

CACTÁCEAS

y suculentas mexicanas



VOLUMEN 65 No. 2

ABRIL - JUNIO 2020

ISSN 0526-717X

CACTÁCEAS y *suculentas* mexicanas

Volumen 65 No. 2
Abril-junio 2020

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-Baés
Universidad de Salta Argentina

Etnobotánica
Dr. Javier Caballero Nieto
Jardín Botánico IB-UNAM

Evolución y Genética
Dr. Luis Eguiarte
Instituto de Ecología, UNAM

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

Florística
M. en C. Francisco González Medrano †
Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco
Dr. Luis G. Hernández Sandoval
Universidad Autónoma de Querétaro
M. en C. Aurora Chimal Hernández
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 Politécnico Nacional, Unidad Sinaloa

Sistemas Reproductivos
Dra. Sonia Vázquez Santana
Facultad de Ciencias, UNAM
Dr. Jafet Nassar
Instituto Venezolano de
Investigaciones Científicas

Taxonomía y Sistemática
Dr. Fernando Chiang
Instituto de Biología, 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, marzo de 2020

SOCIEDAD MEXICANA DE CACTOLOGÍA, AC
Presidenta Fundadora
Dra. Helia Bravo-Hollis †


Fotografía de portada:
Coryphanta pallida
José Alejandro Zavala Hurtado

Cactáceas y Suculentas Mexicanas es una revista trimestral de circulación internacional y arbitrada, publicada 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* 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, Apto. Postal 70-275, Cd. Universitaria, 04510, Ciudad de México, México.

Correo electrónico: cactsucmex@iecolgia.unam.mx

Suscripciones



El costo de suscripción y envío 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

Enviar comprobante de pago a los correos: mrojas@ecologia.unam.mx y 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, then send proof of payment to mrojas@ecologia.unam.mx and palabraenvuelo@yahoo.com.mx

Consulta de la revista en formato digital en la siguiente liga (electronic editions available at the following link): web.ecologia.unam.mx/cactsucmex



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

Cactáceas y Suculentas Mexicanas agradece la coedición y el financiamiento de esta publicación a los suscriptores y a los fondos aportados por la Universidad Autónoma de Querétaro.



CACTÁCEAS y suculentas mexicanas

Volumen 65 No. 2 abril - junio 2020

Contenido

¿Qué tan importante es el efecto de facilitación de nodrizas sobre plantas protegidas? El caso de <i>Coryphantha pallida</i> Garrido-Mijangos S & Zavala-Hurtado JA.....	36
Desarrollo del grano de polen y análisis palinológico en un híbrido interespecífico del género <i>Cephalocereus</i> y sus especies parentales Merino G & Márquez-Guzmán J	47
<i>Opuntia atropes</i> Rose Nava Bernabé PH & Martínez Peralta C	64

Contents

How important is the nurse-facilitation effect over protected plants? The case of <i>Coryphantha pallida</i> Garrido-Mijangos S & Zavala-Hurtado JA.....	36
Pollen grain development and palinological analysis in an interspecific hybrid of genus <i>Cephalocereus</i> and their parental species Merino G & Márquez-Guzmán J	47
<i>Opuntia atropes</i> Rose Nava Bernabé PH & Martínez Peralta C	64

¿Qué tan importante es el efecto de facilitación de nodrizas sobre plantas protegidas? El caso de *Coryphantha pallida*

Garrido-Mijangos Sandra¹ & Zavala-Hurtado J Alejandro^{1*}

Resumen

Aunque se ha reconocido que *Coryphantha pallida* requiere de plantas nodriza para su establecimiento, en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla, se pueden observar individuos tanto a la intemperie, como bajo la copa de otras plantas perennes. En este trabajo comparamos patrones de distribución y tamaño de esta cactácea a la intemperie y bajo la copa de individuos de potenciales plantas nodriza de diferentes especies. Asimismo, para el conjunto de las nodrizas potenciales y de *Prosopis laevigata* en particular, comparamos el tamaño de plantas adultas protegidas y a la intemperie y evaluamos la existencia, sentido e intensidad de asociación de *C. pallida* con sus potenciales plantas nodrizas. Encontramos una distribución agregada debajo de la copa de arbustos y una distribución generalmente al azar a la intemperie. Las plantas protegidas se concentraron preferencialmente en el sector sureste de la proyección de la copa. No encontramos diferencias significativas en el diámetro de los individuos de *C. pallida* establecidos bajo la copa de alguna nodriza o de *P. laevigata* y a la intemperie, aunque la distribución de frecuencias de tamaños sí resultó diferente entre las dos condiciones debido a la presencia de juveniles protegidos bajo la copa y su ausencia a la intemperie. El índice de interacción resultó ser significativamente positivo, aunque relativamente bajo, lo que sugiere una posible facilitación, por parte de la nodriza. Se sugiere la realización de estudios demográficos y ecofisiológicos de *C. pallida*, para evaluar su desempeño bajo diferentes condiciones ambientales.

Palabras clave: Cactaceae, distribución espacial, ecosistemas áridos, facilitación, nodricismo.

Abstract

Although it has been acknowledged that *Coryphantha pallida* requires nurse plants for its establishment, in the semi-arid valley of Zapotitlán, Puebla, individuals can be observed both in open spaces, and under the canopy of other perennial plants. In this work we compared size and distribution patterns of this cactus in open spaces and under the canopy of individuals of potential nurse plants of different species. Likewise, for the group of potential nurses and *Prosopis laevigata* in particular, we compared the size of protected and unprotected adult plants and evaluated the existence, direction and intensity of association of *C. pallida* with its potential nurse plants. We found a clumped distribution under the canopy of shrubs and an overall random distribution in the open. Protected plants were preferentially concentrated in the southeast sector

¹ Departamento de Biología, CBS, UAM-Iztapalapa, A.P. 55-535. Ciudad de México, México. 09340.

*Autor de correspondencia: jazh@xanum.uam.mx

of the crown projection. We did not find any significant differences in the diameter of the *C. pallida*'s individuals established under the crown of any potential nurse or *P. laevigata*, and in the open space; although the size frequency distribution did differ between the two conditions due to the presence of juvenile plants protected under the canopy and its absence in the open. The interaction index turned out to be significantly positive, although relatively low, suggesting a possible facilitation by the nurse plants. Demographic and ecophysiological studies of *C. pallida* are suggested to evaluate its performance under different environmental conditions.

Keywords: Arid ecosystems, Cactaceae, facilitation, nurse effect, spatial dispersion.

Introducción

En ambientes áridos se ha documentado la importancia de plantas nodriza como facilitadoras del establecimiento de las plántulas que se establecen bajo su copa. Así, es común observar la presencia de plántulas y juveniles de varias especies debajo de la copa

de plantas nodriza, presuntamente debido a que en estos microambientes se presentan mejores condiciones para la germinación y establecimiento de las especies protegidas que, a edades tempranas, no soportarían las condiciones extremas del ambiente en el que viven (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Flores & Jurado 2003).

José Alejandro Zavala Hurtado



FOTO 1. Individuo de *Coryphantha pallida* en floración en Zapotitlán Salinas, Puebla, México. El diámetro de este individuo es de 6.3 cm.

Aunque el fenómeno nodriza ha sido ampliamente estudiado en diversas formas de vida de cactáceas (Mandujano *et al.* 2002), el efecto de facilitación por parte de la nodriza no ha sido demostrado en algunas especies de cactáceas, donde es común encontrar individuos sin protección aparente (Mandujano *et al.* 2002).

Entre las especies perennifolias que han sido reportadas como plantas nodrizas para el Valle de Tehuacán, México, Bernal-Ramírez y colaboradores (2019) sugieren que *Prosopis laevigata* (Willd.) M. C. Johnst es una especie importante como planta nodriza, ya que bajo su dosel, la fertilidad del suelo y la humedad muestran valores más altos en comparación con las áreas abiertas, mientras que la incidencia de radiación solar directa y la temperatura son más bajas (Perroni-Ventura *et al.* 2006; Ruiz *et al.* 2008; García-Sánchez *et al.* 2012; Muro-Pérez *et al.* 2014). Estas condiciones micro ambientales facilitan el establecimiento de distintas especies de plantas, destacando las cactáceas (Jurado *et al.* 2013; Soliveres *et al.* 2015). Para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, estudios previos realizados con cactáceas globosas sugieren que, para el caso de *Coryphanta pallida* Britton *et* Rose habría una mayor preferencia a establecerse debajo de la copa de plantas nodriza que en áreas abiertas, siendo *Prosopis laevigata* y *Mimosa luisana* (Brand) los arbustos con un mayor número de individuos de *C. pallida* y otras especies de cactáceas globosas localizadas bajo su copa (Mandujano *et al.* 2002). Otros estudios (Valiente-Banuet *et al.* 1991) han reportado que *C. pallida* está asociada a diferentes especies de plantas perennes, siendo la más significativa *Castela tortuosa* Liemb. Esto se debería a que bajo la copa de una planta nodriza la especie encontraría pro-

tección contra la radiación. En este mismo estudio se reporta que los individuos de *C. pallida* presentan un patrón de distribución agregado respecto a la planta nodriza; asimismo, la distribución preferencial de la especie debajo de la copa se registró hacia los sectores norte y oeste con respecto al tronco del arbusto (Valiente-Banuet *et al.* 1991).

A partir de observaciones de campo de la primera autora de este trabajo que parecían indicar una mayor frecuencia de individuos de *C. pallida* establecidos a la intemperie que la reportada en los estudios previos (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Mandujano *et al.* 2002); en este estudio abordamos la posible influencia de plantas nodriza en el patrón de distribución y el desempeño de esta especie, además de evaluar explícitamente la existencia de una interacción de facilitación significativa y de su intensidad.

Material y métodos

Área y especie de estudio

Este estudio se realizó en la zona de conservación del jardín botánico “Helia Bravo-Hollis” de Zapotitlán Salinas, en el Valle de Tehuacán, Puebla (18° 19' N, 97° 27' O), en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. El clima es cálido y el tipo de vegetación se ha clasificado como matorral xerófilo o matorral desértico (Rzedowski 1978; Zavala-Hurtado 1982). La temporada de lluvias va de junio a septiembre, presentándose una canícula a mitad del período; la precipitación promedio anual es de 380–400 mm (Zavala-Hurtado *et al.* 1996). Para esta zona, se ha reportado que dos de las especies mejor representadas en el estrato arbóreo son *Parkinsonia praecox* (Ruiz *et* Pav.) Hawkinsey y *Prosopis laevigata* (Bernal-Ramírez *et al.* 2019).

Este estudio se realizó en el mes de febrero de 2016, correspondiente a la temporada de sequía

que va de octubre a mayo, en un abanico aluvial de ca. 1 ha (9390 m²), cerca del río Zapotitlán. Esta parcela, dominada por *P. laevigata*, presentó una cobertura vegetal del 40% cuando se realizó el trabajo.

Coryphantha pallida (Foto 1), es un cactus globoso, solitario o cespitoso. Sus tallos llegan a medir de 8-15 cm de alto y hasta 21 cm de ancho (Mandujano *et al.* 2002). Se encuentra en bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos; en elevaciones de 1000 a 2400 m snm (Arias *et al.* 1997). Es una especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Arias *et al.* 2012). Su época de floración ocurre entre junio y agosto y su fructificación entre junio y septiembre (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991).

Registros de campo

En una parcela de forma irregular de ca. 2500 m², delimitada por escorretías efímeras que alimentan al río Zapotitlán, se ubicaron 32 plantas de porte arbustivo consideradas como posibles plantas nodriza de la especie de interés. No se consideraron arbustos cuyo vecino más cercano estuviera a menos de 6 m distancia de la orilla

de la proyección de su copa ni aquellos que tuvieran una altura menor a 50 cm. Considerando una forma elíptica de las copas de los arbustos, se estimó la superficie del terreno cubierta por la copa de cada uno. A partir de coordenadas polares (ángulo con respecto al norte geográfico y distancia entre individuos), se mapearon los individuos de *C. pallida* distribuidos debajo de la copa de los arbustos y aquellos individuos de *C. pallida* distribuidos en áreas no sombreadas o sin protección aparente dentro de una franja de 3 m de ancho alrededor de la copa de cada arbusto. Los 32 arbustos considerados fueron de las especies *P. laevigata*, siendo ésta la especie mejor representada con 17 individuos; *P. praecox* con ocho individuos, *C. tortuosa* con tres individuos; para el caso de *Mimosa luisana* Brandegee, *Dalea sp.*, *Calliandropsis nervosus* y *Vallesia glabra* (Cav.) Link solo se registró un individuo por especie (Cuadro 1).

A cada individuo registrado de *C. pallida* se le midió el diámetro, para posteriormente evaluar si los individuos localizados debajo de la copa de un arbusto diferían en tamaño con los individuos localizados en áreas no sombreadas.

CUADRO 1. Listado de especies consideradas como posibles nodrizas para *Coryphantha pallida*. Se reporta el número de individuos encontrados por especie en el sitio de estudio y el número de individuos de *C. pallida* establecidos bajo su copa.

Especie	No. de individuos	No. de <i>C. pallida</i> bajo su copa	No. de individuos promedio bajo la copa
<i>Prosopis laevigata</i>	17	61	4
<i>Parkinsonia praecox</i>	8	17	2
<i>Castela tortuosa</i>	3	2	1
<i>Mimosa luisana</i>	1	2	2
<i>Dalea carthagenensis</i>	1	6	6
<i>Calliandropsis nervosus</i>	1	0	1
<i>Vallesia glabra</i>	1	4	4
TOTAL	32	88	

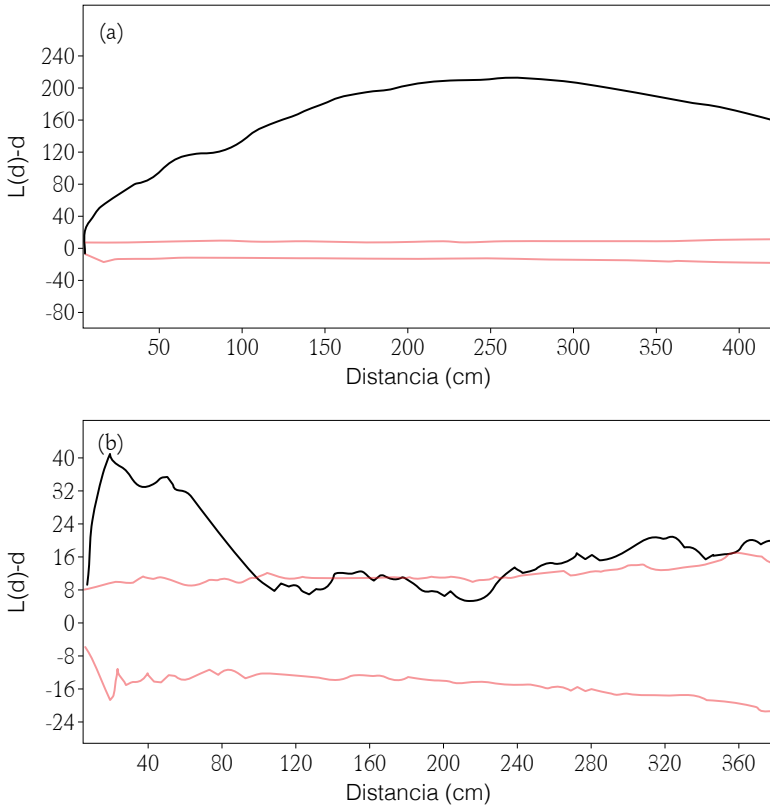


FIGURA 1. Patrón de distribución de *Coryphantha pallida* para diferentes escalas (distancias) en el área de estudio bajo dos condiciones: a) bajo la copa de alguna planta nodriza, b) a la intemperie, fuera de la sombra de la copa de alguna planta nodriza. La línea negra indica el patrón observado y el área entre las dos líneas rojas indica el intervalo de confianza (95%) de un patrón al azar. $L(d)-d$ representa la forma estandarizada de la $K(d)$ de Ripley.

Análisis de datos

El análisis que se describe a continuación se hizo a dos escalas, la primera considerando a todas las especies de nodriza registradas en el muestreo y la segunda tomando en cuenta solo a *P. laevigata*, por ser la especie más abundante en el sitio de estudio de entre las especies registradas de nodrizas potenciales.

Se transformaron las coordenadas polares a cartesianas para obtener un mapa de distribución de todos los individuos de *C. pallida* localizados en el sitio de estudio. Posteriormente, usando el estadístico K de Ripley (Diggle 1983), se estimó el patrón de distribución de los individuos de

C. pallida en dos condiciones: en individuos establecidos debajo de la copa de alguna nodriza y en individuos establecidos a la intemperie. El estadístico $K(d)$ representa el conteo promedio de individuos como función de la distancia entre todos los individuos (Hammer *et al.* 2001).

Se dividió la sombra de la copa de los individuos de las 32 plantas nodrizas seleccionadas, proyectada sobre el suelo perpendicularmente, en cuatro sectores de 90° cada uno (N, S, E y O). Mediante el uso de estadística circular se evaluó si los individuos de *C. pallida* encontrados bajo la copa mostraban una preferencia hacia cierto sector del área cubierta por la misma. Para esta evaluación

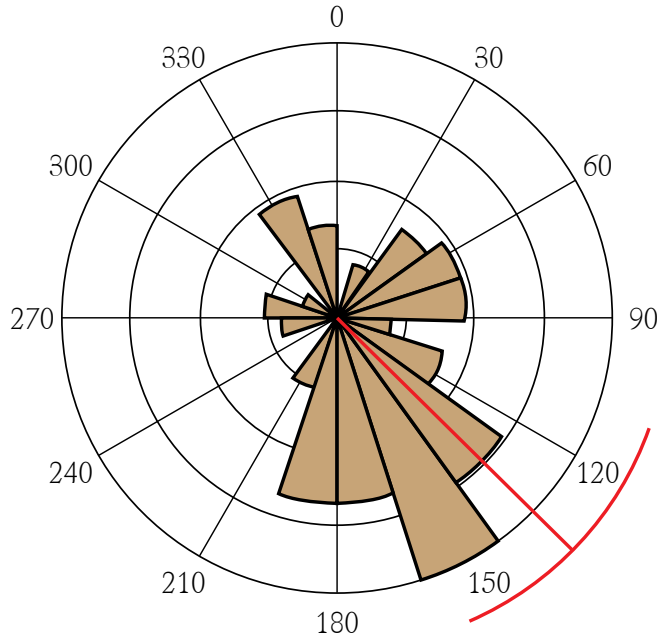


FIGURA 2. Histograma circular que muestra un patrón de distribución preferencial de los individuos de *Coryphantha pallida* bajo la copa de plantas nodrizas hacia el sector sureste con respecto al tallo principal del arbusto (se muestra el vector medio y su correspondiente varianza circular, en rojo).

se utilizó la prueba de uniformidad de Rayleigh (Fisher 1995), que prueba la hipótesis nula de que la orientación de los individuos es uniforme y no existe una orientación preferencial.

Se midió el tamaño de los individuos de *C. pallida* distribuidos bajo la copa y a la intemperie, comparándolos con una prueba de *t*-student para evaluar si existía una diferencia significativa entre los dos grupos. Para las comparaciones de tamaños entre individuos bajo y fuera de las copas, no se incluyó a plantas menores a 4 cm, buscando minimizar efectos de la edad, considerando que nuestras observaciones incidentales de campo sugieren que individuos de este tamaño ya son reproductivos, como se ha reportado para *Coryphantha werdermannii* en Coahuila (Portilla-Alonso & Martorell 2011) y para *C. robbinsorum* en Arizona (Schmalzel & Oracle 1995). Asimismo, se comparó la estructura de tamaños con

una prueba de χ^2 (Gotelli & Ellison 2004).

Finalmente, para evaluar el tipo e intensidad de la interacción entre los individuos de *C. pallida* y las 32 plantas nodriza asociadas a ella, se usó el índice de interacción relativa (RII) propuesto por Armas *et al.* (2004):

$$RII = (PN - PO) / (PN + PO)$$

donde PN es el número de individuos debajo de la nodriza y PO el número de individuos a la intemperie en la superficie muestreada. La medida de interacción puede tomar valores desde -1 (competencia alta), 0 (no hay interacción) a 1 (facilitación alta). Para evaluar la significancia de los valores obtenidos se realizó una prueba de *z* (Sprinshall 2011) comparando el RII observado con el promedio de 99 simulaciones con asignación aleatoria de la ubicación (bajo la copa o a la intemperie) de los individuos de *C. pallida*.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa PAST 4.03 (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

De los 156 individuos de *C. pallida* mapeados, 88 de ellos se encontraron establecidos debajo de la copa de algún arbusto y 56 fueron encontrados a la intemperie en la superficie muestreada (ca. 2 500 m²). *Prosopis laevigata* fue el arbusto con mayor presencia en el sitio de estudio, siendo ésta la especie con mayor número de individuos de *C. pallida* establecidos bajo su sombra, seguida de *Parkinsonia praecox* (Cuadro 1).

Análisis del patrón de distribución

Se encontró un patrón de distribución agregado en la zona de estudio para los individuos de *C. pallida* que se encontraban debajo de la copa de alguna presunta planta nodriza, (Fig. 1a), mientras que los individuos localizados a la intemperie muestran un patrón de distribución agregado a escalas menores a 1 m y una tendencia a una distribución al azar a escalas mayores, con picos de baja intensidad de agregación (Fig. 1b).

Distribución bajo la copa de la nodriza

A nivel general, se encontró una mayor abundancia relativa de individuos de *C. pallida* en el sector sureste de la sombra de las nodrizas (media = 134.46° ± 26.16°; Rayleigh R = 0.32, $p < 0.001$) (Fig. 2).

Tamaño

No se encontraron diferencias significativas en el diámetro promedio entre individuos de *C. pallida* establecidos bajo la copa de cualquier especie de potenciales nodrizas (7.21 ± 0.22) o de *P. laevigata* (7.12 ± 0.28) y aquellos establecidos a la intemperie

(7.37 ± 0.30) ($p = 0.64$ y $p = 0.71$, respectivamente). Por otra parte, al comparar la distribución de frecuencias de tamaños de todos los individuos establecidos debajo de la copa de cualquier especie de arbusto (Fig. 3a) o de *P. laevigata* (Fig. 3b), con la distribución de tamaños de plantas establecidas a la intemperie, se encontraron diferencias significativas en ambos casos ($\chi^2 = 18.204$; $p = 0.01$ y $\chi^2 = 16.45$; $p = 0.03$, respectivamente).

El análisis del índice de interacción relativa (RII) para ambos escenarios arrojó un valor positivo, significativamente diferente del azar, aunque relativamente bajo (RII_{general} = 0.20, $z = 2.68$, $p = 0.007$; RII_{*P.laevigata*} = 0.18, $z = 2.01$, $p = 0.044$), lo que indica una asociación positiva y, posiblemente, una facilitación por parte de la nodriza.

Discusión

Aunque estudios previos ya habían reportado una preferencia de *C. pallida* a establecerse debajo de la copa de árboles y arbustos más que en áreas abiertas (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Mandujano *et al.* 2002), en este trabajo documentamos diferencias en el patrón de distribución de individuos establecidos bajo la copa de plantas nodriza y a la intemperie. Además, brindamos evidencia de patrones de agregación de individuos bajo la copa de la planta nodriza y sobre la intensidad de la asociación de esta cactácea con sus plantas nodriza. En este estudio reportamos que *C. pallida* está asociada en mayor medida a *P. laevigata*, pero también a otras especies de arbustos caducifolios como *P. praecox*, *M. luisana*, *C. tortuosa* y *D. carthagenensis*.

Diversos estudios (Montaño-Arias *et al.* 2006; González-Ruiz *et al.* 2008; Bernal-

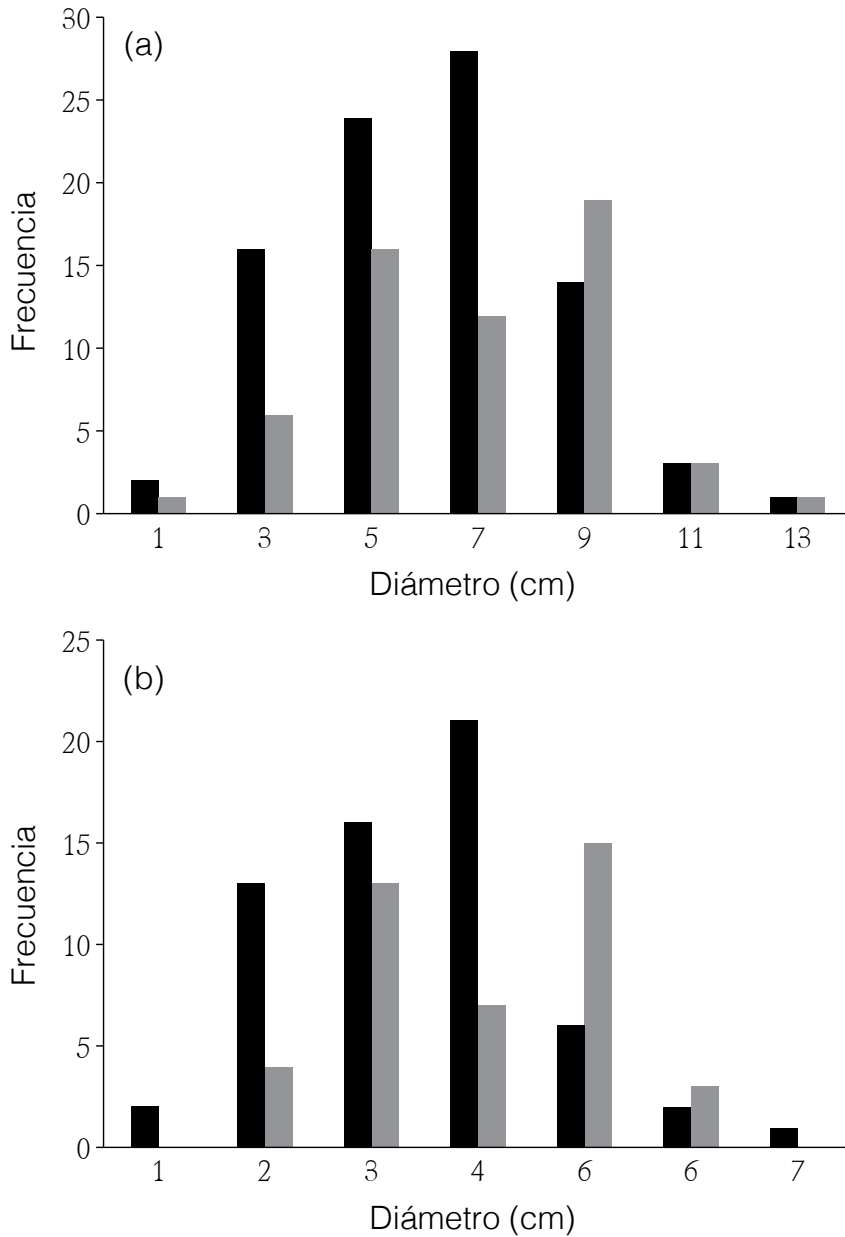


FIGURA 3. Estructura de tamaños de la población de *Coryphantha pallida* en la zona de estudio. a) Plantas localizadas debajo de la copa de las 32 plantas nodrizas de diferentes especies (barras negras) y a la intemperie (barras grises). (b) Plantas localizadas debajo de la copa de *Prosopis laevigata* (barras negras) y a la intemperie (barras grises).

Ramírez *et al.* 2019) muestran que bajo el dosel de *P. laevigata* factores como la fertilidad del suelo y la humedad muestran valores más altos en comparación con las áreas abiertas, mientras que la incidencia de radiación solar directa y la temperatura son más bajas, como han reportado otros autores (Perroni-Ventura *et al.* 2006; Ruiz *et al.* 2008; García-Sánchez *et al.* 2012; Muro-Pérez *et al.* 2014). Esto estaría relacionado con la evidencia de que *P. laevigata* es una de las nodrizas con mayor número de especies e individuos de cactáceas asociados (Mandujano *et al.* 2002) y la alta diversidad de especies protegidas bajo su copa en el valle de Zapotitlán (Bernal-Ramírez *et al.* 2019).

El índice de interacción relativa (IIR) no se había reportado antes para *C. pallida* y sus nodrizas; el valor a nivel general y a nivel específico para *P. laevigata* fue significativamente positivo, pero relativamente bajo (*ca.* 0.2, en una escala de 0 a 1), por lo que nuestra evidencia indica que aunque hay una preferencia por establecerse bajo nodrizas, también es posible establecerse a la intemperie, es decir, el requerimiento de una nodriza no es tan estricto. Así, aunque nuestros resultados concuerdan con lo reportado por Mandujano *et al.* (2002) para el valle de Tehuacán-Cuicatlán, en cuanto a la preferencia de los individuos de *C. pallida* de establecerse debajo de la copa de una planta nodriza, la intensidad de la asociación fue menor en este estudio; ya que encontramos 1.57 veces más plantas bajo la copa que a la intemperie y en el estudio referido la relación fue de 4:1.

Al evaluar la distribución debajo de la copa de las plantas nodrizas, los individuos de *C. pallida* mostraron una orientación preferencial hacia el sector sureste. Esto contrasta con lo reportado por Valiente-

Banuet *et al.* (1991), quienes encontraron que la ubicación de los individuos de *C. pallida* con respecto al tronco del arbusto nodriza mostró una distribución preferencial hacia el sector norte y oeste. La orientación preferencial encontrada en este estudio implica una presencia de individuos en el sector que recibiría una mayor radiación solar directa en el verano. Aunque este patrón de distribución bajo la copa pudiera estar relacionado con la evidencia de que el tamaño promedio de los individuos especie no es significativamente diferente al establecerse bajo la copa de alguna planta nodriza o a la intemperie, también puede deberse a varios posibles factores como interacciones competitivas con otras especies protegidas, patrones conductuales de dispersores, etc. Así, sugerimos que sería conveniente la realización de estudios detallados sobre patrones de distribución de poblaciones de especies protegidas considerando la heterogeneidad ambiental bajo la copa de plantas nodrizas.

En este estudio comparamos el tamaño (diámetro) de los individuos adultos (diámetro > 4 cm) bajo la copa y a la intemperie como una aproximación a su desempeño, en términos de supervivencia y crecimiento (Suzán-Aspiri & Sosa 2006). La ausencia de individuos juveniles de *C. pallida* a la intemperie pudiera sugerir que habría una mayor mortalidad en individuos de la especie establecidos en espacios abiertos que en aquellos que se encuentran debajo de la copa de alguna planta nodriza como *P. laevigata*, esto posiblemente por una mayor exposición a la depredación. Sin embargo, aquellos individuos que sobreviven fuera de la copa sin alguna protección aparente presentan un desarrollo similar al de aquellos protegidos bajo la copa de alguna nodriza. Esta posibilidad podría

abordarse mediante estudios demográficos y eco-fisiológicos bajo diferentes condiciones, lo que además permitiría brindar elementos para evaluar el desempeño de la especie ante escenarios de manejo y cambio climático que actualmente experimentamos. A este respecto, Téllez-Valdés y Dávila Aranda (2003) reportaron los resultados de una proyección sobre los cambios en la distribución de poblaciones de diferentes especies de cactáceas ante posibles escenarios de cambio climático en el Valle de Tehuacán. Para el caso específico de *C. pallida*, actualmente sus poblaciones se extienden ampliamente dentro y fuera de los límites de la reserva de la biósfera Tehuacán-Cuicatlán y de acuerdo con ese estudio, la distribución de esta especie después de un escenario de cambio climático (+2 °C y -10 mm de precipitación) se contraería considerablemente, pero tendrían una presencia importante en las localidades que actualmente ocupa.

Agradecimientos

Este estudio fue posible gracias al apoyo económico del CONACYT al proyecto 179296 (JAZH) y de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la UAM. El trabajo en el área de conservación del Jardín Botánico Helia Bravo-Hollis contó con el apoyo del Comisariado de Bienes Comunales de Zapotitlán. Agradecemos la colaboración en el trabajo de campo a Pedro G. Miranda y Monserrat Jiménez.

Literatura citada

Arias S, Gama-López S, Guzmán-Cruz U & Vázquez-Benitez B. 2012. Cactaceae. En Medina R. (ed.) *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* 95. UNAM. México, D.F.

- Armas C, Ordiales R & Pugnaire FI. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* **85**:2682-2686.
- Bernal-Ramírez LA, Zavala-Hurtado JA, Jiménez M, Cano-Santana Z & Fornoni J. 2019. Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una alta diversidad florística en el valle de Zapotitlán, Puebla. *Rev Mex de Biodivers* **90**:e902662. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2662>.
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. 2, 2ª ed. UNAM. México, D.F.
- Diggle PJ. 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Pattern*, Academic Press, New York.
- Fisher NI. 1995. *Statistical analysis of circular data*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Flores J & Jurado, E. 2003. Are nurse-protecte interactions more common among plants from arid environments? *J Veg Sci* **14**:911-916.
- García-Sánchez R, Camargo-Ricalde SL, García-Moya E, Luna-Cavazos M, Romero-Manzanares A & Montaña NM. 2012. *Prosopis laevigata* and *Mimosa biuncifera* (Leguminosae), jointly influence plant and soil fertility of a Mexican semiarid ecosystem. *Rev Biol Trop* **60**:87-103.
- González-Ruiz T, Rodríguez ZS & Ferrera-Cerrato R. 2008. Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, México. *J Arid Environ* **72**:1202-1212.
- Gotelli NJ & Ellison AM. 2004. *A primer of ecological statistics*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.
- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaentol Electron* **4**:1-9.
- Jurado E, Flores J, Muro Pérez G, González Rodríguez H, Pando Moreno M. & Doria, O. 2013. Are nurse plants always necessary

- for succulent plants? Observations in northeastern Mexico, including endangered and threatened species. *Bradleya* **31**:150-156.
- Mandujano MC, Flores- Martínez A, Golubov J & Ezcurra E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. 2002. *Southwest Nat* **47**:162-168.
- Montaño-Arias NM, García-Sánchez R, Ochoa-de la Rosa G & Monroy-Ata A. 2006. Relación entre la vegetación arbustiva, el mezquite y el suelo de un ecosistema semiárido en México. *Terra Latinoamericana* **24**:193-205
- Muro-Pérez, G, Jurado E, Flores J & Sánchez-Salas J. 2014. Effect of seed burial in different soils on the germination of three specially protected cactus species. *Southwest Nat* **59**:344-348.
- Perroni-Ventura Y, Montaña C & García-Oliva F. 2006. Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment. *J Veg Sci* **17**:719-728.
- Portilla-Alonso RM & Martorell C. 2011. Demographic consequences of chronic anthropogenic disturbance on three populations of the endangered globose cactus *Coryphanta werdermannii*. *J Arid Environ* **75**:509-515.
- Ruiz TG, Zaragoza SR & Cerrado RF. 2008. Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, Mexico. *J Arid Environ* **72**:1202-1212.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Schmalzerl RJ & Oracle AZ. 1995. Demographic study of the rare *Coryphanta robbinsorum* (Cactaceae) in Southwestern Arizona. *Madroño* **42**:332-348.
- Soliveres S, Maestre F, Berdugo M & Allan E. 2015. A missing link between facilitation and plant species coexistence: nurses benefit generally rare species more than common ones. *J Ecol* **103**:1183-1189.
- Sprinthall R C. 2011. *Basic Statistical Analysis* (9th ed.). Pearson Education. N. York.
- Suzán-Azpiri H & Sosa V. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *J Arid Environ* **65**:351-362.
- Téllez-Valdés O & Dávila-Aranda P. 2003. Protected Areas and Climate Change: A Case Study of the Cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Conserv Biol* **17**:846-853.
- Valiente-Banuet A, Bolongaro-Crevenna A, Briones O, Ezcurra E, Rosas M, Núñez H, Barnard G & Vázquez E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *J Veg Sci* **2**:15-20.
- Zavala-Hurtado JA. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencias de especies. *Biotica* **7**:99-117.
- Zavala-Hurtado JA, Valverde PL, Díaz-Solís A, Vite F & Portilla E. 1996. Vegetation-environment relationships based on a life forms classification in a semiarid region of tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical* **44**:561-570.

Recibido: febrero 2020; Aceptado: abril 2020.
Received: February 2020; Accepted: April 2020.

Desarrollo del grano de polen y análisis palinológico en un híbrido interespecífico del género *Cephalocereus* y sus especies parentales

Merino Gabriel¹ & Márquez-Guzmán Judith^{2*}

Resumen

Una población híbrida entre *Cephalocereus columna-trajani* (Karw. ex Pfeiff.) K. Schum y *Cephalocereus tetetzo* (F.A.C. Weber ex J.M. Coult.) cohabita con sus especies parentales en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán en el sureste de México. De este híbrido se ignoran aspectos básicos de su dinámica reproductiva generando incertidumbre acerca de su papel biológico en el ecosistema. En el presente estudio se realiza un análisis comparativo del desarrollo, viabilidad y morfología de los granos de polen en las especies parentales y en el híbrido. Comparativamente, *C. columna-trajani* y el híbrido presentan granos de polen maduros similares en forma y tamaño, en comparación con los de *C. tetetzo*. El análisis microscópico demostró que el desarrollo de los granos de polen en los tres taxones sigue el patrón descrito para la familia Cactaceae y para la tribu Pachycereeae. Finalmente, los granos de polen de los tres taxones presentaron una viabilidad superior al 90%. Se concluye que la microsporogénesis y la microgametogénesis son procesos semejantes en el híbrido y en sus especies parentales, y que no existe evidencia de esterilidad, condición frecuentemente asociada a especies híbridas.

Palabras clave: Aislamiento reproductivo, cactus columnar, hibridación, microgametogénesis, microsporogénesis, palinología.

Abstract

A hybrid population between *Cephalocereus columna-trajani* (Karw. ex Pfeiff.) K. Schum and *Cephalocereus tetetzo* (F.A.C. Weber ex J.M. Coult.) coexist with his parentals species in the Tehuacán-Cuicatlán biosphere reserve in southeastern Mexico. Basic aspects of the hybrid's reproductive dynamics are ignored generating uncertainty about its biological role in the ecosystem. In the present study, a comparative analysis of development, viability and morphology of the pollen grain is carried out, including the hybrid taxon and his parents. According to the palynological analysis, *C. columna-trajani* and the hybrid taxon have similar mature pollen grains in shape and size compared to those of *C. tetetzo*. The microscopic analysis shows that the development of the pollen grains in the parental species and in the hybrid taxon follows the pattern described for the tribe Pachycereeae and for the Cactaceae family. Finally, the pollen grain viability was greater

¹ Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, Ciudad de México, México 04510.

² Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N, México, 04510

*Autor de correspondencia: judith.marquez@ciencias.unam.mx

than 90% for the three taxa. It is concluded that microsporogenesis and microgametogenesis are similar processes in the hybrid taxon and its parents, and that there is no evidence of sterility, a condition frequently associated with hybrid species.

Key words: Columnar cacti, hybridization, microgametogenesis, microsporogenesis, palynology, reproductive isolation

Introducción

La familia Cactaceae, diversificada ampliamente en América, se ha establecido principalmente en regiones áridas y semiáridas (Becerra 2000). Un ejemplo notable es la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán en México (Puebla y Oaxaca) con un amplio territorio de matorral xerófilo (32.9% del valle) y con altos niveles de endemismo (~30%) (Villaseñor *et al.* 1990). Esta región es reconocida por mantener grandes bosques de cactáceas columnares con densidades de hasta 1800 individuos por hectárea (Valiente-Banuet *et al.* 2000).

Un género característico del valle de Tehuacán-Cuicatlán es *Cephalocereus* (Arias *et al.* 1997) que, considerando la evidencia filogenética más reciente (Tapia *et al.* 2017), cuenta con cinco especies ampliamente distribuidas en el valle (*Cephalocereus fulviceps*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Cephalocereus macrocephalus*, *Cephalocereus mezcalaensis* y *Cephalocereus tetetzo*). Vite *et al.* (1996) identificaron un híbrido entre *C. tetetzo* y *C. columna-trajani* (Foto 1), cuyas poblaciones se traslapan en la zona circundante al Jardín Botánico "Helia Bravo-Hollis" en la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Estas especies forman comunidades simpátricas en el valle de Tehuacán-Cuicatlán y debido a que en ambas especies la antesis es nocturna con polinización por murciélagos y a que sus épocas de floración (marzo-junio y mayo-julio) se traslapan (Arias *et al.* 1997) es que

existe la posibilidad de que ocurran eventos de hibridación (Vite *et al.* 1996).

La familia Cactaceae ha demostrado tener gran predisposición para la hibridación intergenérica e interespecífica, lo que permite suponer un escaso desarrollo de barreras reproductivas (Cruz 2002; Machado 2008). Dentro la familia Cactaceae algunos híbridos intergenéricos e interespecíficos (Cruz 2002) son resultado de hibridación entre especies de la tribu Pachycereeae donde se encuentran los géneros de cactáceas columnares (Bravo-Hollis 1978).

Muchos híbridos naturales conocidos exhiben una reducción en viabilidad y/o en fertilidad (Templeton 1981), ya sea por interacciones negativas entre los genomas parentales (Sweigart *et al.* 2006; Feng *et al.* 2020) o entre el genoma y el citoplasma de una y otra especie (Luo *et al.* 2013; Simon *et al.* 2016). Este fenómeno puede tener un efecto negativo sobre la capacidad de reproducción del híbrido, afectando el desarrollo de sus estructuras reproductoras o impidiendo la correcta formación y maduración de sus gametos (Kaul 1988). Por otro lado, estudios morfológicos y a nivel molecular han demostrado que la hibridación juega un papel significativo en la evolución de algunos grupos de plantas mediante la creación de novedades evolutivas (Riseberg & Ellstrand 1993; Burke & Arnold 2001).

Vite *et al.* (1996) proponen la hipotética esterilidad del híbrido entre *C. tetetzo* y *C. columna-trajani*. Puesto que el híbrido desa-



Gabriel Merino Díaz

FOTO 1. Hibridación entre miembros del género *Cephalocereus* (tribu Pachycereae) en el valle de Tehuacán-Cuicatlán: *Cephalocereus tetetzo* (Izq), *Cephalocereus tetetzo* x *Cephalocereus columna-trajani* (centro) y *Cephalocereus columna-trajani* (Der.).

rolla frutos normales y semillas viables (M Rojas-Aréchiga, *obs. pers.*), si se presentara esterilidad sería de tipo selectiva, es decir, aquella esterilidad en que se afecta el desarrollo de los granos de polen mientras el desarrollo del gameto femenino ocurre de manera normal (Shivanna 2003). Ante esta incertidumbre es necesario evaluar los procesos de microsporogénesis y microgametogénesis en el taxón híbrido con el objetivo de descartar anomalías durante dichos procesos, así como evaluar la viabilidad de los granos de polen.

Si bien existen trabajos sobre el desarrollo de las anteras y granos de polen en la familia Cactaceae (Johri *et al.* 1992; Strittmatter *et al.* 2002; Garcia *et al.* 2009; Gotelli *et al.* 2009; de Almeida *et al.* 2010), los enfocados a miembros de la tribu Pachycereeae se reducen a dos géneros: *Pachycereus* y *Myrtillocactus* (Núñez-Mariel *et al.* 2001, 2005). Por otra parte, estudios palinológicos sobre especies de la tribu Pachycereeae han sido también poco documentados (De la Cruz *et al.* 2013; Miesen *et al.* 2015). Hasta donde sabemos, no se han realizado estudios como los que presenta este trabajo en híbridos naturales de la familia Cactaceae.

En el presente estudio se evalúa el desarrollo y la viabilidad de los granos de polen en el híbrido entre *C. tetetzo* y *C. columna-trajani* y se compara con ambas especies parentales con el propósito de conocer si los granos de polen se desarrollan de manera similar.

Material y métodos

Zona de estudio

La zona de estudio se localiza en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, ubicado en el estado de Puebla a 1500 m snm y en una posición N 18° 20' 00.4" y O 97° 27' 36" muy cerca del Jardín Botánico

"Helia Bravo-Hollis". En esta zona se traslapan las distribuciones de *C. tetetzo* y *C. columna-trajani* a ambos lados de la carretera. El clima del lugar es árido, semicálido, con una precipitación anual de 380 mm y un promedio de temperatura anual de 21.2° C (Arias *et al.* 2001).

Colecta de material biológico

Entre julio de 2007 y mayo de 2008 se realizaron cuatro visitas a la zona de estudio para obtención de muestras florales. Diez individuos por taxón fueron seleccionados para el estudio. De cada individuo se colectaron muestras de polen fresco y flores en distintas etapas de desarrollo, desde botones florales (BF) hasta flores en antesis (FA). Para *C. tetetzo* se colectaron 38 flores (BF = 34, FA = 4), para *C. columna-trajani* 41 flores (BF = 30, FA = 11) y para el taxón híbrido 40 flores (BF = 27, FA = 13). Los botones florales fueron fijados de inmediato en FAA (formol-ácido acético-alcohol), previa disección. A las flores en antesis les fue retirada la mayor cantidad de granos de polen golpeando las anteras contra una hoja de papel. Una vez hecho esto, las flores fueron fijadas en FAA y los granos de polen empaquetados en sobres de papel.

Microtecnia

De los botones florales fijados en FAA se obtuvieron secciones de tamaño pequeño que contenían a las anteras. El total de secciones de cada botón se subdividió en dos conjuntos. Para cada conjunto se utilizó un diferente tipo de inclusión, con el objetivo de probar diferentes niveles de definición celular (cortes finos y ultra-finos). El primer conjunto tuvo como destino la inclusión en "Paraplast", un compuesto de parafinas puras y polímeros plásticos que ofrece una buena inclusión de los tejidos. Los cortes se obtuvieron utilizando el microtomo de rotación con un grosor de 8 μ m.

Cada corte fue teñido utilizando el proceso de tinción safranina-verde rápido, el cual tiñe de rojo la cromatina, nucléolos, paredes lignificadas y taninos condensados, y de verde las paredes no lignificadas y el citoplasma (López *et al.* 2005). El segundo conjunto se incluyó en el medio llamado LR-White, una resina sintética hidrofílica con una infiltración muy rápida (López *et al.* 2005). Los cortes, de entre 1-2 μm se obtuvieron mediante el ultramicrotomo, utilizando navajas de vidrio, y se tiñeron con azul de toluidina. Los cortes obtenidos mediante ambas técnicas se observaron y analizaron en el microscopio fotónico y de fluorescencia (APOTOME).

Viabilidad de polen

Se aplicó la prueba de viabilidad de Alexander a los granos de polen en tres temporadas consecutivas de floración. Para esto se aisló el polen maduro (tres flores por taxón) proveniente de flores en antesis y se expuso directamente a la acción del reactivo de Alexander, que es un colorante que tiñe el citoplasma de las células vivas. El verde de malaquita del reactivo de Alexander tiñe las paredes de color verde, mientras que la fucsina ácida, cuando el polen es viable, tiñe de rosa intenso al citoplasma (López *et al.* 2005). Las observaciones se realizaron al microscopio óptico a un aumento de 40X considerándose 10 campos por preparación. Con los datos obtenidos se estimó el porcentaje de granos de polen viables para cada taxón.

Acetólisis

Los granos de polen de cada taxón (tres flores por taxón) fueron sometidos a la técnica de acetólisis, en la cual se elimina el protoplasto, la intina, y las sustancias de recubrimiento, sobreviviendo únicamente la pared de exina. Posteriormente se utilizó glicerol para montar las preparaciones. A partir de este material se realizó un estudio palinológico para evaluar la estructura, tamaño y

forma del grano de polen, así como la estructura y la ornamentación de la pared de exina. Para ello se utilizaron 25 granos de polen por taxón y se realizó un análisis comparativo entre los tres taxones, incluyendo un análisis de varianza (ANOVA + prueba de Tukey) para comparar el tamaño del grano de polen. Para realizar el análisis de varianza se consideraron como únicas variables de respuesta la longitud del eje polar y del eje ecuatorial del grano de polen.

Microscopio Electrónico de Barrido (MEB)

Para obtener imágenes claras de la ornamentación de la pared de exina, una muestra de granos de polen se procesó para hacer observaciones en el MEB. Los granos de polen se colocaron en un cilindro de aluminio cubierto con cinta adhesiva negra y se cubrieron con oro para su posterior observación.

La caracterización de los granos de polen en cuanto a su forma, tamaño y área polar se realizó a partir de lo establecido por Kremp (1965 en Pérez-Pacheco 2007). La polaridad, el contorno, la estructura de la exina, el tipo de asociación y el tipo de aberturas fue caracterizado a partir de Shivanna (2003).

Resultados

Desarrollo del grano de polen

Las etapas más tempranas de la microspogénesis se ilustran para los tres taxones en la Figura 1. La pared de la antera está claramente formada por dos capas monoestratificadas. La primera, subyacente a la protodermis, dará origen al endotecio. La segunda capa, adyacente al lóculo, se diferenciará en el tapete y la capa media (Figs. 1a y 1d). Una división periclinal de la segunda capa monoestratificada dará origen a esta capa intermedia y al tapete (Fig. 1d). En el lóculo se encuentran las

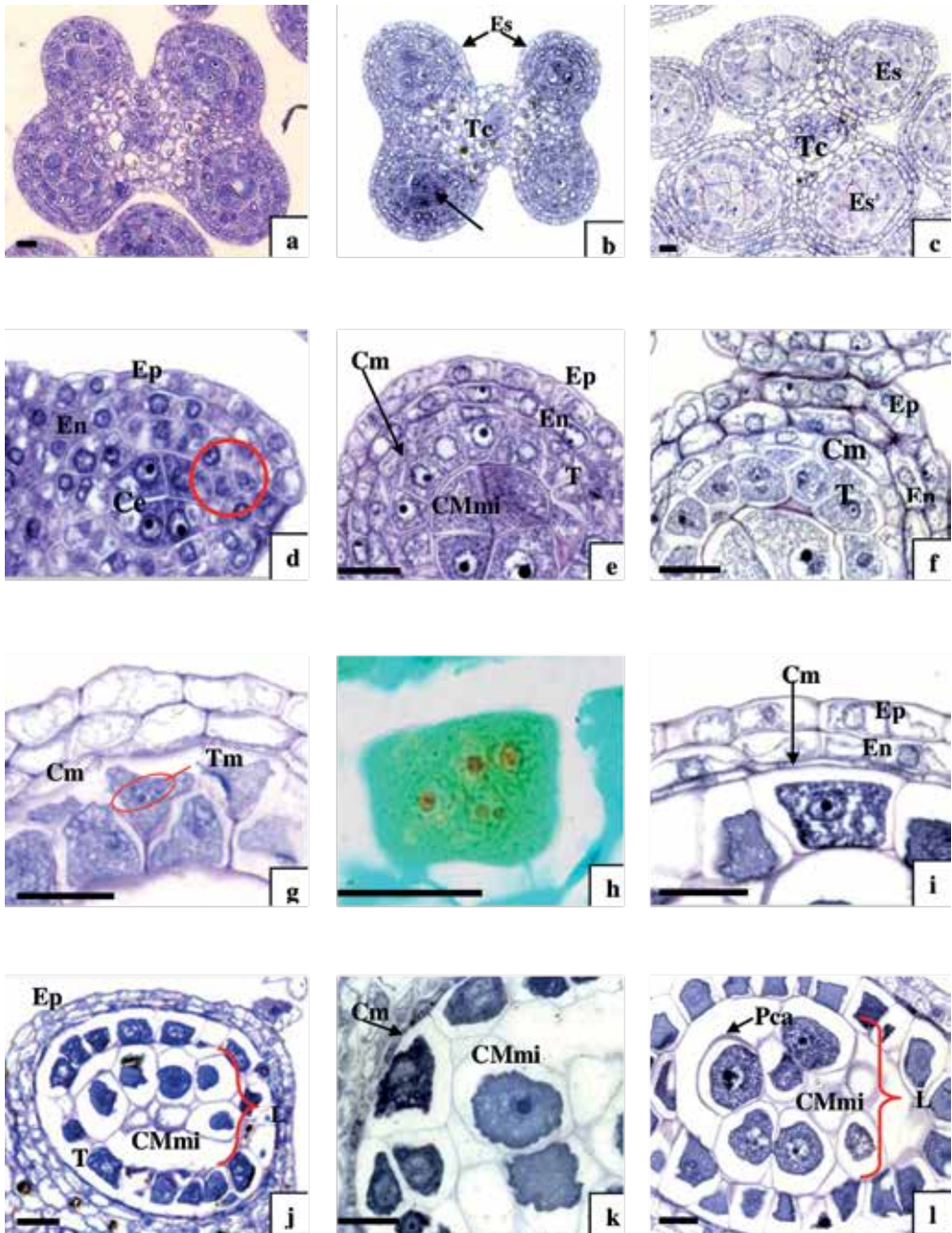


FIGURA 1. Etapas tempranas del desarrollo del grano de polen en *Cephalocereus tetetzo* (izq.), en el taxón híbrido (centro) y en *Cephalocereus columna-trajani* (der.). a-c. Corte transversal de antera tetrasporangiada; d-f. Esporangio de antera joven; g-i. Pared con cuatro estratos, tapete multinucleado; j-l. Células madre de las microsporas rodeadas de calosa. (ce) Células esporógenas. (Cm) Capa media. (CMmi) Células madre de las microsporas. (En) Endotegio. (Ep) Epidermis. (Es) Esporangio. (Pca) Pared de calosa. (T) Tapete. (Tc) Tejido conectivo. (Tm) Tapete multinucleado. Círculo Rojo: división periclinal (origen de la capa media). Barra escala: 15 μ m.

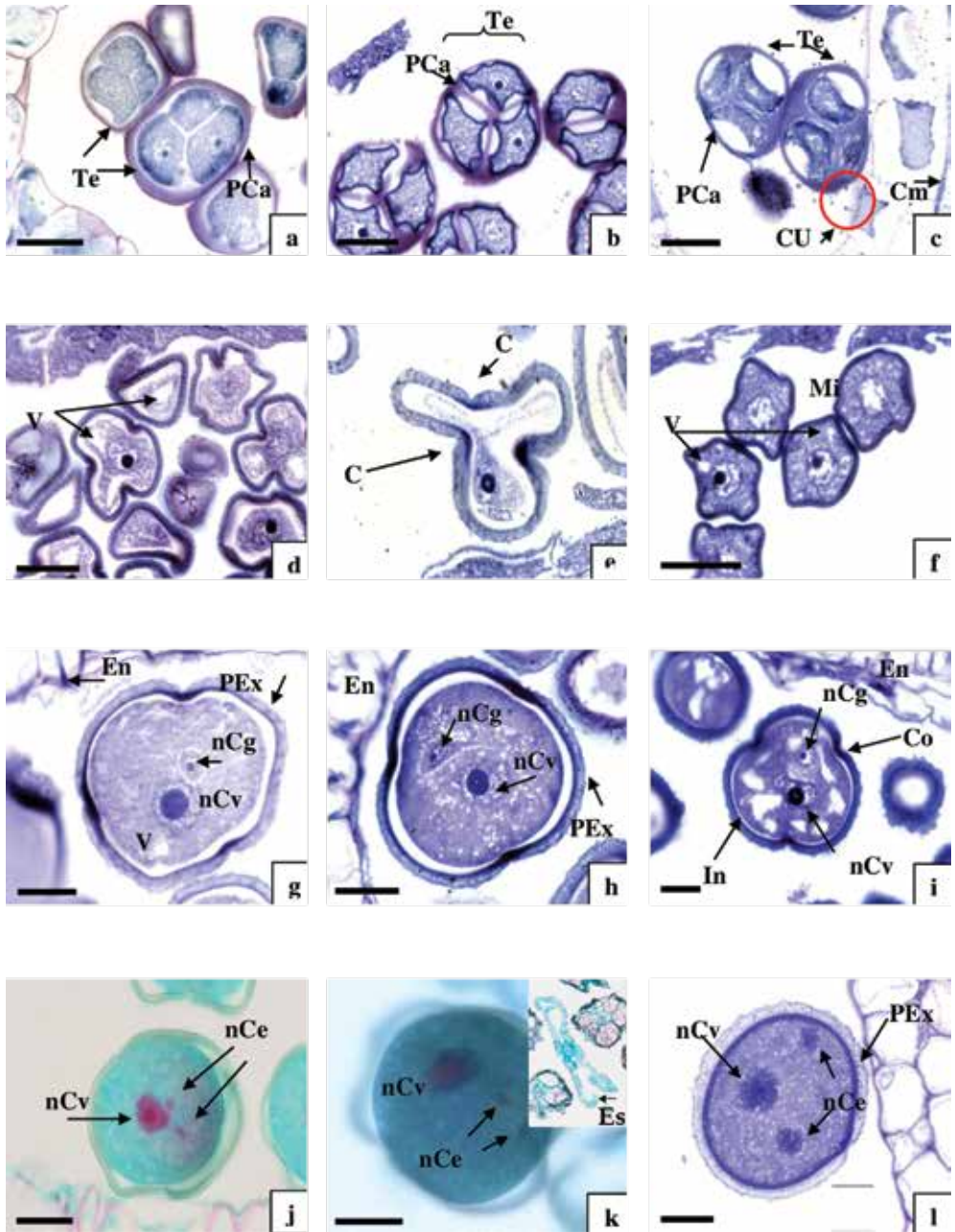


FIGURA 2. Etapas tardías del desarrollo del grano de polen en *Cephalocereus tetetzo* (izq.), en el taxón híbrido (centro) y en *Cephalocereus columna-trajani*. (der.). a-c. Tétradas de microspora; d-f. Microsporas (granos de polen jóvenes); g-i. Grano de polen bicelular; j-l. Grano de polen tricolpate. Recuadro de k, antera en dehiscencia. (Cm) Capa media (Co) Colpo. (CU) Cuerpos de Ubish. (En) Endotecio. (Es) Estomio. (Mi) Microspora. (nCe) Núcleo de la célula espermática. (nCg) Núcleo de la célula generatriz. (nCv) Núcleo de la célula vegetativa. (Te) Tetraspora. (PCa) Pared de calosa. (PEx) Pared de exina. (V) Vacuola. Barra escala: 15µm

células esporógenas, que se diferenciarán en las células madre de las microsporas, con núcleos y nucleólos muy conspicuos (Fig. 1d). La antera en esta etapa toma su forma bilobulada y corresponde a una antera tetrangrada como en la mayoría de las angiospermas (Figs. 1a-1c).

Más tarde en el desarrollo, la pared de la antera (por debajo de la epidermis) está constituida por tres capas celulares: el endotecio adyacente a la epidermis, el tapete adyacente al lóculo y, en medio de ambas, la capa media (Figs. 1e-1f). El tapete sigue creciendo y acumulando sustancias en el citoplasma que se observa denso (Figs. 1g-1i). En el híbrido se observa más claramente el incremento de la actividad del tapete, con algunas de sus células multinucleadas presentando hasta más de cuatro núcleos (Fig. 1h). Las células esporógenas sufren mitosis repetidamente y se diferencian en las células madre de las microsporas con núcleos muy conspicuos y con gran condensación de la cromatina. Las células madre de las microsporas o microsporocitos (diploides) se rodean de una pared de calosa y se preparan para la división meiótica (Figs. 1j-1l). La capa media, en esta etapa, se encuentra completamente degenerada y se observa como una línea muy delgada entre el endotecio y el tapete, al mismo tiempo las células madres de las microsporas entran en meiosis.

La división meiótica produce tétradas de microsporas haploides, rodeadas de calosa (Figs. 2a-2c). El tapete empieza a degenerar y sintetiza estructuras conocidas como cuerpos de Ubish u orbículos -muy conspicuos en *C. columna-trajani*- que son partículas que contienen precursores de esporopolenina y que son liberados hacia el lóculo de la antera (Fig. 2c). Las micros-

poras (granos de polen jóvenes) se liberan de la tétrada al lóculo en formas irregulares, engrosando su exina y formando su intina (Figs. 2d-2f). En *C. tetetzo* y el híbrido las tres aberturas de los granos de polen se hacen evidentes en esta etapa (Figs. 2d y 2e).

Posteriormente, el grano de polen joven uninucleado presenta cariocinesis sin citocinesis, formando dos células (Figs. 2g-2i). La célula más grande (vegetativa) con un núcleo y nucleólo muy conspicuos contiene en su interior a la célula generatriz, más pequeña con un núcleo menos notorio. En este punto las tres aberturas del grano de polen se hacen evidentes para todos los taxones, así como el engrosamiento de la pared de exina. Se hacen también evidentes los engrosamientos en barra del endotecio, única capa de la pared de la antera que persiste por debajo de la epidermis.

Antes de la dehiscencia de la antera, la célula generatriz se divide para formar dos células espermatógenas (gametos masculinos) de tal forma que ahora el grano de polen es tricelular y así se libera de la antera (Figs. 2j-2l). El núcleo de la célula vegetativa que formará el tubo polínico es mucho más grande que los núcleos de las células espermatógenas que se transportarán en su interior. Este evento se presenta en botones florales muy próximos a la antesis. La degradación del septo que separa a los esporangios y la apertura del estomio (Fig. 2k) derivan en la dehiscencia de la antera liberando los granos de polen.

Micromorfología polínica

En los tres taxones los granos de polen se liberan en forma de mónadas, isopolares y radiosimétricas. Los tres taxones también comparten el tipo de contorno, el tipo de aberturas y la estructura de la exina (Fig. 3).

El contorno polar (CP) es circular, mientras el contorno meridional (CM) es de tipo elíptico. La abertura es tricolpada (Figs. 3a-3c) con un tipo de colpo meridional largo (Figs. 3g-3i). El grosor de la exina varía de 2.49 a 3.33 μm . La relación sexina:nexina es de 3:1 a 2:1. La estructura de la exina es tectada, miroequinada y perforada. Las perforaciones miden menos de 1 μm de diámetro y se encuentran bien distribuidas a lo largo y ancho del grano de polen (Figs. 3j-3l).

En cuanto a la forma, los granos de polen de *C. columna-trajani* tienen dos formas características: subprolato (96%), de 60 (64.4) 68 μm x 74 (79.8) 84 μm con un índice de 1.24 ± 0.01 y prolato esferoidal (4%), de 62 μm x 70 μm con un índice de 1.13. Por otro lado, los granos de polen de *C. tetetzo* tienen tres formas: subprolato (56%), de 40 (42.7) 46 μm x 50 (55.6) 58 μm con un índice de 1.30 ± 0.007 , prolato (40%), de 38 (40.6) 46 μm x 52 (58.6) 66 μm con un índice de 1.44 ± 0.017 y prolato esferoidal (4%), de 48 μm x 48 μm con un índice de 1. Por último, los granos de polen del taxón híbrido tienen tres formas particulares: subprolato (80%), de 60 (62.7) 66 μm x 72 (79) 86 μm con un índice de 1.26 ± 0.01 , prolato esferoidal (12%), de 66 (67.3) 68 μm x 72 (73.3) 74 μm con un índice de 1.09 ± 0.02 y prolato (8%), de 60 (61) 62 μm x 84 (84) 84 μm con un índice de 1.38 ± 0.02 . El área del apocolpio en *C. columna-trajani* es mediana (100%), con un índice de 0.293 ± 0.006 , mientras en *C. tetetzo* es mediana (100%), con un índice de 0.329 ± 0.007 . El taxón híbrido tiene un área polar que varía de pequeña (4%), con un índice de 0.233, a mediana (96%), con un índice de 0.310 ± 0.006 .

En lo referente al tamaño del grano de polen *C. columna-trajani* tiene un eje polar

de 70 (79.4) 84 μm , y un eje ecuatorial de 60 (64.3) 68 μm . *C. tetetzo* tiene un eje polar de 48 (56.5) 66 μm , y un eje ecuatorial de 38 (42.1) 48 μm . Por último el taxón híbrido tiene un eje polar de 72 (78.7) 86 μm , y un eje ecuatorial de 58 (63.1) 68 μm .

De acuerdo al análisis de varianza (ANOVA) existen diferencias significativas en el tamaño del eje polar ($F = 0.649, p < 0.05$) y del eje ecuatorial ($F = 0.323, p < 0.05$). La prueba de Tukey demostró que los granos de polen de *C. tetetzo* son significativamente más pequeños que los de *C. columna-trajani* y el híbrido, tanto para el eje ecuatorial como para el eje polar.

Prueba de Viabilidad

La prueba de Alexander estimó un porcentaje de granos de polen viables del 98.36% para *C. columna-trajani*, 97.71% para *C. tetetzo* y 92.59% para el híbrido.

Discusión

Aunque la hibridación natural parece ser un fenómeno relevante en la evolución y diversificación de algunos grupos de cactáceas (Machado 2008), se ha sugerido que no necesariamente lo es para la tribu Pachycereae, cuyos taxones reflejan un origen alopatrico (Gibson & Horak 1978). En concordancia con esto, Vite *et al.* (1996) proponen como hipótesis la esterilidad del híbrido entre *C. columna-trajani* y *C. tetetzo* (tribu Pachycereae) y lo sugieren como ejemplo de hibridación accidental sin consecuencias evolutivas. Los autores sugieren la esterilidad del híbrido sobre la base de que, tras eventos continuos de entrecruzamiento e introgresión del híbrido con las especies parentales "se esperaría un continuo de variación fenotípica entre una

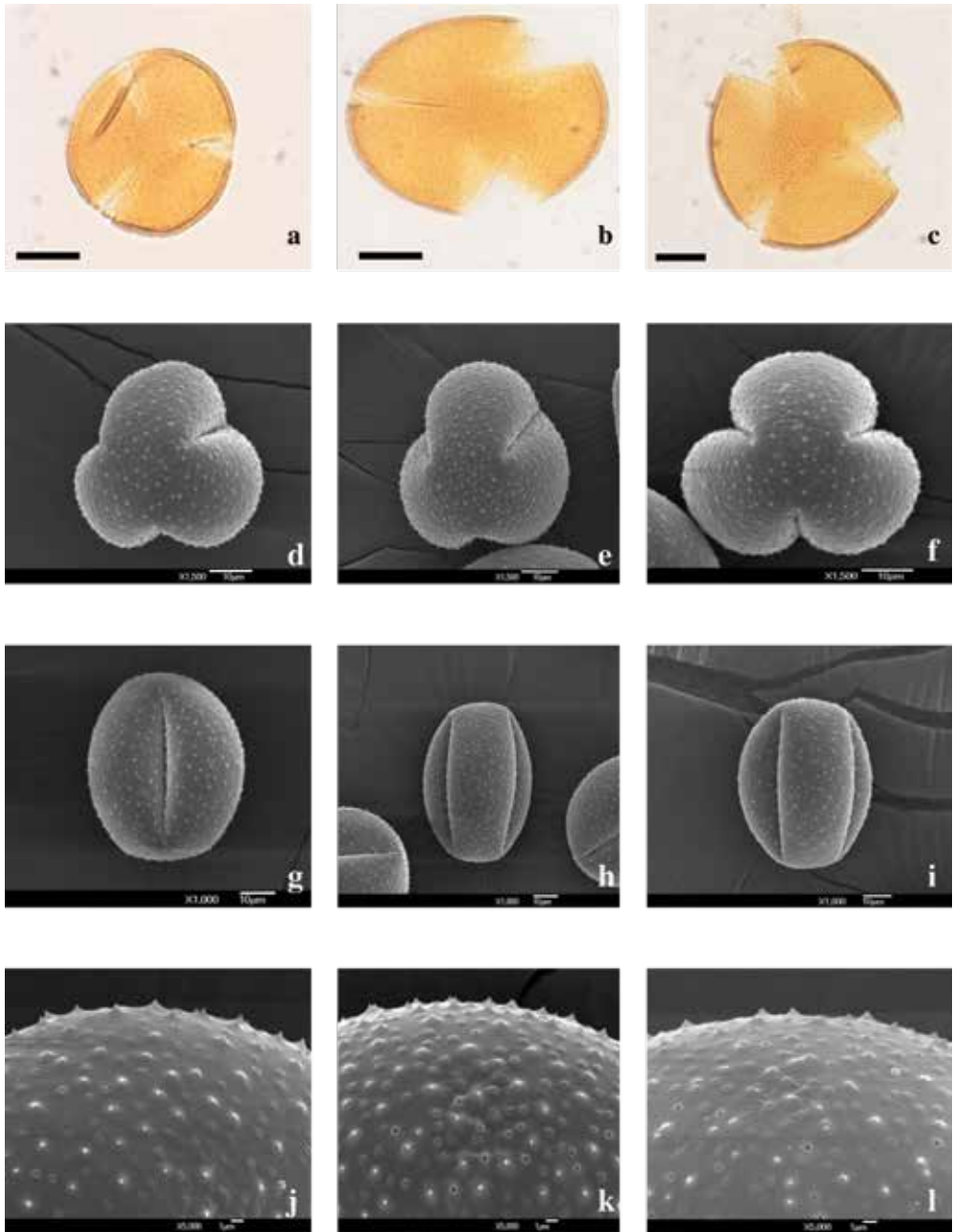


FIGURA 3. Morfología del grano de polen en tres taxones del género *Cephalocereus*: *Cephalocereus columba-trajani* (Der.); taxón híbrido (centro); *Cephalocereus teitzo* (Izq), a-c.- Vista polar con tres colpos (acetólisis). d-f.- Microestructura del grano de polen en vista polar con tres colpos (MEB). g-i. Grano de polen en vista ecuatorial (MEB). j-l.- Ornamentación de la exina (MEB). Barra escala a, b y c: 15 μm. Barra escala d-i: 10 μm. Barra escala j-l: 1 μm.

especie y la otra⁷. La aparente ausencia de ese patrón de variación parece soportar la hipótesis de esterilidad, sin embargo, los resultados presentados aquí y la formación de frutos y semillas viables (datos no publicados) aportan evidencia contraria a esa hipótesis.

Microsporogénesis y microgametogénesis

En las plantas la esterilidad masculina está asociada a la actividad de los genes *ms* (esterilidad genética) o a la actividad combinada de genes nucleares (*fr*) y citoplásmicos (*c*) (esterilidad citoplásmica), frecuentemente con consecuencias negativas sobre el desarrollo y maduración de los granos de polen y sobre su viabilidad y capacidad de fertilización (Kaul 1988; Chaudhury 1993). Si la hibridación natural provoca efectos negativos por la actividad de los genes *ms*, *fr* y *c*, como se ha observado en algunas familias de angiospermas (Kaul 1988; Sweigart *et al.* 2006; Luo *et al.* 2013; Simon *et al.* 2016; Feng *et al.* 2020), se espera que se presenten anomalías en alguna etapa en la formación y maduración de los granos de polen del híbrido *C. columna-trajani* × *C. tetetzo*.

En la etapa pre-meiótica de plantas estériles se previene el inicio de la meiosis impidiendo la diferenciación de las células esporógenas o provocando la degeneración de las células madre de las microsporas (CMMs) (Kaul 1988). En el híbrido *C. columna-trajani* × *C. tetetzo* la diferenciación de las diferentes capas de la pared de la antera y de las células esporógenas ocurre de forma normal presentándose todos los tejidos que participan en la producción de los granos de polen: epidermis, endotecio, capa media, tapete y tejido esporógeno (Figs. 1d-1f).

Más adelante, en la etapa de meiosis, la esterilidad masculina se refleja en la formación de tétradas aberrantes (Chaudhury *et al.* 1992), producción de microsporas anormales, ausencia de citocinesis (Albertsen & Phillips 1981) o aborto de microsporas dentro de las tétradas (por la inhibición de la expresión de calasa) (Frankel *et al.* 1969; Izhar & Frankel 1971; Kaul 1988; Aarts *et al.* 1993). En el híbrido *C. columna-trajani* × *C. tetetzo* las tétradas se desarrollan normalmente, mostrando una pared de calosa completa y sin anomalías (Figs. 2a-2c), mientras las microsporas se liberan sin contratiempos al lóculo de la antera. Aunque las microsporas presentan formas irregulares al ser liberadas (Figs. 2d-2f), esto es un fenómeno normal de acuerdo con Greyson (1994) ya que la etapa posterior vendrá acompañada de cambios en la forma, tamaño, citoplasma y pared de las microsporas, derivando en granos de polen que se observan turgentes. No se observaron anomalías en la pared de la microspora, ni en su citoplasma, ni en los organelos inmersos en él. En esta etapa la capa media se desintegró antes que cualquier otro tejido (Fig. 2c), lo cual concuerda con lo descrito particularmente en anteras con una sola capa media en las familias Cactaceae, Dipsacaceae y Valerianaceae (Batygina 2002).

La esterilidad masculina, en la etapa post-meiótica, se manifiesta a través de la degradación o deformación de las microsporas (Van der Veen & Wirtz 1968; Regan & Moffatt 1990), engrosamiento o adelgazamiento anormal de las paredes celulares o degradación del núcleo y citoplasma en las microsporas (Albertsen & Phillips 1981). En el híbrido *C. columna-trajani* × *C. tetetzo* la formación y maduración de los granos de polen ocurre sin aparentes anomalías.

Los granos de polen se observan normales y turgentes hasta la dehiscencia de la antera y las divisiones mitóticas ocurren de manera normal y en correcta secuencia. En esta etapa destaca la presencia de gran cantidad de vacuolas dentro de las microsporas liberadas (Fig. 2i), las cuales participan en el almacenamiento de almidón (Pacini 2000), en concordancia con lo descrito por Gotelli *et al.* (2009) en su trabajo dedicado al desarrollo de polen en especies del género *Pterocactus*. Los granos de polen son liberados al ambiente en estado tricolular (Figs. 2j-2k) debido a una segunda división mitótica de la célula generatriz, lo cual clasifica al híbrido y sus especies parentales entre el 30% de las angiospermas en las cuales se liberan así y no en estado bicelular (Greyson 1994)

Uno de los tejidos más importantes durante la formación de los granos de polen es el tapete (Márquez *et al.* 2013). La esterilidad frecuentemente suele acompañarse (en cualquiera de las etapas) de anomalías en la función y forma del tapete (Chapman 1987; Kaul 1988). La ausencia o atrofia del tapete (Kaul 1988), su degradación prematura o su incorrecta función glandular (ej. incapacidad de sintetizar cuerpos de Ubish o calasa) provocan malformación y degradación de las microsporas (Novak 1971 en Kaul 1988) o interrupción de la maduración de los granos de polen (Izhar & Frankel 1971). Ninguno de estos eventos se presenta durante la microsporogénesis y microgametogénesis del híbrido *C. columna-trajani* × *C. tetetzo*. Durante las primeras etapas el tapete crece, incrementando su actividad y acumulando sustancias de reserva (Figs. 1g-1i), para después, en la etapa de tétradas, comenzar a degenerar.

Más allá de la etapa post-meiótica la esterilidad masculina puede estar asociada

a fenómenos que impiden la liberación de los granos de polen al ambiente, afectando su capacidad de fertilizar. Es común en estos casos que la dehiscencia de la antera no ocurra, ya sea por deformaciones del filamento (Johns & Palmer 1982; Kaul 1988) o por comportamiento anormal de las células del estomio (Roath & Hockett 1971). En el híbrido *C. columna-trajani* × *C. tetetzo* la dehiscencia de la antera ocurre en la región del estomio sin anomalías visibles (Fig. 2k). La liberación de los granos de polen, sin embargo, no asegura su viabilidad ni su capacidad de fertilización pues se puede presentar frecuentemente algún tipo de incompatibilidad (Coe *et al.* 1981; Taylor & Jorgensen, 1992; van der Meer *et al.* 1992; Preuss *et al.* 1993; Márquez *et al.* 2013). En cuanto a la viabilidad del híbrido *C. columna-trajani* × *C. tetetzo*, a pesar de ser menor en porcentaje que la de sus especies parentales es notoriamente alta (92%), en comparación con otros taxones de la familia Cactaceae (Majeed *et al.* 2020).

El hecho de que no se hayan publicado casos de esterilidad masculina en la familia Cactaceae puede reflejar una baja frecuencia de este fenómeno en la familia, pero también una falta de atención a este grupo de plantas. En este sentido, si la hibridación natural es frecuente y relevante en la familia Cactaceae (Machado 2008), y la esterilidad masculina (particularmente la esterilidad citoplásmica) se ve tan favorecida por eventos de hibridación (75% de los taxones estériles masculinos citoplásmicos son híbridos) (Kaul 1988), resulta extraña la ausencia de híbridos masculinos en cactáceas. Hasta ahora los únicos ejemplos de esterilidad masculina en miembros de la familia Cactaceae son aquellos asociados a la evolución de flores dioicas dentro

del grupo (Parfitt 1985; Strittmatter *et al.* 2006; Flores-Rentería *et al.* 2013; Sánchez & Vázquez-Santana 2018).

Micromorfología polínica

Morfológicamente, las características del grano de polen concuerdan con lo publicado para otros taxones de la tribu Pachycereae, presentando granos de polen isopolares, tricolpados, esferoidales y con una estructura de la exina tectada, microequinada y perforada (Kurtz 1963; Aguilar-García 2012; De la cruz 2013; Miesen *et al.* 2015). Lejos de presentarse estados intermedios en las características polínicas del híbrido, el tamaño y forma del grano de polen presentan un estado parental (semejante a *C. columna-trajani*), mientras el área polar presenta un carácter novedoso (área polar pequeña). En híbridos la novedad suele asociarse a fenómenos como el efecto combinado de alelos parentales (Rieseberg 1995), la aparición de nuevos mecanismos de regulación génica (Gottlieb & Ford 1988) o la disminución en la estabilidad de los procesos de desarrollo (Levin 1970). Por otro lado, la expresión intermedia o parental parece depender según Rieseberg (1995) de lo restrictivo del control genético para cada característica (más estricto en la expresión parental).

Precisamente una característica parental, el tamaño del grano de polen, ofrece resultados contrastantes entre los taxones estudiados, lo cual puede tener implicaciones sobre la capacidad de fecundación de los granos de polen en eventos de hibridación. *C. columna-trajani* y el taxón híbrido presentan granos de polen relativamente grandes y de mayor tamaño que en otros miembros de la misma tribu (exceptuando *Pachycereus weberi*) (Kurtz 1963; Aguilar-García 2012; De la cruz 2013; Miesen *et al.* 2015). Por otro

lado, *C. tetetzo* presenta granos de polen significativamente más pequeños. En algunas especies, el tamaño del grano de polen se ha asociado positivamente con la longitud del pistilo (Sarkissian & Harder 2001; McCa-llum & Chang 2016) y con la cantidad de reservas de energía dentro del grano (Baker & Baker 1979) con posibles implicaciones en la germinación y la velocidad de crecimiento de los tubos polínicos. Así, granos de polen grandes (asociados a pistilos grandes) tienen mayor reserva de energía que, teóricamente, pueden utilizar para generar un tubo polínico más largo con una mayor tasa de crecimiento, y consecuentemente tener mayor capacidad de fecundación. Bajo este escenario, especies con granos de polen muy diferentes en tamaño podrían tener menor compatibilidad interespecífica, como se ha encontrado en al menos un estudio previo (Pandey 1971).

En conclusión, se afirma categóricamente que no existe evidencia de esterilidad en los granos de polen del híbrido entre *C. tetetzo* y *C. columna-trajani* con base en el desarrollo del grano de polen y el análisis palinológico que llevamos a cabo. El desarrollo de la antera y de los granos de polen en las especies parentales y el híbrido concuerda con el descrito para la familia Cactaceae (Walker & Doyle 1975; Johri *et al.* 1992) y la tribu Pachycereae (Núñez-Mariel 2005). Un gran porcentaje del polen es viable, tal que potencialmente pueden germinar en el estigma. A futuro, es necesario entender otros aspectos de la dinámica reproductiva de este “nuevo” taxón. Particularmente deben comprenderse los sistemas de apareamiento del híbrido y sus especies parentales. Si bien ambos gametos parecen desarrollarse de forma correcta, otros mecanismos de aislamiento, como la incompatibilidad qui-

mica en la interacción polen-estigma (Coe *et al.* 1981; Taylor & Jorgensen 1992; van der Meer *et al.* 1992; Preuss *et al.* 1993) o la baja adecuación de generaciones posteriores (Kubo & Yoshimura 1999), podrían limitar el establecimiento y mantenimiento de las poblaciones híbridas. El seguimiento de estas poblaciones híbridas ofrece un escenario ideal para estudiar aspectos evolutivos esenciales. El desempeño de las poblaciones híbridas en frecuente interacción y/o competencia con sus especies parentales y con otras especies puede ofrecer evidencia de la importancia e influencia de estas novedades evolutivas en el establecimiento de linajes dentro de la familia Cactaceae.

Agradecimientos

Agradecemos al M. en C. Alejandro Martínez Mena y a la M. en C. Ana Isabel Bieler Antolin, de la sección de microciné por la ayuda en la toma de microfotografías. A la Dra. Silvia Espinoza Matías del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido, de la Facultad de Ciencias, UNAM, por la toma de fotomicrografías en el MEB. Al Sr. Pedro Guadalupe Miranda Pacheco (promotor cultural) y al señor Joaquín Pacheco (comerciante y artesano de ónix), por su cooperación y ayuda durante la toma de muestras.

Literatura Citada

Aarts MG, Dirkse W G, Stiekema W J & Pereira A. 1993. Transposon tagging of a male sterility gene in *Arabidopsis*. *Nature*, 363:6431, 715-717.

Aguilar-García SA, Figueroa-Castro DM, & Castañeda-Posadas C. 2012. Pollen morphology of *Pachycereus weberi* Cactaceae: an evaluation of variation in pollen size. *Plant Syst Evol* 298. **10**:1845-1850.

Albertsen MC & Phillips RL. 1981. Developmental cytology of 13 genetic male sterile loci in maize. *Can J Genet Cytol* **232**:195-208.

Arias AA, Valverde MT & Reyes J. 2001. *Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Instituto Nacional de Ecología, UNAM, México.

Arias S, López SG & Guzmán LU. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 14. Cactaceae. Instituto de Biología, UNAM. México.

Baker HG & Baker I. 1979. Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. *American Journal of Botany* **66**:591-600.

Batygina TB. (Ed). 2002. *Embryology of Flowering Plants. Terminology and concepts*, Vol. 1: Generative organs of flower. Science Publishers, Inc. India.

Becerra R. 2000. Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. *Biodiversitas* **32**:2-5.

Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México*, Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Burke, JM & Arnold ML. 2001. Genetics and the fitness of hybrids. *Annu Rev Genet* **35**:31-52

Chapman GP. (1987). The tapetum. En *International review of cytology* **107**:111-125. Academic Press.

Chaudhury AM, Craig S, Bloemer KC, Farrell L & Dennis ES. 1992. Genetic control of male fertility in higher plants. *Funct Plant Biol* **194**:419-426.

Chaudhury AM. 1993. Nuclear genes controlling male fertility. *Plant Cell* **510**:1277.

Coe EH, McCormick SM & Modena SA. 1981. White pollen in maize. *J Hered* **725**:318-320.

Cruz G. 2002. Caracterización morfológica y molecular de un posible híbrido entre *Escontria chiotilla* y *Polaskia chichiipe* Cactaceae.

- Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- De Almeida O, Sartori-Paoli AA & de Souza LA. 2010. Flower morpho-anatomy in *Epiphyllum phyllanthus* Cactaceae. *Rev Mex Biodiv* **81**:65-80.
- De la Cruz L, Chirinos L, Aquino W, Puchuri P, Pajuelo E, Ubidia R & Ventura K. 2013. Pollen morphology of five species of Cactoideae subfamily Fam: Cactaceae, from the Lima province Perú. *The Biologist* **11**:1-7.
- Feng C, Yi H, Yang L, & Kang M. 2020. The genetic basis of hybrid male sterility in sympatric *Primulina* species. *BMC Evol Biol* **20**:1-12.
- 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.
- Frankel R, Izhar S & Nitsan J. 1969. Timing of callase activity and cytoplasmic male sterility in *Petunia*. *Biochem Genet* **35**:451-455.
- Garcia RB, Schneider B & Tel-Zur N. 2009. Androgenesis in the vine cacti *Selenicereus* and *Hylocereus* Cactaceae. *Plant Cell Tissue and Organ Culture PCTOC* **962**:191-199.
- Gibson AC, & Horak KE. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Ann Missouri Bot Gard* 999-1057.
- Gotelli MM, Scambato A, Galati B & Kiesling R. 2009. Pollen development and morphology in four species of *Pterocactus* Cactaceae. *Ann Bot Fenn* **46**:409-415
- Gottlieb LD & Ford VS. 1988. Genetic studies of the pattern of floral pigmentation in *Clarkia gracilis*. *Heredity* **602**:237-246.
- Greyson R. 1994. *The Development of flowers*. Oxford University Press. USA.
- Izhar S, & Frankel R. 1971. Mechanism of male sterility in *Petunia*: The relationship between pH, callase activity in the anthers, and the breakdown of the microsporogenesis. *Theor Appl Genet* **413**:104-108.
- Johns CW & Palmer RG. 1982. Floral development of a flower-structure mutant in soybeans, *Glycine max* L. Merr. Leguminosae. *Am J Bot* **695**:829-842.
- Johri BM, Ambegaokar KB & Srivastava PS. 1992. Comparative embryology of Angiosperms Vol. 1. Springer-Verlag, Germany.
- Kaul MLH. 1988. *Male sterility in higher plants*. Springer Verlag, Germany
- Kubo T & Yoshimura A. 1999. Complementary genes causing F₂ sterility in Japonica/Indica cross of rice. *Rice Genet Newsl* **16**:68-70.
- Kurtz Jr. EB. 1963. Pollen morphology of the Cactaceae. *Grana* **43**:367-372.
- Levin DA & Kerster HW. 1967. Natural selection for reproductive isolation in *Phlox*. *Evolution* 679-687.
- Levin DA. 1970. Developmental instability in species and hybrids of *Liatris*. *Evolution* 613-624.
- López C, Márquez J & Murguía G. 2005. *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas*. Las prensas de ciencias, UNAM. México.
- Luo D, Xu H., Liu Z, Guo J, Li H., Chen L,... & Wu H. 2013. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat Genet* **455**:573-577.
- Machado M. 2008. What is the role of hybridization in the evolution of the cactaceae?. *Bradleya* **26**:1-18.
- Majeed S, Zafar M, Ahmad M, Kilic O, Sultana S, Raza J & Jabeen M. 2020. Pollen morphological investigations of family Cactaceae and its taxonomic implication by light microscopy and scanning electron microscopy. *Microsc Res Techniq* **83**:767-777.
- Márquez GJ, Collazo OM, Martínez GM, Orozco SA & Vázquez SS. 2013. *Biología*

- de angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México UNAM. México, DF.
- McCallum B & Chang SM. 2016. Pollen competition in style: Effects of pollen size on siring success in the hermaphroditic common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *American Journal of Botany* **103**:460-470.
- Miesen F, De Porras ME & Maldonado A. 2015. Pollen morphology of Cactaceae in northern Chile/Morfología polínica de Cactáceas en el norte de Chile. *Gayana Bot* **722**:258.
- Núñez-Mariel CY. 2001. Embriología de *Pachycreus militaris* Audot Hunt Cactaceae. *Bol Soc Bot Méx* **68**:5-13.
- Núñez-Mariel CY. 2005. *Cactáceas columnares de México: estudio embriológico comparativo de cinco especies de la tribu Pachycereeae*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pacini E. 2000. Anther ripening and pollen presentation. pp 19-35. En Dafni A, Hesse M & Pacini E. Eds. 2000. *Pollen and pollination*. Springer Wien New York. New York.
- Pandey KK. 1971. Pollen size and incompatibility in *Nicotiana*. In *Pollen*. Butterworth-Heinemann. pp. 317-322.
- Parfitt BD. 1985. Dioecy in North American cactaceae: a review. *SIDA* **11**:200-206.
- Pérez-Pacheco MK. 2007. *Estudio embriológico de la familia Pterostemonaceae endémica de México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. UNAM.
- Preuss D, Lemieux B, Yen G, & Davis RW. 1993. A conditional sterile mutation eliminates surface components from *Arabidopsis* pollen and disrupts cell signaling during fertilization. *Gene Dev* **76**:974-985.
- Regan SM & Moffatt BA. 1990. Cytochemical analysis of pollen development in wild-type *Arabidopsis* and a male-sterile mutant. *Plant Cell* **29**:877-889.
- Rieseberg LH. 1995. The role of hybridization in evolution: old wine in new skins. *Am J Bot* **827**:944-953.
- Rieseberg LH & Ellstrand NC. 1993. What can molecular and morphological markers tell us about hybridization? *Crit Rev Plant Sci* **12**:213-241.
- Roath WW & Hockett EA. 1971. Genetic Male Sterility in Barley. III. Pollen and Anther Characteristics 1. *Crop Sci* **112**:200-203.
- Sánchez D & Vázquez-Santana S. 2018. Embryology of *Mammillaria dioica* Cactaceae reveals a new male sterility phenotype. *Flora* **241**:16-26.
- Sarkissian TS & Harder LD. 2001. Direct and indirect responses to selection on pollen size in *Brassica rapa* L. *Journal of Evolutionary Biology* **14**:456-468.
- Shivanna KR. 2003. *Pollen Biology and Biotechnology*. Science Publishers, inc. India.
- Simon M, Durand S, Pluta N, Gobron N, Botran L, Ricou A & Budar F. 2016. Genomic conflicts that cause pollen mortality and raise reproductive barriers in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* **2033**:1353-1367.
- Strittmatter LI, Negrón-Ortiz V & Hickey RJ. 2002. Subdioecy in *Consolea spinosissima* Cactaceae: breeding system and embryological studies. *Am J Bot* **899**:1373-1387.
- Strittmatter LI, Negrón-Ortiz V & Hickey JR. 2006. Comparative microsporangium development in male fertile and male sterile flowers of *Consolea* Cactaceae: When and how does pollen abortion occur. *Grana* **452**:81-100.
- Sweigart AL, Fishman L & Willis JH. 2006. A simple genetic incompatibility causes hybrid male sterility in *Mimulus*. *Genetics* **1724**:2465-2479.
- Tapia HJ, Bárcenas-Argüello ML, Terrazas T & Arias S. 2017. Phylogeny and circumscrip-

- tion of *Cephalocereus* Cactaceae based on molecular and morphological evidence. *Syst Bot* **424**:709-723.
- Taylor LP & Jorgensen R. 1992. Conditional male fertility in chalcone synthase-deficient petunia. *J Hered* **831**:11-17.
- Templeton AR. 1981. Mechanisms of speciation: a population genetic approach. *Annu Rev Ecol Syst* **12**:23-48.
- Valiente-Banuet A, Casas A, Alcántara A, Dávila P, Flores-Hernández N, del Coro Arizmen-di M & Ramírez JO. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bot Sci* **67**:25-74.
- Van Der Meer IM, Stam ME, van Tunen AJ, Mol JN & Stuitje AR. 1992. Antisense inhibition of flavonoid biosynthesis in *Petunia* anthers results in male sterility. *Plant Cell* **43**:253-262.
- Van der Veen JH & Wirtz P. 1968. EMS-induced genic male sterility in *Arabidopsis thaliana*: a model selection experiment. *Euphytica* **173**:371-377.
- Villaseñor JL, Dávila P & Chiang F. 1990. Fito-geografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol Soc Bot Méx* **50**:135-149.
- Vite F, Portilla E, Zavala-Hurtado JA, Valverde PL & Díaz A. 1996. A natural hybrid population between *Neobuxbaumia tetetzo* and *Cephalocereus columna-trajani* Cactaceae. *J Arid Environ* **32**:395-405.
- Walker JW & Doyle JA. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: palynology *Ann. Missouri Bot Gard* **62**:664-723.

Recibido: abril 2020; Aceptado: mayo 2020.
Received: April 2020; Accepted: May 2020.



Opuntia atropes Rose



Es una especie endémica de México (Bravo-Hollis 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I), conocida coloquialmente como “nopal blanco” (Colunga *et al.* 1986, *Agrociencia*, **65**:7-44; Reyes-Agüero *et al.* 2009, SAGARPA-CONACYT) que habita en el bosque tropical caducifolio, bosque de pino-encino, matorral xerófilo y bosque espinoso. Se distribuye en los estados de Morelos, México, Michoacán y Guerrero (Rose 1908. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **50**: 518; Bravo-Hollis 1978). Es una planta con crecimiento arbustivo, de 1 a 3 m de altura con artículos obovados, de 20 a 30 cm de longitud, color verde oscuro, con pubescencia suave, mientras que los jóvenes pueden ser algo brillantes (Rose 1908; Bravo-Hollis 1978). Sus aréolas son redondas a obovadas, glóquidas aciculares, de 2-7 mm, amarillas, surgen en la parte superior de la aréola. Espinas blancas o amarillentas, de 3 a 6 cm de longitud, anguladas y generalmente erectas. Las flores son hermafroditas, de 4 a 6 cm de largo, y entre 5 y 8 cm de diámetro, amarillas con manchas rosas a rojas en el borde de los segmentos (Rose 1908; Bravo-Hollis 1978), con antesis diurna entre las 10:00 y 16:00 hrs y longevidad floral de un día. El color floral normalmente varía de amarillo brillante a naranja o rosa conforme aumenta la edad de la flor. En el bosque tropical caducifolio de Morelos, el período de floración ocurre durante los meses de marzo y abril, siendo su fructificación de mayo a julio. Se ha encontrado que requieren polinización cruzada para reproducirse sexualmente, y es polinizada principalmente por abejas (entre ellas abejas nativas de las familias Halictidae y Megachilidae); sin embargo, también la visitan otros animales como aves y escarabajos. Esta especie se usa como cerca viva, y sus cladodios inmaduros se consumen. Además, se ha encontrado que esta planta se encuentra en un proceso evolutivo de domesticación, puesto que las plantas cultivadas tienen cladodios más grandes, más aréolas y menos espinas que las plantas silvestres (López-Gutiérrez *et al.* 2015. *Rev Mex Biodiv* **86**: 1072-1077).

Nava Bernabé Paola Hilem¹ & Martínez Peralta Concepción^{2*}

¹ Facultad de Ciencias Biológicas. Av. Universidad 1001. Col. Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos.

² Escuela de Estudios Superiores del Jicarero. Carretera Galeana-Tequesquitengo s/n Col. El Jicarero, 62909, Jojutla, Morelos.

*Autor de correspondencia: concepcion.martinez@uaem.mx