

# CACTÁCEAS y suculentas mexicanas



CONCYTEQ



VOLUMEN 61 No. 4

OCTUBRE - DICIEMBRE 2016

ISSN 0526-717X

# CACTÁCEAS y suculentas mexicanas

Volumen 61 No. 4  
Octubre-diciembre 2016

**Editor Fundador**  
Jorge Meyrán

**Consejo Editorial**  
**Anatomía y Morfología**  
Dra. Teresa Terrazas  
Instituto de Ecología, UNAM

**Ecología**  
Dr. Arturo Flores-Martínez  
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN  
Dr. Pablo Ortega-Baes  
Universidad de Salta Argentina

**Etnobotánica**  
Dr. Javier Caballero Nieto  
Jardín Botánico IB-UNAM

**Evolución y Genética**  
Dr. Luis Eguarte  
Instituto de Ecología, UNAM

**Fisiología**  
Dr. Oscar Briones  
Instituto de Ecología A. C.

**Florística**  
M. en C. Francisco González Medrano  
Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco

**Horticultura**  
Dr. Candelario Mondragón Jacobo, INIFAP-UAQ  
Dr. Elhadi Yahia  
Universidad Autónoma de Querétaro

**Química y Biotecnología**  
Dr. Francisco Roberto Quiroz Figueroa  
Instituto de Biotecnología, UNAM

**Sistemas Reproductivos**  
Dr. Francisco Molina F.  
Instituto de Ecología Campus Hermosillo, UNAM  
Dr. Jafet Nassar  
Instituto Venezolano de  
Investigaciones Científicas

**Taxonomía y Sistemática**  
Dr. Fernando Chiang  
Instituto de Ecología, UNAM  
Dr. Roberto Kiesling  
CRICYT, Argentina  
Dr. John Rebman  
Museo de Historia Natural, San Diego

**Editores**  
Dr. Jordan Golubov  
UAM-Xochimilco  
Dra. María C. Mandujano Sánchez  
Instituto de Ecología, UNAM  
Dr. Humberto Suzán Azpíri  
Facultad de Ciencias Naturales, UAQ, campus Juriquilla

**Asistentes editoriales**  
Dra. Mariana Rojas Aréchiga  
Instituto de Ecología, UNAM  
Dra. Guadalupe Malda Barrera  
Facultad de Ciencias Naturales, UAQ, campus Juriquilla

**Diseño editorial y versión electrónica**  
Palabra en Vuelo, SA de CV

**Impresión**  
Litográfica Dorantes SA de CV  
Se imprimieron 1000 ejemplares, diciembre de 2016  
**SOCIEDAD MEXICANA DE CACTOLOGÍA, AC**

**Presidenta Fundadora**  
Dra. Helia Bravo-Hollis †

**Presidente**  
Christian Brachet Ize

**Vicepresidente**  
Alberto Pulido Aranda

**Tesorera**  
Roxana Mondragón Larios

**Vocal**  
Araceli Gutiérrez de la Rosa

**Fotografía de portada:**  
Panorámica de la colección del Jardín  
Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro  
Daniel Camacho Martínez



*Cactáceas y Suculentas Mexicanas* es una revista trimestral de circulación internacional y arbitrada, publicada por la Sociedad Mexicana de Cactología, A.C. desde 1955, su finalidad es promover el estudio científico y despertar el interés en esta rama de la botánica.

El contenido de los artículos es responsabilidad exclusiva de los autores y se encuentran bajo la licencia Creative Commons

La revista *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* se encuentra registrada en los siguientes índices: CAB Abstracts, BIOSIS (Thomson Reuters), Periodica y Latindex.

The journal *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* is a publication of the Mexican Society of Cactology, published since 1955.

The articles are under the Creative Commons license

The journal *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* is registered in the following indices: CAB Abstracts, BIOSIS (Thomson Reuters), Periodica and Latindex.

Dirección editorial (editor's address): *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, Instituto de Ecología, UNAM, Aptdo. Postal 70-275, Cd. Universitaria, 04510, México, D.F.

Correo electrónico: [mrojas@ecologia.unam.mx](mailto:mrojas@ecologia.unam.mx)

## Suscripciones



El costo de suscripción a la revista es de \$480.00 para México y 45 USD o 39 € para el extranjero. Suscripción y entrega en Lab. Genética y Ecología, Instituto de Ecología, UNAM (Dra. Mariana Rojas) \$400.00.

• Pago de suscripción mediante depósito en BBVA Bancomer a la cuenta: 0446308554 a nombre de Palabra en Vuelo SA de CV.

• Para transferencia en el mismo banco y cuenta con la CLABE: 012180004463085547.

• Para transferencia internacional añadir la clave: BCMRMXMPYM.

• Mediante PayPal enviar a la cuenta con el correo:

[palabraenvuelo1@gmail.com](mailto:palabraenvuelo1@gmail.com)

Enviar comprobante de pago a los correos: [mrojas@ecologia.unam.mx](mailto:mrojas@ecologia.unam.mx) y [palabraenvuelo@yahoo.com.mx](mailto:palabraenvuelo@yahoo.com.mx)

Subscription rates (includes shipment): 45.00 USD or 39.00 €.

• For national bank transfer in BBVA Bancomer with the account: 0446308554, CLABE: 012180004463085547.

• For international bank transfer in the same bank and account add the code: BCMRMXMPYM.

• For payment via PAYPAL, send the paid amount to [palabraenvuelo1@gmail.com](mailto:palabraenvuelo1@gmail.com), then send proof of payment to [mrojas@ecologia.unam.mx](mailto:mrojas@ecologia.unam.mx) and [palabraenvuelo@yahoo.com.mx](mailto:palabraenvuelo@yahoo.com.mx)

[socmexact@yahoo.com](mailto:socmexact@yahoo.com)

Consulta de la revista en formato digital en la siguiente liga (electronic editions available at the following link):

[web.ecologia.unam.mx/cactusmex](http://web.ecologia.unam.mx/cactusmex)



Se autoriza la reproducción total o parcial de los artículos siempre y cuando se cite la fuente y no sea con fines de lucro.

La Sociedad Mexicana de Cactología, AC agradece al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro (CONCYTEQ) por el financiamiento para la impresión de este número.



# CACTÁCEAS y suculentas mexicanas

Volumen 61 No. 4 octubre-diciembre 2016



## Contenido

### **Biología reproductiva de la subfamilia Cactoideae (Cactaceae)**

Camacho-Velázquez A, Rios-Carrasco S & Vázquez-Santana S..... 100

### **Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío". 25 años construyendo un emplazamiento funcional para la conservación de la flora de Querétaro**

Sánchez Martínez E, Maruri Aguilar B & Hernández Martínez M..... 128

## Contents

### **Reproductive biology of the subfamily Cactoideae (Cactaceae)**

Camacho-Velázquez A, Rios-Carrasco S & Vázquez-Santana S..... 100

### **Cadereyta Regional Botanic Garden "Ing. Manuel González de Cosío". 25 years developing a place for the conservation of Queretaro's flora**

Sánchez Martínez E, Maruri Aguilar B & Hernández Martínez M..... 128

## Biología reproductiva de la subfamilia Cactoideae (Cactaceae)

Camacho-Velázquez Aldebaran<sup>1\*</sup>, Rios-Carrasco Sandra<sup>1</sup> & Vázquez-Santana Sonia<sup>1\*</sup>

### Resumen

Las especies de la subfamilia Cactoideae presentan una gran variedad de sistemas y combinaciones reproductivas eficientes para dejar descendencia. Algunas especies tienen la capacidad de reproducirse tanto sexual (lo cual incluye meiosis y fecundación) como asexualmente (apomixis y propagación vegetativa). La reproducción asexual puede favorecer combinaciones de genes probados, pero que a su vez fueron adquiridos por vía sexual. En Cactoideae como en el resto de las angiospermas, los atributos florales como la presencia o ausencia de dicogamia, hercogamia o de sistemas de incompatibilidad, la producción de flores unisexuales, la eficiencia de los polinizadores y la forma de dispersión de los propágulos van a determinar la forma en que se unen los gametos para realizar la fecundación (autogamia o alogamia). Los sistemas de cruce que se han reportado en Cactoideae son 83 especies que presentan entrecruza y 38 con sistemas mixtos (entrecruza y autocruza).

**Palabras clave:** Sistemas de cruce, sistemas sexuales.

### Abstract

The species of the subfamily Cactoideae exhibit a wide variety of sexual systems and efficient reproductive combinations to leave offspring. Some species have the ability to reproduce both sexually (which includes meiosis and fertilization) and asexually (apomixis and vegetative propagation). Asexual reproduction can encourage combinations of tested genes but forgo the possibility of increased genetic diversity. In Cactoideae as in the rest of angiosperms, floral traits such as the presence or absence of dichogamy, herkogamy, incompatibility systems, production of unisexual flowers, the efficiency of pollinators and the form of propagule dispersal will determine how gametes are combined during fertilization (selfing or outcrossing). In the Cactoideae 83 species have been reported to have an outcrossing mating system and 38 are reported as having mixed mating system.

**Keywords:** Mating systems, breeding systems.

### Introducción

La biología reproductiva estudia los diferentes aspectos involucrados en la reproducción de una especie para dejar descen-

dencia. En el caso de las plantas abarca los mecanismos de propagación (sexual y/o asexual), los sistemas de cruce, la biología floral, la expresión del sexo, las recompensas ofrecidas a los visitantes florales, los agentes

<sup>1</sup>Laboratorio de Desarrollo en Plantas. Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México, México.

\*Autores de correspondencia: aldebis84@yahoo.com.mx, svvs@ciencias.unam.mx

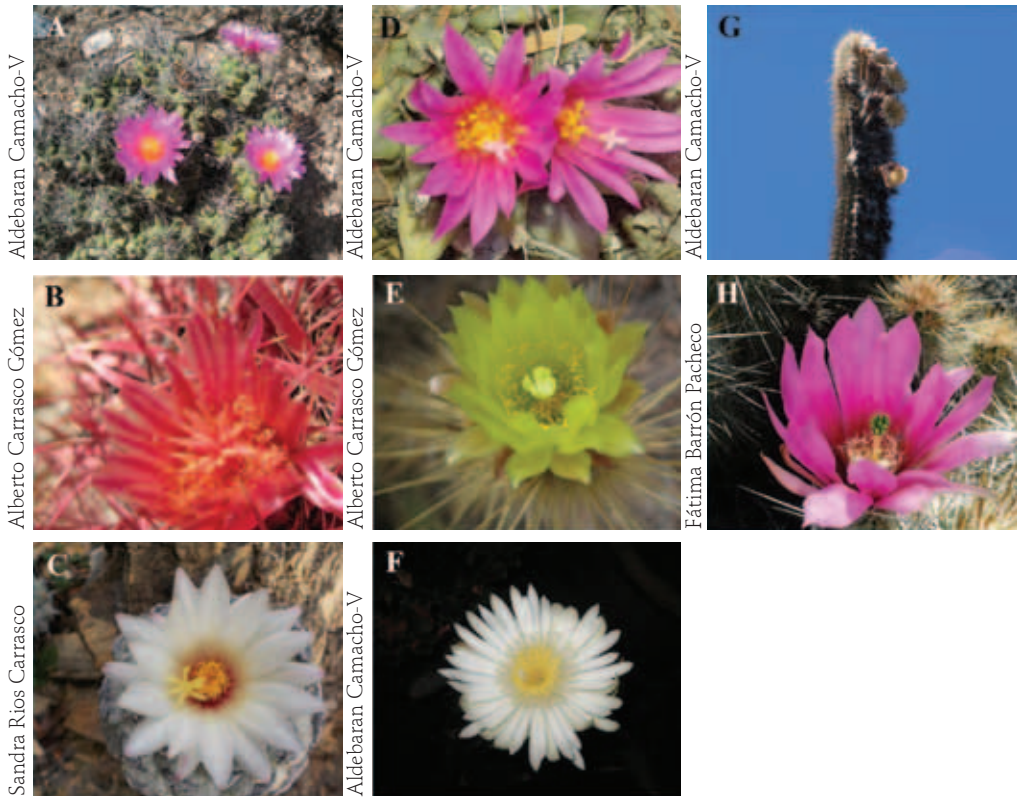


FOTO 1. Diversidad de flores en Cactoideae. A) *Echinocereus cinerascens*. B) *Ferocactus gracilis*. C) *Strombocactus disciformis* subsp. *disciformis*. D) *Turbinicarpus alonsoi*. E) *Bergerocactus emoryi*. F) *Peniocereus* sp. G) *Pilosocereus* sp. H) *Echinocereus* sp.

polinizadores, los dispersores de semillas y su interacción con el ambiente (Richards 1997). Dichas características conformarán estrategias reproductivas que definan la sobrevivencia y el mantenimiento de las poblaciones.

Entre las estrategias reproductivas se encuentran la reproducción sexual por medio de la fecundación, y la reproducción asexual que implica propagación vegetativa y en algunos casos apomixis (Reyes-Agüero *et al.* 2006; Godínez-Álvarez *et al.* 2008). La reproducción sexual de una determinada especie puede ocurrir por medio de autocruza o entrecruza, que son las vías en las que los gametos se dispersan y se unen para llevar a cabo la fecundación (Richards 1997; Tepedi-

no *et al.* 2010). La forma en la cual se unen los gametos para efectuar la fecundación, o bien, los sistemas de cruza, dependerán de varios atributos florales como la separación temporal (dicogamia) y espacial (hercogamia) de los órganos sexuales, la presencia o ausencia de sistemas de autoincompatibilidad, y de la producción de flores unisexuales tanto en el mismo individuo (monoicismo) como en individuos diferentes (dioicismo; Barret 1998, 2002; Ainsworth 2000). Asimismo, dichas características están relacionadas con la presencia y la conducta de los polinizadores (Kephart *et al.* 1999). A largo plazo, eventos como la polinización, la fecundación y la posterior dispersión de las semillas establecerán la distancia

genética entre los individuos de una misma especie y la manera en la cual se combine la información genética que se transmite de generación en generación (Baker 1955).

En la familia Cactaceae la amplia versatilidad reproductiva en algunos de sus géneros, desempeña un papel importante en la estrategia ecológica de adaptación a la aridez. Hay especies que tienen la capacidad de reproducirse sexual y asexualmente (Reyes-Agüero *et al.* 2006; Mandujano *et al.* 2010; Arias & Flores 2013). La subfamilia Cactoideae cuenta con aproximadamente 107 géneros distribuidos en nueve tribus (Anderson 2001; Arias & Flores 2013). La información sobre la biología reproductiva es escasa en este grupo debido a sus características de lento crecimiento, ciclos de vida largos, a la diversidad de formas de vida, a sus rutas fotosintéticas y variedades florales. La investigación realizada se ha centrado en estudiar la morfología, fisiología y taxonomía (Mandujano *et al.* 2010). En este trabajo se concentra información que aborda el conocimiento sobre las características de las flores, los sistemas de reproducción sexual, los sistemas de cruce y los polinizadores en la subfamilia Cactoideae.

### Las flores en Cactoideae

Una de las características que distinguen a las cactáceas es la presencia de aréolas. Se trata de zonas meristemáticas con la capacidad de dar origen a tallos, hojas o flores (Bravo-Hollis 1978), generalmente se forma una flor por aréola (Anderson 2001). Las flores de las Cactoideae son sésiles, solitarias o raramente agrupadas, de color blanco, amarillo, naranja, rojo, púrpura o rosa, generalmente con simetría actinomorfa, pocas especies presentan simetría zigomorfa como las de *Cleistocactus* y *Schlumbergera*

(Gibson & Nobel 1986). Pueden ser diurnas o nocturnas, de 1 a 30 cm de longitud (Anderson 2001; Arias & Flores 2013; Foto 1). La mayoría de las flores de Cactoideae son hermafroditas, sin embargo, de las especies estudiadas hasta el momento nueve presentan flores unisexuales (Rebman 2001; Orozco-Arroyo *et al.* 2012).

### Sistemas sexuales

Los sistemas de reproducción sexual incluyen todos los aspectos de la expresión sexual en las flores, como la forma en la cual el androceo y el gineceo se posicionan temporal, espacial y funcionalmente en los individuos de una población (distribución del sexo). Esto afecta la contribución genética relativa hacia la siguiente generación de los individuos de una especie, teniendo consecuencias directas sobre los sistemas de cruce (Thomson & Barrett 1981; Dafni 1992; Barrett 1998). Entre el 90 - 94 % de las angiospermas son hermafroditas (Dellaporta & Calderón-Urrea 1993; Renner & Ricklefs 1995). La presencia de ambos órganos reproductivos en una flor bisexual aumenta la posibilidad de la autopolinización, comprometiendo la variabilidad genética de las especies (Kuusk 2003). Las angiospermas presentan diversos mecanismos reproductivos para impedir los efectos deletéreos de la depresión endogámica, promoviendo la variabilidad genética y la heterocigosis. Entre estos mecanismos se encuentran: 1) La producción de flores unisexuales femeninas o masculinas en la misma planta, conocido como monoicismo; o en diferentes individuos, llamado dioicismo como en *Echinocereus coccineus* (Hoffman 1992). 2) La dicogamia o separación temporal en las funciones masculinas y femeninas de flores hermafroditas, mediante dos tipos, la pro-

toginia que ocurre cuando los estigmas son receptivos antes de que se libere el polen, y la protandria cuando el polen se libera antes de que los estigmas sean receptivos. 3) La hercogamia es un mecanismo que implica la separación espacial de estigmas y de anteras dentro de la misma flor como en *Oreocereus celsianus* (Larrea-Alcázar & López 2011). 4) La autoincompatibilidad es la incapacidad de una planta hermafrodita de producir cigotos fértiles producto de la autopolinización (Dellaporta & Calderón-Urrea 1993; Barret 1998, 2002; Ainsworth 2000; Cruz *et al.* 2001).

La mayoría de las especies de cactáceas son hermafroditas, pero rara vez son unisexuales por atrofia de los estambres o del pistilo (Arreola 1997). Sin embargo, sólo 28 especies agrupadas en 8 géneros se han reportado con poblaciones con un tipo diferente a la condición hermafrodita, tales como los sistemas: dioico, ginodioico, trioico y subdioico (Rebman 2001; Orozco-Arroyo *et al.* 2012). Dentro de la subfamilia Cactoideae las especies *Echinocereus coccineus* (Hoffman 1992; Foto 2A-B), *E. polyacanthus* (Hernández 2011) y *E. yavapaiensis* (Baker 2006) presentan un sistema dioico. Algunas especies que presentan poblaciones ginodioicas son *Selenicereus innesii* (Kimnach 1982), *Mammillaria blossfeldiana* (Rebman 2001), *M. dioica* (Lindsay & Dawson 1952; Sánchez 2007), *M. neopalmeri* (Lindsay & Dawson 1952) y *Pachycereus pringlei* (Fleming *et al.* 1994; Foto 2C), estas últimas tres especies al igual que *Echinocereus mombergerianus* (Rebman 2003) también presentan poblaciones con un sistema trioico. Estos trabajos están sustentados, en la mayoría de ellos, en el desarrollo floral y viabilidad de los gametos. En general, las especies que presentan flores unisexuales inician el desarrollo de primor-

dios estaminales y carpelares. Conforme avanza el desarrollo embriológico, factores genéticos que desencadenan la muerte celular programada (MCP) y que regulan los niveles hormonales, causan el detenimiento del desarrollo de uno de los dos verticilos sexuales (Dellaporta & Calderón-Urrea, 1994; Greenberg 1996; Calderón-Urrea & Dellaporta, 1999; Coimbra *et al.* 2004; Hartwig *et al.* 2011; Orozco-Arroyo *et al.* 2012; Golenberg & West 2013; Flores-Rentería *et al.* 2013).

En dos especies de la subfamilia Opuntioideae: *Opuntia stenopetala* (Flores-Rentería *et al.* 2013) y *O. robusta* (Alfaro 2008) se ha propuesto que ocurre MCP atemporal o errónea en anteras de flores femeninas, lo que puede originar esterilidad masculina. Mientras que en *O. robusta* (Hernández 2008) y *Echinocereus polyacanthus* (Cactoideae), células de la placenta y óvulos (específicamente en el funículo y la nucela) de flores masculinas presentan MCP, lo cual conduce a la esterilidad femenina (Hernández 2011). Por otra parte, en *O. stenopetala* se ha propuesto que las auxinas juegan un papel importante durante el desarrollo del gineceo, sugiriendo que modificaciones en la homeostasis de las auxinas son fundamentales en la evolución de la unisexualidad en esta especie, es decir, una baja acumulación de auxinas en etapas tempranas del desarrollo del gineceo lleva a una interrupción en la diferenciación y/o en el crecimiento carpelar, originando flores estériles femeninas (Orozco-Arroyo *et al.* 2012). Por lo tanto, se puede sugerir que la MCP y/o modificaciones en la homeostasis de alguna fitohormona pueden estar involucradas en la unisexualidad de las especies de Cactoideae que presentan flores estaminadas o pistiladas.

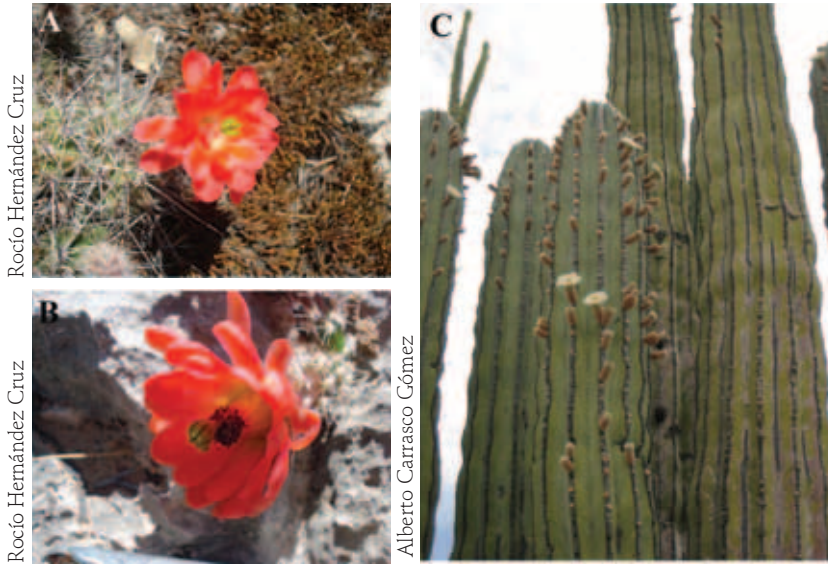


FOTO 2. Especies con flores unisexuales. A) Flor femenina de *Echinocereus coccineus*. B) Flor masculina de *Echinocereus coccineus*. C) Individuo femenino de *Pachycereus pringlei*.

Una cuestión relevante para las especies con poblaciones dioicas, es que para que se formen semillas se requiere de vectores que transporten el polen (Bawa 1980; Bawa y Beach 1981). En caso de ser polinizadas por animales, la producción de semillas se ve comprometida por la reducción de individuos con flores que contienen un solo tipo de gametos o por escasez de polinizadores. Se dificulta el arribo de gametos provenientes de plantas masculinas a flores de plantas femeninas, resultando en una baja tasa de reclutamiento de nuevos individuos.

### Dicogamia, hercogamia y sistemas de incompatibilidad

Existen otros mecanismos que favorecen la entrecruza en flores hermafroditas. Uno de ellos es la dicogamia (separación temporal de los sexos), un mecanismo poco explorado dentro de las cactáceas, con casos de protandria (Mandujano *et al.* 2010). En *Hylocereus* spp. el estigma es receptivo alrededor de tres horas después de la dehiscencia de las

anteras (Pimienta-Barrios & Del Castillo 2002). Un patrón similar de protandria exhibe *Pilosocereus royenii* (Rivera-Marchand & Ackerman 2006) y siete especies del género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta *et al.* 2014a; Cuadro 1). Para este último género, los autores mencionan que a nivel poblacional, las flores tienen una longevidad de dos días, de tal manera que el primer día funcionan como donadoras de polen y el segundo como receptoras de éste. Asimismo, señalan que en *A. fissuratus* la mayoría de las flores tienen el estigma receptivo dos horas después de la liberación del polen. Por otra parte, cuando la receptividad del estigma y liberación de polen se sobrelapan, se considera como dicogamia incompleta (Lloyd & Webb 1986) como ocurre en las especies del género *Ariocarpus* (Martínez-Peralta *et al.* 2014a).

Otro caso particular de protandria es el de *Ferocactus histrix*, en donde la liberación de polen ocurre los dos o tres primeros días de antesis, mientras que los lóbulos estigmáticos permanecen cerrados. En los



próximos dos días los lóbulos estigmáticos se extienden y sirven de plataforma de aterrizaje para los polinizadores y de esta manera el polen de otra flor puede ser depositado (Del Castillo 1994). En dicho caso se ha visto que la autogamia es poco o nada efectiva para la formación de frutos y semillas (Del Castillo 1994). La protandria parece ser un mecanismo efectivo para disminuir la autofecundación e incrementar la entrecruza, sin embargo, la endogamia se puede dar por vía geitonogamia en los individuos que presenten una maduración asincrónica de sus flores (Del Castillo 1988).

El segundo mecanismo es la hercogamia, una separación espacial entre las anteras y el estigma, y “aparentemente” es un mecanismo frecuente entre las cactáceas (Mandujano *et al.* 2010). Se ha observado que esta diferenciación espacial generalmente está vinculada genéticamente a un sistema de autoincompatibilidad, lo cual ha servido para proponer que la hercogamia tiene la función de evitar la interferencia entre las anteras y el estigma (Webb & Lloyd 1986). Dentro de la subfamilia Cactoideae algunos ejemplos de especies que presentan estilos más largos que los estambres y sistemas de incompatibilidad son siete especies del género *Ariocarpus* (autoincompatibilidad parcial; Martínez-Peralta *et al.* 2014a, 2014b), *Cleistocactus baumannii*, *C. smaragdiflorus* (Gorostiague & Ortega-Baes 2016), *Coryphantha cornifera*, *Stenocactus anfractuosus* (Fuentes 2012), *Peniocereus greggii*, *P. striatus* (Raguso *et al.* 2003), *Pilosocereus lanuginosus* (Nassar *et al.* 2003) y *Stenocereus queretaroensis* (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). Sin embargo, algunas especies que presentan algún grado de hercogamia son autocompatibles, por ejemplo: *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez 2008),

*Melocactus curvispinus* (Nassar *et al.* 2001), *Pilosocereus moritzianus* (Nassar *et al.* 1997), *P. royenii* (Rivera-Marchand & Ackerman 2006) y *Wigginsia vorwerckiana* (Chaves 2000; Cuadro 1).

La hercogamia puede ser un proceso variable y dinámico dentro de las poblaciones de algunas especies que carecen de un sistema de autoincompatibilidad (Nassar & Ramírez 2004; Jiménez 2008), lo que provoca que las anteras de algunas flores alcancen el nivel del estigma durante el ciclo de vida floral, y al momento del cierre de la flor las anteras colapsen contra los lóbulos estigmáticos favoreciendo la autopolinización. Esto ha sido reportado para *Hypoxis decumbens* (Hypoxidaceae; Raimúndez & Ramírez 1998), donde dicho mecanismo asegura la producción de semillas en plantas autocompatibles con entrecruza, un “seguro contra fallas” (Faegri & Van Der Pijl 1979). Otra posibilidad de asegurar la autofecundación es que durante la antesis las anteras estén liberando polen y el estigma se encuentre receptivo, y por los movimientos de cierre y apertura de la flor se provoque el contacto entre ellos.

Estos dos mecanismos de dicogamia y hercogamia que varias especies hermafroditas han desarrollado para evitar en gran medida la autopolinización y promover la entrecruza actúan más como promotores del intercambio de polen que como barreras para la autofecundación (Webb & Lloyd 1986; Lloyd & Webb 1986). Por lo tanto, aún existe la posibilidad de introgresar con los padres, con otros individuos de la progeñie o con parientes genéticamente muy cercanos. Para contender con este problema, un gran número de especies desarrollaron un mecanismo genético-bioquímico de reconocimiento y rechazo específico del polen, conocido como sistema de autoincom-

patibilidad (Jiménez-Durán & Cruz-García 2011; Cruz-García & González-Zamora 2013). La autoincompatibilidad se distribuye ampliamente en las angiospermas y se ha descrito en miembros de 91 de 415 familias (Cruz-García & González-Zamora 2013). Este mecanismo le permite al pistilo reconocer y rechazar el polen propio y aceptar aquel de plantas genéticamente relacionadas, fomentando la polinización cruzada y evitando la endogamia (Jiménez-Durán & Cruz-García 2011; Ávila & Cruz-García 2011). La autoincompatibilidad está controlada genéticamente por el locus multialélico *S*, el cual codifica la determinante masculina (expresada en el polen) y la femenina (expresada en el pistilo), especificando la reacción del reconocimiento y rechazo del polen. Hay dos tipos de autoincompatibilidad a nivel genético: a) el sistema de autoincompatibilidad gametofítico (SIG) y b) el sistema de autoincompatibilidad esporofítico (SIE). En los sistemas SIG los componentes que determinan la incompatibilidad son expresados por el genotipo haploide del polen (gametofito masculino), mientras en los SIE la incompatibilidad está determinada por el genotipo diploide de la planta madre (esporofito; Jiménez-Durán & Cruz-García 2011; Cruz-García & González-Zamora 2013).

Los métodos más frecuentes para determinar si las plantas presentan sistemas de incompatibilidad son la comparación entre el éxito reproductivo en polinizaciones controladas de autocruza y de entrecruza, así como la observación del crecimiento del tubo polínico y la formación de las semillas en ambos tratamientos (Martínez-Peralta *et al.* 2014a, 2014b). Dentro de la familia Cactaceae los sistemas de autoincompatibilidad han sido poco estudiados, sin embargo, algu-

nos autores mencionan que se encuentran a lo largo de la filogenia (Strong & Williamson 2007). Algunos autores han propuesto la presencia de autoincompatibilidad total o parcial como respuesta a la formación de frutos en experimentos de autopolinización controlada y crecimiento de tubos polínicos en la subfamilia Cactoideae, por ejemplo, en siete especies de *Ariocarpus* (Martínez-Peralta *et al.* 2014b), y en *Echinopsis chamaecereus* (Boyle & Idnurm 2001), *Hatiora gaertneri*, *H. rosea*, *H. × graeseri* (Boyle 2003), *Schlumbergera russelliana*, *S. truncata* y *S. × buckleyi* (Boyle 1997, 2003), *Astrophytum asterias* (Martínez 2007; Strong & Williamson 2007), *Cleistocactus baumannii* (Gorostiague & Ortega-Baes 2016), *Coryphanta cornifera*, *Stenocactus anfractuosus* (Fuentes 2012), para otras especies revisar Cuadro 1.

Los sistemas de autoincompatibilidad tienen consecuencias significativas en poblaciones pequeñas de especies amenazadas o raras, ya que limitan el número de cruzas compatibles en una población, debido a que existe mayor dificultad de encontrar una pareja para formar descendencia (efecto Allee, Busch & Schoen 2008). Asimismo, el despliegue floral se ve desfavorecido o limitado y posiblemente hay una disminución en la cantidad de polinizadores. La producción de progenie vía autofecundación a través de los genotipos compatibles, podría llevar a la pérdida de sistemas de autoincompatibilidad y con esto los individuos puedan autofecundarse y adicionar individuos a la población de una manera menos costosa (Stephenson *et al.* 2000), como puede ocurrir para *Ariocarpus agavoides*, *A. kotschoubeyanus*, *A. bravoanus*, *A. fissuratus*, *A. retusus*, *A. trigonus* (Martínez-Peralta *et al.* 2014b), *Ferocactus cylindraceus*, *F. wislizeni* (McIntosh 2002) y *Oreocereus celsianus* (Larrea-Alcázar

& López 2011), ya que además de producir pocas flores presentan un sistema autoincompatible parcial, lo que podría sugerir que estos sistemas no son estáticos en dichas poblaciones. La autoincompatibilidad no es un carácter discreto, puesto que las poblaciones pueden variar de ser completamente autoincompatibles hasta mostrar variación intra o inter-poblacional dependiendo de lo estricto en el sistema de autoincompatibilidad (Ferrer & Good-Avila 2007).

### Sistemas de cruza

Los sistemas de cruza representan las vías en las que los gametos se dispersan y se unen para formar semillas, y son la autocruza y la entrecruza (Richards 1997; Tepedino *et al.* 2010). La autocruza es cuando el polen de una flor es depositado sobre el estigma de la misma flor, o cuando el polen de una flor es transferido a otra flor del mismo individuo. De esta manera se asegura la fecundación de un individuo en condiciones adversas o en ausencia de polinizadores efectivos, además tiene un bajo costo energético. Sin embargo, promueve la pérdida de heterocigosidad y la descendencia presenta depresión por endogamia (Kephart *et al.* 1999). En cambio, la entrecruza ocurre cuando el polen de una flor es transportado al estigma de otra flor de diferente individuo. La entrecruza promueve el intercambio genético generando diversidad en la descendencia. El gasto energético es mayor porque debe ofrecer recompensas para los polinizadores; sin embargo, la entrecruza puede ocurrir entre parientes cercanos sin excluir que la población padezca depresión endogámica (Richards 1997; Tepedino *et al.* 2010). Existe un último sistema de cruza, el mixto, el cual combina las características de los dos anteriores. Los sistemas mixtos se han

calificado como una transición entre los dos extremos del gradiente entrecruza y autogamia (Barrett 2002). Las especies que poseen este tipo de sistema promueven la recombinación y también aseguran la reproducción. Sin embargo, al producir semillas por autofecundación enfrentan depresión por endogamia y una reducción en la adecuación de la población (Charlesworth & Charlesworth 1987; Barrett 2000). Una evaluación precisa sobre los sistemas de cruza puede obtenerse de manera directa, mediante tratamientos de polinizaciones controladas (Dafni 1992). Es posible hacer una aproximación de cómo se da el encuentro de los gametos mediante los atributos florales, estas características en conjunto (denominadas sistemas de apareamiento) están estrechamente asociados a la autocruza y a la entrecruza (Ornduff 1969). Se han propuesto dos niveles para categorizar a los sistemas de apareamiento (Cruden 1977). El primero se basa en las características florales y se conoce como índice de entrecruza. Éste toma en consideración la hercogamia, la dicogamia y el diámetro de la flor. El segundo es el cociente polen/óvulos (P/O). El sistema de apareamiento definido a partir de características florales es un acercamiento al sistema de cruza de una especie (Dafni 1992).

Los sistemas de cruza en la familia Cactaceae se relacionan en parte con la forma de vida y longevidad de las especies concernientes a cada subfamilia, así como sus interacciones bióticas y abióticas. Dentro de las especies pertenecientes a la subfamilia Pereskioideae prevalece la entrecruza, en cambio en Opuntioideae y Cactoideae existe la entrecruza, autocruza y sistemas mixtos (Mandujano *et al.* 2010). En la tribu Cactaeae de la subfamilia Cactoideae, algunos



FOTO 3. Especies con sistema mixto A) *Echinocactus platyacanthus* y B) *Hylocereus undatus*, con entrecruza C) *Neobuxbaumia mezcalaensis*.

ejemplos de taxa que presenta entrecruza son: *Ariocarpus scaphirostris* (Martínez-Peralta et al. 2014a, 2014b), *Coryphanta cornifera* (Fuentes 2012), *Mammillaria huitzilopochtli* (principalmente autoincompatible, xenógamo facultativo; Flores-Martínez et al. 2013), entre otras especies (Cuadro 1); con sistemas mixtos seis especies del género *Ariocarpus* (con sistema de autoincompatibilidad gametofítico (SIG) parcial, xenógamo facultativo; Martínez-Peralta et al. 2014b), *Echinocactus platyacanthus* (xenógamo facultativo; Jiménez 2008; Foto 3A), *Ferocactus cylindraceus*, (autoincompatible parcial; McIntosh 2002), posiblemente *Epithelantha micromeris* subsp. *bokei* y *Mammillaria prolifera* subsp. *multiceps*, ya que son autocompatibles (Ross 1981), así como *M. humboldtii* que presenta un sistema de apareamiento xenógamo facultativo (Martínez-Ramos et al. 2015; Cuadro 1).

En la tribu Cereeae los ejemplos de especies con entrecruza son *Cereus horrispinus*, *C. repandus* (Nassar et al. 1997), *Melocactus*

*glaucescens* (Colaço et al. 2006), *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet et al. 1997b) y *P. lanuginosus* (Nassar et al. 2003). Con sistema mixto *Cereus portoricensis* (Rojas-Sandoval & Meléndez-Akerman 2009), *Melocactus andinus*, *M. schatzlii* (en esta última predomina la entrecruza; Nassar et al. 2007), *M. curvispinus* (Nassar et al. 2001; Nassar & Ramírez 2004), *M. paucispinus* (Colaço et al. 2006; Lambert et al. 2006), *Pilosocereus moritzianus* (autoincompatible parcial, xenógamo facultativo; Nassar et al., 1997), *P. royenii* (Rivera-Marchand & Ackerman 2006) y posiblemente *Melocactus matanzanus* por ser autocompatible (Ross 1981; Cuadro 1). En la revisión realizada por Mandujano et al. (2010), con base en la tasa de entrecruza, se menciona que las especies de esta tribu en su mayoría presentan sistemas de cruza mixtos que tienden hacia la autofecundación, con pocos representantes que tienen entrecruza.

Dentro de la tribu Hylocereeae los ejemplos de entrecruza son *Hylocereus cos-*

Aldebaran Camacho Velázquez

FOTO 4. Especie clonal *Ferocactus robustus*.

*taricensis* (Weiss *et al.* 1994). Con sistema mixto *Hylocereus lemairei*, *H. undatus* (Foto 3B) y *Selenicereus megalanthus* (autoincompatibles débiles; Lichtenzweig *et al.* 2000; Cuadro 1). En un estudio previo por Weiss *et al.* (1994) donde realizaron polinizaciones controladas, no se desarrolló ningún fruto cuando realizaron autopolinizaciones para *H. lemairei*, por lo que los individuos utilizados pueden ser autoincompatibles o hay alta depresión endogámica en otros alelos.

En la tribu Notocactae una especie que presenta entrecruza es *Parodia haselbergii* (Ross 1981). Con sistema mixto *Wigginsia vorwerckiana* (Chaves 2000; Cuadro 1).

En Pachycereeae las especies con entrecruza son *Echinocereus papillosus* (Ross 1981), *Leptocereus scopulophilus* (Valdés *et al.* 2011), *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. mezcalaensis* (Valiente-Banuet *et al.* 1997a; Foto 3C), *Pachycereus weberi* (Valiente-Banuet *et al.* 1997b), *Peniocereus greggii* (Raguso *et al.* 2003), *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.* 1999), entre otras especies. Con sistema mixto *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.* 2003) y el morfo hermafrodita de *Pachycereus pringlei* (es autocompatible; Fleming *et al.* 1994; Cuadro 1). Las especies de esta tribu principalmente presentan entrecruza y pocos

sistemas mixtos, esto mismo fue observado por Mandujano *et al.* (2010) con base en la tasa de entrecruza, mencionando que pocas especies que presentan floración diurna y nocturna tienden a la autofecundación.

En la tribu Rhipsalideae ejemplos de especies que presentan entrecruza son *Hattiora gaertneri*, *H. rosea*, *H. × graeseri* (Boyle 2003), *H. salicornioides*, *Rhipsalis pentaptera*, *R. pilocarpa* (Ross 1981), *Schlumbergera russelliana*, *S. truncata* y *S. × buckleyi* (Boyle 1997, 2003; Cuadro 1). En esta tribu no se ha descrito hasta el momento, alguna especie que presente sistema mixto.

Por último, en Trichocereae algunos taxa con entrecruza son *Echinopsis atacamensis* (Badano & Schlumpberger 2001; De Viana *et al.* 2001), *Cleistocactus baumannii* (Gorostiague & Ortega-Baes 2016), *Gymnocalycium bruchii* (Ross 1981), entre otras especies. Con sistema mixto *Weberbauerocereus weberbaueri* (autogamo facultativo; Sahley 1996), *Oreocereus celsianus* (autoincompatible parcial, Larrea-Alcázar & López 2011) y posiblemente tres especies de *Rebutia*, ya que son autocompatibles *R. diminuta*, *R. minuscula* y *R. spegazziana* (Ross 1981; Cuadro 1).

Con base en el sistema de cruza que presenta cada especie de Cactoideae estudiada

hasta el momento, se puede decir que las cactáceas globosas no presentan un patrón distinguible, ya que aproximadamente hay la misma cantidad de especies que presentan entrecruza, que un sistema mixto. Con base en la tasa de entrecruza, Mandujano *et al.* (2010) proponen que las especies con esperanza de vida más corta (globosas) tienen poca entrecruza con tendencia a sistemas mixtos. Mientras tanto en las columnares (con esperanza de vida larga) la mayoría presentan sistemas de entrecruza (xenogamia), más que de autocruza (Mandujano *et al.* 2010).

Existen especies clonales como *Ferocactus robustus* (Carrillo-Ángeles *et al.* 2011; Foto 4), *Lophoceres schottii* (Parker & Hamrick 1992), *Stenocereus eruca* y *S. gummosus* (Clark 2000), que se pueden ver favorecidas o desfavorecidas dependiendo de su patrón de clonación. Entre mayor sea el número de genets que se propaguen vegetativamente, será mayor la posibilidad de que ocurra entrecruzamiento (Charpentier 2002). Sin embargo, si una especie es autoincompatible y recluta varios rametos (mismo genet), se afecta la producción de semillas debido a la saturación de los estigmas de polen incompatible (Carrillo-Ángeles & Mandujano 2011). Por otra parte, si la especie es auto-compatible, la posibilidad de incrementar la autogamia es mayor, trayendo como consecuencia reducción en la adecuación de la población a través de la depresión por endogamia.

Otra forma de reproducción asexual es la apomixis. Es la formación de semillas sin que intervengan los procesos de meiosis y/o fecundación, por lo que los embriones resultantes son genéticamente idénticos a la planta madre, cuando se originan del tejido esporofítico como la nucela, tegumentos o de sacos embrionarios no reducidos (Kol-

tunow 1993; Hand & Koltunow 2014), lo cual se ha reportado en Cactoideae para la especie autocompatible *Mammillaria prolifera* (Ross 1981). En las especies con sistema de entrecruza, *Mammillaria tenuis* y *M. zeilmanniana*, la apomixis es por medio de embriones adventicios (Tiagi 1970). En estos trabajos no se realizó el tratamiento de polinización de apomixis, solamente se analizó el desarrollo de las semillas en diferentes etapas del desarrollo. El tratamiento de apomixis consiste en excluir el estigma de cualquier tipo de polen (propio o extraño), emasculando el botón floral, cubriéndolo, y esperando la formación de semillas sin la intervención de gametos masculinos. La apomixis asegura la reproducción de la especie y excluye las complicaciones asociadas con la reproducción sexual (polinización y cruza compatibles), sin embargo, este proceso disminuye la variabilidad genética (McCauley 2013).

La depresión endogámica se puede explicar como la reducción en la viabilidad y/o fertilidad de la descendencia autógena, debido al aumento de homocigosidad (Charlesworth & Charlesworth 1987). Por ende, en las poblaciones que presentan autocruza su variabilidad genética disminuye. Para evaluar la depresión endogámica se calcula la adecuación de la progenie utilizando la producción de frutos y de semillas por cada tratamiento de polinización (entrecruza y autocruza manual). Cuando la población padece depresión endogámica, ésta se ve reflejada en la adecuación de los individuos. La adecuación relativa es un cociente entre el promedio del éxito de la progenie de autocruza (A) y el promedio del éxito de la progenie de entrecruza (E): Adecuación relativa = A/E (Charlesworth & Charlesworth 1987; Mandujano, *et al.* 1996). La depresión endogámica ( $\delta$ ) se estima de la

siguiente manera:  $\delta = 1 - [A/E]$  (Charlesworth & Charlesworth 1987).

Los resultados de la depresión endogámica poseen valores en un grado que va de 0 a 1, los valores más cercanos a 0 señalan menor depresión por endogamia, debido a que se está produciendo la misma o similar cantidad de frutos y semillas por autocruza que por entrecruza. Los valores de 1 o cercanos a 1 señalan una elevada depresión por endogamia, debido a que se está produciendo menor cantidad de semillas o frutos por autocruza que por entrecruza (Cruden 1977).

Con base en los estudios analizados por Mandujano *et al.* (2010), se concluye que la familia Cactaceae presenta niveles altos de depresión endogámica favoreciendo la ocurrencia de entrecruza dentro de la familia.

### Síndromes de polinización

Las interacciones planta-polinizador son recíprocas, ya que existe un efecto del polinizador sobre la planta y de ésta sobre el polinizador. Los atributos florales como el color, tamaño y forma, así como las recompensas ofrecidas por parte de la planta (polen, aceites, fragancias, resinas y néctar), están íntimamente relacionados con la atracción del polinizador, favoreciendo que la planta reciba o done polen cuando es visitada (Grajales-Conesa *et al.* 2011; Pérez-Tejada & Pérez 2013). Como consecuencia de la interacción las flores varían en sus formas, longitudes y colores para atraer a tipos determinados de polinizadores. Las flores nocturnas de cactáceas son de infundibuliformes a hipocrateriformes, de color blanco, aromáticas y son comúnmente polinizadas por polillas y murciélagos; mientras que las flores diurnas suelen ser de forma campanulada y de colores amarillo, naranja, rojos o rosas, generalmente poli-

nizadas por insectos o aves (Arias & Flores 2013). También existen flores nocturnas que permanecen abiertas en las primeras horas de la mañana siguiente y pueden ser polinizadas por visitantes matutinos (Dar *et al.* 2006). Los visitantes florales en Cactoideae son principalmente las abejas, aves, avispas, escarabajos, hormigas, murciélagos, polillas y saltamontes (Mandujano *et al.* 2010; Foto 5). La polinización mediada por aves se ha observado en especies de *Melocactus* (Lambert *et al.* 2006; Nassar *et al.* 2007); por murciélagos y polillas en especies de los géneros *Carnegia* (Fleming *et al.* 1996), *Cereus* (Petit 1995; Nassar *et al.* 1997, 2003), *Cipocereus* (Lopes 2012), *Neobuxbaumia* (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997a), *Pachycereus* (Valiente-Banuet *et al.* 1997b; Martínez-Peralta *et al.* 2010), *Pilosocereus* (Valiente-Banuet *et al.* 1997b), *Pterocereus* (Méndez *et al.* 2005), *Stenocereus* (Casas *et al.* 1999; Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). La especie *Weberbauerocereus weberbaueri* es polinizada por murciélagos y colibríes (Sahley 1996), *Carnegia gigantea* y *Stenocereus thurberi* también atraen abejas y colibríes (Fleming *et al.* 1996, 2001). Por otra parte *Lophocereus schottii* (Fleming *et al.* 2001) y *Stenocereus gummosus* (Clark 2000) sus principales polinizadores son las polillas. Mientras que algunas otras especies de los géneros *Astrophytum* (Martínez 2007), *Echinocereus* (Vázquez *et al.* 2016), *Echinocactus* (Jiménez 2008), *Escontria* (Oaxaca-Villa *et al.* 2006), *Ferocactus* (Del Castillo 1994; McIntosh 2002), *Mammillaria* (Bowers 2002), *Polaskia* (Cruz & Casas 2002) y siete especies de *Ariocarpus* (Martínez-Peralta & Mandujano 2012) son polinizados por abejas (Cuadro 1).

Las especies xenógamas dependen de la actividad de los polinizadores para que



FOTO 5. Visitantes florales en algunas Cactoideae. A) *Ferocactus robustus*. B) *Strombocactus disciformis* subsp. *disciformis*. C) *Mammillaria* sp. D) *Stenocereus* sp. E y F) *Neobuxbaumia mezcalaensis*.

se lleve con éxito la reproducción, por lo que una disminución o desaparición de los polinizadores pone en riesgo la producción de semillas y por ende el reclutamiento de nuevos individuos. La desaparición de polinizadores se puede dar por actividades antropogénicas, por el cambio del uso de suelo, por el uso de pesticidas, por la baja en los recursos ofrecidos como recompensa debido a la disminución de individuos e invasión de especies de plantas y animales (Aizen & Feinsinger 1994; Thompson 1996; Kearns *et al.* 1998), o bien cuando los sistemas de interacción planta-polinizador muestra un patrón especializado en lugar de ser generalista (Valiente-Banuet 2002). Mientras que las autógamias pueden tener éxito reproductivo incluso si las poblaciones están fragmentadas (Martínez 2007).

## Conclusiones

La biología reproductiva de la subfamilia Cactoideae comprende un amplio espectro de

posibilidades que incluyen diversidad en los sistemas de cruce, en los sistemas sexuales y en los síndromes de polinización. A pesar de que los atributos florales se consideran importantes para definir la biología reproductiva, se sabe que, aspectos como el ciclo de vida, el hábito de las plantas y la distribución de los individuos también intervienen en el modo de reproducción de los individuos. Debido a la combinación de los distintos atributos, no se puede establecer un patrón en las diferentes formas de reproducción ni a nivel de subfamilia, ni a nivel de tribu, ya que la mayoría de las especies presentan entrecruza. Los estudios de la biología reproductiva en Cactoideae ayudan a comprender el comportamiento de las poblaciones para el conocimiento básico y el planteamiento de estrategias con fines de conservación.

## Agradecimientos

Damos los créditos a la P. de Biól. Adriana Puente Aguirre, Biól. Alberto Carrasco Gómez, P. de Biól.



CUADRO 1. Forma de vida, aspectos reproductivos y métodos utilizados como indicadores del sistema de cruce y/o la compatibilidad a partir de los estudios sobre especies de Cactoidae. Forma de vida, A: arbóreo, Ar: arbustivo, ArF: arbustivo prostrado, ArT: arbustivo trepador, C: columnar, Ci: cilíndrico y G: globoso. Longevidad de vida (Lon. floral), D: diurno, DV: diurno vespertino, N: nocturno y NM: nocturno matutino. Compatibilidad (Compatibili.), AC: autocompatible, AI: autoincompatible y SIG: sistema de autoincompatibilidad gametofítico. Sistema de apareamiento (Sist. de apare.), AF: autógamo facultativo, X: xenógamo, XF: xenógamo facultativo, I: índice de entrecruzamiento, 2: cociente polen/óvulos (Cruden, 1977), \* tienden a xenógamo y \*\* tienden a xenógamo facultativo. Sistema de cruce (Sist. de cruz.), E: entrecruza y M: mixto. Método utilizado (Mét. util.), EC: experimento de cruce y MM: método molecular. H: hercogamia, Dr: dicogamia, N: néctar; + presencia, - ausencia. I: indeterminado.

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
Tribu Cacteeae											
<i>Ancistrocactus scheeri</i>	G - Ci	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Ariocarpus agavoides</i>	G	2D	SIG parcial	X <sup>1</sup> , XF <sup>2</sup>	M	EC	+	+	+	Melitofilia	Martínez-Peralta <i>et al.</i> 2014a, 2014b
<i>Ariocarpus bravoanus</i>	G	2D	SIG parcial	X <sup>1</sup> , XF <sup>2</sup>	M	EC	+	+	+	Melitofilia	Martínez-Peralta <i>et al.</i> 2014a, 2014b
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	G	2D	SIG parcial	X <sup>1</sup> , XF <sup>2</sup>	M	EC	+	+	+	Melitofilia	Martínez-Peralta <i>et al.</i> 2014a, 2014b
<i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i>	G	2D	SIG parcial	X <sub>1</sub> , XF <sup>2</sup>	M	EC	+	+	+	Melitofilia	Martínez-Peralta <i>et al.</i> 2014a, 2014b
<i>Ariocarpus retusus</i>	G	2D	SIG parcial	X <sup>1</sup> , XF <sup>2*</sup>	M	EC	+	+	+	Melitofilia	Martínez-Peralta <i>et al.</i> 2014a, 2014b
<i>Ariocarpus scaphiostriis</i>	G	2D	SIG	X <sup>1</sup> , XF <sup>2*</sup>	E	EC	+	+	+	Melitofilia	Martínez-Peralta <i>et al.</i> 2014a, 2014b
<i>Ariocarpus trigonus</i>	G	2D	SIG parcial	X <sup>1</sup> , XF <sup>2*</sup>	M	EC	+	+	+	Melitofilia	Martínez-Peralta <i>et al.</i> 2014a, 2014b
<i>Astrophytum asterias</i>	G	1D	AI - AC	XF <sup>1,2</sup>	E - M	EC	+	-	I	Melitofilia	Martínez 2007; Strong & Williamson 2007
<i>Astrophytum capricorne</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Coryphantha cornifera</i>	G	3D	AI	X	E	EC	+	-	I	Melitofilia	Fuentes 2012
<i>Coryphantha echinus</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
<i>Gonyphantha ottonis</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	G	2 - 3D	AC - AI parcial	XF <sup>1,2</sup>	M	EC, MM	-/+	-	I	Melitofilia	Jiménez 2008
<i>Echinofessulocactus</i> sp.	G	I	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinomastus erectocentrus</i> subsp. <i>erectocentrus</i>	Ci	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinomastus erectocentrus</i> var. <i>acamensis</i>	Ci	1 - 2D	AI	I	E	EC	I	I	+	Melitofilia	Johnson 1992
<i>Epithelantha micromeris</i> subsp. <i>bokei</i>	G	I	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Escobaria tuberculosa</i>	Ci	I	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Ferocactus cylindraceus</i>	G	2D	AI parcial	I	M	EC	I	I	+	Melitofilia	McIntosh 2002
<i>Ferocactus histrix</i>	G	4 - 6D	I	I	E	I	+	+	+	Melitofilia	Del Castillo 1994
<i>Ferocactus robustus</i>	G	2D	AI parcial	XF	M	I	I	I	+	Melitofilia	Piña 2000
<i>Ferocactus wislizeni</i>	G	2D	AI parcial	I	M	EC	I	I	+	Melitofilia	McIntosh 2002
<i>Mammillaria bocasana</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria compressa</i>	Ci	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria crinita</i> subsp. <i>wildii</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria grahamii</i>	G	1 - 2D	AI	I	E	EC	I	I	I	Melitofilias	Bowers 2002
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i>	G	1 - 8D	AI principalmente	XF <sup>2</sup>	E	EC	I	-	+	I	Flores-Martínez <i>et al.</i> 2013
<i>Mammillaria humboldtii</i>	G	D	I	X <sup>1</sup> , XF <sup>2*</sup>	I	I	+	+	I	I	Anderson 2001; Martínez-Ramos <i>et al.</i> 2015

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
<i>Mammillaria melaleuca</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria parkinsonii</i>	G - Ci	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria pectinifera</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria pennispinosa</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria prolifera</i> subsp. <i>multiceps</i>	G - Ci	D	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria spinosissima</i>	Ci	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria uncinata</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Mammillaria zeilmanniana</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Neomammillaria candida</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Pelecyphora aselliformis</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Pelecyphora strobiliformis</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Sclerocactus brevispinus</i>	G - Ci	3 - 5D	AI principalmente	I	E	EC	I	I	+	Melitofilia	Anderson 2001; Tepedino <i>et al.</i> 2010
<i>Sclerocactus weilandicus</i>	G - Ci	3 - 5D	AI principalmente	I	E	EC	I	I	+	Melitofilia	Anderson 2001; Tepedino <i>et al.</i> 2010
<i>Stenocactus anfractuosus</i>	G	4 - 13D	AI	X	E	CE	+	-	I	Melitofilia	Fuentes 2012
<i>Strombocactus disciformis</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981
<i>Thelocactus valdeazianus</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
<i>Turbincarpus horripilus</i>	G	2D	AI	X <sup>1</sup> , XF <sup>2*</sup>	E	EC	+	-	+	Melitofilia	Matías 2007
Tribu Cereae											
<i>Cereus horripilus</i>	A	1N	AI	AF <sup>2**</sup>	E	EC	-	I	+	Quiropterofilia	Nassar <i>et al.</i> 1997; Anderson 2001
<i>Cereus portoricensis</i>	A	1N	AI parcial	XF <sup>1,2</sup>	M	EC	+	-	+	Falenofilia	Anderson 2001; Rojas-Sandoval & Meléndez-Akerman 2009
<i>Cereus repandus</i>	A	1N	AI	XF <sup>2</sup>	E	EC, MM	-	I	+	Quiropterofilia	Nassar <i>et al.</i> 1997, 2003; Anderson 2001
<i>Melocactus andinus</i>	G	1D	AC	AF <sup>2**</sup>	M	EC, MM	I	I	+	Ornitofilia	Nassar <i>et al.</i> 2007
<i>Melocactus curvispinus</i>	G	1D	AC	AF <sup>2**</sup>	M	EC, MM	+	I	+	Ornitofilia	Nassar <i>et al.</i> 2001; Nassar & Ramírez 2004
<i>Melocactus glaucescens</i>	G	1D	AI	I	E	EC	I	I	+	Ornitofilia	Colago <i>et al.</i> 2006
<i>Melocactus matanzanus</i>	G	D	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Melocactus paucispinus</i>	G	1D	AC	I	M	EC, MM	I	I	+	Ornitofilia	Colago <i>et al.</i> 2006; Lambert <i>et al.</i> 2006
<i>Melocactus schatzlii</i>	G	1D	AC	AF <sup>2</sup>	M - E	EC, MM	I	I	+	Ornitofilia	Nassar <i>et al.</i> 2007
<i>Pilosocereus lanuginosus</i>	A	1N	AI	AF <sup>2**</sup>	E	MM	+	I	+	Quiropterofilia	Nassar <i>et al.</i> 1997, 2003; Anderson 2001
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	A	1N	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiropterofilia	Valiente-Banuet <i>et al.</i> 1997b
<i>Pilosocereus moritzianus</i>	A	1N	AI parcial	AF <sup>2**</sup>	M	EC	+	I	+	Quiropterofilia	Nassar <i>et al.</i> 1997; Anderson 2001
<i>Pilosocereus royeri</i>	A	1N	AC	X <sup>1</sup>	M	EC	+	+	+	Quiropterofilia, abejas	Rivera-Marchand & Akerman, 2006; Anderson 2001

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
Tribu Hylocereae											
<i>Hylocereus costaricensis</i>	ArT	1N	AI	X <sup>1</sup>	E	EC	+	I	+	Abejas	Weiss <i>et al.</i> , 1994
<i>Hylocereus lemairei</i>	ArT	1N	AI - AI débil	X <sup>1</sup>	E - M	EC	+	I	+	Abejas	Weiss <i>et al.</i> , 1994; Lichtenzweig <i>et al.</i> , 2000
<i>Hylocereus undatus</i>	ArT	1N	AC - AI débil	X <sup>1</sup>	M	EC	+	I	+	Abejas	Weiss <i>et al.</i> , 1994; Lichtenzweig <i>et al.</i> , 2000
<i>Selenicereus megalanthus</i>	ArT	1N	AC - AI débil	XF <sup>1</sup>	M	EC	-	I	+	Abejas	Weiss <i>et al.</i> , 1994; Lichtenzweig <i>et al.</i> , 2000
Tribu Notocacteae											
<i>Blossfeldia liliputana</i>	G	D	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Frailea pumila</i>	G	I	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Parodia haselbergii</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Wigginsia vorverckiana</i>	G	2D	SC	I	M	I	+	I	-	Melitofilia	Chaves 2000
Tribu Pachycereae											
<i>Echinocereus papillosus</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus pectinatus</i>	G - Gi	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus pectinatus</i> var. <i>weingeri</i>	G - Gi	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus reichenbachii</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus reichenbachii</i> var. <i>batleyi</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus reichenbachii</i> var. <i>discoensis</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
<i>Echinocereus reichenbachii</i> var. <i>fitchii</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus reichenbachii</i> var. <i>perbellus</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus rigidissimus</i>	G - Ci	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Echinocereus viridiflorus</i>	G - Ci	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Escobria chiotilla</i>	A	1D	AI	I	E	EC	I	I	+	Abejas, colibríes	Oaxaca-Villa <i>et al.</i> 2006
<i>Lophocereus schottii</i>	A - Ar	1N	AI	I	E	EC, MIM	I	I	+	Falenofilia	Parker & Hamrick 1992; Fleming & Holland 1998
<i>Leptocereus scopulophilus</i>	Ar	N	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiroptero-filia	Valdés <i>et al.</i> 2011
<i>Marginocereus marginatus</i>	C - A	1N o D	AI	X <sup>1</sup>	E	EC	+	I	+	Murciélagos, colibríes	Dar <i>et al.</i> 2006
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	A	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	A	1N	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiroptero-filia	Valiente-Banuet <i>et al.</i> 1997a
<i>Neobuxbaumia mescalaensis</i>	C	1N	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiroptero-filia	Valiente-Banuet <i>et al.</i> 1997a
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	A	1N	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiroptero-filia	Molina-Freaner <i>et al.</i> 2004
<i>Pachycereus pringlei</i> (moflo hermafrodita)	A	N	AC	I	M	EC	I	I	+	Quiroptero-filia	Fleming <i>et al.</i> 1994
<i>Pachycereus weberi</i>	A	1N	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiroptero-filia	Valiente-Banuet <i>et al.</i> 1997b
<i>Peniocereus greggii</i>	Ar	1N	AI	X <sup>1</sup>	E	I	+	I	+	Falenofilia, abejas	Raguso <i>et al.</i> 2003

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
<i>Peniocereus striatus</i>	Ar	1N	AI	X <sup>1</sup>	E	I	+	I	+	Falenofilia	Raguso <i>et al.</i> 2003
<i>Polaskia chende</i>	A	1D	AI	I	E	EC	I	I	+	Melitofilia	Cruz & Casas 2002
<i>Polaskia chichipe</i>	A	1D o N	AC	I	M	EC	I	I	+	Abejas, colibríes, polillas	Otero-Arnaiz <i>et al.</i> 2003
<i>Stenocereus eruca</i>	ArP	1N	AI	I	E	EC	I	I	+	Polillas, abejas	Clark-Tapia & Molina-Freaner 2004
<i>Stenocereus griseus</i>	A	1N	AI	XF <sup>2</sup>	E	EC, MM	-	I	+	Quiroptero-filia	Nassar <i>et al.</i> , 1997, 2003
<i>Stenocereus gummosus</i>	Ar	1N	AI	I	E	EC, MM	I	I	I	Falenofilia	Clark-Tapia & Molina-Freaner 2003
<i>Stenocereus quercaroensis</i>	A	1N o D	AI	X <sup>1</sup>	E	EC	+	I	+	Quiroptero-filia	Ibarra-Cerdeña <i>et al.</i> , 2005
<i>Stenocereus stellatus</i>	Ar-A	IN	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiroptero-filia	Casas <i>et al.</i> 1999
Tribu Rhipsalideae											
<i>Haitora gartneri</i>	Ar	D	SIG	I	E	EC	I	I	I	I	Boyle 2003; Anderson 2001
<i>Haitora rosea</i>	Ar	D	SIG	I	E	EC	I	I	I	I	Boyle 2003; Anderson 2001
<i>Haitora × graeseri</i>	Ar	D	SIG	I	E	EC	I	I	I	I	Boyle 2003; Anderson 2001
<i>Haitora salicornioides</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Rhipsalis pentaptera</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	+	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Rhipsalis pilocarpa</i>	Ar	D	AI	I	E	EC	I	I	+	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Schlumbergera russelliana</i>	Ar	I	SIG	I	E	EC	I	I	I	I	Boyle 1997
<i>Schlumbergera truncata</i>	Ar	I	SIG	I	E	EC	I	I	I	I	Boyle 1997, 2003

Taxa	Forma de vida	Lon. floral (días)	Compatibili.	Sist. de apare.	Sist. de cruz.	Mét. util.	H	D	N	Vector de polinización	Referencia
<i>Schlumbergera × buckleyi</i>	Ar	I	SIG	I	E	EC	I	I	I	I	Boyle 2008
Tribu Trichocereae											
<i>Echinopsis atacamensis</i>	A	1 - 2NM	AI	I	E	EC	I	I	+	Quiropterofilia, abejas	Badano & Schlumberger 2001; De Viana et al. 2001
<i>Echinopsis chamacereus</i>	Ar	2 - 3D	AI	I	E	I	I	I	I	I	Boyle & Idnurm 2001
<i>Cleistocactus baumannii</i>	Ar	2DV	AI	X <sup>1</sup>	E	EC	+	I	+	Ornitofilia	Ross 1981; Gorostiague & Ortega-Baes 2010
<i>Cleistocactus smaragdiflorus</i>	Ar	2DV	AI	X <sup>1</sup>	E	EC	+	I	+	Ornitofilia, abejas	Gorostiague & Ortega-Baes 2010
<i>Gymnocalycium anisitsii</i> subsp. <i>damsii</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Gymnocalycium bruchii</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Oreocereus celsianus</i>	Ar	3DV	AI parcial	X <sup>1</sup>	M	EC	+	I	+	Ornitofilia	Larrea-Alcázar & López 2011
<i>Rebutia deminuta</i>	G	D	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Rebutia minuscula</i>	G	D	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Rebutia spagazziana</i>	G	D	AC	I	I	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Sulcorebutia steinbachii</i>	G	D	AI	I	E	EC	I	I	I	I	Ross 1981; Anderson 2001
<i>Weberbauerocereus weberbaueri</i>	Ar	1DV	AC	X <sup>1</sup>	M	MM	+	I	+	Quiropterofilia, colibríes	Sahley 1996



Fátima Barrón Pacheco, Biól. Pactli Fernando Ortega González y a la M. en C. Rocío Hernández Cruz por permitir usar material fotográfico. Este trabajo fue apoyado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT, IN223814). Este artículo constituye un cumplimiento parcial de los requisitos para la tesis doctoral de A. Camacho-Velázquez en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), quien recibe la beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

### Literatura citada

- Ainsworth C. 2000. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Ann Bot* **86**:211-221.
- Aizen MA & Feinsinger P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**:330-351.
- Alfaro AI. 2008. Estudio de muerte celular programada durante el desarrollo de las anteras en flores pistiladas de *Opuntia stenopetala* Engelm y *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencia, UNAM. México, D.F.
- Anderson EF. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland, EUA.
- Arias S & Flores J. 2013. La familia Cactaceae, páginas 492-504. En Márquez-Guzmán J, Collazo-Ortega M, Martínez-Gordillo M, Orozco-Segovia A & Vázquez-Santana S (Eds). *Biología de Angiospermas*. Prensas de la Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Arreola HJ. 1997. Formas de vida y características morfológicas. En: Valle, C. (Ed). *Suculentas mexicanas y cactáceas*. CONABIO, SERMARNAT, UNAM. México.
- Ávila BA & Cruz-García F. 2011. Sistema de incompatibilidad gametofítico en plantas: una oportunidad para evitar la endogamia. En: Álvarez G, Bustos I, Castañeda C, Guevara J & Vázquez H (Eds). *Mensaje Bioquímico*. Facultad de Medicina, UNAM **35**:67-78.
- Badano EI & Schlumpberger BO. 2001. Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste argentino. *Gayana Bot* **58**:115-122.
- Baker HG. 1955. Self-compatibility and establishment after 'long-distance' dispersal. *Evolution* **9**:347-349.
- Baker M. 2006. A new florally dimorphic hexaploid, *Echinocereus yavapaiensis* sp. nov. (section *Triglochidiatius*, Cactaceae) from central Arizona. *Pl Syst Evol* **258**:63-83.
- Barrett S. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends Plant Sci* **3**:335-341.
- Barrett S. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature* **3**:274-284.
- Bawa KS. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annu Rev Ecol Syst* **11**:15-39.
- Bawa KS & Beach JH. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann Mo Bot Gard* **68**:254-274.
- Bowers JE. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* **49**:201-206.
- Boyle TH. 1997. The genetics of self-incompatibility in the genus *Schlumbergera* (Cactaceae). *J Hered* **88**:209-214.
- Boyle TH. 2003. Identification of self-incompatibility groups in *Hatiora* and *Schlumbergera* (Cactaceae). *Sex Plant Reprod* **16**:151-155.
- Boyle TH. & Idnurm A. 2001. Physiology and genetics of self-incompatibility in *Echinopsis chamaecereus* (Cactaceae). *Sex Plant Reprod* **13**:323-327.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las Cactáceas de México. Vol. 1*. UNAM. México.

- Busch JW. & Schoen DJ. 2008. The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. *Trends Plant Sci* **13**:128-136.
- Calderón-Urrea A & Dellaporta SL. 1999. Cell death and cell protection genes determine the fate of pistils in maize. *Development* **126**:435-441.
- Carrillo-Angeles IG, Mandujano MC & Golubov J. 2011. Influences of the genetic neighborhood on ramet reproductive success in a clonal desert cactus. *Popul Ecol* **53**:449-458.
- Carrillo-Angeles IG & Mandujano MC. 2011. Patrones de distribución espacial en plantas clonales. *Bol Soc Bot Mex* **89**:1-18.
- Casas A, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A & Davila P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *Am J Bot* **86**:534-542.
- Charlesworth D & Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann Rev Ecol Syst* **18**:237-268.
- Charpentier A. 2001. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evol Ecol* **15**:521-530.
- Chaves FA. 2000. Aspectos de la Biología reproductiva de una población de *Wigginsia vorweckiana* (Cactaceae). En: Resúmenes de Trabajos de Grado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. *Acta Biológica* **5**:83.
- Clark R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense: *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae). Tesis de Maestría. UNAM. México, D.F.
- Clark-Tapia R & Molina-Freaner F. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity* **90**:443-450.
- Clark-Tapia R & Molina-Freaner F. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran Desert. *Plant Syst Evol* **247**:155-164.
- Coimbra S, Torráo L & Abreu I. 2004. Programmed cell death induces male sterility in *Actinidia deliciosa* female flowers. *Plant Physiol Bioch* **42**:537-541.
- Colaço MA, Fonseca R, Lambert SM, Costa SB, Machado CG & Borba EL. 2006. Reproductive biology of *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), in the Chapada Diamantina, northeastern Brazil. *Brazilian J Bot* **29**:239-249.
- Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**:32-46.
- Cruz GF, McClure BA, Busot G, García G, Juárez JA & Sánchez LT. 2001. Sistemas genéticos de reconocimiento del polen en angiospermas, páginas 135-146. En: *Avances en bioquímica y biología molecular de plantas*. Facultad de Química, UNAM. México, D.F.
- Cruz-García F & González-Zamora YC. 2013. Interacción polen-pistilo, páginas 110-117. En Márquez- Guzmán J, Collazo-Ortega M, Martínez-Gordillo M, Orozco-Segovia A & Vázquez-Santana S (Eds). *Biología de Angiospermas*. Pressas de la Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Cruz M & Casas A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *J Arid Environ* **51**:561-576.
- Dafni A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Dar S, Del Coro Arizmendi M & Valiente-Banuet A. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereae: Cactaceae) in Central Mexico. *Ann Bot* **97**:423-427.
- De Viana ML, Ortega-Baes P, Saravia M, Badano EI & Schlumpberger B. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pas-*

- cana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Rev Biol Trop* **49**:279-285.
- Del Castillo RF. 1988. Fenología y remoción de semillas en *Ferocactus histrix*. *Cact Suc Mex* **33**:5-13.
- Del Castillo RF. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cact Suc Mex* **39**:36-42.
- Dellaporta SL & Calderón-Urrea A. 1993. Sex determination in flowering plants. *The Plant Cell* **5**:1241-1251.
- Dellaporta SL & Calderón-Urrea A. 1994. The sex determination process in maize. *Science* **266**:1501-1505.
- Faegri K & Van Der Pijl L. 1979. The principles of pollination biology. Pergamon, Oxford.
- Ferrer MM & Good-Avila SV. 2007. Macrophylogenetic analyses of the gain and loss of self-incompatibility in the Asteraceae. *New Phytol* **173**:401-414.
- Fleming TH, Sahley CT, Holland JN, Nason JD & Hamrick JL. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol Monogr* **71**:511-530.
- Fleming TH, Tuttle MD & Horner MA. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwest Nat* **41**:257-269.
- Fleming TH, Maurice S, Buchmann SL & Tuttle MD. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Am J Bot* **81**:858-867.
- Fleming TH & Holland JN. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia* **114**:368-375.
- Flores J & Jurado E. 2011. Germinación de especies de cactáceas en categoría de riesgo del Desierto Chihuahuense. *Rev Mex Cien For* **2**:59-70.
- Flores-Martínez A, Manzanero M, Gladys I, Golubov J & Mandujano MC. 2013. Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Bot Sci* **91**:349-356.
- Flores-Rentería L, Orozco-Arroyo G, Cruz-García F, García-Campusano F, Alfaro I & Vázquez-Santana S. 2013. Programmed cell death promotes male sterility in the functional dioecious *Opuntia stenopetala* (Cactaceae). *Ann Bot* **112**: 789-800.
- 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, Edo. México.
- Gibson AC & Nobel PS. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Boston, MA.
- Godínez-Álvarez H, Jiménez M, Mendoza M, Pérez F, Roldán P, Ríos-Casanova L & Lira R. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Rev Mex Biodivers* **79**:393-403.
- Golenberg EM & West NW. 2013. Hormonal interactions and gene regulation can link monoecy and environmental plasticity to the evolution of dioecy in plants. *Am J Bot* **100**:1022-1037.
- Gorostiague P & Ortega-Baes P. 2016. How specialised is bird pollination in the Cactaceae? *Plant Biol* **18**:63-72.
- Grajales-Conesa J, Meléndez-Ramírez V & Cruz-López L. 2011. Aromas florales y su interacción con los insectos polinizadores. *Rev Mex Biodivers* **82**:1356-1367.
- Greenberg JT. 1996. Programmed cell death: a way of life for plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **93**:12094-12097.

- Hand ML & Koltunow AM. 2014. The genetic control of apomixis: asexual seed formation. *Genetics* **197**:441-450.
- Hartwig T, Chuck GS, Fujioka S, Klempien A, Weizbauer R, Potluri DPV, Choel S, Johal GS & Schulz B. 2011. Brassinosteroid control of sex determination in maize. *Proc Natl Acad Sci* **108**:19814-19819.
- Hernández R. 2008. Estudio de la muerte celular programada en el gineceo de las flores masculinas de *Opuntia robusta* J. C. Wendl. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Hernández R. 2011. Estudio comparativo de la sexualidad floral de *Echinocereus coccineus* y *Echinocereus polyacanthus*. (Cactoideae: Cactaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Hoffman MT. 1992. Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding systems, sex ratios, and geographic range of floral dimorphism. *Am J Bot* **79**:1382-1388.
- Ibarra-Cerdeña CN, Iñiguez-Dávalos LI & Sánchez-Cordero V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *Am J Bot* **92**:503-509.
- Jiménez CL. 2008. Estudios sobre la biología y demografía de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, em Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Jiménez-Durán K & Cruz-García F. 2011. Sexual incompatibility, a genetic mechanism that prevents self-fertilization and contributes to plant diversity. *Rev Fitotec Mex* **34**:1-9.
- Johnson RA. 1992. Pollination and reproductive ecology of acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *Int J Plant Sci* **153**:400-408.
- Kearns CA, Inouye DW & Waser NM. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Ann Rev Ecol Syst* **29**:83-112.
- Kephart SR, Brown E & Hall J. 1999. Inbreeding depression and partial selfing : evolutionary implications of mixed-mating in a coastal endemic, *Silene douglasii* var. *oraria* (Caryophyllaceae). *Heredity* **82**:543-554.
- Kimnach M. 1982. *Selenicereus innesii*, an aberrant new species from the West Indies. *Cact Succ J (USA)* **54**:3-7.
- Koltunow AM. 1993. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *The Plant Cell* **5**:1425-1437.
- Kuusk S. 2003. Control of pistil development in *Arabidopsis thaliana* by a novel class of regulatory genes. Acta Universitatis Upsaliensis. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 827.
- Lambert SM, Borba EL, Machado MC & Andrade SCDS. 2006. Allozyme diversity and morphometrics of *Melocactus paucispinus* (Cactaceae) and evidence for hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, North-eastern Brazil. *Ann Bot* **97**:389-403.
- Larrea-Alcázar DM & López RP. 2011. Pollination biology of *Oreocereus celsianus* (Cactaceae), a columnar cactus inhabiting the high subtropical Andes. *Plant Syst Evol* **295**:129-137.
- Lichtenzweig J, Abbo S, Nerd A, Tel-Zur N & Mizrahi Y. 2000. Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *Am J Bot* **87**:1058-1065.
- Lindsay G & Dawson EY. 1952. Mammillarias of the islands off northwestern Baja California, Mexico. *Cactus Succul J US* **24**:76-84.
- Lloyd DG & Webb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of

- pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zeal J Bot* **24**:135-162.
- Lopes LT. 2012. Fenología, biología reproductiva, germinação e desenvolvimento inicial de *Cipocereus minensis* subsp. *leiocarpus* N. P. Taylor & Zappi (Cactaceae) no planalto de Diamantina-MG. Tesis de Maestría. UFVJM. Diamantina-MG, Brasil.
- McCauley R. 2013. Apomixis, páginas 154-157. En: Márquez- Guzmán J, Collazo-Ortega M, Martínez-Gordillo M, Orozco-Segovia A & Vázquez-Santana S (Eds). *Biología de Angiospermas*. Prensas de la Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- McIntosh ME. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecol* **162**:273-288.
- Mandujano MC, Montaña C & Eguiarte LE. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitment so rare? *Am J Bot* **83**:63-70.
- Mandujano MC, Carrillo-Ángeles I, Martínez-Peralta C & Golubov J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae, páginas 197-230. En Ramawat KG (Ed). *Desert Plants*. Berlín: Springer- Verlag.
- Martínez JG. 2007. Dinámica poblacional del falso peyote *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. México, Nuevo León.
- Martínez-Peralta C, Molina-Freaner F, Golubov J, Vázquez-Lobo A & Mandujano MC. 2014a. A comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic cacti. *Int J Plant Sci* **175**:663-680.
- Martínez-Peralta C, Márquez-Guzmán J & Mandujano MC. 2014b. How common is self-incompatibility across species of the herkogamous genus *Ariocarpus*? *Am J Bot* **101**:530-538.
- Martínez-Peralta C, Mancilla R, Altamirano-Vázquez HG & Aguilar-Morales G. 2010. Características poblacionales de *Pachycereus weberi* y su relación con polinizadores en la comunidad de Dominguillo en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Cact Suc Mex* **55**:85-95.
- Martínez-Peralta C & Mandujano MC. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cact Suc Mex* **57**:114-127.
- Martínez-Ramos M, Arroyo-Cosultchi G, Golubov J & Mandujano MC. 2015. Fenología y sistema de apareamiento de *Mammillaria humboldtii*: una especie en peligro de extinción. *Cact Suc Mex* **60**:80-90.
- Méndez M, Durán R, Dorantes A, Dzib G, Simá L, Simá P & Orellana R. 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *J Arid Environ* **62**:363-376.
- Molina-Freaner F, Rojas-Martínez A, Fleming TH, Valiente-Banuet A. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *J Arid Environ* **56**:117-127.
- Nassar JM, Hamrick JL & Fleming TH. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Heredity* **87**:69-79.
- Nassar JM, Hamrick JL & Fleming TH. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *Am J Bot* **90**:1628-1637.
- Nassar JM & Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Syst Evol* **248**:31-44.

- Nassar JM, Ramírez N, Lampo M, González JA, Casado R & Nava F. 2007. Reproductive biology and mating system estimates of two Andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Ann Bot* **99**:29-38.
- Nassar JM, Ramirez N & Linares O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Am J Bot* **84**:918-918.
- Oaxaca-Villa B, Casas A & Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genet Resour Crop Ev* **53**:277-287.
- Ornduff R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* **18**:121-133
- Orozco-Arroyo G, Vázquez-Santana S, Camacho A, Dubrovsky JG & Cruz-García F. 2012. Inception of maleness: auxin contribution to flower masculinization in the dioecious cactus *Opuntia stenopetala*. *Planta* **236**:225-238.
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Bartolo C, Pérez-Negrón E & Valiente-Banuet A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: reproductive biology. *Am J Bot* **90**:593-602.
- Parker KC & Hamrick JL. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *Am J Bot* **79**:86-96.
- Pérez-Tejada CD & Pérez JR. 2013. La biología de la polinización, páginas 101-109. En: Márquez-Guzmán J, Collazo-Ortega M, Martínez-Gordillo M, Orozco-Segovia A & Vázquez-Santana S (Eds). *Biología de Angiospermas*. Prensas de la Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Petit S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* **27**:538-541.
- Pimienta-Barrios E & Del Castillo RF. 2002. Reproductive biology, páginas 75-90. En Nobel PS (Ed). *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley.
- Piña R. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México, D.F.
- Raguso RA, Henzel C, Buchmann SL & Nabhan GP. 2003. Trumpet flowers of the Sonoran Desert: floral biology of *Peniocereus* cacti and sacred *Datura*. *Int J Plant Sci* **164**:877-892.
- Raimúndez E & Ramírez N. 1998. Estrategia reproductiva de una hierba perenne: *Hypoxis decumbens* (Hypoxidaceae). *Rev Biol Trop* **46**:555-565.
- Rebman JP. 2001. The succulents of Islote Toro, Baja California, Mexico. *Cact Succ Mex* **46**:52-55.
- Rebman JP. 2003. The genus *Echinocereus* in Lower California, Mexico - taxonomy, rarity and reproductive biology. *Cact Succ J Amer* **75**:194-196.
- Renner SS & Ricklefs RE. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *Am J Bot* **82**:596-606.
- Reyes-Agüero JA, Aguirre JR Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *J Arid Environ* **64**:549-585.
- Richards AJ. 1997. *Plant breeding systems*. Chapman & Hall, Cambridge.
- Rivera-Marchand B & Ackerman JD. 2006. Bat pollination breakdown in the Caribbean columnar cactus *Pilosocereus royenii*. *Biotropica* **38**:635-642.
- Ross R. 1981. Chromosome counts, cytology, and reproduction in the Cactaceae. *Am J Bot* **68**:463-470.

- Sahley CT. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *Am J Bot* **83**:1329-1336.
- Sánchez D. 2007. Embriología de *Mammillaria dioica* K. Brandege (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Stephenson AG, Good SV & Vogler DW. 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). *Ann Bot* **85**:211-219.
- Strong AW & Williamson PS. 2007. Breeding system of *Astrophytum asterias*: an endangered cactus. *The Southwest Nat* **52**:341-346.
- Tepedino VJ, Griswold TL & Bowlin WR. 2010. Reproductive biology, hybridization, and flower visitors of rare *Sclerocactus* taxa in Utah's Uintah basin. *West N Am Naturalist* **70**:377-386.
- Thomson JD & Barrett SC. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection and the evolution of dioecy in plants. *Am Nat* **118**:443-449.
- Thompson JN. 1996. Evolutionary ecology and the conservation of biodiversity. *Trends Ecol Evol* **11**:300-303.
- Tiagi YD. 1970. Cactaceae. In symposium on the comparative embryology of the angiosperms. *J Indian Nat Sci Acad* 30-35. En Ross R. 1981. Chromosome counts, cytology, and reproduction in the Cactaceae. *Am J Bot* **68**:463-470.
- Valdés DB, González-Torres LR & Bejerano AP. 2011. Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba. *Rev Jard Bot Nac Univ Habana* **32**:163-168.
- Valiente-Banuet A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Rev Chi Hist Nat* **75**:99-104.
- Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Del Coro Arizmendi M & Dávila P. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Am J Bot* **84**:452-452.
- Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Casas A, Del Coro Arizmendi M & Dávila P. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *J Arid Environ* **37**:331-341.
- Valiente-Banuet A, Del Coro Arizmendi M, Rojas-Martínez A y Domínguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J Trop Ecol* **12**:103-119.
- Vázquez E, Sánchez E & Maruri B. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cact Suc Mex* **61**:12-28.
- Webb CJ & Lloyd DG. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zeal J Bot* **24**:163-178.
- Weiss J, Nerd A & Mizrahi Y. 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. *HortScience* **29**:1487-1492.

# Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”

**25 años construyendo  
un emplazamiento funcional  
para la conservación de la  
flora de Querétaro**



El Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro, desde sus inicios, reconoció el valor de la biota del estado y de todo México. El 25 de abril de 1991 fundó el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, en colaboración con los ejidatarios de Las Fuentes y Pueblo Nuevo. Han sido constantes los esfuerzos que han permitido estructurar un emplazamiento sobrio pero efectivo para cumplir su misión: Servir al desarrollo del estado de Querétaro mediante la generación de un mayor conocimiento científico y conservación de sus recursos vegetales.

Nos hemos abocado a constituir una unidad prototipo mínima localizada en apenas 10 has, colecciones documentadas que representan más de 300 especies significativas de la flora regional, especialmente las del Semidesierto Queretano-Hidalguense, avanzando en la propagación de especies emblemáticas, prioritarias y amenazadas en su sobrevivencia; procurando, llevar el conocimiento a toda la sociedad y a las comunidades locales que poseen la biodiversidad del estado de Querétaro, el cual con apenas 0.6% del territorio nacional alberga más de 4000 especies de flora, parte de ella, en muchos sentidos, ignota, desaprovechada y sin garantía de futuro. Es por esto que hacemos esfuerzos para que nuestros visitantes se hagan conscientes del valor estratégico de las plantas en términos económicos, ecológicos, estéticos, éticos y espirituales. Procuramos avanzar hacia mejores escenarios en los que podamos dejar de destruir nuestra *Tellus Mater* e iniciar su restauración funcional. Todo esto, nos ha permitido figurar entre los cinco jardines botánicos más activos del país, comprometiéndonos con la colectividad nacional e internacional en objetivos comunes y urgentes para la humanidad. Hemos aportado a construir la visión mundial de la conservación vegetal con nuestros aliados de la Asociación Mexicana de Jardines Botánicos, A. C., la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Botanic Gardens Conservation International, entre otros. Somos parte de un Gobierno Estatal que se ocupa del desarrollo integral de sus pobladores.

El Jardín Botánico Regional de Cadereyta del Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro transita por metamorfosis permanentes en consecuencia con sus circunstancias; siempre manteniendo su naturaleza útil. Nuestros mejores augurios por sus 25 años, para este jardín de iniciativas que es ya un bastión al que la sociedad se refiere asiduamente cuando se trata de sustentabilidad de la biodiversidad vegetal.