



**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA DE
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL UNIDAD OAXACA**

**Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos
Naturales**
(Academia de Patrones y Procesos para la Biodiversidad del Neotrópico)

**Biología reproductiva y etnobotánica de *Opuntia
decumbens* Salm-Dyck en Tonalá, Huajuapán, Oaxaca**

Tesis que para obtener el grado académico de Maestro en Ciencias

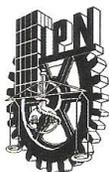
Presenta: Luis Eder Ortiz Martínez

Directoras de tesis:

**M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina. CIIDIR Oaxaca
Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez. UNAM**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca

Abril 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 13:00 horas del día 7 del mes de marzo del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

“Biología reproductiva y etnobotánica de *Opuntia decumbens* Salm-Dyck en Tonalá, Huajuapán, Oaxaca”

Presentada por el alumno:

Ortiz	Martínez
Apellido paterno	Apellido materno
Nombre(s) Luis Eder	

Con registro: A 1 6 0 1 3 7

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis

M. en C. Gladys Isabel
Manzanero Medina

Dra. María del Carmen Mandujano
Sánchez

Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

Dr. John Newhall Williams

Dr. Miguel Ángel Briones Salas

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de México, D.F. el día 12 del mes de abril del año 2018, el (la) que suscribe ORTIZ MARTÍNEZ LUIS EDER alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro A160137, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina y Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez** y cede los derechos del trabajo titulado “**Biología reproductiva y etnobotánica de *Opuntia decumbens* Salm-Dyck en Tonalá, Huajuapán, Oaxaca**” al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del (de la) autor(a) y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes direcciones posgradoax@hotmail.com ó dean_0409@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

ORTIZ MARTÍNEZ LUIS EDER
Nombre y firma del alumno(a)



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

AGRADECIMIENTOS OFICIALES

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez y M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina por la dirección de esta tesis.

Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que otorgó sus instalaciones para la realización de este trabajo.

Al área de la Colección Científica del Jardín Etnobotánico Cassiano Conzatti y a la Maestra en Educación Ambiental Hermes Lustre.

Este proyecto se realizó gracias al financiamiento del proyecto SEP-CONACYT 221362 y del presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM, otorgados a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez y el proyecto Etnobotánica y Potencial Nutricional de Quelites Presentes en los Mercados de Zaachila y Zimatlán, Oaxaca con registro de la Secretaria de Investigación y Posgrado SIP 20170715

Agradezco el tiempo y apoyo brindado a: Dra. María del Carmen Mandujano, M. en C. Gladys, Dr. Jordan Golubov, Dr. Gabriel Cosultchi, M. en C. Magda Argueta y a las biólogas Graciela Núñez, Berenice Morales, Linda Mariana Martínez, quienes me ayudaron en el trabajo de campo, la determinación taxonómica y el análisis estadístico.

Agradezco al Comisariado Ejidal y a la Comunidad de San Sebastián del Monta, el Sr. Prisciliano Aquino y al señor Manuel por su valiosa ayuda en campo.

A los miembros de mi comité Tutorial: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina, Dr. Jordan Golubov, Dr. John Williams y Dr. Miguel Briones Salas por su tiempo, revisiones y contribuciones a este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi abuela, madre y hermana por sus apoyo e inspiración.

A la Familia Mandujano por las facilidades ofrecidas para residir en Oaxaca.

A Gladys por su valiosa amistad.

A todos los profesores de educación pública de los cuales he aprendido hasta este punto.

ÍNDICE

Resumen	7
Abstract	8
Introducción	9
Marco teórico	11
Aspectos reproductivos del género <i>Opuntia</i>	11
Etnobotánica	17
Etnobotánica de los nopales	18
Justificación	22
Objetivos	22
Método	23
Resultados	34
Discusión	51
Conclusión	60
Literatura citada	61
Anexo 1 Entrevista semiestructurada	75

Resumen

Recientemente se ha reconocido la importancia de la diversidad biológica de las regiones áridas, especialmente la de las plantas suculentas con las que numerosas civilizaciones han interactuado históricamente. En México existe una larga tradición de uso y manejo de plantas del género *Opuntia*. En el municipio de San Sebastián del Monte, Oaxaca. *Opuntia decumbens* es una cactácea silvestre útil pero que actualmente enfrenta un declive en su población a causa de la pérdida de hábitat. El presente trabajo busca comprender los procesos de reproducción sexual de la especie, así como la forma en que está siendo aprovechada localmente. A través de experimentos de polinización controlada: entrecruza, autocruza natural y autocruza obligada se determinó el sistema de cruce, el éxito de los tratamientos se evaluó con la formación de frutos y semillas, también se calculó la tasa de entrecruzamiento. Mediante la morfometría y el cociente polen-ovulo se determinó el sistema de apareamiento. Para el estudio etnobotánico se realizaron entrevistas semi estructuradas a colaboradores locales acerca de las formas de uso y conocimiento; posteriormente se calculó el valor de uso de la especie y se le comparó respecto al de otras cactáceas presentes en el municipio. Los diferentes tratamientos de polinización no produjeron diferencias significativas en la formación de frutos, pero sí en la cantidad de semillas por fruto siendo los tratamientos de entrecruza y control los más exitosos. La tasa de entrecruzamiento fue de 0.88, valor junto a el *fruit set* y *seed set* indican que *O. decumbens* posee un sistema de cruce mixto. De acuerdo a la morfometría floral y el radio polen-ovulo se determinó que *O. decumbens* presenta un sistema de apareamiento xenógamo facultativo. Los frutos son la única estructura utilizada, principalmente como tintóreo comestible. El valor de uso de la especie es inferior al de otras cactáceas locales, pero la importancia local, sus propiedades y su alta producción de frutos dejan ver un gran potencial para su aprovechamiento.

Abstract

Biological diversity of succulent plants from arid regions has recently gain importance among ecological and ethnobotanical scientist. This plants have play a mayor role in the development of numerous ancient civilizations and still been an important resource to this day. In Mexico there is a long tradition of use and management of succulent plants and one of the most notable is the genus *Opuntia*. In a small rural community from the Mixteca region in Oaxaca, *Opuntia decumbens* is a useful wild cactus that is currently facing a decline in its population do to habitat loss. This study aims to describe the species's sexual reproduction processes as well as it's use value for the local community. Mating system was determined through pollination experiments (obligated self pollination, natural self pollination, outcrossing and control), the success of each pollination treatment was evaluated trough the fruit set, seed set and outcrossing rate. Outcrossing system was determined through floral morphometric and the Cruden Index. For the ethnobotanical research, semi structured interviews were performed to local collaborators, in which information about the uses of this and other native cacti species was gathered. Phillips & Gentry Index was used to estimate the use value of the species and then used to compare among other native cacti species. Despite all treatments produced fruits, outcrossing treatments were more successful for *fruit set*. Outcrossing rate was 0.88, which indicated the presence of a mix mating system in the species. The pollen-ovule ratio corresponded to a facultative xenogamy system. Fruits are the only structure used; mainly as a natural source of pigment. Use Value of the species is inferior to other native species that have a market and economic value but it's properties as a pigment and the amount of fruit production give this plant a great utilitarian potential.

Introducción

Recientemente se ha reconocido la alta diversidad biológica de las regiones áridas, así como su importancia ecológica y cultural (Darkoh, 2003). Uno de los principales componentes de los ecosistemas áridos son las plantas suculentas, las cuales han sido determinantes para el establecimiento de numerosas civilizaciones asentadas en éstas regiones (Reyes, 2009).

En México aproximadamente 60% del territorio corresponde a zonas semi áridas donde uno de los elementos vegetales con mayor presencia son las cactáceas (Soberón et al., 2001). Concretamente el estado de Oaxaca existe una larga historia de interacción entre los distintos grupos culturales y la diversidad biológica, mismas que ha derivado en una de las mayores riquezas de saberes y técnicas de manejo de recursos naturales y ecosistemas (Casas et al., 2001, 2008). Por ejemplo, en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán se tiene conocimiento etnobotánico de alrededor de 1,600 especies útiles (Casas et al., 2008; Lira, 2009) que han sido aprovechadas según datos arqueológicos desde antes del año 7,000 a.C. (Smith et al., 1967) y del surgimiento de la agricultura (Bye, 1993; Casas et al., 2001; Cruse-Sanders et al., 2013). En otra importante región árida de Oaxaca, la Mixteca, se ha documentado la colecta de cerca de 90 especies silvestres para el autoconsumo, venta, obtención de leña y materia prima (Casas et al. 1987).

Las plantas del genero *Opuntia* conocidas como nopales, han sido y son para muchas comunidades de regiones áridas y semiáridas, uno de los recursos naturales más importantes (Scheinvar et al. 2011), pues sus tallos, frutos y otros derivados tienen una amplia gama de usos, entre ellos ser fuente de alimento, medicina, forraje y materiales (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Feugang et al., 2006). , La riqueza de especies del género que habitan en México varía desde 93 (Scheinvar et al. 2010) a 104 (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978) y se estima

que cerca de la mitad del género podría ser endémico (Anderson, 2001). A pesar de la importancia y potencial de estas plantas, actualmente el conocimiento tradicional en torno a su uso se está perdiendo rápidamente como consecuencia del abandono del campo por parte de las nuevas generaciones y la disponibilidad de otros recursos de más fácil acceso, entre ellos variedades de nopal domesticadas (Nilsen et al., 2005).

Los frutos de los nopales son uno de los productos más usados, y es por ello que la investigación sobre los procesos biológicos que permiten su formación cobran importancia. Entender la biología reproductiva de las especies y describir sus sistemas de cruce y apareamiento es importante en términos biológicos y prácticos, pueden explicar su éxito ecológico, capacidad de dispersión y distribución (Kunin y Gaston, 1993), toda esta información útil para establecer medidas de conservación (del Catillo, 1999), y por otro lado, en especies de interés utilitario, conocer la biología reproductiva puede ayudar a desarrollar protocolos de propagación y a tener mayor control sobre la producción de derivados como los frutos y semillas (del Castillo, 1999).

Actualmente existen pocos estudios sobre la ecología y etnobotánica de los nopales silvestres (Godínez-Álvarez et al. 2003; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Mandujano et al., 2010), y considerando la importancia que los nopales tienen en México, es necesaria la investigación transdisciplinaria que explore tanto aspectos biológicos como aquellos relacionados con la interacción de las comunidades rurales con sus recursos vegetales, teniendo como objetivos la descripción de la biología de las especies, la evaluación del estado y viabilidad de sus poblaciones, así como la toma de decisiones informadas sobre su manejo (Keeler y Tenhumberg, 2011).

En este proyecto de investigación se describe la biología reproductiva de *O. decumbens* con el propósito de entender cuáles son los aspectos reproductivos

que han permitido que *O. decumbens* tenga una distribución tan amplia en el país, así como sugerir estrategias para la recuperación de las poblaciones locales. Debido a que se trata de una especie útil, se investigó cuáles son los usos e importancia utilitaria de ésta y otras especies de cactáceas en San Sebastián del Monte. Con base a al conocimiento de la biología reproductiva y los usos de la especie se sugieren formas de aprovechamiento local que garanticen la permanencia de un recurso natural, así como la permanencia y recuperación de la especie.

Marco teórico

Aspectos reproductivos del género *Opuntia*

La ecología reproductiva de las cactáceas es poco conocida (Johnson, 1992), de las aproximadamente 2,000 especies descritas, menos del 2% cuenta con estudios sobre los sistemas de reproducción, síndromes de polinización u otros aspectos de su biología reproductiva (Cota-Sánchez y Abreu 2007; Mandujano et al., 2010). De las casi 100 especies de *Opuntia*, aproximadamente 24 cuentan con estudios sobre su biología reproductiva (Tabla 1) (Mandujano et al., 2010).

El proceso de fertilización de especies vegetales es mediado por los sistemas de reproducción y determinan el modo en que la información genética de una generación será transmitida a la siguiente. En plantas existen dos tipos básicos de reproducción sexual, una a través de la fecundación cruzada y otra por vía de la autofecundación, cada una con sus ventajas; por un lado, la polinización cruzada promueve la recombinación genética, mientras que la autofertilización asegura el mantenimiento de un genotipo que generalmente se encuentra bien adaptado a las condiciones ambientales prevalecientes (Abarca y López, 2010).

Un primer nivel de análisis de la reproducción sexual de las plantas son los sistemas de cruce, lo cuales son los patrones de transmisión de genes a través de

un ciclo reproductivo y pueden ser integrados en tres categorías: autocruza, entrecruza y mixtos (Brown, 1990). Cada uno de estos sistemas puede presentar una gama de posibilidades intermedias lo cual permite a muchas especies adaptarse a la disponibilidad temporal de polinizadores y/o a la heterogeneidad ambiental (Mandujano et al., 2010).

En el género *Opuntia* las estrategias reproductivas sexuales son sumamente variadas (Tabla 1), se ha documentado la existencia de sistemas de cruza autógamos en especies como *O. ficus-indica* y *O. cochinera*; xenógamos en *O. hellery* y *O. echios* (Grant y Grant, 1981); y también sistemas mixtos como en *O. robusta*, (del Castillo, 1986), *O. streptacantha*, y *O. cochiniifera* (Trujillo y Gonzales, 1991) *O. compresca*, *O. discata*, *O. lindheimeri*, *O. phaeacantha* (Grant et al. 1979) y *O. rastrera* (Mandujano, 1996). Una particularidad de los sistemas mixtos es que éstos pueden presentar distintos niveles de autogamia y xenogamia de una temporada de floración a otra e incluso de un sitio a otro; por ejemplo, en *O. retrorsa* (en Argentina) se documentó un 61% de individuos autógamos dentro de una población, mientras que en una población distinta 67% de plantas eran xenógamas (Bianchi et al., 2000).

Un segundo nivel de análisis son los sistemas de apareamiento, los cuales son las características funcionales y morfológicas a nivel flor, individuo o población, éstas pueden ser de cinco tipos generales: cleistogamo, donde las flores son autopolinizadas sin antesis; xenógamo obligado, en el que se requiere fecundación con granos de polen de individuos de genotipo distinto, que generalmente requiere un vector para el flujo del polen; xenógamo facultativo, en estas hay una regulación de los sistemas de autocompatibilidad privilegiando la entrecruza pero dando lugar a la autocruza, sin que sea obligada la presencia de un vector de polen; autógamio facultativo, las plantas tienden a priorizar la autopolinización pero pueden ser polinizadas por individuos con genotipo distinto

y por último autógamo obligado, en el cual la fecundación debe ser obligatoriamente por el mismo individuo (Cruden et al., 1983).

Existen distintos sistemas autógamos como la geitonogamia, en la cual existe la transferencia de polen desde las anteras de una flor al estigma de otra, pero el intercambio se da entre flores de un mismo genotipo o individuo (Eckert et al. 2000). La apomixia es otro sistema autógamo en el que se da la producción de semillas con genotipo idéntico al de la planta madre, sin que exista fecundación ni meiosis, este tipo de reproducción autógama generalmente tienen una buena dispersión y los individuos generados por esta vía no necesariamente tendrán una baja adecuación (*fitness*), como sucede con la progenie producto de la autopolinización (Eguiarte y Piñero, 1990). La apomixia se ha documentado en *O. streptacantha*, *O. robusta* (Trujillo, 1986), *O. cochineria* (Trujillo y Gonzáles, 1991; del Castillo, 1999) y *O. ficus-indica* (Nieddu y Chessa, 1997).

La xenogamia es común en las cactáceas (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002) y algunas especies xenógamas presentan adaptaciones que previenen la fertilización cuando las plantas son polinizadas con su propio polen, o el polen de alguna planta emparentada genéticamente (Negron-Ortiz, 1998).

Distintas adaptaciones en los sistemas de apareamiento han sido sugeridas como mecanismos que evitan la autopolinización; pudiendo encontrarse a nivel de la morfología floral (hercogamia y dicogamia), en la expresión sexual de los individuos (presencia de plantas monoicas o dioicas) o a nivel fisiológico (autoincompatibilidad) (Mandujano et al., 2010).

Uno de esos mecanismos es la dicogamia, la cual promueve la polinización cruzada a nivel flor al disminuir la pérdida de polen y evita los efectos negativos de la endogamia a través de la separación temporal de las funciones masculinas y femeninas de una flor (Eguiarte, 1990; Abarca y López, 2010). Cuando primero se ofrece el polen sin que el estigma se encuentre receptivo se denomina flores

protándricas, mientras que cuando el polen se libera antes de que el estigma se encuentre receptivo se denominan protogínicas (Eguiarte et al. 1992; Mandujano et al., 2010). La dicogamia es un fenómeno poco estudiado debido a que no es fácil de determinar (Mandujano et al., 2010). En *Opuntia* no se ha registrado (Reyes-Agüero et al., 2006), pero en la familia Cactaceae se ha documentado en *Hylocereus spp.* (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002), *Pilosocereus royenii* (Rivera-Marchand y Ackerman, 2006) y *Fecocactus histrix* (del Castillo, 1994).

Otro de los mecanismos que promueve la entrecruza y evita la endogamia al nivel flor es la hercogamia, la cual consiste en la separación espacial entre las estructuras masculinas y femeninas (Eguiarte et al., 1992; Mandujano et al., 2010; Abarca y López, 2010). Este es un mecanismo frecuente en las cactáceas (Mandujano et al., 2010) para evitar la interferencia entre las anteras y el estigma, lo que favorece el transporte de polen entre plantas distintas y disminuye la saturación del estigma con polen propio (Lloyd y Webb, 1986; Barret, 2003). Dentro de la Familia Cactaceae se ha reportado hercogamia en el género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta et al., 2014a, 2014b), en algunas especies de los géneros *Cleistocactus* (Gorostiague y Ortega-Báez, 2016), *Peniocereus* (Raguso et al., 2003), *Coryphantha*. y *Stenocactus* (Fuentes, 2012). En el género *Opuntia* se ha registrado en *O. imbricata* (McFarland, 1987), *O. bradtiana* (Plasencia-López, 2003), *O. brasilaris* y *O. rastrera* (Grand y Grand, 1979) y *O. tomentosa* (Mandujano et al., 2014). La distancia entre las anteras y el estigma puede cambiar durante la temporada de floración y con ello probabilidades de realizar entrecruza, por ejemplo, en especies como *O. lindheimeri*, *O. discata* y *O. phaeacantha* se ha observado la producción de flores alógamas con hercogamia solamente durante sus picos de floración Grant et al. (1979).

Un mecanismo que evita la autopolinización al nivel individuo, es el dioicismo o la expresión separada de sexos (Mandujano et al., 2010). Es más común en plantas polinizadas por el viento o por insectos pequeños y generalistas (Eguiarte et al.,

1992), pero se ha registrado en *O. stenopetala*, *O. quitensis* (Bravo, 1978; Anderson, 2001) y en *O. robusta*, esta última presentando incluso poblaciones trioicas, es decir plantas macho, hembra y hermafroditas dentro de una misma población (del Castillo, 1999). En poblaciones de otras especies como *Pachycereus pringlei* se ha documentado el ginodioicismo (individuos hermafroditas y hembras) (Fleming et al., 1998) y en *Neobuxbaumia mezcalaensis* androdioicismo (individuos hermafroditas y machos) (Valiente-Banuet et al., 1997).

En el nivel fisiológico, algunas especies limitan la autopolinización cuando los alelos de autoincompatibilidad impiden a dos individuos polinizarse si son iguales (Hedrick, 1983). Dichos sistemas de autoincompatibilidad han evolucionado para evitar la endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987), ya sea a través de la transferencia de polen al estigma de una misma flor (autogamia), de una flor distinta pero de la misma planta (geitonogamia) o de una planta muy cercana genéticamente (Mandujano et al., 2010). En especies como *O. microdasys* (Piña et al. 2007) y *O. polyacantha* (Osborn et al. 1998) se ha documentado la presencia de sistemas de autoincompatibilidad.

Otra estrategia de reproducción muy exitosa en *Opuntia* y que le ha permitido formar poblaciones muy densas y colonizar rápidamente nuevas localidades es a clonalidad o reproducción vegetativa (Rebman y Pinkava, 2001). Se ha encontrado que algunas especies como *O. fragilis*, *O. polyacantha*, *O. strigil*, *O. trichophora*, *O. microdasys*, *O. rastrera* y *O. violacea* se reproducen frecuentemente por esta vía (Anthony, 1954; Bobich y Nobel, 2001; Mandujano et al., 2001). La reproducción clonal tiene algunas ventajas sobre la reproducción sexual como el garantizar la persistencia de genotipos exitosos y la posterior colonización de nuevos hábitats (Cook 1985; Callaghan et al., 1992). Por otro lado, la reproducción vegetativa evita las fases críticas del ciclo de vida de las

plantas suculentas, la germinación y el establecimiento de plántulas (Mandujano et al., 1998).

Tabla 1. Sistemas de reproducción reportada para diferentes especies del género *Opuntia*.

Especie	Sistema de cruce	Autor
<i>Opuntia brunneogemmia</i>	Autógamo (moderado)	Schindwein y Wittmann, 1997
<i>Opuntia cochineria</i>	Autógamo	Trujillo y González, 1992; del Castillo, 1999; Trujillo, 1986 Grant y Grant, 1981
<i>Opuntia echios</i>	Xenógamo	
<i>Opuntia ficus-indica</i>	Autógamo y xenógamo	Nerd y Mizrahi, 1995
<i>Opuntia glaucescens</i>	Xenógamo	Parfitt, 1985
<i>Opuntia grandis</i>	Xenógamo	Parfitt, 1985
<i>Opuntia helleri</i>	Xenógamo	Grant y Grant, 1981
<i>Opuntia imbricata</i>	Xenógamo	McFarland et al., 1987
<i>Opuntia lindheimeri</i>	Xenógamo	Grant et al., 1979
<i>Opuntia macrocentra</i>	Mixto	Mandujano et al., 2013
<i>Opuntia microdasys</i>	Xenógamo estricto	Piña et al, 2007
<i>Opuntia monacantha</i>	Xenógamo (facultativo)	Lenzi y Orth, 2012
<i>Opuntia phaeacantha</i>	Autógamo y xenógamo	Osborn et al., 1989
<i>Opuntia polyacantha</i>	Xenógamo	Osborn et al., 1988
<i>Opuntia quimilo</i>	Autógamo y xenógamo	Díaz y Cocucci, 2003
<i>Opuntia quitensis</i>	Xenógamo	Bravo-Hollis , 1978; Anderson, 2001
<i>Opuntia rastrera</i>	Xenógamo (facultativo), mixto	Trujillo y González, 1993; Mandujano et al., 1996
<i>Opuntia retrorsa</i>	Mixto, xenógamo	Bianchi et al., 2000
<i>Opuntia robusta</i>	Autógamo	del Castillo, 1986; 1999
<i>Opuntia spinosissima</i>	Xenógamo	Negron-Ortiz, 1998
<i>Opuntia stenopetala</i>	Xenógamo	Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001
<i>Opuntia streptacantha</i>	Autógamo	Trujillo y González, 1991; García y Pimienta, 1996
<i>Opuntia tomentosa</i>	Mixto	Mandujano et al., 2014
<i>Opuntia viridirubra</i>	Autógamo (moderado)	Schindwein y Wittmann, 1998

Etnobotánica

El estudio del valor sociocultural de las plantas recae en la etnobotánica, una disciplina que estudia la relación utilitaria entre el hombre y la vegetación en su ambiente (Harshberger, 1896) y que se encarga de entender y describir la relación hombre-planta desde un punto de vista multidisciplinario (Maldonado-Koerdell, 1979). Entre los principales aportes de ésta disciplina se encuentra el que valoriza el conocimiento tradicional sobre el manejo de plantas por parte de las comunidades indígenas, no solo como alimento sino en un gran número de actividades socioculturales como la medicina tradicional, los rituales religiosos, la fabricación de materiales y herramientas (Choudhary et al., 2008; Bennett, 2007).

Los datos etnobotánicos aportan información importante sobre el conocimiento que las comunidades indígenas han desarrollado empíricamente y han transmitido generacionalmente sobre su entorno vegetal y el uso de un gran número de especies (Caballero, 1998, 2004; Bye, 1993; Bye y Linares, 2000). También se ha señalado que el conocimiento y las prácticas tradicionales contribuyen a encontrar recursos naturales potenciales, nuevas opciones de uso y manejo desconocidos por la ciencia occidental, a mostrar formas de conservación de plasma germinal, así como nuevas formas de organización para la producción agrícola (Hernández, 1988).

En décadas recientes, los estudios etnobotánicos han adoptado un carácter cuantitativo (Martín, 1995) y multidisciplinario (Cotton, 2002). La adopción de índices en la etnobotánica ha surgido como una herramienta que ha incrementado su rigor científico (Phillips, 1996) y su reto es producir valores confiables y comparables a partir de datos cualitativos menos tangibles (Hoffman y Gallaher, 2007).

Uno de esos índices es el de valor de uso, el cual asignan escalas numéricas y valores a las plantas (taxones) a partir de las percepciones locales, pudiendo

jerarquizar la importancia de diferentes especies (Hoffman y Gallaher, 2007). La incorporación de estos índices permiten, además de determinar el valor de uso de aquellos recursos extraídos directamente de la vida silvestre, resaltar el beneficio económico de la conservación de los ecosistemas así como la valorización del conocimiento ecológico tradicional (Altieri et al., 1987).

Etnobotánica de los nopales

La recolección de plantas silvestres es una práctica vigente e importante, con fuerte arraigo cultural y que ha coexistido con la agricultura por miles de años (Toledo et al., 1985). La importancia de estos recursos radica en que complementan, en forma importante, la dieta a lo largo del año, además de que durante periodos más o menos prolongados, pueden constituir elementos básicos de la alimentación sobre todo en los periodos críticos de escases.

El uso del nopal se remonta a hace 25,000 años (Flores et al., 1999), siendo usados como alimento desde que el hombre nómada primitivo llegó a las zonas desérticas del continente americano (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Por otro lado existe evidencia del uso de la tintura de la grana cochinilla, un pigmento obtenido de un insecto parásito del nopal desde el Preclásico Tardío (100 a.C. a 100 d.C.) (Pérez et al., 2001).

En México, a pesar de la riqueza de especies de nopales silvestres, solo una pequeña fracción de ellas son aprovechadas debido a la falta de conocimiento sobre los usos potenciales de las casi 100 especies nativas. Se sabe que en algunas comunidades rurales que habitan las regiones áridas y semiáridas de México, los nopales silvestres y sus frutos son recursos de subsistencia muy importantes ante la dificultad de acceder a otro tipo de frutos y vegetales (Morales et al., 2015).

Algunas especies del género y sus subproductos son apreciados por sus numerosas propiedades químicas, nutritivas, medicinales, simbólicas e industriales (Márquez-Berber et al., 2012), mismas que han despertado una creciente demanda en los últimos 50 años al punto que numerosas plantaciones de especies hibridadas o domesticadas se han desarrollado (Soberón et al. 2001). Entre las especies más utilizadas se encuentran *O. streptacantha*, *O. megacantha*, *O. joconostle*, *O. robusta* y *O. rastrera* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Además de su uso como alimento destacan usos como forraje, barreras para la retención de suelos, abono, combustible, material de construcción, medicina y colorantes (Tabla 2) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Casas y Barbera 2002; Campos-Figueroa y Llanderal-Cázares, 2003).

Se ha descrito que diversos frutos de cactáceas constituyen una importante fuente de colorantes naturales con aplicaciones en las industrias alimentarias, farmacológicas y cosmetológicas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), especies como, *Myrtillocactus geometrizans* (García et al., 1998), *Hylocereus polurhizus* (Stintzing et al., 2002), contienen pigmentos útiles, pero los frutos de *Opuntia* son los que han experimentado un creciente interés y demanda debido a su concentración de betalaínas (Stintzing et al., 2001,2002).

Las betalaínas son un grupo de pigmentos nitrogenados solubles en agua, que en los nopales son responsables de los distintos colores que pueden presentar los frutos y cuyas propiedades antioxidantes los dota de los valores agregados de preservación de los alimentos y el beneficio a la salud humana (Butera et al., 2002; Fernández-López et al., 2010). Algunos frutos estudiados son *O. lasiacantha* (Díaz et al., 2006), *O. ficus-indica*, *O. undulata* y *O. stricta*, siendo este último el que presenta concentraciones mayores de betalaínas (Castellar et al., 2003).

Si bien el aprovechamiento de los nopales y sus frutos es una actividad atractiva en algunos lugares, en otros su explotación es una actividad poco importante y de hecho hay una disminución drástica en la explotación de nopaleras silvestres y junto con ello la pérdida de una cultura ancestral para el aprovechamiento de tunas y nopales (López et al., 1997).

Aunado la falta de conocimiento sobre el potencial de éstas especies, desde 1960 se ha registrado una tendencia a desmontar grandes extensiones de tierra ocupadas por nopaleras para ser reemplazadas por cultivos de maíz y frijol, que en muchos casos han sido poco rentables debido a las características de aridez de los ecosistemas en cuestión (López et al. 1997), lo que crea un panorama poco favorable para la economía de las comunidades humanas y las poblaciones de plantas silvestres.

Tabla 2. Especies de nopal útiles. Se indican las estructuras utilizadas así como los usos y autor.

Espece	Uso	Estructura	Fuente
<i>O. albicarpa</i>	Comestible (fruta)	Fruto	Filardo et al., 2001
<i>O. atropes</i>	Comestible (verdura), cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. cochenillifera</i>	Comestible (verdura)	Tallo	Puente y Miranda, 2009
<i>O. crassa</i>	Cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. durangensis</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009
<i>O. elizondoana</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009
<i>O. ficus-indica</i>	Medicinal (fractura de huesos), Comestible cultivo de grana cochinilla, forraje	Tallo, fruto, semillas, flores, raíz	Bravo-Hollis y Scheinvar, 1999; Mangloire et al., 2006, Saéñz et al., 2006
<i>O. fuliginosa</i>	Comestible, cultivo de grana cochinilla	Tallo	Puente y Miranda, 2009
<i>O. heliabravoana</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009
<i>O. hyptiacantha</i>	Comestible (fruta), Cultivo de grana cochinilla,	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. imbricata</i>	Medicinal (fractura de huesos)	Fruto	Castillón et al., 2012
<i>O. jaliscana</i>	Cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. joconostle</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009
<i>O. karwinskiana</i>	Comestible (verdura)	Tallo	Puente y Miranda, 2009
<i>O. leucotricha</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009
<i>O. matudae</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009; Filardo et al., 2001
<i>O. megacantha</i>	Comestible (Fruta), cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010; Filardo et al., 2001
<i>O. megarrhiza</i>	Medicinal (fractura de huesos)	Raíz	Hernández et al., 2001
<i>O. oligacantha</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009
<i>O. pachyrrhiza</i>	Medicinal (fractura de huesos)	Raíz	Hernández et al., 2001
<i>O. phaeacantha</i>	Medicinal (fractura de huesos)	Raíz	Meza-Nivón, 2011
<i>O. pilífera</i>	Cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. pseudotuna</i>	Medicinal (fractura de huesos)	Raíz, fruto	Meza-Nivón, 2011
<i>O. robusta</i>	Comestible (verdura), Cultivo de grana cochinilla, forraje	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. spinulifera</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al., 2009
<i>O. streptacantha</i>	Comestible (fruta), cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. stricta</i>	Comestible (fruta), Pigmento	Frutos	Castellar et al., 2006; Obón et al., 2006
<i>O. tomentosa</i>	Cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. tuna</i>	Medicinal (fractura de huesos)	Tallo, fruto, raíz	Meza-Nivón (2011)
<i>O. undulata</i>	Cultivo de grana cochinilla	Tallo	Chávez-Moreno et al., 2010
<i>O. zamudioi</i>	Comestible	Fruto	Scheinvar et al. (2009)

Justificación

Opuntia decumbens es una especie silvestre útil para la comunidad de San Sebastián del Monte, sin embargo, se desconocen aspectos básicos de su ecología. Se ha documentado el uso de sus frutos como tintóreo, pero se desconoce cuáles son los procesos ecológicos que permiten su producción y en qué medida su colecta afecta la permanencia local de la especie. Los frutos son el producto más utilizado de la especie, de ahí la importancia de entender los procesos por los cuales se producen y dotar a la comunidad de la información que les ayude a explotar mejor su recurso.

Objetivos

Objetivo general: Describir la biología reproductiva de así como los usos y conocimiento tradicional que la comunidad de San Sebastián del Monte, Oaxaca tiene sobre la especie.

Objetivos específicos:

- Describir la fenología de *Opuntia decumbens* en San Sebastián del Monte, Oaxaca.
- Determinar los sistemas de cruce y apareamiento de *O. decumbens*
- Reportar los usos que la comunidad de San Sebastián del Monte, Oaxaca le da a la especie.
- Calcular el valor de uso de *O. decumbens* y compararlo respecto a otras cactáceas locales.

Método

Especie de estudio: *Opuntia decumbens* es una especie de amplia distribución en México, habita en Chiapas, Colima, Durango, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas y Veracruz (Guzmán et al., 2003). Localmente, en San Sebastián del Monte es una especie con distribución limitada a sitios donde las pendientes pronunciadas no han permitido remoción de la cobertura vegetal nativa para instalar terrenos agrícolas. En México se reporta su uso como forraje, combustible, alimento (CONANP, 2013), y en Santo Domingo Tonalá se reporta como una especie útil, empleada como tintóreo comestible (Martínez-Cortez et al., 2017).

Sitio de estudio. San Sebastián del Monte es una comunidad perteneciente al municipio de Santo Domingo Tonalá en la Mixteca oaxaqueña, cuya principal actividad económica es la agricultura, cuenta con 1500 habitantes y esta catalogada como una comunidad de muy alta marginación (INEGI, 2010). En general la región mixteca se caracteriza por presentar una gran riqueza biológica, étnica y cultural (Mindek, 2003), pero se han detectado dos grandes problemáticas, la primera es que ésta es una de las zonas con mayor extracción ilegal y destrucción de hábitat en el Estado (Hernández y Godínez, 1994; Álvarez et al., 2004; Godínez-Álvarez y Ortega Báez, 2007), propiciado principalmente la sobre explotación forestal, la agricultura sobre suelos pobres y la ganadería de libre pastoreo (Mindek, 2003). La segunda problemática regional es la degradación del conocimiento tradicional asociado a los recursos naturales (Linares, 1994; Martínez-Cortez et al., 2017) propiciado en parte por los altos índices de migración hacia el exterior a causa de la pobreza, pues la mixteca es una de las zonas con mayor expulsión laboral del país (Mindek, 2003).

En Abril de 2016 se realizó una visita de reconocimiento al sitio de estudio, en la cual se pidió el consentimiento del Comisariado de Bienes Comunales para trabajar en la comunidad. En dos salidas posteriores (Julio y Agosto de 2016) y con ayuda de dos guías locales se constató la severa fragmentación y degradación del hábitat, así como la disminución del tamaño de la población según los testimonios de los guías. Se encontraron y etiquetaron 94 plantas de la especie en un paraje denominado “La cuchilla del copal” en las coordenadas 17°38' N y -98°03' O a 1430 msnm (Figura 1).

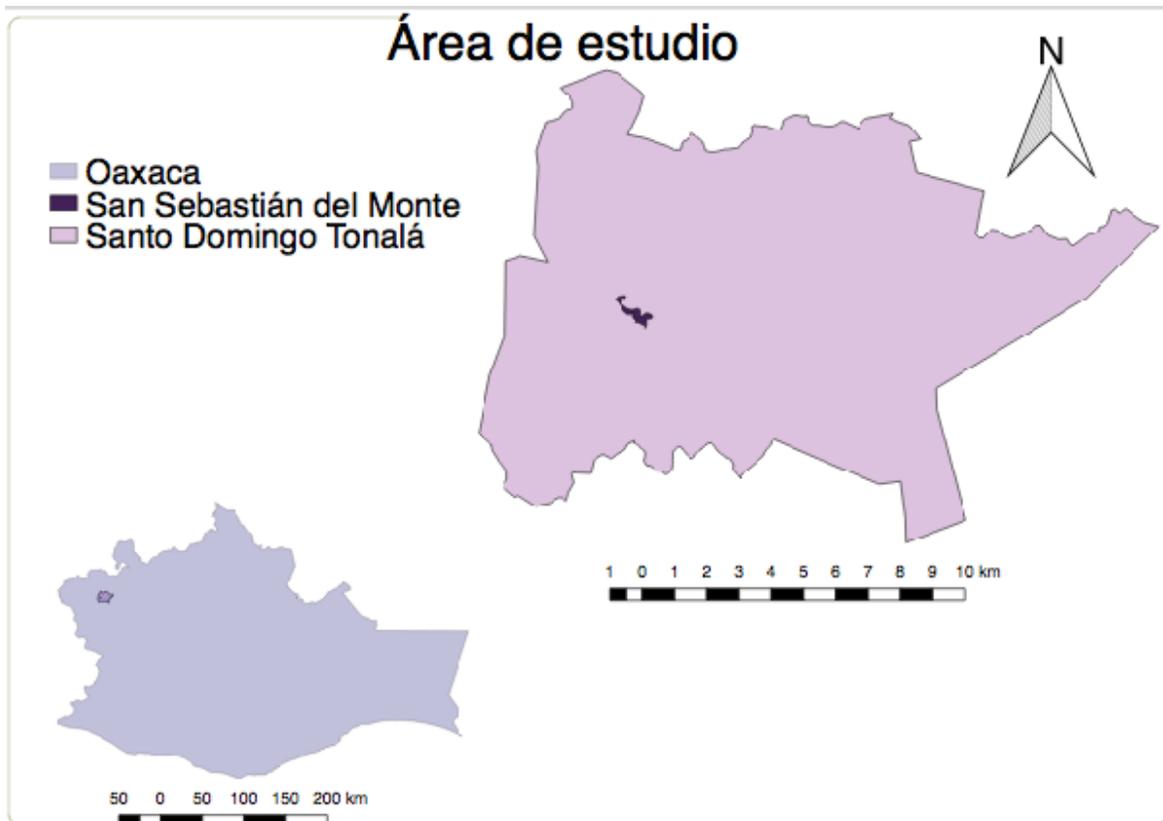


Figura 1. Ubicación de San Sebastián del Monte, Municipio de Santo Domingo Tonalá, Oaxaca (Agosto de 2016 a Agosto de 2017).

Fenología. Para determinar los periodos de crecimiento vegetativo así como el inicio de las temporadas de floración y fructificación se realizaron visitas mensuales a partir del mes de septiembre de 2016. Se marcaron y etiquetaron 94 individuos de distintos tamaños a los cuales se les registró mensualmente la presencia y número de botones, flores, frutos y cladodios nuevos.

Se calculó el índice de sincronización de la floración (SM) según Maquis(1988). Este índice puede medir el solapamiento en la floración entre diferentes individuos dentro de una población y el nivel de sincronía (Parra-Tabla y Vargas, 2007) y se calcula de la siguiente forma:

$$SM = \sum_{t=0}^N \left(\frac{X_i}{\sum_{t=0}^N X_t} \right) \times p_t$$

Donde el nivel de sincronización de un individuo i es una función de la proporción del número de flores al tiempo t ; p_t es la proporción de individuos en floración al tiempo t ; x_i es el número de flores en el individuo i ; y $\sum x_t$ es el número total de flores durante la temporada. El valor resultante oscila entre 0 y 1, donde 1 corresponde a una sincronía perfecta (Marquis, 1988).

Marcha floral. Para determinar el comportamiento floral, se realizaron mediciones de la apertura de la corola en 16 flores en anthesis en intervalos de 1 hora desde la hora de apertura de la flor hasta la de cierre. En las flores que abrieron dos días se les dio el mismo seguimiento durante el segundo día de apertura.

Visitantes florales. Para determinar la presencia de polinizadores y visitantes florales, se realizaron observaciones de 16 flores en anthesis en intervalos de 1 hora por 20 minutos, desde la hora de apertura de la flor hasta la de cierre. Se registró el comportamiento de los visitantes florales, los cuales fueron colectados, conservados en alcohol al 70% y montados para su identificación.

La identificación de la abejas se usaron la guía “The bee genera of North America (Hymenoptera:Apoideae) (Michener et al., 1994).

Morfometría floral. Se realizó la descripción morfométrica de 20 flores, para lo cual fueron colectadas y conservadas en alcohol al 75% hasta su procesamiento en laboratorio. Las características a medir se resumen en la Figura 2 y Tabla 3 (Vázquez et al., 2016). Todas las mediciones métricas se realizaron con un vernier digital. Para determinar el número de óvulos y anteras por flor, éstas fueron diseccionadas en cuatro partes iguales y se contaron solo los óvulos y anteras de una de las porciones, el número total se estimó multiplicando por cuatro el resultado del conteo (Galicia, 2013; Vázquez et al., 2016).

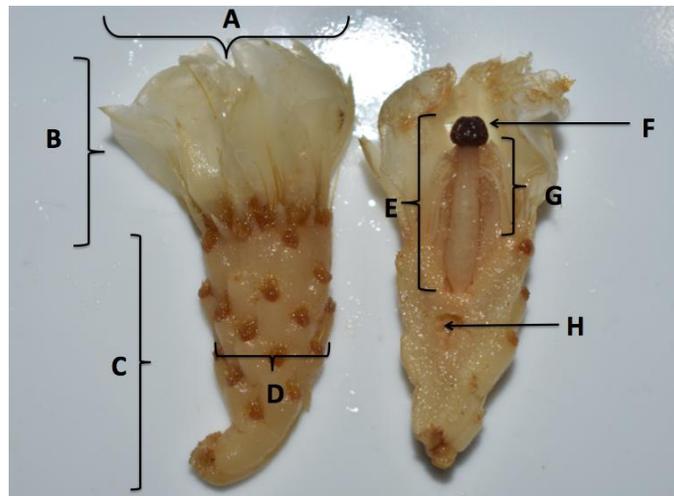


Figura 2. Principales medidas morfométricas de la flor de *Opuntia decumbens*. A) Ancho del perianto; B) Largo del perianto; C) Largo del pericarpelo; D) Ancho del pericarpelo; E) Longitud del estilo y estigma; F) Estigma; G) Longitud de los estambres; H) Cámara ovárica.

Tabla 3. Mediciones para caracterización morfológica de las flores de *Opuntia decumbens*.

Medidas morfométricas
<ul style="list-style-type: none">• Altura total (mm)• Ancho del pericarpelo (mm)• Alto del pericarpelo (mm)• Apertura del perianto (mm)• Alto del perianto (mm)• Color del estigma• Diámetro polar del ovario (mm)• Diámetro ecuatorial del ovario (mm)• Longitud de estambres (mm)• Longitud del estilo + estigma (mm)• Número de estambres• Longitud de lóbulos (mm)• Número de lóbulos• Distancia entre anteras y estigma (mm)• Longitud de cámara nectaria (mm)• Número de óvulos
Número de granos de polen

Sistema de apareamiento. Se utilizó el índice de entrecruza de Cruden (1977) (Tabla 4), el cual está basado en atributos morfológicos y de conducta floral. Para estimarlo se cuantifica el tamaño de las flores y la existencia de separación temporal y/o espacial de sexos (hercogamia y dicogamia). También se calculó el cociente polen/óvulo, dividiendo el número de granos de polen de cada flor entre el número de óvulos, lo anterior bajo el supuesto de que especies autógamas no necesitan producir gran cantidad de polen y las especies xenógamas sí (Cruden, 1977).

Tabla 4. Sistemas de apareamiento según el índice de Cruden (1977) y la proporción polen/óvulo.

Sistema de apareamiento	Índice de Cruden	Polen/óvulo
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	7.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859.2:1

Sistema de cruza. Se realizaron experimentos de polinización durante febrero y marzo de 2017 en 40 plantas con más de 6 cladodios (mínimo 6 y máximo 58). El diseño experimental consistió en tres tratamientos y un control con 30 repeticiones cada uno de la siguiente forma: 1) autocruza natural, flores aisladas que no recibirán ninguna manipulación; 2) autocruza forzada, flores aisladas que serán polinizadas artificialmente con su mismo polen y 3) entrecruza forzada, flores aisladas que serán polinizadas con polen de otra planta. Para el tratamiento de entrecruza, los tratamientos se realizaron entre plantas separadas por más de 30 m de distancia para reducir las posibilidades de hacer los tratamientos entre plantas que posiblemente fueran clones (Mandujano et al., 1996; Plasencia-López, 2008; Galicia-Pérez 2013). Diez plantas fueron usadas como donadoras de polen, el cual fue conservado en tubos plásticos y usado el mismo día de colecta.

Las flores se aislaron cuando aún eran botón con bolsas de tela transparente hasta el momento de realizar los tratamientos, procurando hacerlos durante las horas de máxima apertura floral (12 a 15 h) (Mandujano et al., 1996). Para evitar la contaminación con polen indeseado en los tratamientos, los estigmas se aislaron con fragmentos de tubos de plástico (popote) de 1.5 mm alto y 0.5 de diámetro y los pinceles fueron limpiados con alcohol al 75% entre cada tratamiento. Al finalizar los tratamientos se volvió a colocar la bolsa de tela hasta la formación de los frutos, los cuales fueron cosechados una vez maduros para evaluar el éxito reproductivo a partir de la proporción de frutos (*fruit set*) y semillas

(*seed set*) producidas; el conteo de las semillas producidas por fruto se realizó posteriormente en el laboratorio (Galicia-Pérez, 2013)

El *fruit set* se calculó mediante la proporción de frutos formados entre los tratamientos realizados (30). Para determinar la existencia de diferencias en el éxito de la formación de frutos en los distintos tratamientos se utilizó el modelo lineal generalizado para datos con distribución binomial y pruebas de contrastes ortogonales en el programa estadístico *JMP versión 10*.

El *seed set* se calculó mediante la media de semillas formadas por fruto entre la media de óvulos por flor. Para determinar la existencia de diferencias en la producción de semillas por fruto entre los tratamientos se empleó el modelo lineal generalizado para datos con distribución Poisson y pruebas de contrastes ortogonales en el programa estadístico *JMP versión 10*. Adicionalmente 30 semillas de cada tratamiento fueron pesadas determinar la existencia de diferencias en dicho parámetro, los datos se analizaron con un análisis de varianza ANOVA en el programa estadístico *JMP versión 10*. Por otro lado, a partir del número de semillas en cada tratamiento se calcularon las tasas de autofecundación (S) y entrecruzamiento (t_e) según Mandujano et al., (2010).

$$S = W_S / (W_X + W_S)$$

$$t_e = W_X / (W_X + W_S)$$

Donde (W_X) es el número de semillas producidas por entrecruza y (W_S) es el número de semillas producidas por autocruza. El índice de entrecruza toma valores entre 0 y 1, donde los valores cercanos a 0 indican especies son autocompatibles y valores cercanos a 1 especies que requieren de fecundación cruzada. Por otro lado, el índice de autofecundación es inverso, y por lo tanto, toma valores cercanos a 1 cuando la especie es autocompatible y cercanos a 0

cuando es xenógama; en ambos índices, los valores cercanos a 0.5 indican que las especies poseen un sistema de fecundación mixto (Mandujano et al 2010).

Germinación. Se germinaron las semillas de cada tratamiento y control para evaluar su viabilidad y el éxito de cada tratamiento. Se seleccionaron 150 semillas de cada tratamiento y se hidrataron por 36 horas para facilitar su germinación (Alvarez-Aguirre y Montana, 1997; Olvera-Carrillo, 2003). Todas las semillas fueron esterilizadas en una solución de 50% agua purificada y 50% cloro comercial. Se empleó tepojal triturado y esterilizado como sustrato inerte.

Las unidades experimentales consistieron en cajas Petri con 50 gramos de tepojal, cada una con 10 semillas. Las unidades se colocaron en una cámara ambiental Biotronete Mark II, ajustada a un fotoperiodo de 12 horas luz/oscuridad y una temperatura constante de 30° C, pues se ha reportado que la temperatura óptima para la germinación de algunas especies de *Opuntia* es entre 20 y 30 ° C (Reinhardt et al., 1999), las semillas se mantuvieron húmedas durante todo el periodo de incubación (del Castillo y Trujillo-Argueta, 2009), agregando 3 ml de agua purificada cada 3 días. El diseño experimental se compuso de 15 repeticiones por cada tratamiento y control. Se dio seguimiento diario a la germinación durante 35 días, momento en el que ya no se registraron nuevas semillas germinadas.

Para determinar la existencia de diferencias en los porcentajes de germinación de los tratamientos se empleó modelo lineal generalizado para datos con distribución binomial y pruebas de contrastes ortogonales (Mandujano et al., 2013) en el programa estadístico JMP versión 10.

Adicionalmente se utilizó el paquete “GerminaR” (Lozano et al., 2017) en la plataforma “R” para calcular y comparar el tiempo promedio de germinación (días

necesarios para alcanzar el 50% de germinación), tasa promedio de germinación (número de semillas germinadas por día) e índice de sincronización.

El tiempo promedio de germinación (\bar{t}). Se calcula como la media ponderada del tiempo de germinación (hora, día u otra unidad de tiempo en la que se hayan colectado los datos). El número de semillas germinadas a los intervalos establecidos para la colecta de datos se usa como peso (Ranal y Santana, 2006).

$$\bar{t} = \frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i}$$

Donde \bar{t} : es el tiempo desde el inicio del experimento hasta la observación i (día); n_i =número de semillas germinadas en el tiempo i y k = el último tiempo de observación.

Tasa media de germinación (\bar{v}). Se define como el recíproco del tiempo promedio de germinación (\bar{t}), toda vez que ésta incrementa y disminuye con $\frac{1}{\bar{t}}$, y se expresa en horas⁻¹, día⁻¹ o cualquiera que sea la unidad de tiempo empleada (Labouriau, 1983).

$$\bar{v} = \frac{1}{\bar{t}}$$

Índice de sincronización (z). Fue adaptado por Ranal y Santana (2006) a partir de un índice originalmente propuesto por Primack (1980) para calcular el grado de sincronización en la floración de distintos individuos de una población. Cuando la germinación de todas las semillas ocurre al mismo tiempo $z = 1$ y cuando al menos dos semillas pueden germinar cada una en tiempos distintos $z = 0$.

$$z = \frac{\sum C_{n_1,2}}{N}$$

donde $C_{n_1,2} = \frac{n_i(n_i-1)}{2}$; $N = \frac{\sum n_i (\sum n_i - 1)}{2}$

Depresión por endogamia. A partir de los frutos, semillas y porcentaje de germinación de los experimentos entrecruza (EN) y autocruza obligada (AU) se determinó la presencia de depresión por endogamia. Se empleó el inverso del cociente del éxito reproductivo obtenido por autocruza (W_s) entre el obtenido por entrecruza W_x (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

$$\delta = 1 - W_s/W_x$$

El cociente puede tomar valores cercanos a 1, que indican la presencia de depresión por endogamia y valores que se aproximan a cero indican su disminución, siendo 0 la ausencia total de depresión endogámica.

Reproducción vegetativa. Adicionalmente 15 cladodios jóvenes y 15 maduros se llevaron al Jardín Botánico de CIIDIR-OAXACA para evaluar el porcentaje de enraizamiento. Los cladodios fueron dejados una semana a la sombra para que el sitio de corte cicatrizara y posteriormente fueron trasplantados en macetas individuales de 12 pulgadas, con sustrato compuesto de 70% tezontle (roca mineral inerte) y 30% tierra comercial para jardín. Dos meses después fueron sacados de las macetas para observar si habían generado raíces.

Etnobotánica. En este trabajo se comparó el valor de uso de *O. decumbens* en relación al resto de las especies presentes en el municipio de San Sebastián del Monte y documentadas previamente por Martínez-Cortes et al. (2017) en el Municipio. Las especies fueron: *Pachycereus weberi*, *Opuntia pubescens*, *O. velutina*, *Neobuxbaumia mezcalensis*, *Mammillaria carnea*, *M. dixanthocentron*, *Coryphantha retusa*, *Ferocactus latispinus*, *Escontria chiotilla*. *Stenocereus pruinosus* y *S. griseus*, éstas tres últimas son especies de interés económico y comercial.

Se realizaron entrevistas semi estructuradas 38 colaboradores de San Sebastián del Monte Tonalá según lo propuesto por Martín (2000). Las entrevistas se realizaron en español y mixteco con el apoyo de un traductor. Con el propósito de ganar confianza en los colaboradores, en la primera parte de las entrevistas se les presentó un catálogo fotográfico de 12 cactáceas locales y se les preguntó si conocían las plantas, sus nombres comunes en español y mixteco, usos y estructuras usadas (ANEXO 1). Posteriormente se les preguntaron algunos datos personales como edad, escolaridad (años que fueron a la escuela) y principal actividad productiva. También se empleó la técnica de observación participante (Martín, 1995; Alexiades, 1996; Cunningham, 2001) durante los procesos de colecta de frutos y elaboración de las tortillas.

Valor de uso. Las categorías etnobotánicas sobre el valor utilitario de los recursos se organizan de acuerdo a su uso, partiendo de valorizaciones antropocéntricas y dentro de las más importantes se encuentran las siguientes: comestible (C), combustible (Cb), cosmético (Cm), construcción (Co), forraje (Fo), juguete (Ju), medicinal (M), tintóreo (T), ornamental (Or), utensilio (Ut) y venta (V). (Vázquez-Dávila, 1995; Flores y Arbizu, 2005; Paredes *et al.*, 2007; Luna y Rendón, 2008; Solano, 2009; Soto, 2010).

A partir de los datos de uso se pudo emplear un método cuantitativo para determinar la importancia utilitaria de la especie. Para ello se calculó el índice de Phillips y Gentry (1993), el cual permite obtener información sobre el valor de uso (UV_{is}) de las especies individuales de la siguiente forma:

$$UV_{is} = \frac{\sum UV_s}{n_s}$$

Resultados

Fenología. La temporada de floración 2017 inició durante las primeras semanas de enero y se prolongó hasta la primera semana de abril, momento en que se observaron los primeros frutos maduros. El mes de marzo fue en el que se registró un mayor número de estructuras reproductivas, con 1575 entre botones, flores y restos florales. A pesar del gran número de flores producidas, se observó que pocas abrían simultáneamente en un mismo individuo o el mismo día (Figura 3). El índice de Marquis indicó una sincronía de floración baja ($\bar{X}=0.003$).

Se observó el aborto de numerosos botones y frutos inmaduros, algunos de ellos presentaban signos de depredación por larvas, pero no se pudo determinar la identidad de las mismas. De abril mes con el mayor número de estructuras reproductivas observadas (1575 botones, flores y frutos) a mayo, el mes en que se dejaron de producir botones y flores, se registró una pérdida del 17.40% de las estructuras reproductivas por aborto y depredación de frutos inmaduros. La madurez de los frutos, evidenciada por el cambio de color de verde a morado intenso, comenzó en el mes de abril y se prolongó hasta el mes de agosto, indicando un periodo de 4 meses para la transición de botón a fruto maduro.

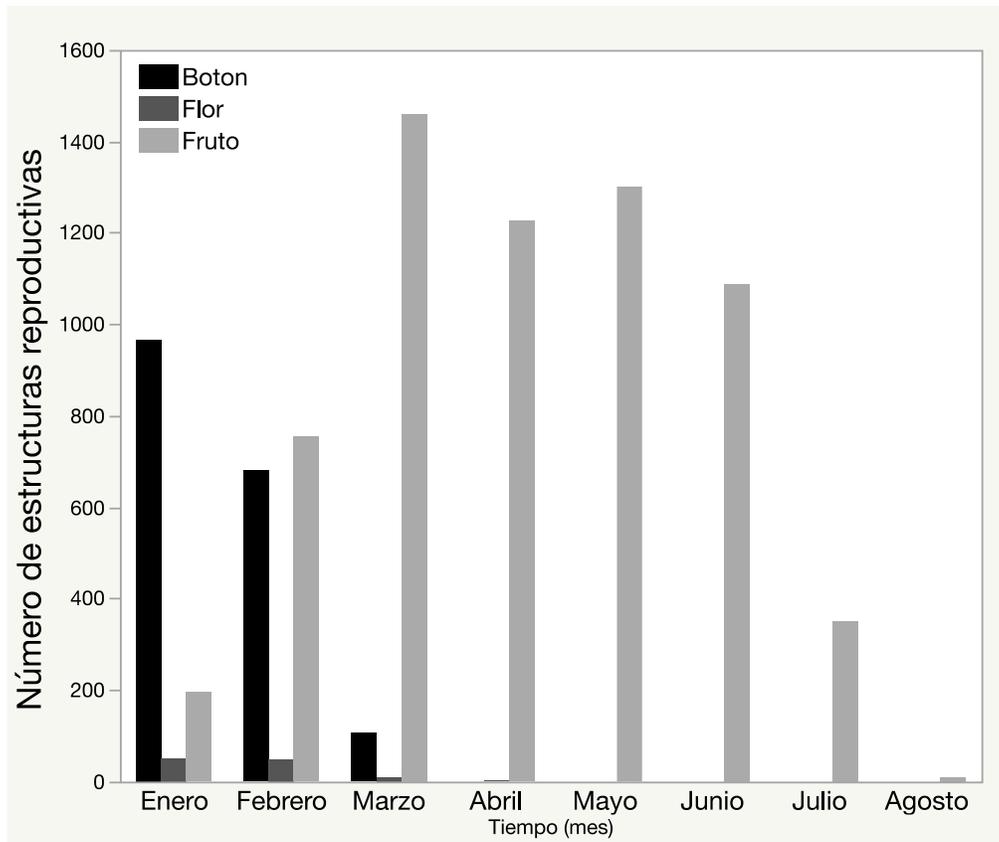


Figura 3. Fenología reproductiva de *Opuntia decumbens* durante la temporada de floración de 2017 en San Sebastián del Monte, Oaxaca (n=98 plantas).

El crecimiento de las plantas, evidenciado como el surgimiento de nuevos cladodios, se registró de noviembre de 2016 a abril de 2017, siendo noviembre el mes con mayor crecimiento (Figura 4). El crecimiento se dio posterior al término de la temporada de lluvias. Durante agosto de 2017, una vez terminada la temporada de fructificación comenzaron a observarse algunos cladodios nuevos, en plena temporada de lluvias.

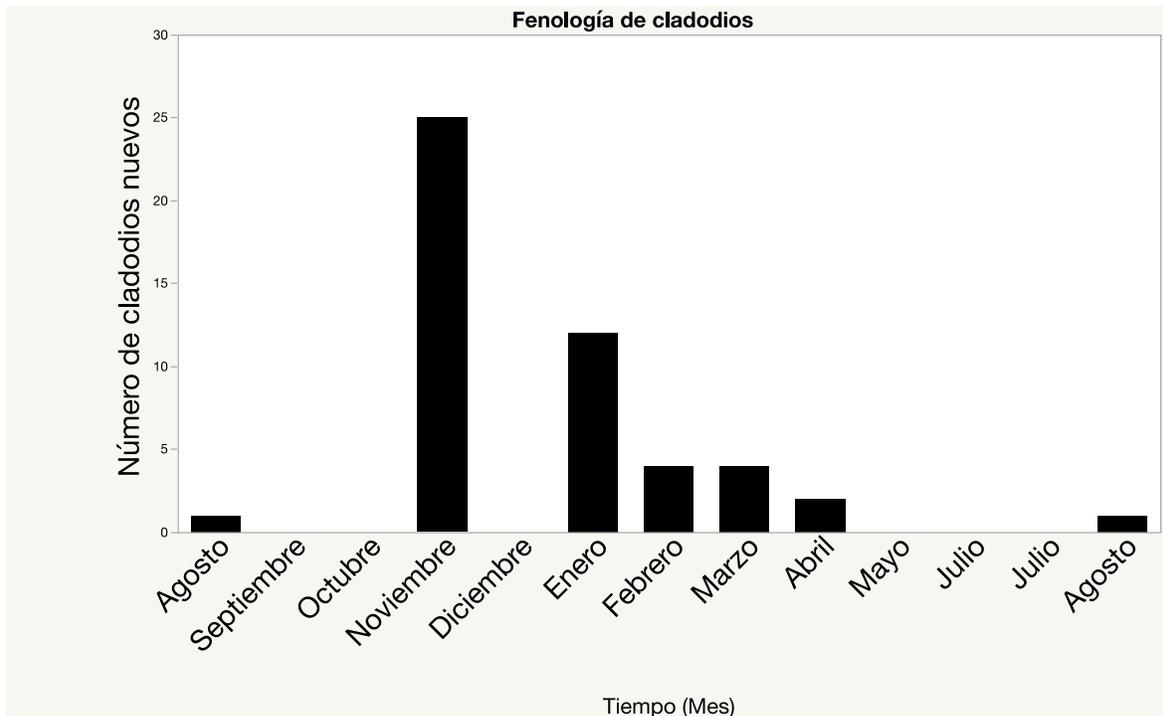


Figura 4. Número de cladodios nuevos de *Opuntia decumbens* en San Sebastián del Monte, Oaxaca. Datos de la temporada de crecimiento de agosto de 2016 a agosto de 2017 (N=98 plantas)

Marcha floral. Las flores de *O. decumbens* son diurnas, amarillas y algunas permanecen abiertas por dos días. La apertura de la corola inicia a las 11 hrs el primer día de apertura y a las 10 el segundo día, aunque debe considerarse que las flores del segundo día no cierran de manera perfecta (Figura 6). La máxima apertura en todas las flores se registró entre las 13 y 15 h, permaneciendo abiertas hasta las 18 h (Figura 5).

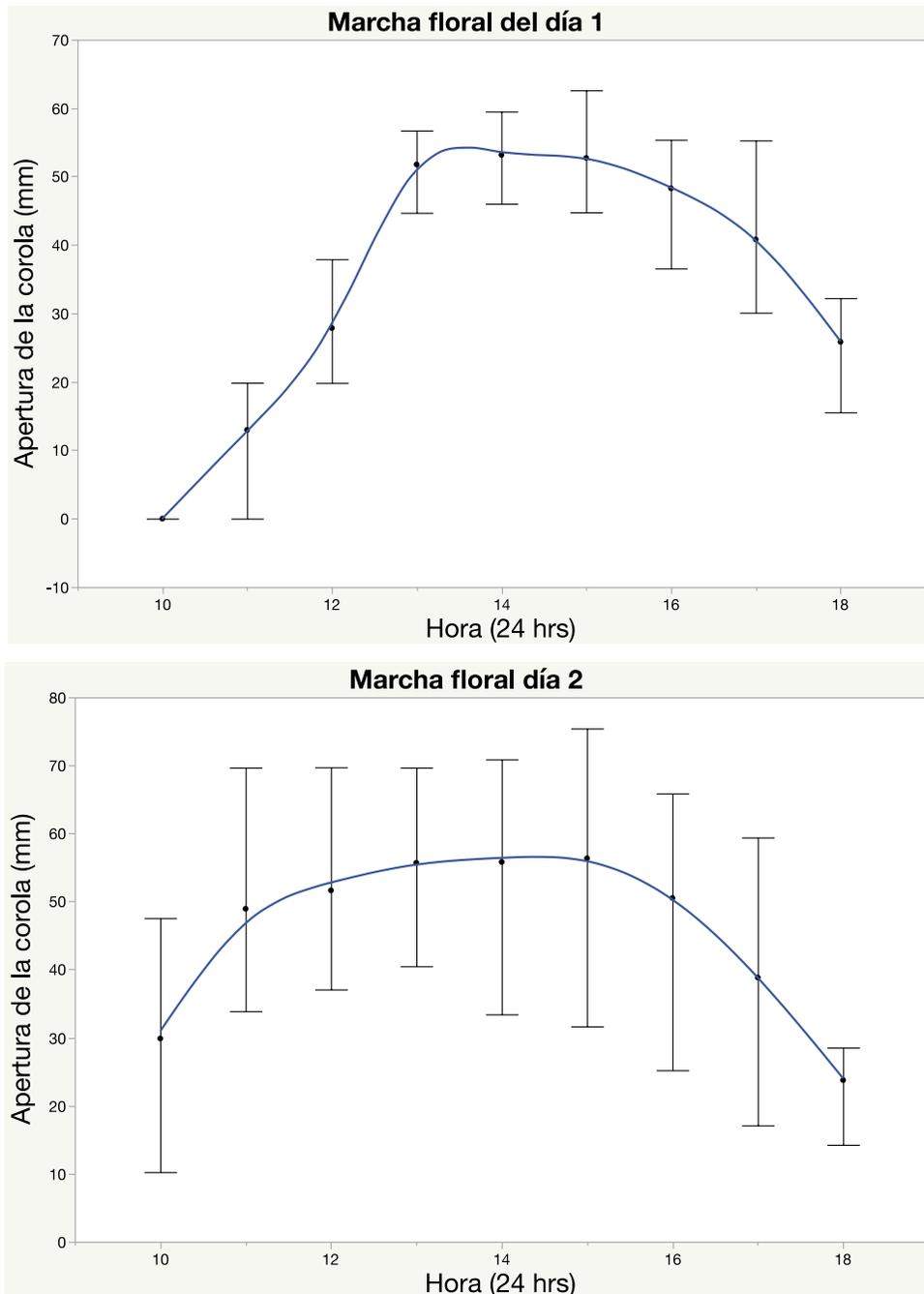


Figura 5 . Marcha floral de *Opuntia decumbens* durante la temporada de floración 2017 en San Sebastián del Monte, Oaxaca. Las flores que abren dos días inician su apertura una hora antes que las flores nuevas; la máxima apertura en ambos días se registró entre las 13 h y 15 h.

Visitantes florales. Se registró la visita de cuatro especies de abejas a las flores de *O. decumbens*. Las abejas interactuaron con anteras y estigma y se consideraron polinizadoras. Entre las especies polinizadoras se encuentran *Augochlorella* sp. (Halictidae), *Ceratina* sp (Apidae), *Ashmeadiella* sp. (Megachilidae) y *Lithurgus* sp. (Megachilidae) (Figura 6).

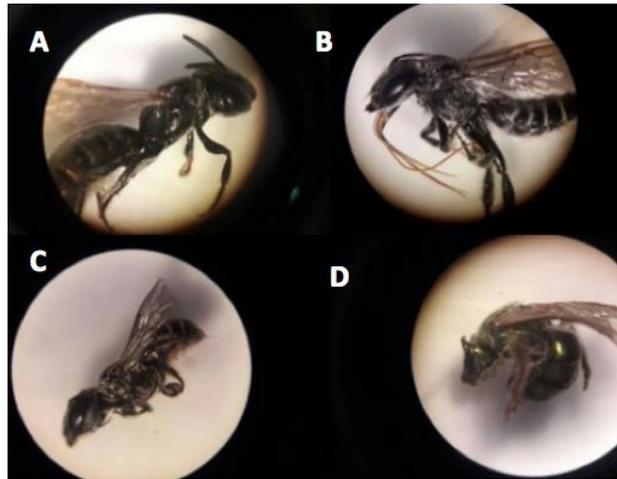


Figura 6. Especies de abejas polinizadoras de *Opuntia decumbens* en San Sebastián del Monte, Oaxaca. A) *Ceratina* sp.; B) *Lithurgus* sp.; C) *Ashmeadiella* sp.; D) *Augochlorella* sp.

Tabla 5. Morfometría floral de *Opuntia decumbens* en San Sebastián del Monte, Oaxaca ($n=20$ flores). Se muestran medias y error estándar.

Carácter floral	Media	Error estándar (EE)
Altura total (mm)	52.418	1.19
Diámetro del perianto (mm)	25.269	1.36
Altura del perianto (mm)	25.442	0.70
Diámetro del pericarpelo (mm)	16.183	0.36
Altura del pericarpelo (mm)	29.058	0.61
Altura del estilo (mm)	20.006	0.40
Número de lóbulos	7	0.23
Longitud de lóbulos (mm)	3.688	0.11
Longitud de estambre (mm)	7.959	0.44
Número de estambres	227	10.97
Distancia mínima estambres-antenas (mm)	0.796	0.15
Altura cámara nectararia (mm)	1.588	0.11
Diámetro polar cámara ovárica (mm)	6.888	0.41
Diámetro ecuatorial cámara ovárica (mm)	3.391	0.11
Numero de óvulos	153	15.05
Granos de polen totales	31532	2412.79
Razón P/O	226.737	10.92

Sistema de apareamiento. A *O. decumbens* le corresponde un valor de tres puntos en el índice de cruzamiento de Cruden (ICC), porque la apertura del perianto tuvo un diámetro superior a 6 mm, las flores tienen separación espacial mínima entre las estructuras reproductivas masculinas y femeninas de 0.79 mm (Tabla 5), lo que no se consideró como un indicador de hercogamia. Por otro lado, no hubo separación temporal de las funciones masculinas y femeninas por lo tanto se consideró que las flores presentan homogamia y se les asignó el valor de 0. El valor obtenido de ICC es 3, indicando que la especie es xenógama facultativa (Tabla 6).

El número promedio de granos de polen y óvulos fue **31,532** y **153**, respectivamente (Tabla 5). El cociente de P/O es **226.73**, un valor intermedio entre xenógamo facultativo y autógamo facultativo según el índice de Cruden (1977). Unificando el resultado de el cociente polen-óvulos y las características

morfológicas de las flores se determinó que *O. decumbens* posee un sistema de apareamiento xenógamo facultativo (Tabla 6).

Tabla 6. Variables cuantificadas para la estimación del sistema de apareamiento de *Opuntia decumbens* usando el Índice de Cruden (1977). Datos recabados en una población ubicada en San Sebastián del Monte, Oaxaca ($n = 20$ flores).

Parámetro	Evaluación	Valor
Diámetro del perianto	> 6 mm	3
Hercogamia	0.79 mm	0
Dicogamia	Homogamia	0
Suma		3
Cociente P/O	226.73:1	Xenógamo facultativo

Sistema de cruza. Se realizó un seguimiento mensual a las 120 flores distribuidas en los tres tratamientos y un control. Durante el primer mes de floración se observó el aborto repentino de numerosos botones y frutos inmaduros en la muestra general y también en los tratamientos. De los frutos restantes algunos fueron depredados, con distintos grados de intensidad aun estando protegidos por las bolsas de tela, razón por la cual la cosecha fue incompleta. Los frutos depredados fueron considerados como frutos exitosos pues se observó que estaban madurando y en algunos frutos la depredación fue parcial, siendo posible medirlos y recuperar algunas semillas. La proporción de frutos depredados en los distintos tratamientos fue 20% en entrecruza (EN) y autocruza obligada (AU), 13% en autocruza natural (AN) y 3% en los controles.

No se detectaron diferencias significativas en la proporción de frutos formados (*fruit set*) de los distintos tratamientos ($\chi^2=4.240$, $p=0.236$). La proporción de frutos formados en el tratamiento EN fue de 76.66% (23 de 30) seguido del AN (19 de 30= 63.33%), AU (17 de 30= 56.66%), y por último el control (16 de 30= 53.33%) (Figura 7).

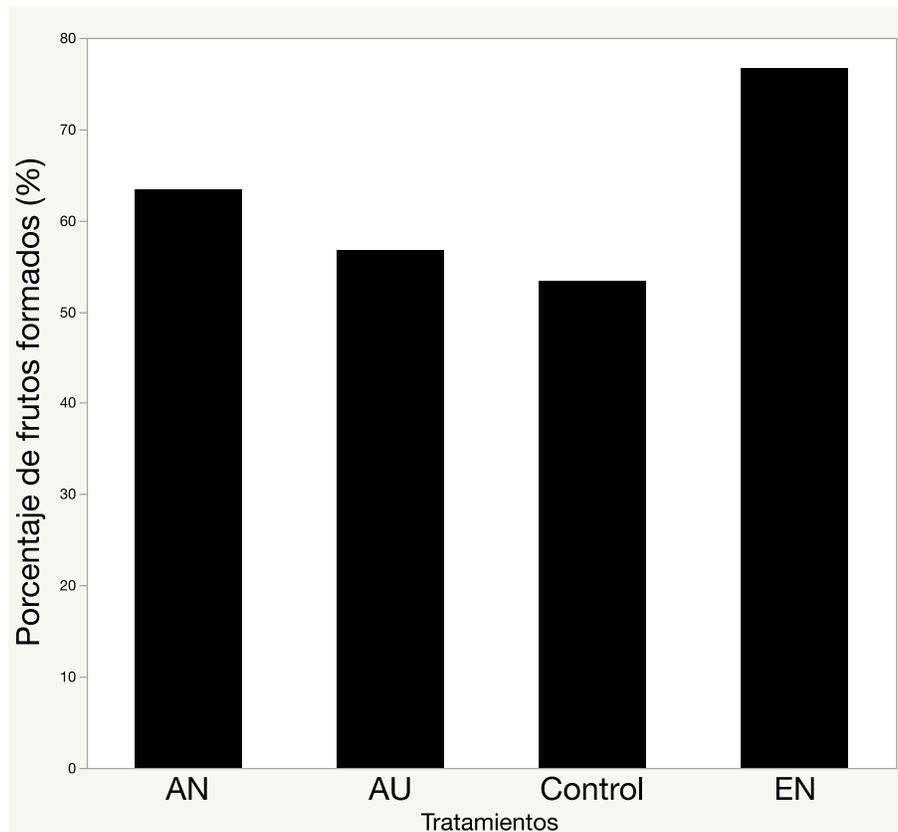


Figura 7. Porcentaje de frutos formados de *Opuntia decumbens* en los tratamientos de polinización controlada (entrecruza (EN), autocruza obligada (AU), autocruza natural (AN) y control). Datos recabados en una población ubicada en San Sebastián del Monte, Oaxaca ($n = 30$ lores).

No hubo diferencias significativas. en la altura de los frutos entre los distintos tratamientos ($F=1.929$, $p=0.135$, $g/3$), pero sí en el diámetro ($F=3.505$, $p=0.021$, $g/3$). El tratamiento control produjo los frutos con mayor diámetro, mientras que los frutos del tratamiento AN fueron los de menor diámetro; entre los tratamientos EN y AU no hubo diferencias significativas (Tabla 5).

El *seed set* (formación de semillas) difirió significativamente ($\chi^2=192.369$, $p<0.05$, $g/3$). El control produjo mayor número de semillas, seguido del tratamiento EN ($\chi^2=4.865$, $p=0.027$). Entre los tratamientos con intervención sobre la polinización, la EN fue más exitosa que los tratamientos AU ($\chi^2=103.755$, $p<0.05$) y AN

($\chi^2=70.665$ $p<0.05$). Entre ambos tratamientos de autocruza no se encontraron diferencias significativas ($\chi^2=2.652$, $p=0.103$). (Tabla 7)

Se observó que en todos los tratamientos y control se produjeron frutos con muy pocas o sin semillas. En el tratamiento EN, 11% fueron frutos sin semilla, mientras que en el control 14% presentaron esta condición. El tratamiento AU fue el que registró mayor porcentaje de frutos sin semilla con 30%, seguido del tratamiento AN con 20%.

Partiendo del número total de semillas en los tratamientos EN (W_x) y AU (W_s) se estimó la tasa de autofecundación (S) y la tasa de entrecruza (t_e) de la siguiente forma:

$$S=188/(805+188)=0.189$$

$$t_e=805/(805+188)=0.810$$

El valor de tasa de entrecruzamiento (t_e) fue de 0.810, valor cercano al 1, por lo cual se determinó que *O. decumbens* presenta un sistema de cruce predominantemente xenógamo, con una tendencia clara al entrecruzamiento. La fórmula inversa, la tasa de autofecundación tuvo una tendencia hacia 0, lo que también indica un sistema de cruce xenógamo, aunque hay una fracción de autogamia en la población.

Tabla 7. Media del número y peso de las semillas producidas en cada tratamiento de polinización controlada de *Opuntia decumbens*. El *seed set* se calculó con una media de óvulos por flor =153. Se indican con letras los grupos que difieren significativamente, se usó la prueba de contrastes ortogonales en el caso del número de semillas y Tukey-Kramer para el peso. Datos recabados en una población ubicada en San Sebastián del Monte, Oaxaca ($n = 30$ frutos).

Tratamiento	Número de semillas	<i>Seed set</i>	Peso de semillas (g)	Porcentaje de germinación (%)
EN	44.33 a	0.289	0.0086 a	78 a
AN	13.93 b	0.091	0.0087 a	73.33 a
AU	18.8 b	0.122	0.0088 a	90.66 b
Control	62.07 c	0.405	0.0073 b	79.33 a

No hubo diferencias significativas en el peso de las semillas entre los diferentes tratamientos de polinización manual; sólo las semillas del control fueron significativamente más ligeras al resto de los tratamientos ($F=5.694$, $p=0.001$, g.l.=3, Tabla 7).

Germinacion. Todos los tratamientos tuvieron altos porcentajes de germinacion, en un periodo de tiempo de 35 días (Figura 8), siendo el tratamiento AU el que registró valores significativamente superiores al resto de los tratamientos con 90.6% ($\chi^2=16.942$, <0.01). Entre los tratamientos control (79.33%), EN (78%) y AU (73.33%) no se detectaron diferencias significativas. Tampoco se registraron diferencias significativas en la velocidad de germinación $F=2.117$, $p=0.108$, gl= 3 (Tabla 7).

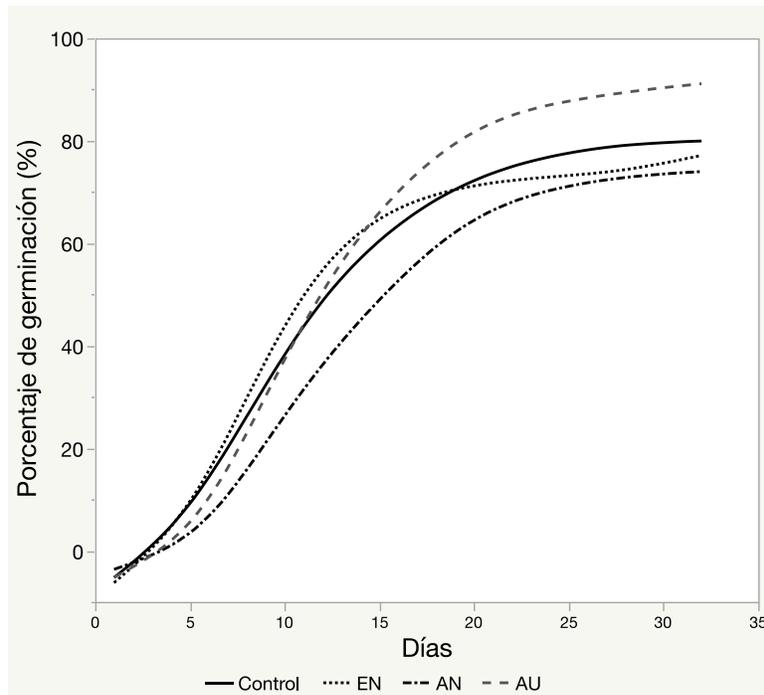


Figura 8. Curva de germinación acumulada de los cuatro tratamientos durante 35 días. Datos recabados de semillas colectadas en una población ubicada en San Sebastián del Monte, Oaxaca ($n = 600$ semillas de dos meses por tratamiento).

No se encontraron diferencias significativas en el tiempo promedio de germinación de las semillas de cada tratamiento. Por otro lado, el índice de sincronización de todos los tratamientos fue cercano a 0 indicando que la germinación es asincrónica; no se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos. Tampoco se encontraron diferencias significativas en las tasas de germinación (Figura 9).

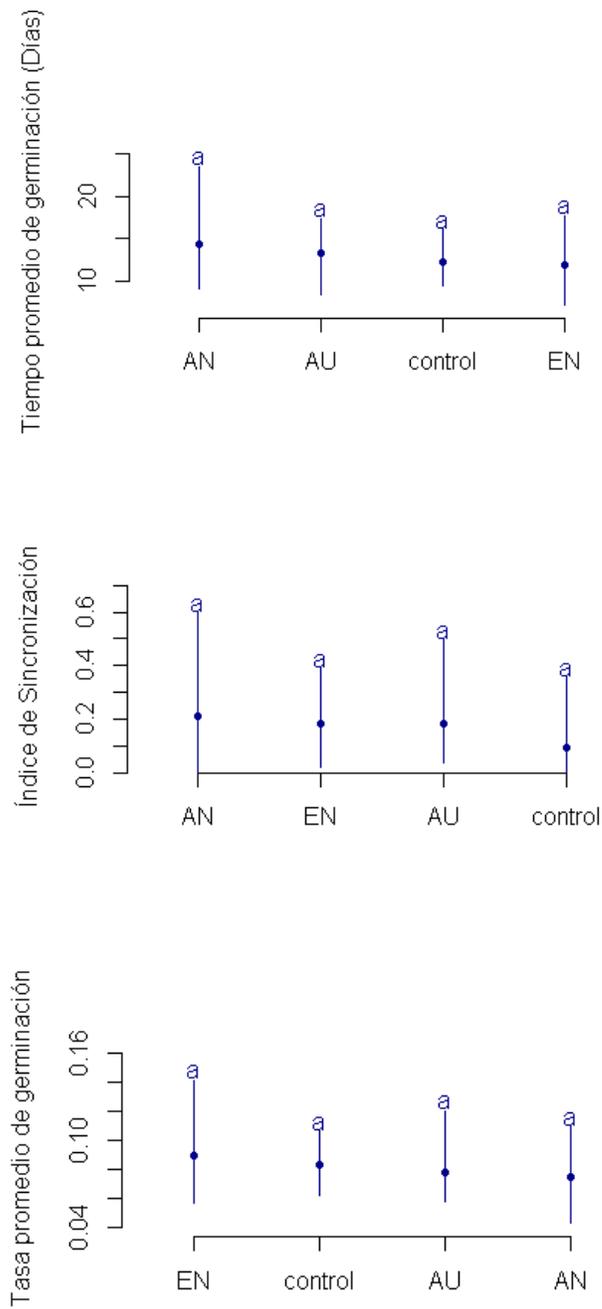


Figura 9. a) Tiempo promedio de germinación; b) Índice de sincronización y c) Tasa promedio de germinación. Letras iguales indican la ausencia de diferencias entre los grupos.

Depresión por endogamia. La depresión por endogamia fue mayor en la formación de semillas ($\delta=0.57$), consistente con la baja formación de semillas por autocruza. En la germinación donde el tratamiento autocruza obtuvo porcentajes de germinación más altos que el resto de los tratamientos, hubo ausencia de depresión por endogamia (estimado de $\delta=-0.15$). En la formación de frutos, donde no hubo diferencias significativas entre tratamientos, la depresión por endogamia fue baja ($\delta=0.26$).

Reproducción vegetativa. 100 % de los cladodios jóvenes y viejos produjeron raíces un mes después de ser trasplantados en el Jardín Botánico del CIIDIR.

Etnobotánica. El resultado de las 38 entrevistas etnobotánicas dio información sobre el uso de 11 de las 12 especies como alimento, siendo los frutos la principal estructura comestible. De las 12 especies presentadas a los colaboradores locales, *O. decumbens* es una de las que registró mayor número de reconocimientos positivos (97%), lo que es un indicador de la importancia de la especie a nivel local (Figura 10).

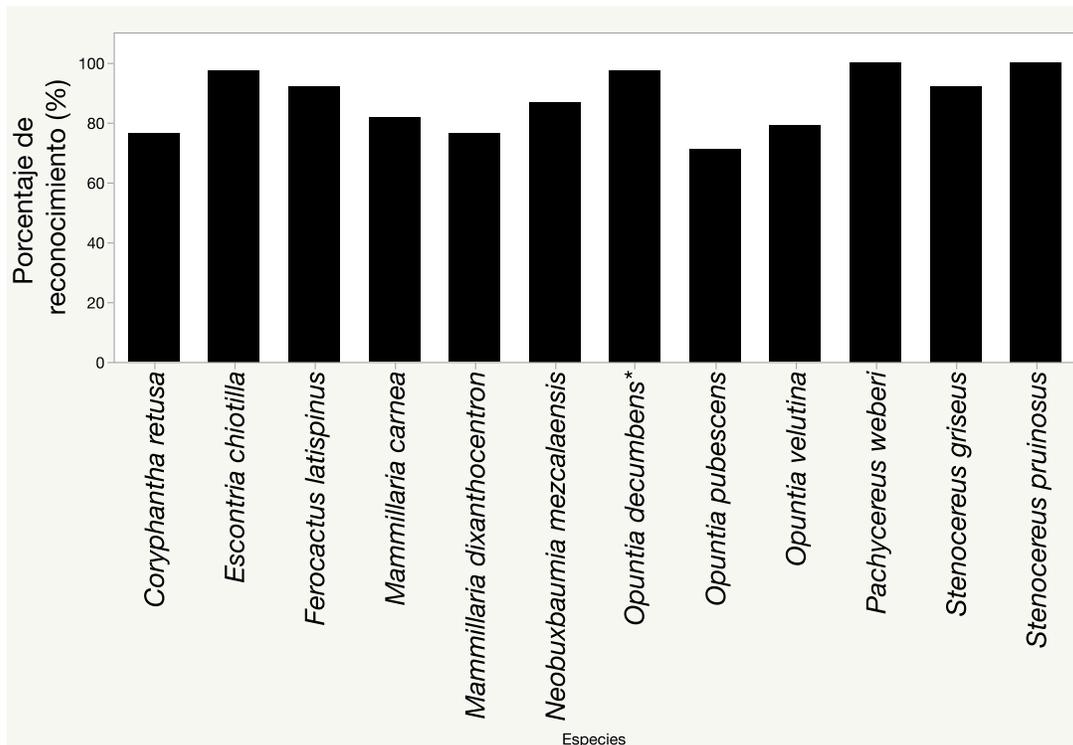


Figura 10. Porcentaje de reconocimientos positivos por parte de los colaboradores de San Sebastián del Monte, Oaxaca (n= 38 colaboradores).

Localmente *O. decumbens* es conocida por cuatro nombres, dos en mixteco y dos en castellano: *Chiqui-iaie*, *Tomin-dia*, Nopal criollo y Tuna. Es utilizada como alimento y tintóreo durante la época de fructificación (mayo a agosto). Los frutos son recolectados de las poblaciones silvestres para autoconsumo y ninguna persona entrevistada refirió contar con ejemplares en sus casas o comerciar con los frutos.

Su uso como alimento es ocasional, se come durante las labores de campo de los habitantes para refrescarse. Su uso como tintóreo es más elaborado y se describe brevemente en el siguiente procedimiento: los frutos colectados son lavados en agua para eliminar las gloquidios o aguates, frotando unos contra otros, después se muelen en metate (mortero de piedra usado para moler en algunas comunidades rurales) sin descartar cascara o semillas (Figura 11. Fotografía B), se emplean aproximadamente ocho frutos por kilo de masa de maíz. El resultado

es una pulpa colorida a la que se le agrega masa de maíz hasta integrar ambos ingredientes (Figura 11. Fotografía C). La cocción sigue el procedimiento habitual de una tortilla normal sin que se modifique el color adquirido por la tuna. El sabor de la tortilla es ligeramente dulce, pero no muy distinto al de una tortilla habitual (Figura 11. Fotografía D). La elaboración y consumo de “tortillas de tuna” no está relacionado a ninguna celebración, su uso se limita a aprovechar un recurso temporal que agrega valor estético a un elemento de la dieta diaria de los habitantes.



Fotos: Luis Eder Ortiz Martínez

Figura 11. Proceso de elaboración de la “Tortilla de tuna” en San Sebastián del Monte, Oaxaca. A: Fruto maduro de *Opuntia decumbens*. B: Molido del fruto en metate. C: mezcla de pulpa con masa de maíz. D: Cocción de tortilla en comal de barro.

Valor de uso. El índice de VU indica que a escala local *O. decumbens* tiene el mismo valor de uso (0.052) que 7 especies de cactáceas locales, incluidas dos especies de interés económico (*Escontria chiotilla* y *Stenocereus pruinosus*). La especie que registro un mayor valor de uso fue *Ferocactus latispinus* con un VU

de 0.105 (Figura 12). La descripción de los usos de cada especie se resumen en la Tabla 8.

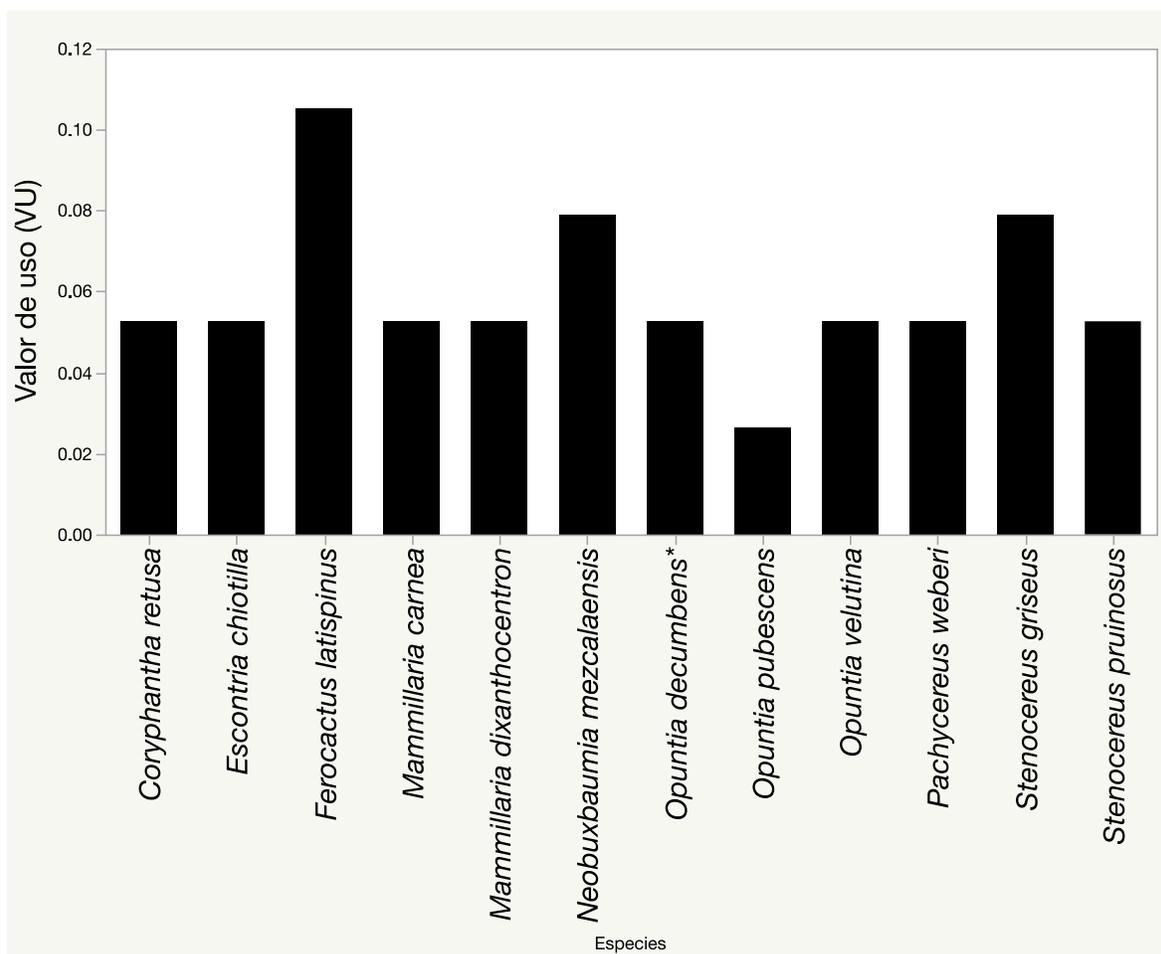


Figura 12. Valor de uso de las 12 especies de cactáceas de San Sebastián del Monte, Oaxaca. *Ferocactus latispinus* es la especie con mayor número de usos. 8 de las 12 especies presentan el mismo valor de uso. Información aportada por 38 colaboradores locales.

Tabla. 8. Usos, estructuras usadas y nombres comunes de las cactáceas de San Sebastián del Monte, Oaxaca. Categorías de uso: C: comestible, Cb: combustible, Cm: cosmético, Co: construcción, Fo: forraje, Ju: juguete, M: medicinal, Ti: tintóreo, Or: ornamental, Ut: utensilio, V: venta. Nombres comunes en castellano y mixteco (*). Existe confusión entre algunas de las especies, *Mammillaria carnea* y *Mammillaria dioxanthocentron* son consideradas como una misma especie; este mismo fenómeno fue registrado para *Coryphantha retusa*, a la cual algunos de los habitantes considerarían como una versión juvenil de *Ferocactus latispinus*.

Especie	Usos	Uso simple	Estructura	Nombres comunes
<i>Coryphantha retusa</i>	C, M	Fruto se consume directo, tallo se hierva y consume como remedio para las piedras en los riñones	Fruto, tallo	Biznaga, Tucushini*, Ticusshini ia*, Shitala ia*
<i>Escontria chiotilla</i>	C, V	Fruto se consume directo, algunas familias comercian el fruto	Fruto	Jiotilla, pitayita, Sholacate*, Tochichi ya*, Tochichi none*, Tochichi ne*
<i>Ferocactus latispinus</i>	C, M, Ut	Fruto se consume directo, tallo usado para elaborar dulce cristalizado y también se hierva y consume como remedio para las piedras en los riñones, espina usada para cortar las hojas de <i>Brahea dulcis</i> en la elaboración artesanal de sombreros de palma	Fruto, tallo, espina	biznaga, Piña, Uña de gato, Ticusshini*, Ticusshino*
<i>Mammillaria carnea</i>	C, Or	Frutos se consumen directo, planta de patio	Fruto, toda	Chilitos, Mammillaria, Biznaguita blanca, Ticusshinini izo*, Ticusshini*, Shinano*, Ticusshini ia*
<i>Mammillaria dioxanthocentron</i>	C, Or	Frutos se consumen directo, planta de patio	Fruto, toda	Chilitos, Mammillaria, Biznaguita blanca, Ticusshinini izo*, Ticusshini shinano*, Ticusshini ia*
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	C, M, Co	Flor consumida como verdura, tallo se muele y aplica en el cabello para teñir las canas, fruto se consume directo	Fruto, flor, tallo	Pitayo, Órgano, Tochichi be*
<i>Opuntia decumbens</i>	C, Ti	Mezclado con maíz para elaborar tortillas y como fruta	Fruto	Nopal criollo, Tuna, Chiqui iaie*, Tomin dia*, Tomin dia canachiqui iaie*,
<i>Opuntia pubescens</i>	M	Consumido en té para mejorar la memoria	Tallo	Cholla, Espina de burro, Nopal, Nopal de burro, Espina de perro Iñoji*, Tomin dia*,
<i>Opuntia velutina</i>	C, Fo	Tallos tiernos usados como verdura, alimento para las vacas	Tallo	Nopal de campo, Nopal de monte Tomin cua*, Tomin dia*, Tomin azuco*,
<i>Pachycereus weberi</i>	C, Cb	Frutos se consumen directo, tallo se deja secar y se usa como leña	Fruto, tallo	Chiquito, Órgano, Pitaya, Tochiquito*
<i>Stenocereus griseus</i>	C, Ju, V	Frutos se consumen directo, algunas familias los comercian, tallo se usa para hacer carritos de juguete	Fruto, tallo	Pitaya de agosto, Órgano, Tohichi caia*, Tochichitina*,
<i>Stenocereus pruinus</i>	C, V	Frutos se consumen directo, algunas familias los comercian	Fruto	Pitaya de mayo, Tochichi cua*, Tochichi, Tochichimayo*

Discusión

Fenología. Las flores de *Opuntia decumbens* abren de uno a dos días, un fenómeno reportado previamente para otras especies del género como *O. robusta* (del Castillo, 1994) y *O. rastrera* (Mandujano et al., 1996) pero poco frecuente en la familia Cactaceae, en la cual predominan las especies con flores con un solo día de vida (Mandujano et al., 2010).

O. decumbens produjo una gran cantidad de flores de manera asincrónica en la temporada 2017, pues sólo algunas flores abrían de forma simultánea, esta estrategia de floración ha sido reportada para otras especies de *Opuntia* incluidas algunas poblaciones de *O. leucotricha* y *O. streptacantha* cuyo despliegue floral diario es menor al 10% respecto al total de botones (García, 1984). Ésta estrategia se ha sugerido como una forma de favorecer la entrecruza pues obliga a los polinizadores, principalmente abejas a desplazarse entre un mayor número de flores y plantas (Lenzi y Orth, 2012), reduciendo la probabilidad de realizar cruza geitonogámicas (Domínguez y Dirzo, 1995). Otra ventaja de la floración asincrónica es un tipo de estrategia *bet-hedging*, en la que ante condiciones de estocasticidad ambiental, individuos que florecen de manera temprana o tardía pueden ser más propensos a la polinización cruzada, debido a la oferta de menor número de flores (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995; Zimmerman, 1998).

Se registró el aborto de números botones y frutos inmaduros en el seguimiento fenológico. Factores extrínsecos como la depredación de semillas y a la limitación de recursos, así como factores intrínsecos como la capacidad e la planta madre de proveer los recursos necesarios para el crecimiento y desarrollo de los frutos han sido propuestos como explicaciones del aborto de frutos inmaduros (Stephenson, 1981; Piña et al., 2007; 2010). Por ejemplo, en *O. mycrodasys* se registró el aborto de aproximadamente 30% de los frutos a causa del ataque de larvas de *Olycella* aff. *junctolineella* (Lepidoptera), siendo las plantas sometidas a mayor estrés

nutricional las más susceptibles a la herbivoría (Piña et al., 2010). Este aborto selectivo puede ser visto como un mecanismo a través del cual las plantas dejan de invertir recursos en frutos que contienen descendencia que difícilmente contribuirá a generaciones posteriores (Stephenson, 1981).

En los experimentos de polinización controlada el porcentaje de frutos abortados en los tratamientos de autopolinización fue de 20 a 23% mayor que en el de entrecruza, además se observó una producción significativamente menor de semillas por fruto, lo que podría indicar que el alto porcentaje de frutos abortados en estos tratamientos y en la muestra general pudo deberse en parte a una deficiente polinización. En algunas especies se ha observado que la autopolinización tiende a producir menos semillas (Winsor et al., 1987; Niessenbaum, 1999; Wilcock y Neiland, 2002) y es más probable que aborte los frutos (Stephenson, 1981). Este fenómeno se observó en *O. phaeacantha* (Lenzi y Orth, 2012), la cual abortó casi todos los frutos producidos en experimentos de autopolinización, presumiblemente a causa de incompatibilidad tardía o depresión por endogamia.

Visitantes florales. Las abejas fueron los únicos polinizadores registrados de *O. decumbens*. Es sabido que en el género la melitofilia (polinización por abejas) es dominante (Mandujano et al., 2010). De las especies de abeja que visitaron las flores de *O. decumbens*, *Ashmeadiella* sp., pertenece a un género de abejas de talla pequeña que son visitantes florales poco comunes para *Opuntia*, y debido a su comportamiento cuando entran en las flores de *Opuntia* sin tocar el estigma son consideradas polinizadores poco efectivos de estas plantas (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002). En cuanto a las especies *Augochlorella* sp. y *Lithurgus* sp., especies pertenecientes al mismo género se han reportado como polinizadoras de *O. phaeacantha* y *O. polyacantha* (Osborn, et al., 1988).

Sistemas de cruce y apareamiento. El sistema de cruce de *O. decumbens* es mixto. La presencia de sistemas de cruce mixto en *Opuntia* se ha sugerido como una condición ancestral en el género (del Castillo, 1999; Mandujano et al., 2010). Se ha documentado la existencia de sistemas de cruce mixtos, donde los niveles de xenogamia y autogamia difieren entre especies y poblaciones e incluso entre temporadas de floración (Reyes-Agüero et al., 2006; Lenzi y Orth, 2012), siendo esta una de las adaptaciones que han permitido la existencia y desarrollo de densas poblaciones, así como la capacidad de colonizar nuevas áreas (Rebman y Pinkava, 2001).

La presencia del sistema de cruce mixto, capaz de producir semillas viables por entrecruza y autocruza, también puede explicar el porqué *O. decumbens* ha logrado dispersarse en casi toda la república mexicana, pues ésta es considerada una adaptación ventajosa para la colonización de nuevos hábitats después de la dispersión a larga distancia (Stebbins, 1970; Baker, 1955). Otras especies de *Opuntia* con amplia distribución en México como *O. robusta* (del Castillo, 1986; Esparza, 2010), *O. streptacantha* (Esparza, 2010), *O. cochiniifera* y *O. rastreara* también son de sistema mixto (Trujillo y Gonzáles, 1991).

El índice de Cruden obtenido a partir de las características morfológicas indica que *O. decumbens* es una especie xenógama facultativa, cuya relación polen/óvulo cae una categoría intermedia entre autógeno facultativo y xenógamo facultativo (226:1). La relación polen/óvulo es muy variable en la familia Cactaceae, y en el género *Opuntia* se ha registrado de 400:1 a 800:1 (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002). Algunas especies con razón P/O similares son *O. tomentosa* 547:1, *O. robusta* 765:1 (del Castillo y Trujillo-Argueta, 2009), y *O. rastrea* 439:1 (Mandujano et al., 1996).

En especies de *Opuntia* cuyo índice de Cruden indicó la presencia de sistema de apareamiento intermedio entre xenógamo facultativo y autógeno facultativo, como *O. tomentosa*, se ha documentado el mismo éxito en la formación de frutos y

semillas por entrecruzas y autocruzas (Mandujano et al., 2014). Por otro lado, en *O. rastrera* sí se registró menor producción de frutos y semillas en los tratamientos de autopolinización respecto a los de entrecruza, indicando un efecto negativo de la autopolinización y que la especie tiende a la xenogamia (Mandujano et al., 1996).

Estudios de biología reproductiva de otras especies del género han sugerido que la xenogamia es el sistema de reproducción preferencial (Osborn et al., 1988; Nerd y Mizrahi, 2001), generalmente acompañado con distintos grados de autocompatibilidad (Nerd y Mizrahi 2001). Esta posibilidad de alternar entre la autogamia y xenogamia ha sido descrita como una condición ancestral dentro el género (del Castillo, 1999) que ha permitido mantener la diversidad genética y reducir la dependencia de polinizadores, pero con la desventaja de una alta depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

Si bien los tratamientos de autopolinización fueron capaces de formar frutos, los tratamientos de polinización natural (AN) y polinización obligada (AU) produjeron en promedio 72 y 57% menos semillas que el tratamiento de entrecruza (EN). El éxito en la formación de frutos y semillas viables por entrecruza y autocruza se ha registrado en otras especies de *Opuntia*, como *O. phaeacantha* (Osborn, 1988) y *O. monacantha* (Lenzi y Orth, 2012), en ambas especies la polinización cruzada y autopolinización obligada son igual de exitosas pero no así la autopolinización natural. Las diferencias entre ambos tratamientos de autopolinización (manual y natural) podrían indicar si ésta no es mediada por un polinizador, la formación de frutos y semillas serán poco efectivas (Lenzi y Orth, 2012).

Depresión por endogamia. Se ha indicado que las poblaciones con tasas altas de autofecundación pueden ser propensas a la depresión por endogamia, expresándose en un bajo *seed set*, *fruit set*, porcentaje de germinación y adecuación (*Fitness*) en comparación a poblaciones donde la entrecruza es más frecuente (Lamont et al., 1993; Ágren, 1996; Fischer y Matthies, 1998). Lo anterior

expone a las poblaciones a consecuencias negativas para su persistencia a largo plazo al reducir su diversidad genética y adecuación (Oostermeijer, 2000). En el cálculo de depresión por endogamia, valores superiores a $\delta=0.5$ se consideran como alta depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987) y en *O. decumbens* se detectó alta depresión por endogamia en el *seed set* ($\delta=0.57$) pues el número promedio de semillas formadas por autocruza fue menor que en entrecruza (57%). Un fenómeno similar se observó en *O. rastrera*, para la cual la depresión por endogamia es muy intensa y la adecuación de la progenie derivada de autopolinización es menor a la de entrecruza, siendo la germinación y la producción de semillas las etapas más críticas (Mandujano et al., 1996). En *O. macrocentra* la depresión por endogamia también fue mayor en *seed set* (0.48) que el *fruit set* (0.08) (Mandujano et al., 2013). En *O. tomentosa* los tratamientos de autopolinización y entrecruza producen el mismo número de semillas y la formación de frutos por entrecruza es solamente 5% superior, encontrándose baja depresión por endogamia ($\delta=0.05$) (Mandujano et al., 2014). En *Grusonia bradtiana* (Opuntioide), también se detectó mayor depresión por endogamia en el *seed set* ($\delta=0.88$) que en el *fruit set* ($\delta=0.27$) y al igual que en *O. decumbens* no se encontró depresión por endogamia en la germinación, pues ésta fue igual o mayor en los tratamientos de autopolinización que en los de entrecruza (Plasencia-López, en prensa).

Germinación. La germinación de semillas fue alta independientemente de su tratamiento. En general se ha observado que las semillas de *Opuntia* germinan con facilidad dentro de un lapso de un año después de su colecta (Beltrán y Aguirre, 1981; Mondragón y Pimienta 1995; Mandujano et al., 1996) e incluso llegan a registrar porcentajes de germinación superiores al 94% en algunas especies como *O. joconostle*, *O. stricta* y *O. maxima* (Sánchez, 1997; Gimeno y Villa, 2002).

El porcentaje de germinación superior al 70% indica que en en San Sebastián de Monte las semillas de *O. decumbens* no presentan latencia (Flores et al., 2006),

pues independientemente del tratamiento de polinización, todos tuvieron porcentajes de germinación altos y tiempos de germinación relativamente rápidos. La ausencia de latencia en las semillas de *O. decumbens* podría ser una de las adaptaciones que expliquen su éxito en términos de distribución geográfica, pues la tasa de germinación altas benefician el rápido establecimiento de plántulas y reducen la competencia con otras especies (Vázquez-Yáñez y Orozco-Segovia, 1996; de la Barrera y Nobel, 2003).

La cantidad de semillas producidas por autocruza fue significativamente menor en los tratamientos de autocruza, pero resalta el hecho que la mayor parte de las semillas formadas en estos frutos fueron viables, e incluso en el tratamiento de autocruza obligada el porcentaje de germinación fue superior al tratamiento de entrecruza. En otras especies se ha observado menor viabilidad en semillas producidas por autopolinización, tal es el caso de *O. monacantha* (Lenzi y Orth, 2012) la cual presenta porcentajes de germinación mayores en semillas producidas por tratamientos de entrecruza (31%) que en los de autocruza obligada (16%) y autocruza natural (5%). A pesar del alto porcentaje de germinación en laboratorio, en campo se esperaría que muy pocas semillas logren germinar, estudios demográficos han establecido que solo una de cada 3 millones de semillas producidas logra germinar y establecerse (Mandujano, 1995).

Reproducción vegetativa. Durante la temporada 2016-2017 se produjeron pocos cladodios, en contraste se registró un alta producción de botones, flores y frutos. Se ha sugerido la existencia de una alternancia anual entre crecimiento y despliegue reproductivo sexual dentro del género, donde temporadas de alta producción de flores reducen el número de nuevos brotes vegetativos (crecimiento) y viceversa, temporadas de alta producción de nuevos cladodios son seguidas por baja producción de flores (Bowers, 1996).

Se observó la fragmentación de tallos en campo, y un alto porcentaje de enraizamiento de los tallos que fueron trasladados al Jardín Botánico del CIIDIR.

La posibilidad de reproducción de *O. decumbens* por la vía sexual y clonal por fragmentación pueden explicar su amplia distribución, como en otras especies del género (Reyes-Agüero et al., 2001). Ambas formas de reproducción les confieren ventajas para el mantenimiento y crecimiento de sus poblaciones, por un lado la reproducción sexual resulta en nuevas recombinaciones genéticas capaces de colonizar nuevos ambientes a través de la dispersión a larga distancia (Cook 1985; Stearns, 1987), mientras que la reproducción clonal permite mantener genotipos exitosos, desarrollar densas poblaciones y colonizar rápidamente nuevas localidades (Rebman y Pinkava, 2001).

Etnobotánica. *O. decumbens* es útil localmente pero no cuenta con el mismo nivel de importancia que otras especies como las pitayas (*Stenocereus griseus* y *S. pruinosus*) las cuales a nivel regional representan un importante recurso de subsistencia e ingreso monetario para 45 localidades (Luna-Morales, 1999).

Se documentó el uso de 11 de las 12 especies de cactáceas como comestible. En el municipio de Santo Domingo Tonalá, cabecera municipal de San Sebastián del Monte, se ha documentado el uso de 44 especies de plantas suculentas, entre ellas 23 cactáceas, cuyo uso es en su mayoría como comestible, siendo las plantas del género *Opuntia* uno de los recursos cuyo uso es mas frecuente (Martínez-Cortes et al., 2017).

El uso tradicional de numerosas plantas han dejado de practicarse en algunas regiones a causa de la aparición de productos industriales que los han sustituido, o productos naturales con el mismo uso cuya producción es más sencilla (López et al., 1997 Borgen et al., 2005). En el caso de *O. decumbens* en Santo Domingo Tonalá, Martínez-Cortes et al. (2017), reportan los mismos usos como comestible y tintóreo, y mencionan que es una planta de importancia cultural, reconocida por una gran parte de los habitantes, pero cuyo uso es cada vez menos frecuente.

En cuanto a la forma de obtención de los recursos, Martínez-Cortes et al. (2017), mencionan que la colecta de recursos vegetales es la principal forma de manejo, generalmente usado para el autoconsumo, que aunque no se encontraron signos de sobreexplotación, los mismo habitantes reconocen un declive en la abundancia de algunas plantas dentro del municipio. En la localidad de San Sebastián del Monte algunas personas también indicaron que antes era más fácil encontrar los frutos de *O. decumbens*, lo cual fue constatado en las vistas de reconocimiento y establecimiento de la muestra.

Los frutos de *O. decumbens* se aprovechan mientras se encuentran disponibles, su uso es meramente estético, aunque posiblemente el fruto aporte elementos nutricionales a las tortillas. El uso de los frutos y semillas de cactáceas para agregar valor nutrimental (principalmente proteínas) a un elemento de consumo diario como las tortillas se ha reportado para otras especies de cactáceas como *Pachycereus weberi*, *Pachycereus grandis* (Arias y Terrazas, 2013) *Stenocereus stellatus* y *S. pruinosus* (Rojas-Pérez et al., 2015).

Los frutos de las cactáceas han atraído interés nacional e internacional debido a su valor comercial potencial (Osorio-Esquivel et al., 2011). Investigaciones han resaltado las propiedades nutrimentales de tallos, frutos y semillas de diferentes especies de cactáceas, entre ellas algunos nopales que son una excelente fuente de fibra, compuestos fenólicos, ácidos grasos y betalaínas con buena capacidad antioxidante (Guzmán-Maldonado et al., 2010; Osorio-Esquivel et al., 2011; Morales et al., 2012). Por ejemplo, los frutos y semillas de especies como *O. matudae* y *O. joconostle* son considerados productos con gran potencial debido a su alto contenido de ácidos grasos poliinsaturados (Morales et al., 2012), a los cuales se les asocia con la reducción del riesgo de desarrollar enfermedades cardiovasculares, inflamatorias y autoinmunes (Simopoulos, 2002). A partir de estas propiedades es que se ha buscado promover su consumo convencional, así como su incorporación a productos manufacturados (Morales et al., 2012).

Se sabe que los frutos de cactáceas son ricos en betalaínas, un grupo de aproximadamente 70 pigmentos hidrosolubles que van del anaranjado al rojo violáceo, con amplio uso en la industria alimentaria y que actualmente se obtiene a partir del betabel (*Beta vulgaris*) (Rojas-Pérez et al., 2015). Existe una creciente demanda de colorantes naturales por parte de la industria debido al incremento en la preocupación de los consumidores sobre los efectos de los colorantes sintéticos sobre la salud (Kanner et al., 2001; Kujala et al., 2002). En años recientes se ha impulsado el uso de otras fuentes de betalaínas diferentes al betabel, entre ellas los frutos de algunas cactáceas como los de *Stenocereus stellatus*, cuyo aprovechamiento podría ser una alternativa que contribuya al desarrollo económico para algunas comunidades de la Mixteca Oaxaqueña (Rojas-Pérez et al., 2015).

Si bien el betabel es la fuente natural más usada, el uso de los frutos de *Opuntia spp.* para obtener betalaínas se ha estado promoviendo, debido principalmente a que estos presentan menor riesgo de contaminación microbiana, no contienen nitratos y poseen importantes propiedades nutricionales, como altos niveles de calcio, magnesio y vitamina C (Butera et al., 2002; Piga, 2004). Ya se ha comprobado que los frutos de *O. decumbens* tienen concentraciones de betacianinas superiores a las del betabel y algunas variedades de *Opuntia ficus-indica*, una de las especies con mayor número de estudios sobre sus propiedades químicas (El Kossori et al., 1998; Butera et al., 2002; Galati et al., 2003).

Actualmente los frutos que se sabe poseen mayor concentración de betalaínas son los de *O. stricta*, mismos que ya han comprobado la viabilidad de su aplicación en productos industriales (Castellar et al., 2006; Obón et al., 2009). Otras especies con altas concentraciones de betalaínas son *O. robusta*, *O. curvispina* y *O. ficus-indica* y *O. decumbens* (Saénz, et al., 2006).

El potencial industrial de *O. decumbens* ya ha sido señalado con base a las propiedades de su fruto y pigmento (Martínez et al., 2000). En este trabajo se

aporta información importante para posibles proyectos productivos o de conservación de la especie. Se encontró un alto porcentaje de éxito de la propagación vegetativa, lo que facilitaría desarrollar plantaciones, reforestar y ser usada en la implementación de barreras y terrazas vivas que ayuden a controlar la erosión del suelo. También se determinó que el tamaño mínimo reproductivo de la especie (3 cladodios) y que la presencia de un sistema de cruce mixto garantizaría la producción de frutos aun ante la ausencia de polinizadores. Las semillas tienen alto porcentaje de germinación y no requieren de escarificación, lo que facilitaría propagarla sexualmente en la comunidad de San Sebastián del Monte.

Conclusión

Opuntia decumbens es una especie con sistema de apareamiento xenógamo facultativo y sistema de cruce mixto. Si bien es capaz de producir frutos por la vía autógena, aquellos que se producen por polinización cruzada producen un mayor número de semillas, por lo que tiene depresión por endogamia. Las semillas independientemente de su origen presentan tasas de germinación altas en laboratorio. Se recomienda investigar sus depredadores y plagas en San Sebastián del Monte, así como su demografía, genética y biología reproductiva en ésta y otras áreas de su distribución natural así.

Las cualidades biológicas como su fácil propagación vegetativa, alta producción de frutos y semillas hacen de *Opuntia decumbens* una especie viable para la reforestación e introducción en áreas con problema de pérdida de suelo, con el beneficio adicional de poder aprovechar sus frutos.

El conocimiento sobre el uso de la especie está bien asentado en los habitantes de San Sebastián del Monte. El conocimiento sobre el uso de los frutos está restringido a unas cuantas comunidades de la región, pero sin duda es un producto con potencial para entrar al mercado regional, ya sea en el ámbito gastronómico como en el industrial, razón por la cual se recomienda profundizar

en la investigación sobre las propiedades químicas y nutricionales del fruto y de la “tortilla de tuna”.

Literatura citada

- Abarca C y López A. 2007. La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo. En Eguiarte L, Souza V y Aguirre X. (Compiladores): Ecología Molecular. SEMARNAP, CONABIO, INE, UNAM, México D.F.. 183-195.
- Ágren J. 1996. Population size, pollinator limitation and seed set in self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77:1779-1790.
- Alexiades M. 1996. Collecting ethnobotanical data: An introduction to basic concepts and techniques”. Alexiades M.N. (Ed.). Selected Guidelines for Ethnobotanical Research: A Field Manual. The New York Botanical Garden, Bronx. New York. pp. 53-94.
- Álvarez R, Godínez H, Guzmán U y Dávila P. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Bol. Soc. Bot. Méx* 76: 7-16.
- Álvarez-Aguirre, M y Montañón C. 1997. Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán: Implicaciones para su conservación. *Acta Botánica Mexicana* 40: 43-58.
- Altieri M, Anderson K y Merrick L. 1987. Peasant agriculture and the conservation of crop and wild plant resources. *Conservation Biology* 1: 49-58.
- Anderson E F. 2001. The cactus family. Timber Press. Portland.
- Anthony M. 1954. Ecology of *Opuntia* in the big bend of Texas. *Ecology* 35: 334-347.
- Aspinwall N y Christian T. 1992. Pollination biology, seed production and population structure in Queen of the Prairie, *Filipendula rubra* (Rosaceae) at Botkin Fen. Missouri. *American journal of Botany* 46: 526-529.
- Arakaki M, Chirstin A, Nyffeler R, Eggli U, Ogburn R M y Springgs E. 2011. Contemporaneous and recent radiation of the world’s mayor succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:8379-8384.
- Arias, S. y Terrazas, T. 2013. *Pachycereus grandis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T152752A674229. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T152752A674229.en>. Descargado el 08 de noviembre de 2017.
- Axelrod D I. 1948. Climate and evolution in western North America during middle Pliocene time. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 2:127-144.
- Barbera, G. 1995. History, economic and agro-ecological importance. En Barbera G, Inglese P, Pimienta B E, Árias J E (Eds.) Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear. FAO, Roma, pp 1-11.
- Baker H. 1955. Self compatibility and establishment after “long distance dispersal”. *Evolution* 9: 347-349.
- Barrett S y Eckert C. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. En Biological approaches and evolutionary trends in plants, Kawano (Ed.), Londres. Academic Press.

- Barret S, Harder L y Worley A. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical transactions in royal society of London, serie B* 351: 1271-1280.
- Barrett S. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing- selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Real Society of London B*. 358: 991-1004.
- Baskin J M y Baskin CC. 1977. Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in the Tennessee Cedar Glades. *Journal of the Tennessee Academy of Science* 52: 118-122.
- Begon M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1999. *Ecología*. 3 ed. Omega. Barcelona.
- Beltrán P y Aguirre R. 1981. Aspectos de la germinación de nopales (*Opuntia* spp.) silvestres y cultivados. En; *Avances en la enseñanza e investigación*. Colegio de Posgraduados, Chapingo, pp: 28-29.
- Bianchi M, Gibbs P, Prado D y Vedprini J. 2000. Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in the NE Argentina. *Flora* **195**:339-348.
- Bobich E y Nobel P. 2001. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Annals of Botany* 87: 485-493.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991a. Las cactáceas de México. Vol. II. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Bravo-Hollis H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de cultura y economía. México D. F.
- Bennett BC. 2007. Ethnobotany and economic botany: subjects in search of a definition. *Economic Botany* Capítulo 1. UNESCO Encyclopedia of life support systems.
- Borgen L, Shivcharn S, Camargo-Ricalde S, Rendón-Aguilar B y Heun M. 2005. Traditional knowledge and genetic diversity of *Opuntia pilifera* (Cactaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 59(4): 366-376.
- Bowers j. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproductions in a Sonoran Desert prickly pear cactus *O. engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123: 34-40.
- Brown A. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En: Brown A, Clegg M, Kahler A y Weir B (Eds.). *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. pp: 145-162.
- Búrquez A, Sarukhan K y Pedroza I. 1987. Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liehm. *Botanical Journal of Linnean Society* 94: 407-419.
- Butera D, Tesorieri L, Di Gaudio F, Bongiorno A, Allegra M, Pintaudi A, Kohen R y Livrea M. 2002. Antioxidant activities of Sicilian prickly pear (*Opuntia ficus-indica*) fruit extracts and reducing properties of its betalains: betanin and indicaxanthin. *Journal of Agricultural and Food chemistry* 50(23): 6895-6901
- Bye, R. 1983. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. En Ramamoorth T, Bye R, Lot A y Fa J (Eds.) *Biological diversity in Mexico*. Oxford Univ. Press. NY.
- Bye, R y Linares E. 2000. Relationships between Mexican ethnobotanical diversity and indigenous people. En P E, Minnis y W J Elisens (Eds.) *Biodiversity and native America*. University of Oklahoma Press, EEUU.

- Castellar R, Obón J and Fernandez-Lopez J. 2006. The isolation and properties of a concentrated red-purple betacyanin food colorant from *Opuntia stricta* fruits. *Journal of the Food and Agriculture* 86(1): 2772-2776
- Caballero J, Casas A, Cortés L y Mapes C. 1998. Patrones en el conocimiento, uso y manejo de las plantas en pueblos indígenas de México. *Revista de Estudios Atacameños* 16: 181-196.
- Caballero J, Cortés L, Martínez-Alfaro M A y Lira-Saade R. 2004. Uso y manejo de la diversidad. En A J, García-Mendoza, M J, Ordoñez Y M, Briones-Salas (eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, México-Wild Life Found, México. pp. 441-564
- Callaghan T, Carlsson B, Jónsdóttir I, Svensson B y Jonasson S. 1992. Clonal Plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos* 63: 341-347.
- Campos-Figueroa M y Llanderal-Cázares C. 2003. Producción of grana cochinilla *Dactylopius coccus* (Homoptera:Dactylopiidae) en invernadero. *Agrociencia* 37(2): 149-155.
- Casa A, Viveros J, Katz E y Caballero J. 1987. Las plantas en la alimentación mixteca: una aproximación etnobotánica. *América Indígena* 62(2): 317-342.
- Casas A, Valiente-Banuet A, Viveros J L, Caballero J, Cortés L, Dávila P, Lira R y Rodríguez I. 2001. Plant Resources of the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Economic Botany* 55: 126-166.
- Casas A y Barbera G. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. En: Nobel SP (Ed) Cacti: biology and uses. University of California Press, Los Angeles, pp 143-162.
- Casas A, Rangel-Landa S, Torres I, Pérez-Negrón EW, Solis L, Parra E, Delgado A, Blancas J, Farfán-Heredia B y Moreno A. 2008. In situ management and conservation of plant resources in the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico; an ethnobotanical and ecological approach. En de Albuquerque U P y Álves-Ramos M (Eds.) Current topics in Ethnobotany.
- Chávez-Moreno C K, Teante A , Claps L y Casas A. 2010. Distribution and habitat in Mexico of *Dactylopius* Costa (Hemiptera: Dactylopiidae) and their cacti host (Cactaceae: Opuntioideae). *Ecology, Behavior and Bionomics* 40: 62-71.
- Choudhary K, Singh M y Pillai U. 2008. Ethnobotanical Survey of Rajasthan an Update. *American-Eurasian Journal of Botany* 1(2):38:45
- Cota-Sánchez, J H y Abreu D D. 2007. Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *J. Exp. Bot* 58: 3865-3873.
- Cotton, C M. 1996. Ethnobotany: principles and applications. Ed. John Wiley and Sons, Chichester, NY.
- Charlesworth D y Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 237-268.
- Cook R. 1885. Growth and development in clonal plant populations. En Jackson J, Buss L, Cook R (Eds). Population biology and Evolution of clonal organisms. New Haven, CT: Yale University Press. Pp. 259-296.
- CONAMP. 2013. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. México, D.F.
- Cruden R. W., S. M. Hermann & S. Peterson. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En Bentley B. y Elias T (Eds.). The biology of nectaries. Columbia. University Press.

New York.

- Cruden R. W. 1977. Pollen/ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- Cruse-Sanders J, Parker K, Friar E, Huang D, Mashayekhi S, Prince L, Otero-Arnaiz A y Casas A. 2013. Managing diversity: domestication and gene flow in *Stenocereus stellatus* Riccob. (Cactaceae) in Mexico. *Ecology and Evolution* 3(5): 1340-1355.
- Cunningham A. 2001. Applied ethnobotany. People, wild plant use and conservation. WWF, UNESCO, Royal Botanical Gardens Kew. Earthscan Publications, Londres. 300 pág.
- Darkoh, M B K. 2003. Regional perspectives on agriculture and biodiversity in the dry lands of Africa. *Journal of Arid Environments* 54: 261-279.
- del Castillo, R. 1999. Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. En Aguirre J y Reyes J (Eds.). Conocimiento y aprovechamiento del nopal: VII Congreso nacional y VI internacional: memorias.
- Del Castillo R y Trujillo-Argueta S. 2009. Reproductive implications of combined and separate sexes in trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 96: 1148-1158.
- del Castillo R. 1986. La selección natural de los sistemas de cruzamiento en *Opuntia robusta*. Tesis de Maestría Colegio de Posgraduados, Montecillo, Estado de México, Mexico.
- del Castillo, R. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 39: 36-43.
- del Castillo, R. 1998. Fitness consequences of maternal and non maternal components of inbreeding in the gynodioecious *Phacelia dubia*. *Evolution* 52: 44-60.
- del Castillo, R. Y González-Espinosa M. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia* 71: 185-196.
- de la Barrera E y Nobel P. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* 53:297-306.
- Díaz F, Santos E, Filardo S, Villagómez R y Scheinvar L. 2006. Colorant extraction from red prickly pear (*Opuntia lasiacantha*) for food application. *Electronic Journal of Environmental, Agriculture and Food Chemistry* 5(2): 1330-1337.
- Dominguez C. y Dirzo R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selective on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* 9: 204-216.
- Eckert C. 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology* 81: 532-542.
- Eguiarte L, Núñez-Farfán J, Domínguez C y Cordero C. 1992. Biología evolutiva de la reproducción de plantas. *Ciencias* Número especial 6. Un acercamiento al mundo de las plantas: 69-86.
- Eguiarte L y Búrquez A. 1988. Reducción en la fecundidad en *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose una agavácea polinizada por murciélagos: los riesgos de la especialización en la polinización. *Bol. Soc. Bót.* 48: 147-149.

- Eguiarte L. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. En Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología. UACOyP Universidad Autónoma de México, México.
- Eguiarte L y Piñeiro D. 1990. Genética de la conservación: leones vemos genes no sabemos. *Ciencias* 4:34-47.
- Esparza S. 2010. Distribución Geográfica del género *Opuntia*. Tesis de Maestría. Facultadas de Ciencias Químicas, Ingeniería y Medicina. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. México.
- El Kossori R, Villaume C, El Boustani E, Sauvaire Y y Méjean L. 1998. Composition of pulp, skin and seeds of prickly pears fruit (*Opuntia ficus indica* sp.). *Plant Foods for Human Nutrition (Formerly Qualitas Plantarum)* 52 (3): 263-270,
- Fernández-López J, Almela L, Obón J y Castellar R. 2010. Determination of antioxidant constituents in cactus pear fruits, *Plant Foods for Human Nutrition*. 65: 253–259.
- Feugang JM, Konarski P, Zou D, Stintzing FC y Zou C. 2006. Nutritional and medicinal use of cactus pear (*Opuntia* spp.) cladodes and fruits. *Frontiers in Bioscience* 11:2574:89.
- Filardo S, Scheinvar L, Bye R, Gonzáles L, Pérez M, Mendoza M, Hidalgo M y Juárez J. 2001 Producción y comercialización de frutos comestibles de *Opuntia* spp. en el Valle del Mezquital. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46:15-27.
- Fischer M y Matthies D. 1998. Effects of population size on performance of a rare plant *Gentianella germánica*. *Journal of Ecology* 86: 195-204.
- Fleming T, Maurice S, Buchmann S y Tuttle M. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81: 858 – 867.
- Flores VCA. 1999. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos, páginas 97-105. En *Agroecología, cultivos y usos de nopal*. Editorial FAO Roma Italia.
- Flores R K y Arbizu F. 2005. Caracterización del uso de plantas en el area de amortiguamiento de la Reserva Biológica Indio Maíz, Nicaragua. Trabajo de diploma, Managua, Nicaragua. Universidad Nacional Agraria, Facultad de Recursos Naturales y del Ambiente.
- Flores J, Jurado E y Arredondo A. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, México. *Seed Science Researc* 16:149-155.
- Franco AC y Nobel PS. 1989. Effect of nurse plant on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- Fuentes V. 2012. Atributos demográficos y biología reproductiva de *Coryphantha cornifera* y *Stenocactus anfractuosus* con fines de conservación. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. México
- Galati E, I. Mondello r, Gluffrida D, Dugo G, Miceli N, Pergolizzi S y Taviano M. 2003. Chemical Characterization and Biological Effects of Sicilian *Opuntia ficus indica* (L.) Mill. Fruit Juice: Antioxidant and Antiulcerogenic Activity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51(17): 4903-4908.
- Galicia-Pérez A. 2013. Estudios sobre los sistemas de autocompatibilidad presentes en *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae). Tesis de Maestría Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, 94 págs.
- Gallegos V y Méndez G. 2000. La tuna: criterios y técnicas para su producción comercial. Primera edición.

Universidad Autónoma Chapingo, Fundación PRODUCE Zacatecas-Colegio de Posgraduados. Chapingo, México, 164 págs.

- García S R. 1984. Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia spp.* en San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis de licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México, México, 128 pp.
- García F, Reynoso C y Gónzales de mejía E. 1998. Estabilidad de betalaínas extraídas del garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*). *Food Science and Technology International* 4(2):115-120
- García, A y Mandujano MC. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en cuatrociénegas México. *Cetáceas y Suculentas Mexicanas* 55(2): 36-55.
- García A.y Pimienta B. 1996. Cytological evidences of agamospermy in *Opuntia* (Cactaceae). *Haseltonia* (Iowa) 4, 39–42.
- Gimeno I y Vilá M. 2002. Recruitment of two *Opuntia* species invading abandoned olive groves. *Acta Oecologica* 23: 239-246.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T y Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69(2): 173-203.
- Gorostiague P y Ortega-Baes P. 2016. How specialized is bird pollination in Cactaceae?. *Plant Biol*18: 63-72.
- Grant V., K. A. Grant y P. D. Hurd Jr. 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution* 132:313-320.
- Grand V y Grand K A. 1971. Dynamics of clonal microspecies in Cholla cactus. *Evolution* 25: 144-155.
- Grand V y Grand K A. 1980. Clonal microspecies of hybrid origin in the *Opuntia lindheimeri* group. *Botanical Gazette* 141: 101-106.
- Gonzales-Espinosa M y Quintana-Asesio P F. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds and mammals. En Estrada A y Fleming T H (Editores). *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht, Holanda.
- Guzmán U, Arias S y Dávila P. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. CONABIO, UNAM. México, D.F.
- Guzman-Maldonado S, Morales-Montelongo A, Mondragon-Jacobo C, Herrera-Hernández G, Guevara-Lara F y Reynoso-Camacho. 2010. Physicochemical, nutritional and functional characterization of fruits xoconostle (*Opuntia matudae*) pear from Central Mexico region. *Journal of Food Science* 75: 485-492.
- Hernández H y Godínez-Álvarez H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Bot. Mex*: 16: 33-52.
- Hurd, P D. 1978 Superfamily Apoidea. En Krombein, K.V. (Ed): *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Washington, DC. Smithsonian Inst. Press.
- Harshberger JW. 1896. The purpose of ethnobotany. *Bot. Gaz* 21: 146-158
- Hedrick P W. 1983. *Genetics of populations*. Science Books International. Boston. EEUU.
- Hernández X. 1988. La agricultura tradicional en México. *Comercio Exterior* 38(9): 673-678

- Huang X, Li Q, Zhang Y, Lu Q, Guo L, Huang L y He Z. 2008. Neuroprotective effects of cactus polysaccharide on oxygen and glucose deprivation induced damage in rat brain slices. *Cellular and Molecular Neurobiology* 28: 559-568.
- Hunt D R. 2006. The new cactus lexicón. dh books, The Manse, Chapel Lane, Milbourne Port, Reino Unido.
- Hoffman B y Gallaher T. 2007. Importance indices in ethnobotany. *Ethnobotany Research & Applications* 5: 201-218.
- Holsinger K. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 7037-7042.
- INEGI. 2010. Censo de Población y vivienda 2010. Principales resultados por localidad (ITER).
- Johnson R. A. 1992. Pollination and reproductive ecology of acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* Var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of plants*. 153:400-408.
- Jordan P W y Nobel P S. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 66: 1079-1084.
- Kanner J, Harel S y Granit R. 2001. Betalains a new class of dietary cationized antioxidants. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 49(11): 5178-5185.
- Keeler K y Tenhumberg B. 2011. Populations dynamics of the western prickly pear, *Opuntia macrorhiza* (Cactaceae). *Faculty Publications in the Biological Sciences*. Paper 183.
- Kujala T, Vienola M, Klika M, Loponen J y Pihlaja K. 2002. Betalain and phenolic composition of four beetroot (*Beta vulgaris*) cultivars. *European Food Research and Technology* 214(6): 505-510.
- Kunin W y Gaston K. 1993. The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 8:298-301
- Lamont B, Klinkhamer P y Witowski, E. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodie* a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- Laurenz J C, Collier C C y Kuti J O. 2003. Hypoglycemic effect of *Opuntia lindheimeri* Engelm. in diabetic pig model. *Phytotherapy Research* 17: 26-29.
- Lenzi M y Orth A. 2012. Mixed reproduction systems in *Opuntia monacantha* (Cactaceae) in southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 35: 49-58.
- Linsley E G y MacSwain J W. 1957. The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Evolution* 12: 219-223.
- Lira R, Casas A, Rosas-Lopez R, Paredes-Flores R, Pérez-Negrón E, Rangel-Landa S, Solis L, Torres I y Dávila P. 2009. Traditional knowledge and useful plant richness in the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Economy Botany* 20:1-17.
- López J, Fuentes J y Rodríguez A. 1997. Industrialización de la tuna Cardona (*Opuntia streptacantha*). *J. PACD*: 169-175.
- Lozano F, Benitez O, Garcia de Santana, Eanal M y Pompelli M. 2017. Germination indexes for seed germination variables for ecophysiological studies. Package "GerminaR". Federal University of Pernambuco.

- Lloyd D y Webb C. 1986. The avoidance of interference between the of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. II Herkogamy. *New Zealand Journal Botany*. 24:135-168.
- Luna-José, A L y Rendón-Aguilar. 2008. Recursos vegetales útiles en diez comunidades de la Sierra Masre Sur, Oaxaca, México. *Polibotanica* 26: 193-242.
- Luna-Morales C. 1999. Etnobotánica de la pitaya mixteca (Pachycereae). Tesis de doctorado, Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 158 pp.
- McFarland J, Kevan P y Lane M. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Can J Bot* 67:24–28 .
- Majure L, Puente R, Griffith, Judd W, Soltis P y Soltis D. 2012. Phylogeny of *Opuntia* spp. (Cactaceae): clade delineation, geographic origins and reticulate evolution. *American Journal of Botany* 99(5): 847-864.
- Maldonado-Koerdell M. 1979. Estudios etnobiológicos I. Definición, relación y métodos de la etnobiología En Barrera A (Ed.). La etnobotánica, tres puntos de vista y una perspectiva. Instituta nacional de investigaciones sobre Recursos bióticos (INIREB). Xalapa, Veracruz. México. pp 7-11.
- Mandujano M C. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de *Opuntia rastrera* en dos ambientes contrastantes en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de México, D.F. 82 pp.
- Mandujano M. C., C. Montaña & L. E. Eguiarte.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 C, Golubov J y Montaña. 1997. Dormancy and endozochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 36:259-266.
- Mandujano MC, Montaña C, Méndez I y Golubov J. 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86:911-921
- Mandujano MC, 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, Querétaro.
- Mandujano MC, Carrillo-Angeles I, Martínez-Peralta C y Golubov J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae en Ramawat KG (Ed): Desert plants biology and biotechnology. M.L. Sukhadia University. India. pp. 197-230.
- Mandujano MC. Golubov J, Huenneke. 2013. Reproductive Ecology of *Opuntia macrocentra* (Cactaceae) in the Northern Chihuahuan Desert. *The American Midland Naturalist* 169: 274-285.
- Mandujano MC, Plasencia, Aguilar G, Jiménez G, Galicia-Pérez A, Rojas-Arécchiga M y Martínez-Peralta C. 2014. Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcanico. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* 59(4):100-120.
- Márquez-Berber S, Torcuato-Calderón C, Almaguer-Vargas G, Colinas-León M y Gardezi A. 2012. El sistema productivo del nopal tunero (*Opuntia albicarpa* y *O. megacantha*) en Axapusco, Estado de México. Problemáticas y alternativas. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 18(1): 81-93
- Marquis R. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and

consequences. *Ecology* 69, 1552–1565.

- Martín G J. 1995. Ethnobotany. A people and plants conservation manual. World Wildlife Fund for Nature. Chapman & Hall, Londres.
- Martín G. 2000. Etnobotánica. Manual de Métodos. Fondo Mundial para la Naturaleza, Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO), Royal Gardens, Kew y Sociedad Internacional de Etnobiología. (Ed) Nordan-Comunidad. Montevideo, Uruguay, 240 pp.
- Martínez-Peralta C y Mandujano M C. 2011. Reproductive ecology of the endangered living cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society* 138: 145-155
- Martínez, M. A. 2012. El valor de uso de las plantas suculentas de Tonalá, Huajuapán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro interdisciplinario de investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca.
- Martínez, M A. 2011. Uso tradicional de los recursos vegetales en Santo Domingo Tonalá, Oaxaca, México. Informe técnico de residencia profesional. Oaxaca. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca.
- McAuliffe J R, 1984. Sahuaro nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- Michener C D, McGinlet R J, Danforth B N. 1994. The bee genera of north and central America (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press, Washington 209 pp.
- Mindek, Dubravka. 2003. Mixtecos. Pueblos indígenas del México contemporáneo. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos indígenas, México 31pp.
- Mondragon J y Pimienta B. 1995. Propagation. En Barbera G, Inglese P, Pimienta B, Arias J (Eds.). Agroecology, Cultivation and uses of Cactus pear. FAO, Rome, pp. 58-70.
- Mondragon, 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.
- Montiel S y Montaña. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology* 146:221-229.
- Morales P, Ramírez-Moreno M, Sánchez-Mata A, Carvalho M y Ferreira I. 2012. Nutritional and antioxidant properties of pulp and seeds of two xoconostle cultivars (*Opuntia joconostle* F. A. C. Weber ex Diguët and *Opuntia matudae* Scheinvar) of high consumption in Mexico. *Food Res. Int.* 46: 279-285.
- Morales P, Barros L, Ramírez-Moreno E, Santos-Buelga C y Ferreira I. 2015. Xoconostle fruit (*Opuntia matudae* Scheinvar cv. Rosa) by-products as potencial functional ingredients. *Food Chemistry* 185: 289-297.
- Muirhead C y Lande R. 1997. Inbreeding depression under joint selfing, outcrossing, and asexuality. *Evolution* 51:1409-1415.
- Negron-Ortiz V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low? *Sexual Plant Reproduction* 11: 208-212.
- Nerd A y Mizrahi Y. 1997. Reproductive biology of cactus fruit crops. *Horticultural Reviews* 18:321-347

- Nerd A y Mizrahi Y. 2001. Biología reproductiva. En Agroecología, cultivo e usos da palma-forrageira (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura-FAO/Servicio Brasileño de apoyo a las micro y pequeñas empresas/SABRAE Paraíba, Joao Pessoa, p. 49-57.
- Nieddu G y Chessa I. 1997. Distribution of phenotypic characters within a seedling population from *Opuntia ficus-indica* (cv. "Gialla"). *Acta Horticulture* 438, 37-43.
- Niesenbaum R. 1999. The effects of pollen load size and donor diversity on pollen performance, selective abortion, and progeny vigor in *Mirabilis jalapa* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 96: 261-268. NIESENBAUM, R. A. 1999. The effects of pollen load size and donor diversity on pollen performance, selective abortion, and progeny vigor in *Mirabilis jalapa* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 96: 261-268.
- Nilsen N, Dhillion S, Camargo-Ricalde S, Rendón-Aguilar B y Heun M. 2005. Traditional knowledge and genetic diversity of *Opuntia pilifera* (Cactaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 59(4): 366-377.
- Nobel P S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti Cambridge University Press. Londres.
- Obón J, Castellar M, Alacid M and Fernández-López J. 2008. Production of a red-purple food colorant from *Opuntia stricta* fruits by spray drying and its application in food model systems. *Journal of Food Engineering* 90(4): 471-479
- Olvera-Carrillo Y, Márquez-Gizman J, Barradas V, Sánchez-Coronado M y Osorio-Segovia. 2003. Germination of the hard seed coated *Opuntia tomentosa* S.D., a cacti from the México Valley. *Journal of Arid Environments* 55:29-42.
- Ordway E. 1984. Aspects of the nesting behavior and the nest structure of *Diadasia opuntiae* CKII (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 57: 216-230.
- Osborn M. M., P. G. Kevan & M. A. Lane. 1988. Pollination biology of *Opuntia polycantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution* 159:85-94.
- Osorio-Esquivel O, Ortiz-Moreno A, Álvarez V, Dorantes-Álvarez L y Giusti M. Phenols, 2011. Betacyanins and antioxidant activity in *Opuntia joconostle* fruits. *Food Research International* 44: 2160-2168.
- Oostermeijer J. 2000. Population viability analysis of the rare *Gentiana pneumonanthe*: the importance of genetics, demography and reproductive biology. En Young A, Clarke G (Eds). Genetics, demography and viability of fragmented populations. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 313-334.
- Paredes, F M, Lira R y Dávila P. 2007. Estudio etnobotánico de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Acta Botánica Mexicana* 79: 13-61
- Parfitt, B.C., 1985. Dioecy in North American Cactaceae: a review. *Sida* 11, 200-206.
- Parra-Tabla V y Vargas. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica* 32:26-35.
- Pérez de, P. 2000. La biología reproductiva, importancia y tipos de estudios. En: Bañares B (Ed.). Biología de la conservación de plantas amenazadas. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid, pp: 71-132.
- Pérez S, Cuen M y Becerra R. 2001. Nocheztli: el insecto del rojo carmín. *Biodiversitas* 36: 1-8.

- Phillips O y Gentry A. 1993. The useful plants of Tambopata, Peru: Statistical hypotheses tests with a new quantitative technique. *Economic Botany* 47: 15-32.
- Phillips O. 1996. Some quantitative methods for analyzing ethnobotanical Knowledge. En: Selected guidelines for Ethnobotanical Research: a Field Manual. Alexiades M (Ed.) The New York Botanical Garden. New York, EEUU. 171-197.
- Piga A. 2004. Cactus pear: a fruit of nutraceutical and functional importance. *Journal of the Professional Association of Cactus Development* 6:9-12
- Pimienta B E. 1990. El nopal tunero. Universidad de Guadalajara. Guadalajara 246 pp.
- Pimienta-Barrios y del Castillo R. 2002. Reproductive biology en Nobel P (Ed): Cacti, biology and uses. University of California Press, EEUU. pp:75-141.
- Pimienta-Barrios E y Nobel P. 1998. Vegetative, reproductive, and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). *Economic Botany* 52: 401–411.
- Piña H, Montaña C y Mandujano MC. 2007. Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia mycrodasys*. *Plant Ecology* 193:305-313.
- Piña H, Montaña C y Mandujano MC. 2010. Olycella aff. *Junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments* 75:918-923.
- Plasencia-López L. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Plasencia-López L. 2008. Diversidad clonal y cruas óptimas en *Opuntia rastrera* Weber (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Plasencia-López L, Mandujano MC, Rojas-Aréchiga M. En prensa. Reproductive ecology of *Grusonia bradtiana* (Cactaceae): a transient self-incompatible clonal cactus from the Chihuahuan Desert. *Ecological Research* en prensa.
- Raguso A, Henzel C, Buchmann S, Nabhan G. 2003. Trumpet flowers of the sonoran desert: floral biology of *Peniocereus cacti* sacred Datura. *Int J Plant Sci* 164:877–892.
- Ranal M y Santana D. 2006. How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira de Botanica*, 29:1-11
- Rimack R. 1980. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology* 68:849-862.
- Rebman J y Pinkawa D. 2001. *Opuntia* cacti of North America, an overview. *Flower Entomology* 84:474-483
- Reinhardt A, 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*: 295-298.
- Reyes-Agüero J. A., J. A. Aguirre & A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*. 64:549-585
- Reyes-Agüero J. 2011. ¿Qué fue, qué es y qué será del nopal? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 56(4): 115-121.

- Reyes SJ. 2009. Manual práctico de conservación y restauración de cactáceas y otras plantas suculentas, Comisión Nacional Forestal. CONAFOR, SEMARNAT .
- Richards A.J. 1986. Plant Breeding Systems. G.Allen & UNWIN, Boston.
- Rivera-Marchand B y Ackerman J. 2006. Bat pollination breakdown in the Caribbean columnar cactus *Pilosocereus royenii*. *Biotropica* 38:635–642
- Rojas-Pérez , Gijón A y Luis Y. 2015. Producción de pitaya como alternativa de desarrollo local en Acaquizápan, Santiago Chazumba, Oaxaca, 20° Encuentro Nacional sobre Desarrollo Regional en México. Cuernavaca Morelos. AMECIDER-CRIM, UNAM.
- Romo-Campos L, Flores-Flores J, Flores J y Álvarez-Fuentes. 2010. Seed germination of *Opuntia* species from an aridity gradient in central Mexico. *Journal of the professional association for cactus development* 12: 181-198
- Russell C y Felker P. 1987. The prickly-pears (*Opuntia* spp., Cactaceae): a source of human and animal food in semiarid regions. *Economy Botany* 41(3):433-445
- Saéncz C. 2006. Utilización agroindustrial del nopal. Boletín de Servicios Agrícolas de la Food and Agricultural Organization (FAO)Roma, Italia. 162pp.
- Sánchez V. 1997. Germinación, viabilidad y características distintivas de la semilla de *Opuntia joconostle* Weber, forma cuaresmero. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 62: 16-21.
- Scheinvar L, Olalde G, Filardo S y Beckler P. 2010. Diez especies mexicanas productoras de xoconostles: *Opuntia* spp. y *Cylindropuntia imbricata* (Cactaceae). Universidad Autónoma de México. México/Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco. México D.F.
- Scheinvar L, Filardo S, Olalde G y Zavaleta P. 2009. Diez especies mexicanas de xoconostles: *Opuntia* spp. y *Cylindropuntia imbricata* (Cactaceae). ..
- Scheinvar L, Olalde G y Sule D. 2011. Especies silvestres de nopales mexicanos. Universidad Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No GE005. México D.F.
- Schindwein C y Wittmann D. 1997. Stamen movement in flower of *Opuntia* favor oligolectic pollination. *Plant Systematics and Evolution* 204: 179-193.
- SIAP. 2016. Consulta en línea: <http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-cultivo/>
- Simopoulos A. 2002. The importance of the ratio of omega-6/omega_3 essential fatty acids. *Biomed Pharmacother* 56(8): 365-369.
- Smith, E. 1967. Plant remains. En *The Prehistory of the Tehuacan Valley*. University of Texas Press, Austin and London.
- Soberón J, Goluvob J y Sarukhán J. 2001. The importance of *Opuntia* in Mexico and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist* 84(4): 486-892.
- Solano H L. 2009. Importancia ecológica y cultural de los recursos vegetales de Asunción Cuyotepeji, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Centro interdisciplinario de investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca,
- Soto J C. 2010. Plantas útiles de la Cuenca del Balsas. En G L Ceballos, A Martínez, A García, E Espinosa, J Bezaury y R Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las*

selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

- Stebbins G. 1950. Variation and evolution of plants. Columbia University Press, New York, USA.
- Stephenson A. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annu Rev Ecol Syst*:12:253–279
- Stintzing F, Schieber A y Carle R. 2001. Phytochemical and nutritional significance of cactus pear. *European Food Research and Technology* 212:396–407.
- Stintzing F, Schieber A y Carle R. 2002. Identification of betalains from yellow beet (*Beta vulgaris* L.) and cactus pear [*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.] by high- performance liquid chromatography-electrospray ionization mass spectrometry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50:2302–2307.
- Stuppy W. 2002. Seed characters and generic classification of the Opuntioideae (Cactaceae). En Hunt y Taylor (eds.), *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*, Milbourne Port Sherborn, Reino Unido. pp 25-58.
- Timmons F L. 1941. The dissemination of pricklypear seed by jackrabbits. *Journal of the American Society of Agronomy* 34: 513-520.
- Toledo V, Carabias J, Mapes C y Toledo C. 1985. Ecología y autosuficiencia alimentaria. Hacia una opción basada en la diversidad biológica, ecológica y cultural de México. Siglo XXI editores. México, 118 pp.
- Torres-Ponce R, Morales-Corral D, Ballinas-Casarrubias M y Naváez-Moorillón G. 2015. El nopal: planta del semidesierto con aplicaciones en farmacia, alimentos y nutrición animal. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 5: 1129-1142.
- Trejo-González A, Gabriel-Ortiz G, Puebla-Pérez A M, Huízar-Contreras M D, Munguía-Mazariegos M R, Mejía-Arreguín y Calva E. 1996. Extract from prickly pear cactus (*Opuntia fuliginosa*) controls experimentally induced diabetes in rats. *Journal of Ethnopharmacology* 55: 27-33.
- Turner R, Alcorn S, Olin G y Booth J. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127: 95-102.
- Trujillo A. 1986. Hibridación, aislamiento y formas de reproducción en *Opuntia* spp. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México, 79 pp.
- Trujillo A y Gonzales E. 1991. Hibridación, aislamiento y formas de reproducción en *Opuntia* spp. *Agrociencia* (1): 39-58.
- Valiente-Banuet A y Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet A., A. Rojas-Martínez., A. Casas, M. del Coro-Arizmendi & P. Dávila. 1997a. Pollination Biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet A., A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1997b. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central México. *American Journal of Botany* 84: 452-455.

- Valverde P J y Zavala-Hurtado, J A. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacan Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 64: 193-208.
- Vazquez-Dávila M A. 1995. Recursos Vegetales de Oaxaca. Sociedad y naturaleza en Oaxaca 2. México. 116 pp.
- Vázquez-Yañez C y Orozco-Segovia A. 1996. Physiological ecology of seed. Dormancy and longevity in the tropical rain forest. En: Mulkey S, Chazdon R y Smith A (Eds.). *Physiological Ecology of Tropical Forest*. Chapman Hall.
- Vázquez E, Sánchez M y Maruri A. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 61: 12-28
- Waser N M. 1993. Sex, mating systems, inbreeding and outbreeding. The natural history of inbreeding and outbreeding. The University of Chicago Press, Chicago, EU.
- Wilcock C y R. Neiland. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7: 270-277.
- Winsor J, DAVIS L Y STEPHENSON A. 1987. The relationship between pollen load and fruit maturation and the effect of pollen load on offspring vigor in *Cucurbita pepo*. *The American Naturalists* 129: 643-656.
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. En: *Pollination Biology*. Lesly Real (Ed.) Academic Press. New York.

Anexo 1 Entrevista semiestructurada

Proyecto de Investigación: Biología reproductiva y etnobotánica de *Opuntia decumbens* en San Sebastián del Monte Tonalá, Oaxaca.

Estudiante: Biólogo Luis Eder Ortiz Martínez

Datos demográficos				
Fecha:		Ocupación:		Habla Mixteco
Edad:		Origen:		Entiende Mixteco
Género:		Escolaridad (años):		Habla y entiende español

Datos etnobotánicos				
Especie	Nombres	Uso	Estructuras usadas	Otros
<i>Opuntia decumbens</i> Chiqui iaie				
<i>Opuntia pubescens</i>				
<i>Opuntia velutina</i>				
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>				
<i>Mammillaria carnea</i>				
<i>Pachycereus weberi</i>				
<i>Stenocereus pruinosus</i>				
<i>Stenocereus griseus</i>				
<i>Ferocactus latispinus</i>				
<i>Escontria chiotilla</i>				
<i>Mammillaria dixanthocentron</i>				
<i>Coryphanta retusa</i>				

