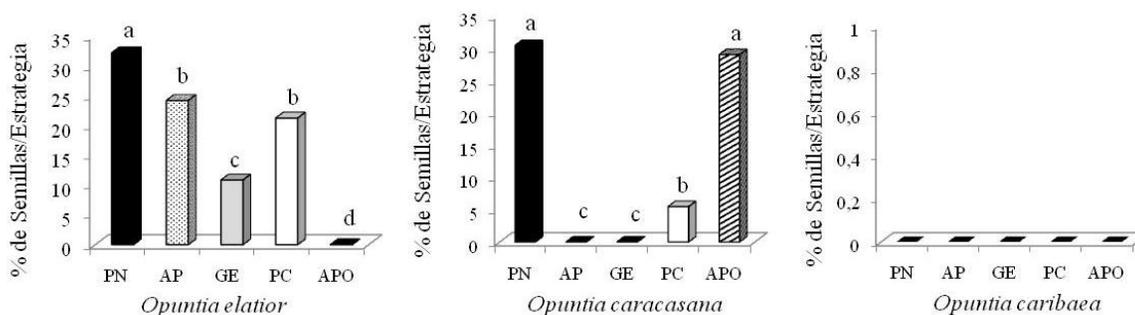


Figura 12. Producción de semillas (número y porcentaje) de acuerdo a las estrategias reproductivas de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*. Las letras indican el resultado de la comparación entre estrategias reproductivas por especie luego de la aplicación de la prueba G. Letras iguales indican similitud estadística entre pruebas. Los valores porcentuales de los frutos formados se obtuvieron a partir de un  $n=10$  equivalente al número de flores manipuladas por prueba. El porcentaje de semillas formadas se calculó considerando el número de óvulos por prueba (*O. elatior* = 1088,8; *O. caracasana* = 841,7 y *O. caribaea* = 181,7) producto de la multiplicación del promedio de óvulos/flor por el número de flores manipuladas por estrategia.

En *O. caracasana*, la producción y porcentaje de semillas por PN: 256 (30,41%) y APO: 244 (28,99%) no mostró diferencias significativas, pero si se observaron diferencias entre estas dos pruebas y la PC que fue la única de las otras estrategias restantes que presento formación de semillas, con un valor de 46 (5,47).

Comparación de la producción de semillas entre especies por estrategia

La producción y porcentaje de semillas por PN no varió estadísticamente entre *O. elatior*: 350 (32,15%) y *O. caracasana*: 256 (30,41%), pero sí entre estas dos especies y *O. caribaea* ya que ésta no presentó formación de semillas. *O. elatior* fue la única especie que produjo semillas por AP: 263 (24,16%) y GE: 118 (10,84), mientras que en la prueba de PC las especies *O. elatior* y *O. caracasana* fueron las únicas que produjeron semillas: 231 (21,22%) y 46 (5,47%), respectivamente, con diferencias significativas entre ambas especies. En cuanto a la prueba de APO, sólo *O. caracasana* presentó formación de semillas: 244 (28,99%) mediante este tipo de reproducción (Figura 13).

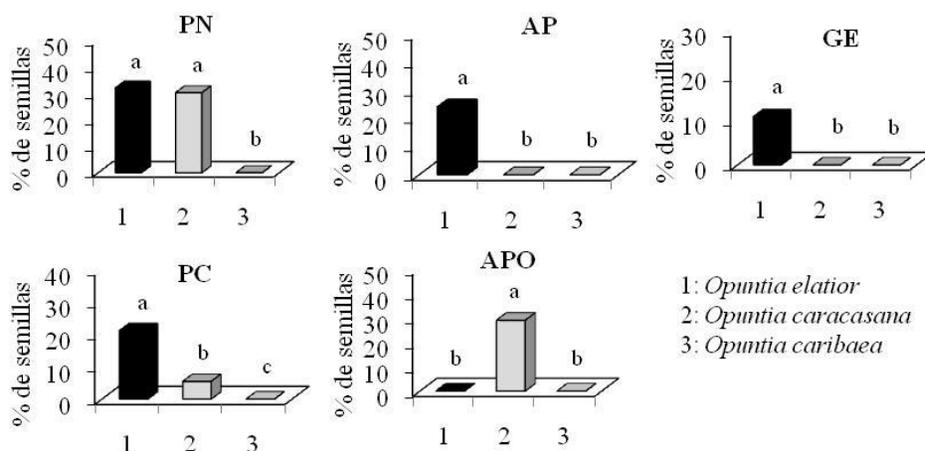


Figura 13. Comparación de la producción de semillas (porcentaje) entre especies por estrategia reproductiva en *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*. Las letras indican el resultado de la comparación entre especies por estrategia reproductiva luego de la aplicación de la prueba G. Letras iguales indican similitud estadística entre pruebas. Los valores porcentuales de los frutos formados se obtuvieron a partir de un n= 10 equivalente al número de flores manipuladas por prueba. El porcentaje de semillas formadas se calculó considerando el número de óvulos por prueba (*O. elatio* r= 1088,8; *O. caracasana* = 841,7 y *O. caribaea* = 181,7) producto de la multiplicación del promedio de óvulos/flor por el número de flores manipuladas por estrategia

## Biología de la diseminación

Los frutos de las tres especies estudiadas son bayas carnosas, uniloculares, polispérmicas y de color rojo claro hasta rojo oscuro, estos presentan forma elipsoide o redonda de 3,5 a 4,5 cm de diámetro en *O. elatior*, forma piriforme o globosa de 4,7 - 5,6 cm de largo por 2,8 a 3,3 cm de ancho en *O. caracasana* y forma redonda a elipsoidal de 2,7 a 3,9 cm de ancho y 4,1 a 4,8 cm de largo en *O. caribaea*. Los frutos presentan aréolas y gloquidios que persisten en la flor (Figura 14). Dichas características, según trabajos previos, son habituales en los frutos de este género (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

Algunos reptiles fueron observados consumiendo los frutos de *O. caribaea* (Figura 15), mientras que *O. elatior* fue visitada por aves tales como el tordito común (*Tiaris bicolor*) y el carpintero (*Melanerpes rubricapillus*) con fines alimenticios (Tabla 12). En *O. caracasana*, por su parte, no se observaron dispersores de los frutos y semillas.

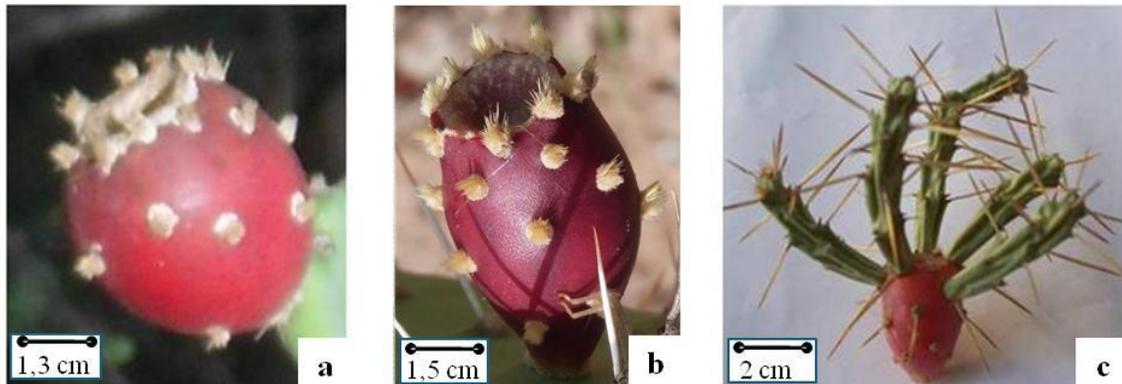


Figura 14. Frutos de *Opuntia elatior* (lado izquierdo), *Opuntia caracasana* (centro) y *Opuntia caribaea* (lado derecho).

Tabla 12. Ubicación taxonómica de las aves consumidores de los frutos y semillas de *Opuntia elatior* y reptiles consumidores de los frutos *O. caribaea*.

Clase	Orden	Familia	Especie
Ave	Piciformes	Emberizidae	<i>Tiaris bicolor</i>
		Picidae	<i>Melanerpes rubricapillus</i>
Reptilia	Squamata	Teiidae	<i>Ameiva bifrontata</i>



Figura 15. Fruto de *Opuntia elatior* consumido por ave (a) y Ejemplar de *Ameiva bifrontata* consumiendo frutos de *O. caribaea* (b).

Los frutos y semillas de *Opuntia* son dispersados con diferente nivel de éxito por pequeños animales, como hormigas, hasta mamíferos de tamaño mediano (Aguirre 1970 y Mandujano *et al.* 1997).

En *O. elatior*, es posible que las aves observadas sean los dispersores de las semillas, puesto que estos animales muestran preferencia por el color rojo y la consistencia carnosa de los frutos, como ocurre en *O. elatior*. La coloración roja de los frutos es una cualidad que atrae animales que tienen visión a color como las aves y reptiles, quienes utilizan estos frutos, generalmente carnosos, como una fuente de alimento y agua sobre todo en aquellos ambientes donde los recursos vitales son muy escasos. Este tipo de relación planta-animal ha sido descrita como síndrome de la ornitocoria por Van Der Pijl (1972). Además, existen reportes sobre la ingestión de la pulpa de frutos de *Opuntia* por parte de aves. Así, Poulin *et al.*, (1994) en la península de Araya encontraron semillas de *Opuntia* en el tracto digestivo de algunas aves.

De acuerdo a Snow (1981), la producción de frutos ornitocóricos requiere de una gran inversión materna (frutos costosos) donde las unidades dispersantes deben tener ciertas características morfológicas (tamaño y forma) y bioquímicas (color, olor, composición nutricional de la recompensa) que permitan la atracción, el consumo, y consecuentemente, la dispersión de las semillas, las cuales son muy numerosas en este tipo de fruto.

En *O. caribaea*, la unidad de dispersión parece ser el fruto mismo, el cual, aunque no presenta semillas, es consumido habitualmente por lagartos de la especie *Ameiva bifrontata*, quienes al transportar parte de éstos, pueden dispersar los segmentos prolíferos productores de brazos (segmentos de tallo) capaces de enraizar y dar origen a nuevas plantas.

## CONCLUSIONES

*Opuntia elatior* y *O. caracasana* florecieron y fructificaron en los meses de enero a abril, período correspondiente a la temporada de sequía, mientras que *O. caribaea* floreció a finales de junio hasta comienzos de agosto, con un periodo de fructificación de agosto a marzo.

Todas las especies presentaron rasgos florales (forma, color y tamaño) asociados efectivamente con el tipo y tamaño de los polinizadores, así como con la condición xenógama de las mismas.

La alta relación polen/óvulo exhibida por las tres especies estudiadas se corresponde con la condición predominantemente xenógama de las mismas.

La carga de polen sobre los estigmas de las flores de las tres especies estudiadas es baja, si se compara con el número de granos de polen/flor producidos por cada especie, pero alta si se relaciona con el número de óvulos/flor en el ovario.

La producción de frutos alcanzó niveles medios en *O. elatior* y *O. caribaea* y bajos en *O. caracasana*, mientras que la producción de semillas no alcanzó el 50% en *O. elatior* y *O. caracasana* y no se observó en *O. caribaea*. Estos niveles de producción de semillas mostrados por las tres especies estudiadas se tradujeron en una baja eficiencia reproductiva (menor al 20% en cada una).

La relación biomasa fruto/biomasa flor fue alta en las tres especies estudiadas, indicando la condición relativamente costosa de los frutos en cada una de estas especies. La mayor inversión de biomasa en el androceo con respecto al gineceo en las tres especies estudiadas, está relacionado, probablemente, con la condición xenógama de las mismas. Las abejas y colibríes fueron los principales polinizadores de *Opuntia elatior*, mientras que en *O. caracasana*, las abejas fueron los únicos polinizadores y *O. caribaea* fue visitada por aves, posibles polinizadores.

*O. elatior* presentó un sistema de reproducción sexual equilibrado, el cual combinó la autogamia y la alogamia en proporciones similares. *O. caracasana* combinó una reproducción sexual por entrecruzamiento con una reproducción asexual vía apomixis. *O. caribaea*, aunque fue capaz de producir frutos por todas las estrategias reproductivas probadas, tanto sexuales como apomíctica, ninguna de estas formas de reproducción le garantizó la obtención de semillas, contando así con sólo la reproducción asexual vegetativa a través de cladodios y frutos prolíferos.

Mientras que los frutos y semillas de *O. elatior* y *O. caribaea* fueron dispersados por aves (ornitocoria) y reptiles (saurocoria), respectivamente, no se observaron agentes dispersantes en *O. caracasana*.

## RECOMENDACIONES

Realizar un estudio citogenético de la megasporogénesis y microsporogénesis de *O. caribaea* para identificar los factores promotores de la formación de frutos sin semillas.

Comprobar la posible auto-incompatibilidad de *O. caracasana* asociada a su predominante reproducción por vía apomíctica.

Realizar estudios de viabilidad de semillas producidas por las distintas especies de *Opuntia*.

Corroborar la calidad de las semillas producidas mediante las distintas estrategias reproductivas a través de determinaciones de la biomasa seca de las mismas.

Realizar pruebas de germinación *in vitro* de los granos de polen en distintas condiciones de humedad y medios de cultivos.

Aumentar el tiempo de observación en el campo de *O. caracasana* con el objeto de identificar los posibles dispersores de los frutos y/o semillas de este especie.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, R. 1970. Estudio sobre el cardenche (*Opuntia imbricata* (Haw.) DC.) en la región ganadera del noroeste del estado de San Luis Potosí. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo.
- Anderson, E. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Portland.
- Anthony, M. 1954. Ecology of *Opuntia* in the big bend region of Texas. *Ecology*, 35: 334-347.
- Baker, H. 1983. An online of the history of anthecology, or pollination biology. En: *Pollination Biology*. Real, L. (ed). Academic Press. New York. Págs. 7-28.
- Baldini, E. 1992. *Arboricultura general*. Editorial Mundi-Prensa. Madrid.
- Barbera, G.; Carimi, F. y Inglese, P. 1991. The reflowering of prickly pear *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, influence of removal time and cladode load on yield and fruit ripening. *Advances in Horticulture Science*, 5: 77-80.
- Barbera, G.; Carimi, F.; Inglese, P. y Panno, M. 1992. Physical, morphological and chemical changes during fruit development and ripening in three cultivars of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). *Journal of Horticulture Science*, 67: 307-312.
- Barbera, G.; Inglese, P. y La Mantia, T. 1994. Seed content and fruit characteristics in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Miller). *Scientia Horticulturae*, 58: 161-165.
- Baskin, J. y Baskin, C. 1977. Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in Tennessee Cedar Glades. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 52: 118-122.
- Bawa, K. y Webb, C. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71: 736-751.
- Begon, M.; Harper, J. y Townsend, C. 1999. *Ecología*. Tercera edición. Omega. Barcelona, España.
- Beutelspacher, B. 1971. Polinización de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck y *O. robusta* Wendland en el Pedregal de San Angel. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*, 16: 84-86.
- Bobich, E. y Nobel, P. 2001a. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Annals of Botany*, 87: 485-493.
- Bobich, E. y Nobel, P. 2001b. Biomechanic and anatomy of cladode junctions for two

- Opuntia* (Cactaceae) species and their hybrid. *American Journal of Botany*, 88: 391-400
- Boke, N. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience*, 30: 605-610.
- Bowers, J. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus *O. engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 123: 34-40.
- Bravo, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Cerezal, P. y Duarte, G. 2005. Algunas características de tunas (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) cosechadas en el altiplano andino de la 2<sup>da</sup> Región de Chile. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 7: 34-60.
- Chamarro, J. 1995. Anatomía y fisiología de la planta. En: *El cultivo del tomate*. Mundiprensa, N (ed). Madrid. Págs 793.
- Charnov, E. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Science*, 76: 2480-2484.
- Clark, R. 2004. Estructura clonal, demografía y biología reproductiva de *Stenocereus eruca* (Cactaceae) en las planicies de Magdalena, B.C.S. Instituto de Ecología UNAM. México, D.F.
- Cruden, R. y Lyon, D. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*, 66: 299-306.
- Del Castillo, R. y González, E. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia*. 71: 185-196.
- Del Castillo, R. 1999. Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. En: *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Aguirre, R. y Reyes-Agüero, J. (ed). Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México. Págs 360-389.
- Díaz, L. y Cocucci, A. 2003. Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology*, 5: 531-539.
- Ewel, J.; Madriz, A. y Tosi, J. 1976. *Zonas de vida en Venezuela*. MAC. Dirección de Investigaciones. FONAIAP, Caracas, Venezuela.
- Fisher, M. y Matthies, D. 1998. Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology*, 86: 195-204.
- Faegri, K. y Van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Third Revised

Edition. Pergamon Press, London.

- Franco-Salazar, V.; Véliz, J. y Rojas, L. 2012. Ecofisiología de *Aloe vera* (L.) Burm. f. en Guayacán, península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *Interciencia*, 37(6): 444-450.
- Frego, K. y Staniforth, R. 1985. Factors determining the distribution of *Opuntia fragilis* in the boreal forest of southern Manitoba. *Canadian Journal of Botany*, 63: 2377-2382.
- Gallegos, V. y Méndez, G. 2000. La tuna, criterios y técnicas para su producción comercial. Universidad Autónoma Chapingo, Colegio de Postgraduados y Fundación Produce Zacatecas, Chapingo.
- García, A. y Pimienta, B. 1996. Cytological evidences of agamospermy in *Opuntia* (Cactaceae). *Haseltonia (Iowa)*, 4: 39-42.
- García, P.; Reyes-Aguero, J.; Aguirre, R. y Pinos-Rodríguez, J. 2003. Caracterización nutrimental de frutos deshidratados de seis variantes de Xoconostle (*Opuntia* spp.). En: *Memoria del IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Universidad Autónoma Chapingo. Esparza, G., Salas, M.; Mena, J. y Valdez, R. (eds.), Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Zacatecas. Págs. 18-22.
- García, S. 1984. *Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de Opuntia* spp. en San Luis Potosi y Zacatecas. Universidad Nacional Autónoma de Mexico, Mexico, DF.
- Gibson, A. y Nobel, P. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- Gimeno, I. y Vila M. (2002) Recruitment of two *Opuntia* species invading abandoned olive groves. *Acta Oecologica*, 23: 239-246.
- Grant, V. y Hurd, P. 1979. Pollination of the southwestern opuntias. *Plant Systematics and Evolution*, 133: 15-28.
- Grant, V.; Grant, K. y Hurd, P. 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution*, 132: 313-320.
- Grant, B. y Grant, P. 1981. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on The Galapagos. *Oecologia*, 49: 179-187.
- Hokche, O. y Ramírez, N. 2006. Biología reproductiva y asignación de biomasa floral en *Solanum gardneri* (Solanaceae): una especie andromonoica. *Acta Botánica Venezuelica*, 29(1): 205-212.
- Huber, O. 1997. Ambientes fisiográficos y vegetales de Venezuela. En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (ed.): Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida, Venezuela. Págs. 280-298.

- Jonhston, M. 1991. Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution*, 45(6): 1468-1479.
- Lenzi, M. y Ignacio, A. 2012. Mixed reproduction systems in *Opuntia monacantha* (Cactaceae) in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 35(1): 49-58.
- Leppik, E. 1977. *Floral evolution in relation to pollination ecology*. Today and Tomorrows Printer y Publishers, New Delhi.
- Lindorf, H.; Parisca, L. y Rodríguez, P. 1999. Botánica, clasificación, estructura y reproducción. Ediciones de la Biblioteca de la Universidad de Venezuela. Caracas.
- Locatelli, E. y Machado, I. 1999. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya*, 17: 75-85.
- Lloyd, D. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leaveworthia* (Cruciferae). *Contribution from the Gray Herbarium*, 195: 123-134.
- Mandujano, M.; Montaña, C. y Eguiarte, L. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare. *American Journal of Botany*. 83: 63-70.
- Mandujano, M.; Golubov, J. y Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environment*. 36: 259-266.
- Mandujano, M.; Montaña, C. y Golubov, J. 2001. Importancia de la reproducción sexual y clonal en tres especies de *Opuntia* en el desierto Chihuahuense: un enfoque demográfico. En: *Memoria del XV Congreso Mexicano de Botánica*. Sociedad Botánica de México, (ed) Publication in CD: file//D. Querétaro. México
- Mandujano, M.; Plasencia, L.; Aguilar, M.; Jiménez, G.; Galicia, A.; Rojas, M. y Martínez, C. 2014. Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactus Suculentas The México*, 59(4): 100-120.
- MARNR. 1980. *Atlas de Venezuela*. Dirección General e Investigación del Ambiente. Dirección de Cartografía Nacional. Caracas, Venezuela.
- Masahumi, J.; Tomoko, C.; Kazuhiko, M.; Satoshi, Y.; Hideyuki, T.; Kei-ichiro, M.; Toshinobu, M. y Masayuki, O. 2010. Seed production enhanced by Antiauxin in the pat-2 parthenocarpic tomato mutant. *Journal American Society Horticulture Science*, 135(1): 3-8.
- McFarland, J.; Kevan, P. y Lane, M. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata*

- (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany*, 67: 24-28.
- Mckey, D. 1975. *The ecology of coevolved seed dispersal systems*. En: *Coevolution of animals and plants*. Gilbert L. y Raven P. (eds.). University of Texas Press, Austin. Págs. 159-191.
- Mizrahi, D. 2003. La visión de las aves. *Zeledonia*, 7: 19-24.
- Mondragón, J. 2001. Verification of the apomictic origin of cactus pear (*Opuntia* spp. Cactaceae) seedling of open pollinated and cross from Central Mexico. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 4: 49-56.
- Mondragón, J. y Pimienta, B. 1995. Propagation. En: *Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. Barbera, G., Inglese, P., Pimienta, B. y Arias, J. (eds.), FAO, Rome, Págs. 58-70.
- Moreno M.; García, J.; Pantaleón, D.; Camacho, B.; Medina, C. y Muñoz, N. 2008. Análisis bromatológico de la tuna *Opuntia elatior* Miller (Cactaceae). *Revista de la Facultad de Agronomía. (LUZ)*, 25: 68-80.
- Nattero, J. y Malerba, R. 2011. Biología de especies australes: *Opuntia quimilo* K. Schum. *Kurtziana*, 36(1): 79-87.
- Negrón, V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae). In the Florida keys: why seed set very low?. *Sexual Plant Reproduction*, 11: 208-212.
- Nerd, A. y Mizrahi, Y. 1995. Reproductive biology. En: *Agro-ecology, cultivation and uses of cactus Pear*. Barbera, G., Inglese, P., Pimienta, B. y Arias, J. (eds.). FAO, Rome, Págs. 49-58.
- Nieddu, G. y Spano, D. 1992. Flowering and growth in *Opuntia ficus-indica*. *Acta Horticulture*, 296: 153-159.
- Olivares, O.; Chimal, H.; Scheinvar, L.; Montiel, S.; Zavaleta, B. y Ramos, E. 1999. Germinación de semillas de xoconostle duraznillo (*Opuntia leucotricha*), de la región de Fresnillo, Zacatecas. En: *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Aguirre, R. y Reyes-Agüero, J. (Eds.), Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, Págs. 32-33.
- Osborn, M.; Kevan, P. y Lane, M. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution*, 159: 85-94.
- Parker, M. 1992. Outbreedind depression in a selfing annual. *Evolution*, 46: 637-841.

- Pérez, P. 2000. La biología reproductiva, importancia y tipos de estudios. En: *Biología de la Conservación de Plantas Amenazadas*. Bañares, B. (ed). Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid, Págs. 71-132.
- Pinkava D. 2003. Cactaceae, subfamily Opuntioideae. En: *Flora of North America Editorial Committee. Flora of North America, volume 4*. Oxford University Press, New York. Págs.102-150.
- Pimienta, B. 1990. El Nopal Tunero. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Pimienta, B. y Del Castillo, R. 2002. Reproductive biology. En: *Cacti, Biology and Uses*. Nobel, P. (ed.), University of California Press, Los Ángeles, Págs.75-90.
- Piña, R. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Poulin, B.; Lefebvre, G. y McNeil, R. 1994. Diet of land birds from Northeastern Venezuela. *Condor*, 96: 354-367.
- Proctor, M. y Yeo, P. 1973. *The pollination of flowers*. W. Collins Sons & Co. London.
- Radford, A.; Dickinson, W.; Massey, J. y Bell, C. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper and Son, Publishers. New York.
- Ramírez, N. 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. *Acta Científica Venezolana*, 43:167-177.
- Ramírez, N. 2007. Biología reproductiva de *Amasonia campestris* (AUBL) Moldenke (Verbenaceae) en los Llanos Centrales de Venezuela. *Acta Botánica Venezolana*, 30(1): 385-414.
- 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
- Reinhardt, C.; Rossouw, L.; Thatcher, L. y Lotter, W. 1999. Seed germination of *Opuntia stricta*: Implications for management strategies in the Kruger National Park. *South African Journal of Botany*, 65: 295-298.
- Reyes-Agüero, J.; Aguirre, J. y Valiente A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *Journal of Arid Environments*, 64: 549-585.
- Richards, A. 1986. *Plant breeding systems*. Chapman & Hall. London.
- Rodríguez, Z. 1981. Fenología, reproducción y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del altiplano potosino-zacatecano. Universidad Autónoma de Nuevo Leon, Monterrey, México.

- Rondón, J. y Pulido, R. 2001. Aspectos fenológicos de las cactáceas de la zona xerofila del estado Mérida, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 45(1): 57-63.
- Rosas, P. y Pimienta E. 1986. Polinización y fase progámica en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) tunero. *Fitotecnia*, 8: 164-176.
- Ruíz-Zapata, T. y Arroyo, M. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.
- Russell, C. 1990. Estabilización de la productividad en regiones semiáridas: el caso de un sistema silvopastoril cactus/leguminosas. *Interciencia*, 15: 272-277.
- Sáenz, C. 1997. Usi potenziali del frutto e dei cladodi di ficodindia nell'industria alimentare. *Revista di frutticoltura*, 12: 47-51.
- Sáenz, C.; Estévez, A.; Sepúlveda, E. y Mecklenburg, P. 1998. Cactus pear fruit: A new source for natural sweetener. *Plant Foods for Human Nutrition*, 52: 141-149.
- Sánchez, K.; Mendoza, L. y Castellanos, I. 2016. Abejas visitantes florales de *Opuntia heliabravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas*, 18(1): 27-34
- Sánchez, V., 1997. Germinación, viabilidad y características distintivas de la semilla de *Opuntia joconostle* Weber, forma cuaresmero. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 62, 16-21.
- Sánchez, V.; Ortega, D.; Granados, S. y Cruz, H. 1991. Fenología y crecimiento de *Opuntia joconostle* cv. Cuaresmero, en San Martín de las Pirámides. *Agrociencia (Serie Recursos Naturales Renovables)*, 1: 77-91.
- Sarmiento, G. 1976. En: *Evolution of desert biota*. Goodall D. (ed). University of Texas Press, Austin y Londres.
- Sepúlveda, E.; Sáenz, C. y Alvarez, M. 2000. Physical, Chemical and sensory Characteristics of Dried fruit sheets of cactus pear (*Opuntia ficus* L.) Mill and quince (*Cydonia oblonga* Mill). *Italian Journal of Food Science*, 1(12): 47-54.
- Scheinvar, L. 1999. *Biosistemática* de los xoconostles mexicanos y su potencial económico. En: *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Aguirre, R. y Reyes-Agüero, J. (eds). Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, Págs. 255-274.
- Schlindwein, C. y Wittmann, D. 1997. Stamen movement in flowers of *Opuntia* favour oligolectic pollination. *Plant Systematics and Evolution*, 204: 179-193.
- Schoen, D y Brown, A. 1991. Whole and part-flower self-pollination in *Glycine clandestineang* and *G. argyrea* and the evolution of autogamy. *Evolution*, 45: 1651-1664.

- Solomon, B. 1987. The role of male flowers in *Solanum carolinense*: pollen donors or pollinator attractors?. *Evolution Trends in Plant Sciences*, 1: 89-93.
- Snow, D. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica*, 13: 1-14.
- Sokal, R y Rohlf, F. 1969. *Biometry. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- Stebbins, G. 1974. *Flowering plants: Evolution above the species level*. Belknap, Cambridge, MA.
- Stephenson, A. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 12: 253-279.
- Steward, H.; Steward, S. y Canne-Hilliker, J. 1996. Mixed mating system in *Agalinis neoscotica* (Scrophulariaceae) with bud pollination and delayed pollen germination. *International Journal of Plant Science*, 157: 501-508.
- Stuppy, W. 2002. Seed characters and the generic classification of the Opuntioideae (Cactaceae). *Succulent Plant Research*, 6: 25-58.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution*, 40: 117-128
- Sutherland, S. 1987. Why hemaphroditic plants produce many more flowers than fruits: Experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution*, 4:750-759.
- Tamayo, F. 1967. El espinar costanero. *Boletín de la sociedad venezolana de ciencias naturales*, 27: 163-168.
- The Plant List. 1990. The Plant List: A Working List of All Plant Species. <http://www.theplantlist.org/>. (Consulta del 14/01/2014).
- Toumey, J. 1995. Vegetal dissemination of the genus *Opuntia*. *Botanical Gazette*, 20: 356-361.
- Trujillo, A. 1986. Hibridación, aislamiento y formas de reproducción en *Opuntia* spp. Master in Science thesis. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.
- Trujillo, B. y Ponce, M. 1988. Lista Inventario de Cactaceae silvestres en Venezuela con sinonimia y otros aspectos relacionados. *Ernstia*, 47:1-20.
- Trujillo, B y Ponce, M. 1990. Cactaceae *Opuntia lilae*. *Ernstia* 5:58-60.
- Varoquaux, F.; Blanvillain, R.; Delseny, M. y Gallois, P. 2000. Less is better: new approaches for seedless fruit production. *Trends in Biotechnology*, 18(6): 233-242.

- Van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer Verlag. New York.
- Vélez, G. y Rodríguez, G. 1996. Microscopic analysis of polyembryony in *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 1: 39-48.
- Viloria A.; Corbelli, D.; Moreno, M. y Belén, D. 2002. Estabilidad de betalainas en pulpa de tuna (*Opuntia boldinghii* Br. et R.) sometidas a un proceso de liofilización. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)*, 19: 324-331
- Wessels, A. y Swart, E. 1990. Morphogenesis of the reproductive bud and fruit of the prickly pear (*Opuntia ficus indica* (L.) Mill. cv. Morado). *Acta Horticulture*, 275: 245-253.
- Xena, N. y Madriz, R. 1994. Aspectos de la biología de polinización en el bosque enano de la cima del “Cerro Copey” (Isla Margarita). *Acta Botánica Venezolana*, 17: 35-68.

## HOJAS DE METADATOS

### Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 1/6

<b>Título</b>	<b>BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE TRES ESPECIES DE CACTÁCEAS CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN XERÓFILA DEL ESTADO SUCRE, VENEZUELA</b>
<b>Subtítulo</b>	

#### Autor(es)

Apellidos y Nombres	Código CVLAC / e-mail	
Velásquez Arenas Roger Alexander	<b>CVLAC</b>	<b>13835206</b>
	<b>e-mail</b>	<b>velasquezarenas@hotmail.com</b>
	<b>e-mail</b>	
	<b>CVLAC</b>	
	<b>e-mail</b>	
	<b>e-mail</b>	
	<b>CVLAC</b>	
	<b>e-mail</b>	
	<b>e-mail</b>	

#### Palabras o frases claves:

Biología floral
<i>Opuntia</i>
Polinización
Ecología
Reproductiva

## Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 2/6

Líneas y sublíneas de investigación:

Área	Subárea
Ciencias	Biología
	Biología Reproductiva

Resumen (abstract):

Se evaluó la biología reproductiva de tres especies de cactáceas en el estado Sucre, Venezuela, con el fin de obtener información necesaria para el futuro aprovechamiento agroalimentario de estas. Para ello, se estudió la fenología, morfología floral, relación polen/óvulo, tipos de polinizadores, dispersores y niveles de producción, biomasa y aborto de flores, frutos y semillas de *Opuntia elatior*, *O. caracasana* y *O. caribaea*. La observación de los visitantes florales se realizó en el campo, mientras que las determinaciones relativas al número de estambres, granos de polen y óvulos, medidas florales y biomasa de estructuras reproductivas, se hicieron en el laboratorio. Las plantas de *O. elatior* y *O. caracasana* produjeron los valores máximos de floración durante los meses de enero a marzo, a diferencia de *O. caribaea*, quien sólo mostró producción de flores en los meses de junio a agosto, con un nivel máximo de producción en julio. La relación polen/óvulo fue muy alta en todas las especies, mayor a 4072,76, ubicándolas en las categorías de xenógamas facultativas o xenógamas obligadas. Las flores de *O. elatior* fueron visitadas por abejas, escarabajos, saltamontes, hormigas y aves (colibríes), siendo las abejas y aves los principales polinizadores. *O. caracasana* fue polinizada por abejas y visitada por mariposas, saltamontes, hormigas y moscas. En *O. caribaea*, las aves se consideraron los principales polinizadores, con algunas visitas de mariposas y hormigas. La producción de frutos fue alta en *O. elatior* (43,94%) y *O. caribaea* (66,19%) y baja en *O. caracasana* (30,17%). El aborto de flores-frutos fue alto en *O. elatior* (56,05%) y *O. caracasana* (59,83%) y bajo en *O. caribaea* (33,81%). El aborto de óvulos fue mayor al 50% en cada una de las especies. La relación biomasa fruto/biomasa flor fue alta en todas las especies, mientras que la relación pericarpo/semilla fue alta en *O. elatior*, baja en *O. caracasana* y cero en *O. caribaea*, debido a la ausencia de semillas en esta última. *O. elatior* y *O. caribaea* invierten más en estructuras de reproducción que de atracción, mientras que en *O. caracasana* ocurre lo contrario. La eficiencia reproductiva fue baja en *O. elatior* y *O. caracasana* y nula en *O. caribaea*. *O. elatior* presentó un sistema de reproducción sexual mixto el cual combinó la autogamia y la alogamia en proporciones similares. *O. caracasana* fue capaz de reproducirse tanto por vía sexual (polinización cruzada) como asexual (apomixis); *O. caribaea* produjo frutos sin semillas en todas las estrategias reproductivas probadas. Los frutos y semillas de *O. elatior* fueron dispersados por aves (ornitocoria) y las de *O. caribaea* por reptiles (saurocoria), mientras que en *O. caracasana* no se observaron agentes dispersores.

## Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 3/6

Contribuidores:

Apellidos y Nombres	ROL / Código CVLAC / e-mail	
Valerio C., Rosanna	ROL	C <input type="checkbox"/> A <input checked="" type="checkbox"/> T <input type="checkbox"/> J <input type="checkbox"/> A <input type="checkbox"/> S <input type="checkbox"/> U <input type="checkbox"/> U <input type="checkbox"/>
	CVLAC	<b>11.655.957</b>
	e-mail	<b>rosanna-valerio@hotmail.com</b>
	e-mail	
Imery, José	ROL	C <input type="checkbox"/> A <input type="checkbox"/> T <input type="checkbox"/> J <input checked="" type="checkbox"/> A <input type="checkbox"/> S <input type="checkbox"/> U <input type="checkbox"/> U <input type="checkbox"/>
	CVLAC	<b>8650956</b>
	e-mail	<b>jimeryb@cantv.net</b>
	e-mail	
Veliz, José	ROL	C <input type="checkbox"/> A <input type="checkbox"/> T <input type="checkbox"/> J <input checked="" type="checkbox"/> A <input type="checkbox"/> S <input type="checkbox"/> U <input type="checkbox"/> U <input type="checkbox"/>
	CVLAC	<b>7.711.312</b>
	e-mail	<b>velizja@gmail.com</b>
	e-mail	

Fecha de discusión y aprobación:

<b>Año Mes Día</b>		
2017	10	30

Lenguaje: **SPA** \_\_\_\_\_

## Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 4/6

Archivo(s):

<b>Nombre de archivo</b>	<b>Tipo MIME</b>
P.G velasquez R.doc	Word

Alcance:

Espacial: \_\_\_\_\_ (Opcional)

**Temporal:** \_\_\_\_\_ **(Opcional)**

**Título o Grado asociado con el trabajo:**

Magister Scientiarum en Biología Aplicada, Mención Botánica

---

Nivel Asociado con el Trabajo: Maestría

**Área de Estudio:**

Biología Aplicada

---

Institución(es) que garantiza(n) el Título o grado: Universidad de Oriente

---

UNIVERSIDAD DE ORIENTE (Núcleo de Sucre), Postgrado en Biología Aplicada

---

---

# Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso – 5/6



UNIVERSIDAD DE ORIENTE  
CONSEJO UNIVERSITARIO  
RECTORADO

CUN°0975

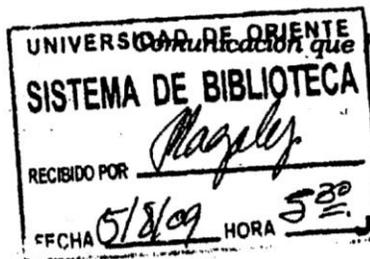
Cumaná, 04 AGO 2009

Ciudadano  
**Prof. JESÚS MARTÍNEZ YÉPEZ**  
Vicerrector Académico  
Universidad de Oriente  
Su Despacho

Estimado Profesor Martínez:

Cumplo en notificarle que el Consejo Universitario, en Reunión Ordinaria celebrada en Centro de Convenciones de Cantaura, los días 28 y 29 de julio de 2009, conoció el punto de agenda **"SOLICITUD DE AUTORIZACIÓN PARA PUBLICAR TODA LA PRODUCCIÓN INTELECTUAL DE LA UNIVERSIDAD DE ORIENTE EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL DE LA UDO, SEGÚN VRAC N° 696/2009"**.

Leído el oficio SIBI – 139/2009 de fecha 09-07-2009, suscrita por el Dr. Abul K. Bashirullah, Director de Bibliotecas, este Cuerpo Colegiado decidió, por unanimidad, autorizar la publicación de toda la producción intelectual de la Universidad de Oriente en el Repositorio en cuestión.



Comunicación que hago a usted a los fines consiguientes.

Cordialmente,

*[Handwritten Signature]*  
JUAN A. BOLANOS CUNPEL  
Secretario



C.C: Rectora, Vicerrectora Administrativa, Decanos de los Núcleos, Coordinador General de Administración, Director de Personal, Dirección de Finanzas, Dirección de Presupuesto, Contraloría Interna, Consultoría Jurídica, Director de Bibliotecas, Dirección de Publicaciones, Dirección de Computación, Coordinación de Teleinformática, Coordinación General de Postgrado.

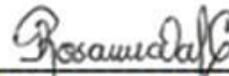
JABC/YGC/manuja

**Hoja de Metadatos para Tesis y Trabajos de Ascenso- 6/6**

**Artículo 41 del REGLAMENTO DE TRABAJO DE PREGRADO (vigente a partir del II Semestre 2009, según comunicación CU-034-2009) :** “los Trabajos de Grado son de la exclusiva propiedad de la Universidad de Oriente, y sólo podrán ser utilizados para otros fines con el consentimiento del Consejo de Núcleo respectivo, quien deberá participarlo previamente al Consejo Universitario para su autorización”.



**Roger Alexander Velásquez Arenas**  
**AUTOR**



**Prof(a): Rosanna Valerio C.**  
**TUTORA**

Coordinadora del Programa de Postgrado:

Dra.: Sonia Nusetti  
Nombre



Firma y Sello

