

9 00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

CARACTERIZACION, MORFOLOGICA, REPRODUCTORA
Y FISIOLOGICA DE GENOTIPOS DE
Hylocereus undatus (CACTACEAE)
DE LA PENINSULA DE YUCATAN .

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A
ROBERTA CASTILLO MARTINEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. GUADALUPE JUDITH MARQUEZ GUZMAN

CODIRECTOR DE TESIS: DR. MANUEL LIVERA MUÑOZ

MEXICO, D.F.

OCTUBRE 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central

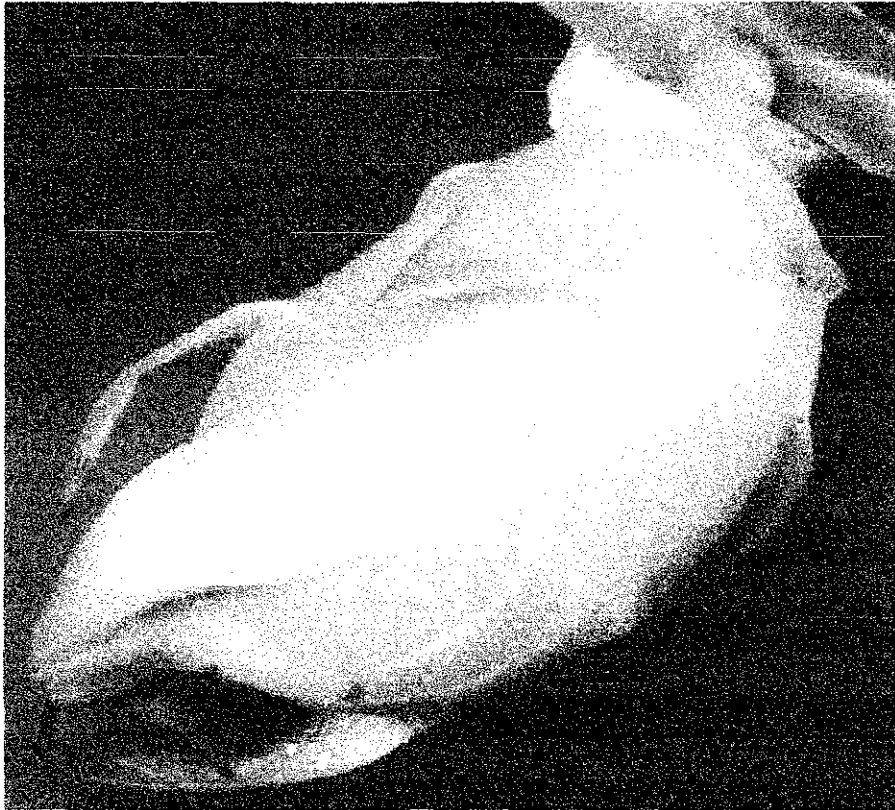
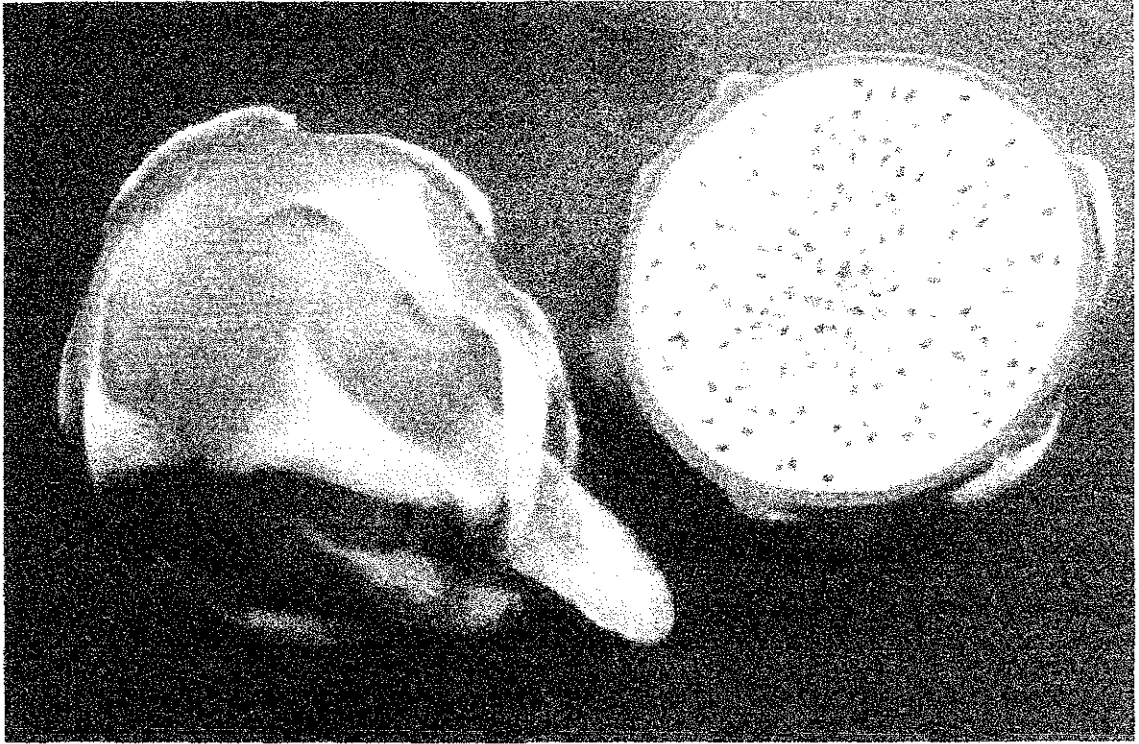


UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Judith Márquez Guzmán, por su profesionalismo; que en todo momento estuvo atenta al avance y al enriquecimiento del trabajo de investigación, y porque su gran calidad humana hizo más agradable esta etapa de mi formación académica.

Al Dr. E. Mark Engleman, quien me inspira un gran cariño y respeto, y quien ha jugado un papel esencial en mi formación académica, desde mi licenciatura hasta el momento actual y porque dudo que pueda librarse de mí.

Al Dr. Manuel Livera Muñoz, por su gentileza, y por sus invaluable aportaciones para mejorar el desarrollo y conclusión del presente trabajo.

A la Dra. Alicia E. Brechú Franco, por su comprensión en mis momentos difíciles y por sus valiosas contribuciones que enriquecieron el trabajo de investigación.

Al M. en C. Héctor Cáliz De Dios, mi adorable esposo, por su infinita ternura y su constante apoyo técnico y logístico que me facilitaron la conclusión de esta meta.

A la Dra. Alma D. L. Orozco-Segovia, al Dr. Felipe Cruz García y al Dr. Fernando Castillo González quienes hicieron importantes aportaciones al trabajo y por ser parte de mis sinodales.

A la Dra. Araceli Zavaleta Mancera, por su apreciada amistad, y por ser integrante de mis sinodales del examen predoctoral.

A la Dra. Leia A. Scheinvar, por su excelente disposición para apoyarme en mis estudios con cactáceas.

A la M. en C. Silvia Espinosa Matfías, quien estuvo a cargo de la obtención de las fotografías en microscopio electrónico de barrido y me asesoró en la técnica de acetolisis del polen.

A la Dra. Beatriz Ludlow W. por su amabilidad y su asesoría en el estudio del polen.

A la M. en C. Mariana Rojas Aréchiga del Laboratorio de Ecofisiología, Instituto de Ecología de la UNAM, por el apoyo técnico y asesoría en la parte correspondiente a la germinación de semillas.

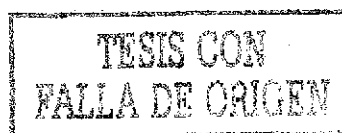
Mi gratitud especial para el personal del Laboratorio de Desarrollo en Plantas: Dra. Sonia Vázquez Santana, M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong, M. en C. Citlali Nuñez Mariel, Dra. Clara Esquivel, Dr. Guillermo Laguna, Dra. Guillermina Gómez, Dra. Margarita Collazo, Biol. M. de Lourdes López C., Biol. Susana Cajal, Biol. Karina Jiménez, y M. en C. Aura Cortés, quienes hicieron agradable mis estancias en el laboratorio y me apoyaron de diversas maneras en el transcurso de la investigación.

Mi cariño y gratitud a Andrea Castillo, mi hermana; a Saúl Vilchis y Magali Mateo, mis sobrinos, a Daniel Evodio Jarquín y Edelmira Quiñonez, mis amigos, de quienes siempre recibí apoyo cuando lo necesité.

A Don Jesús García Ortiz, por facilitar el acceso a su plantación de Pitahaya para realizar algunos de los estudios llevados a cabo en éste proyecto.

A la Universidad de Quintana Roo por las facilidades brindadas para mi superación académica.


Al pueblo de México, por financiar mi formación educativa y profesional en todas las etapas de mi vida.



CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE FIGURAS	VII
ÍNDICE DE CUADROS	XI
RESUMEN	XIV
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	3
Objetivo general.....	3
Objetivos específicos.....	3
ANTECEDENTES	4
Ubicación taxonómica.....	4
Distribución geográfica.....	5
Cualidades e importancia económica de la pitahaya.....	5
Cultivo de pitahaya.....	7
Caracterización de pitahaya.....	8
Taxonomía numérica.....	11
Compatibilidad sexual.....	12
Influencia del polen en la producción del fruto.....	13
Desarrollo de semilla y polen.....	13
Germinación.....	15

MATERIALES Y MÉTODOS	17
Material de estudio.....	17
Caracterización morfológica.....	17
Análisis fenético.....	19
Compatibilidad sexual.....	22
Micromorfología de semillas y polen.....	23
Embriología.....	23
Germinación.....	24
RESULTADOS	27
Caracterización morfológica.....	27
Análisis fenético.....	38
Análisis de ordenación.....	40
Compatibilidad sexual.....	43
Morfología del polen y las semillas.....	46
Embriología.....	48
Androceo.....	48
Pared de la antera.....	48
Microsporogénesis y microgametogénesis.....	51
Desarrollo del óvulo.....	53
Megasporogénesis.....	53
Megagametogénesis.....	53
Desarrollo postantesis.....	54



Desarrollo de las cubiertas del óvulo y de las semillas.....	54
Germinación.....	59
Respuesta general.....	59
Luz y temperatura.....	59
Velocidad de germinación.....	61
Luz rojo lejano y temperatura de 25° C.....	64
DISCUSIÓN.....	65
Caracterización morfológica.....	65
Análisis fenético.....	70
Compatibilidad sexual.....	71
Embriología.....	74
Germinación.....	76
CONCLUSIONES.....	80
BIBLIOGRAFÍA.....	82

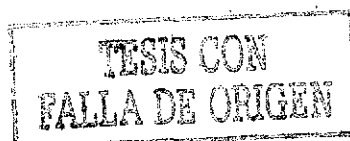
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Tallo en corte transversal y vista longitudinal.	18
2	a) Pasos principales de un análisis numérico; b) pasos de un análisis de agrupamiento. Los asteriscos indican las actividades que se efectúan con la ayuda de una computadora (modificado de Méndez y Villaseñor, 1997).	20
3	Pasos básicos de un análisis de componentes principales (modificado de Méndez y Villaseñor, 1997). Se analiza la dispersión de los OTU's en el plano determinado por pares de componentes principales.	21
4	Tratamientos de polinización efectuados en 1998 y 1999.	22
5	Diagrama de flujo de los experimentos de germinación.	24
6	Genotipo Uqroo1. (a) Planta completa, (b) aréola, (c) flor, (d) fruto, (e) tallo.	28
7	Genotipo Uqroo2. (a) Planta completa, (b) flor y tallo, y (c) frutos.	29
8	Genotipo Uqroo3. (a) Planta completa, (b) tallo, (c) aréola, (d) flor, y (e) fruto.	30
9	Genotipo Uqroo4. (a) Planta completa, (b) fruto, (c) tallo, (d) aréola, y (e) flor.	31



10	Genotipo Uqroo5. (a) Planta completa. (b) areola, (c) flor, (d) tallo, y (e) fruto.	32
11	Genotipo Uqroo6. (a) Planta completa, (b) aréola, (c) fruto, (d) tallo, y (e) flor.	33
12	Ovarios de diferentes genotipos de pitahayas. 1) Uqroo1, 2) Uqroo3, 3) Uqroo4, 4) Uqroo5, 5) Uqroo6.	34
13	Fenograma de cinco genotipos de <i>Hylocereus undatus</i> donde se utilizaron solo caracteres reproductores con base en distancias euclidianas y UPGMA.	39
14	Fenograma de cinco genotipos de <i>Hylocereus undatus</i> donde se utilizaron caracteres reproductores y vegetativos con base en distancias euclidianas y UPGMA.	39
15	Fenograma de cinco genotipos de <i>Hylocereus undatus</i> donde se utilizaron solo caracteres vegetativos con base en distancias euclidianas y UPGMA.	40
16	Dispersión de 5 genotipos del género <i>Hylocereus</i> , en el plano determinado por los dos primeros componentes principales.	42
17	Porcentaje de frutos de Pitahaya desarrollados. El progenitor femenino aparece en primer lugar. A: Uqroo1 x Uqroo1. B: Uqroo1 x Uqroo2, C: Uqroo2 x Uqroo1, D: Uqroo2 x Uqroo2, E: Uqroo1 (Testigo), F: Uqroo2 (Testigo).	46



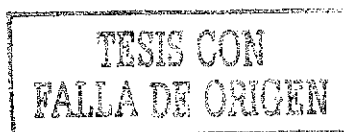
18	a) Semilla madura; b) región hilar; b) células de Uqroo1 próximas a la región hilar con trábeculas intercelulares y poros; d) células de la testa de la semilla de Uqroo1 (región 1); y e) células de la testa de la semilla (región 2) de Uqroo2.	47
19	Polen. Uqroo3: a) vista polar, c) vista ecuatorial, e) detalle de la exina. Uqroo 1: b) vista polar, d) vista ecuatorial, f) detalle de la exina.	49
20	Polen. Uqroo6: (a) vista polar, (b), detalle de la exina; Uqroo4: (c) vista polar; (d), detalle de la exina; Uqroo5, (e) vista polar; (f), detalle de la exina.	50
21	Cortes transversales: a) antera inmadura tetrasporangiada; b) tejido esporógeno ("Te") rodeado de la pared de la antera; c) pared de la antera inmadura donde se aprecia la epidermis ("Ep"), el endotecio ("End"), una capa media ("Cm"), el tapete ("Ta") y en la región central, el tejido esporógeno ("Te"); d) granos de polen inmaduros con abundantes vacuolas; y e) anteras cercanas a la dehiscencia.	52
22	Corte longitudinal del primordio del óvulo con la célula madre de la megaspora ("CMM"), y el inicio de los tegumentos ("Tg"), el funículo ("Fu"), y la protodermis ("Pt"); b) óvulo después de la primera división mitótica de la CMM, se aprecia la nucela ("Nu") y dos megasporas ("Mg"), c) óvulo campilótropo en etapa de antesis, donde se ve el saco embrionario ("Se"); d) región micropilar ("Mi").	55

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

- 23 a) Tegumento externo ("Te"), tegumento interno ("Ti") 57
biestratificado; b) se observa el inicio del depósito de taninos en
la epidermis interna del tegumento interno; C) cubierta de la
semilla joven, nucela ("Nu") en degradación y núcleos libres del
endospermo ("End"); y d) epidermis externa del tegumento
externo ("Ep. Ex. Te.")
- 24 Embrión maduro con gránulos de proteínas; b) embrión y 58
cubierta de la semilla (testa y tegmen); c) detalle de la cubierta
de la semilla mostrando un engrosamiento de la pared periclinal
externa y la concentración de taninos por el lumen celular. El
tegumento interno está aplastado. Embrión ("Em").
- 25 Curvas de germinación obtenidas en todos los tratamientos de 61
luz blanca y temperatura constante y alternante.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadros		Página
1	Características de flor de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.	35
2	Características de fruto de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.	36
3	Características de tallo de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.	37
4	Características cualitativas en flor, tallo y fruto de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.	37
5	Valores para cada una de las primeras tres coordenadas principales (eigenvectores) en la caracterización de cinco genotipos de pitahaya por medio de 30 variables.	41
6	Lista de coordenadas principales en la caracterización de cinco genotipos de pitahaya por medio de 30 variables.	42
7	Promedio de las variables medidas en los frutos desarrollados de la polinización efectuada en julio de 1998. El progenitor femenino aparece en primer lugar.	44
8	Promedio de las variables medidas en los frutos desarrollados en la polinización realizada en septiembre de 1999. El progenitor femenino aparece en primer lugar.	45



9	Coeficiente de correlación de Pearson en algunas variables de frutos de pitahaya.	45
10	Frecuencia (%) de polen por intervalos de tamaño.	48
11	Cambios ocurridos en Ipost-antesis en <i>Hylocereus undatus</i> .	56
12	Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados del porcentaje de germinación al día 15, de semillas expuesta a la luz y temperaturas constante y alternante.	60
13	Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados de los porcentajes de germinación al día 15 para el tratamiento de luz blanca a 25° C.	60
14	Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados del porcentaje de germinación al día 15, de semillas expuesta a luz blanca y temperaturas de 20-35° C.	61
15	Análisis de Rango Múltiple de la primera derivada máxima de las curvas de germinación de las semillas expuesta a luz blanca y 25° C	62
16	Análisis de Rango Múltiple de la primera derivada máxima de las curvas de germinación de las semillas expuestas a luz blanca y temperaturas de 20-35° C	62

17	Análisis de Rango Múltiple del valor de "x" de las curvas de germinación de las semillas expuesta a luz blanca y temperaturas constante y aiternante.	63
18	Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados del porcentaje de germinación al día 20, de semillas expuesta a luz rojo lejano y 25° C	64

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA, REPRODUCTORA Y FISIOLÓGICA DE GENOTIPOS DE *Hylocereus undatus* (CACTACEAE) DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

RESUMEN

El cultivo de pitahaya (*Hylocereus* spp.) enfrenta varios problemas, uno de los más importantes es la heterogeneidad genética del material de las plantaciones y, por consiguiente, la variación de las características vegetativas y reproductoras. Un segundo problema, es la poca producción de frutos de algunos genotipos comercialmente importantes. La autoincompatibilidad sexual, entre otros factores, puede explicar este problema.

El propósito de este trabajo fue: 1) La caracterización morfológica de cinco genotipos ("Uqroo1", "Uqroo3", "Uqroo4", "Uqroo5" y "Uqroo6") cultivados en el sur de Quintana Roo. 2) La evaluación de la compatibilidad sexual, incluyendo un sexto genotipo ("Uqroo2"). 3) El análisis de los efectos de la autopolinización y la polinización cruzada, en Uqroo1 y Uqroo2, en las características de los frutos obtenidos. 4) Hacer un estudio embriológico comparativo en Uqroo1 y Uqroo2. 5) Evaluar la germinación de las semillas obtenidas por autopolinización de Uqroo1, y obtenidas por polinización cruzada de Uqroo1 (Híbrido 1) y Uqroo2 (Híbridos 2 y 3), sometidas a: a) Luz blanca, temperatura constante 25°C, b) Luz blanca, temperatura alternante 20-35°C, c) oscuridad 25°C, d) oscuridad 20-35°C, y e) luz roja lejana y temperatura constante 25°C.

Las plantas estudiadas pertenecen a la especie *Hylocereus undatus* (Haworth) Britton y Rose. En la caracterización morfológica se midieron variables cuantitativas de la flor, el fruto, el tallo, las semillas y el polen; también fueron consideradas algunas características cualitativas. En los frutos se estimó el número de semillas y el peso de estas estructuras. Se efectuaron tres análisis de conglomerado, uno donde se

incluyeron todos los datos y dos más en donde se analizaron las estructuras reproductoras y vegetativas por separado. Un análisis de componentes principales se efectuó con todos los datos.

Para evaluar la compatibilidad sexual en Uqroo1 y Uqroo2 se realizaron dos experimentos, uno en 1998 y otro en 1999. Los tratamientos fueron autopolinizaciones y polinizaciones cruzadas. Se evaluó el porcentaje de frutos que logró su maduración, y ciertas características de los frutos obtenidos. Los restantes genotipos (Uqroo3, Uqroo4, Uqroo5 y Uqroo6) sólo fueron autopolinizados para determinar su autocompatibilidad sexual.

Se determinó que los cinco genotipos de Pitahaya estudiados se diferencian entre sí principalmente por las características de sus estructuras reproductoras. Las flores de Uqroo4 y Uqroo5 son las más diferentes en longitud, grosor del ovario y características del estilo y estigma. Entre los caracteres más contrastantes del fruto están su peso, su color, sus grados Brix, y la anchura y longitud de las brácteas. El fenograma de las estructuras reproductoras apoyó el análisis de varianza, que determinó que Uqroo1, Uqroo3 y Uqroo6 son semejantes para muchas características, y Uqroo5 y Uqroo4 son más diferentes, principalmente el último. Se sugiere otro tipo de estudio para determinar si Uqroo4 y Uqroo5 pertenecen o no a la misma especie.

Cuatro genotipos (Uqroo2, Uqroo3, Uqroo4 y Uqroo6) no desarrollaron frutos al polinizarlos con su mismo polen (autopolinizaciones); los dos restantes (Uqroo1 y Uqroo5) sí. En los experimentos efectuados con Uqroo1 y Uqroo2, el segundo genotipo abortó todas las flores en autopolinización, lo que no ocurrió en las polinizaciones cruzadas, ni en los testigos. No se encontró diferencia significativa en el peso entre los frutos testigos de ambos genotipos, pero sí se encontraron diferencias en los otros tratamientos. En el número de semillas también se encontraron variaciones de acuerdo al tratamiento. En los frutos obtenidos por polinización cruzada predominaron las características del progenitor femenino.

En la forma de las semillas de los seis genotipos no se encontró diferencia, aunque si hay variación en el peso. La morfología del polen en todos los casos fue muy parecida, pero hubo variación en el tamaño. El desarrollo y estructura final de la pared de la antera, del polen, del óvulo y la semilla fueron muy semejantes en Uqroo1 y Uqroo2.

La germinación de las semillas fue significativamente diferente entre los tipos de semillas, obtenidos por autopolinización o polinización cruzada, ($F_{(3,63)} = 30.827$; $p < 0.01$), entre las temperaturas constante y alternante ($F_{(1,63)} = 18.896$; $p < 0.001$) y entre luz y oscuridad ($F_{(1,63)} = 5357.441$; $p < 0.001$). Las semillas son fotoblásticas positivas. La mejor germinación ocurrió en luz blanca y temperatura constante de 25°C. Se infiere que la germinación está determinada por las condiciones en las que se efectúa y por el origen de las semillas. El 100% de germinación obtenido en Uqroo1 y en el Híbrido 1 confirman que Uqroo1 es autocompatible y completamente compatible con Uqroo2. En los híbridos de Uqroo2 se sugiere una débil incompatibilidad entre sus progenitores.

Con la presente investigación se concluye que los genotipos más adecuados para cultivar en la Península de Yucatán son Uqroo1 y Uqroo5 porque reúnen varias características deseables. El genotipo menos recomendado es Uqroo4 por tener un fruto muy pequeño, poco dulce, y autoincompatible.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

INTRODUCCIÓN

Existe un interés creciente por el cultivo de pitahaya (*Hylocereus* spp.) en diferentes países, entre los que se incluye México (Raveh *et al.*, 1993; Reyes, 1995; Castillo *et al.*, 1996; Nerd y Mizrahi, 1997; Ortiz, 2000; Rodríguez, 2000). En varios estados del país, como Puebla, Veracruz, Jalisco, Chiapas, San Luis Potosí, Michoacán, Oaxaca, Campeche, Yucatán y Quintana Roo, hay interés por el cultivo de pitahaya. La Península de Yucatán es la región mexicana donde más se ha fomentado el cultivo comercial de la pitahaya. Actualmente existen más de 300 hectáreas en producción. El éxito que está teniendo éste cultivo en la Península de Yucatán se debe, entre otras cosas, a que se desarrolla de manera exitosa en los suelos calcáreos y someros que predominan en la zona, por lo que en un futuro cercano podría ser una fuente importante de divisas para la región.

Las plantaciones establecidas en nuestro país y en otros lugares, se han hecho con plantas procedentes de huertos familiares y en menor proporción con plantas silvestres. La heterogeneidad de los huertos, debido al origen de las plantas, es uno de los principales problemas que enfrentan los productores de pitahaya. Los frutos difieren en forma, tamaño, color, número y tamaño de brácteas, y grados Brix, entre otras características. El género *Hylocereus* posee una elevada diversidad genética, hasta el momento poco conocida (Cálix, 1995); además, en las especies cultivadas no existen cultivares definidos.

Otro problema en el cultivo de la pitahaya es el reducido número de frutos producidos por algunos genotipos; por ejemplo, en la Península de Yucatán se encontró un genotipo con fruto de color amarillo claro, cuya floración es abundante pero con reducida producción de frutos. Problemas parecidos se han observado en otros lugares de México y Nicaragua, cuando se utilizan cultivares con problemas similares para la producción comercial de frutos.

En ciertas especies se ha determinado una producción reducida de frutos debido a malformaciones que ocurren en el polen o en las semillas. Además, se ha encontrado que la cantidad de semillas viables también determina el tamaño y la cantidad de pulpa del fruto. Por otra parte, también se ha determinado que la ausencia o baja producción de frutos puede ser ocasionada por autoincompatibilidad sexual (Ganders, 1976; Sutherland, 1986; Weiss *et al.*, 1994a, 1994b; Aneja *et al.*, 1994; Haung *et al.*, 1997; Ramírez, 1999; Lichtenzveig *et al.*, 2000).

El objetivo de este trabajo es ampliar el conocimiento sobre la diversidad de las pitahayas cultivadas de la Península de Yucatán a través de la caracterización morfológica y el estudio de algunos aspectos relacionados con la reproducción de algunos genotipos que se utilizan en esta región. Esta caracterización tiene utilidad práctica porque coadyuvará a seleccionar los genotipos más adecuados para su cultivo, principalmente por las características del fruto. La determinación de la compatibilidad sexual de estos genotipos es igualmente importante porque permitirá decidir un manejo adecuado para promover una buena cosecha, evitándole al productor la pérdida de tiempo y dinero.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar morfológicamente algunos genotipos de *Hylocereus undatus* y evaluar algunas de sus características reproductoras y fisiológicas.

Objetivos específicos

- Realizar un estudio embriológico comparativo entre los genotipos denominados "Uqroo1" y "Uqroo2".
- Evaluar la compatibilidad sexual en seis genotipos, con la finalidad de obtener información que permita explicar el escaso desarrollo de frutos en algunos genotipos.
- Detectar la influencia del progenitor paterno en algunas características del fruto.
- Evaluar el potencial de germinación de semillas de Uqroo1 y Uqroo2, obtenidas por autopolinización y polinización cruzada, sometidas a diferentes temperaturas y calidades de luz.
- Con la información obtenida, sugerir los genotipos más adecuados para el cultivo de *Hylocereus undatus* en la Península de Yucatán.

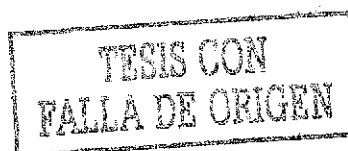
ANTECEDENTES

Ubicación taxonómica. La familia Cactaceae incluye cerca de 105 géneros y poco más de 1,300 especies. Su clasificación comprende cuatro subfamilias: Maihuenioideae (un género, *Maihuenia*, con dos especies) y Pereskioideae (dos géneros y 19 especies) con hojas vestigiales; Opuntioideae (con cinco ó más géneros y cerca de 300 especies), con gloquídios y espinas hirsutas; y la subfamilia Cactoideae (con 97 géneros y alrededor de 1000 especies), sin hojas vestigiales y morfológicamente muy compleja (Taylor, 1997).

En la subfamilia Cactoidea, específicamente en la tribu Hylocereeae, subtribu Hylocereinae (Backeberg, 1976) se encuentra el género *Hylocereus* (A. Berger) Britton y Rose. El nombre común para el género *Hylocereus* es "pitahaya", pero puede recibir otros nombres comunes de acuerdo al lugar. No hay acuerdo sobre el número de especies de *Hylocereus*, Britton y Rose (1920) reconocen 18, Backeberg (1976) indica 25, Barthlott y Hunt (1993) mencionan 16 y Anderson (2001) reconoce 18. Algunas diferencias florales, tales como la anchura de las brácteas, el color de las brácteas exteriores del perianto y del tubo de la flor, así como su longitud son particularmente importantes en la determinación de los límites entre especies (Kimmach, 1968). Otras estructuras como las aréolas y las ondulaciones del tallo son de particular valor taxonómico en ciertas especies, como en *H. calcaratus* (Web.) Britton y Rose (Kimmach, 1955).

Britton y Rose (1905) mencionan pocas diferencias entre las especies del género. En particular *Hylocereus undatus* es descrita de la siguiente manera:

Plantas terrestres o epífitas. Tallos triangulares, verdes, a veces, con la edad, más o menos glaucos, que trepan por los árboles o por los muros, son muy largos y ramificados, de 5 a 6 cm de diámetro. Costillas casi siempre 3, anchas, delgadas, margen sinuoso, con la edad algo cornificado. Aréolas distantes entre sí 3 a 4 cm. Espinas 1 a 3, pequeñas, de 2 a 4 mm de largo. Flores de cerca de



30 cm de largo o más; segmentos exteriores del perianto verde amarillentos, encorvados hacia atrás; segmentos interiores blancos, erectos, oblianceolados, anchos, enteros, apiculados; filamentos delgados, color crema; estilo grueso, de 7 a 8 mm de diámetro, color crema; lóbulos del estigma como 24, delgados enteros, crema. Fruto oblongo, de 10 a 12 cm de diámetro, rojo purpúreo, con grandes escamas foliáceas más o menos caducas al madurar, es comestible y tiene pulpa blanca. Semillas pequeñas, negras.

Distribución geográfica. El género *Hylocereus* se distribuye de manera silvestre en las selvas deciduas y subdeciduas del continente americano, desde el sur de Florida y Norte de México, hasta el sur de Uruguay y norte de Argentina. También se localiza en las islas del Caribe. La mayor cantidad de especies se encuentra concentrada en México y la región mesoamericana (Cáliz, 1995; Castillo *et al.*, 1996). En México es posible encontrar plantas silvestres en Campeche, Chiapas, Colima, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz (Castillo *et al.*, 1996).

Cualidades e importancia económica de la pitahaya. Actualmente los frutos de *Hylocereus* son de los más cotizados mundialmente, principalmente por los mercados europeos y asiáticos. Internacionalmente los frutos de la pitahaya son catalogados entre los frutos exóticos de mayor auge de los últimos tiempos. Entre las características más apreciadas del fruto de pitahaya se pueden señalar su excelente apariencia, y su buen sabor y tamaño, además, a diferencia de otras cactáceas, el fruto carece de espinas y sus semillas son pequeñas. El fruto se consume principalmente como fruto fresco, contiene cantidades apreciables de vitamina A, carbohidratos, proteínas, grasa, potasio, sodio, aunque es pobre en fósforo, hierro y cobre (Castillo *et al.*, 1996; Castillo y Cáliz, 1997). Los colores llamativos de la pulpa, principalmente los de colores rojizos, la hacen un excelente complemento para ensaladas; el fruto entero es idóneo para arreglos de frutas (Hessen y Lenin, 1995). Por otra parte, el fruto puede procesarse industrialmente para obtener mermeladas, jarabes, vinos, etcétera, y de el pericarpio y la pulpa es posible extraer colorantes (Monterrey, 1994). En el mercado mexicano el fruto de pitahaya es bastante cotizado, sobre todo en los mercados regionales de las zonas

donde tradicionalmente se cultiva en huertos familiares (con excepción de Jalisco, donde la pitaya del género *Stenocereus* es preferida). Los frutos alcanzan altos precios, el kilogramo oscila entre \$10 y \$20 al mayoreo, dependiendo de la oferta, aunque se ha vendido a \$30. El precio al menudeo varía de \$15 a \$60, pero no es raro encontrarlo a mayor precio en los supermercados. El fruto es enviado a la Central de Abasto de la ciudad de México, de donde se distribuye a diferentes centros comerciales. Sin duda, Tabasco y la Península de Yucatán son los sitios que más demandan el fruto (Güemez, 1996; Ortiz *et al.*, 2000 y Rodríguez, 2000).

El tallo joven puede ser utilizado como alimento para el hombre, y es muy apetecido por el ganado menor y mayor. Un análisis de tallos maduros mostró que contiene cantidades apreciables de carbohidratos y hierro; su valor energético es bastante alto. Indudablemente, la pitahaya tiene un enorme potencial para la agricultura, no solamente por las características del fruto, sino también por su amplia adaptación climática; ya que puede crecer desde el nivel del mar hasta 2750 msnm; en zonas con precipitación promedio anual de 430 mm a 3500 mm; en temperaturas promedio anual de 13°C a 28.5°C (Castillo *et al.*, 1996). la distribución geográfica del género *Hylocereus* es amplia. Por otra parte, la planta tiene la capacidad para soportar sequías prolongadas y prosperar en suelos pobres y someros, donde otros cultivos perecen. Resulta obvio, entonces, que la pitahaya representa una clara alternativa para ayudar a atenuar los problemas que enfrenta la agricultura mexicana, principalmente en regiones con poca lluvia y distribución variable, donde hay escasez de sistemas de riego.

En la medicina popular la pitahaya también es muy apreciada, principalmente para aliviar problemas gastrointestinales, tales como la amibiasis y la gastritis; otro uso común es como remedio para problemas renales (Castillo *et al.*, 1996). En otro aspecto, la horticultura ornamental incluye *Hylocereus* entre los portainjertos más apreciados para la propagación de otras cactáceas, incluyendo formas raras (mantenidas por el hombre) que carecen de clorofila y que no podrían subsistir sin los productos fotosintéticos proporcionados por el portainjerto (Kabayashi, 1996; Shimomura y Fujihara, 1980); las plántulas de pitahaya suelen emplearse en macetas colgantes, y la planta adulta puede cultivarse en macetas o como planta trepadora para bardas, las

cuales lucen esplendorosas durante la floración; además, los tallos espinosos contribuyen junto con la barda en la función de protección (Castillo *et al.*, 1996).

Cultivo de la pitahaya. En algunas regiones de México, como en las zonas aledañas a Tehuacán, Puebla, en las regiones de Atlán y de Sayula, Jalisco, en los alrededores de Tuxtla Gutierrez, Chiapas, y en la Península de Yucatán, se ha cultivado Pitahaya en huertos familiares desde tiempos ancestrales. El primer intento por establecer una plantación comercial de Pitahaya se efectuó en Tabasco en 1986 (Reyes, 1995), pero fue después de 1995 cuando se intensificó esta forma de cultivo principalmente en los estados de Puebla, Veracruz, Quintana Roo y Yucatán. En Nicaragua, con 15 años de adelanto, ocurrieron acontecimientos similares; en este país se estableció el primer cultivo de pitahaya alrededor de 1970, pero la expansión del cultivo ocurrió después de 1980 (Monterrey, 1994). Actualmente Nicaragua ocupa la vanguardia mundial en cuanto a superficie cultivada con 560 ha. (Gobierno de Nicaragua, 1994; Rodríguez, 2000). Plantaciones incipientes se encuentran en Guatemala, el Salvador y Costa Rica. En otros países, donde la pitahaya ha sido introducida, se están llevando a cabo programas de investigación y fomento para el cultivo de diferentes especies de *Hylocereus*, entre estos países destaca Israel que incluso ya exporta fruta a Europa bajo el nombre de "white eden fruit" y "red eden fruit" para *H. undatus* e *H. polyrhizus*, respectivamente (Mizrahi y Nerd, 1996). En Vietnam, donde se conoce como "Thang loy" o fruto dragón, el cultivo de la pitahaya se ha hecho muy rentable, se produce en varios miles de hectáreas principalmente de manera rústica, y la cosecha es exportada a Hong Kong, Singapur y Taiwán, la fruta además se expende en los mercados locales (Mizrahi y Nerd, 1996). Aproximadamente hace diez años, la República Popular de China empezó a cultivar *Hylocereus*; en su promoción para venta ofrece frutos de pericarpio rojo, rosa y amarillo (Daleys Nursery, 1999). En Estados Unidos, principalmente en California, se están estableciendo plantaciones, y existen empresas que venden plantas obtenidas por la propagación de tallos y semillas. Italia y Australia, entre otros países, han dado muestra de su interés por el cultivo de pitahaya. *Hylocereus undatus* parece ser la especie de pitahaya más cultivada, principalmente en Vietnam, Israel y México (Castillo y Cáliz, 1999).

Caracterización de pitahaya. El cultivo de la pitahaya de manera comercial en Nicaragua, evidenció su importancia económica y trajo consigo el interés por el conocimiento de su diversidad biológica. En 1986 se estableció el primer banco de germoplasma constituido por 19 genotipos, a partir de los cuales se identificaron variedades promisorias que fueron nombradas: Lisa (Pelona), Rosa, Orejona (Caribe), Zebra, y Campos azules (Chocoya). En la actualidad la mayor parte de las plantaciones Nicaragüenses están constituidas por los materiales seleccionados. En la identificación de las plantas se tomó en cuenta el color y el tamaño del tallo, y la cima de la arista; mientras que del fruto se consideró el tamaño, la forma, el peso y el número de brácteas (Maltez, 1994).

Para México, Reyes (1995) hizo una breve descripción de algunos genotipos de pitahaya. Reconoció cuatro, tres distribuidos en Tabasco y uno en Puebla, Veracruz, Chiapas, y Oaxaca. Se refirió a ellos de acuerdo al color del fruto: "pitahaya de color rojo magenta", "pitahaya de color rosa pálido", "pitahaya amarillo pálido", y "pitahaya rojo oscuro". Su descripción es poco precisa y no proporciona los mismos datos para todos, a excepción del peso del fruto y del color de la pulpa. Se nota cierta tendencia a describir las ondulaciones de las aristas del tallo, así como la forma y el tamaño de las brácteas del fruto.

Más recientemente, Ramírez (1999) realizó una laboriosa descripción de algunas especies cultivadas de Puebla y algunas plantas silvestres de Cuetzalan, Puebla, y Teapa, Tabasco. Un segundo trabajo de la misma índole fue efectuado por Maldonado (2000) quien logró separar cinco tipos y tres subtipos de "Pitahaya Blanca" (nombre regional) a partir de 43 ejemplares recolectados en Yucatán. Por último, Grimaldo (2001) realizó la caracterización de 21 genotipos procedentes de Puebla, Veracruz, y Yucatán.

En los tallos, Ramírez (1999) encontró diferencias significativas en el número de aréolas por sección de tallo, distancia entre aréolas y diámetro del tallo. En la altura de la ondulación, en el número y la longitud de espinas, solo un tipo fue diferente. El tipo de sinuosidad fue variable en algunos casos. Los retoños tuvieron de poca a alta

pigmentación. Aunque entre algunas plantas silvestres de *H. undatus* (principalmente entre las de Puebla y Tabasco) se registró cierta diferencia en el número de aréolas por sección de tallo, distancia entre yemas, número y longitud de espinas, estas características no fueron consistentes en cada genotipo. Maldonado (2000) encontró que las características vegetativas que le permitieron separar los tipos de pitahaya no siempre fueron las mismas, con excepción del número de cerdas por aréola, como se anotan a continuación: a) tipo I, consistencia y color de las espinas; b) tipo II, color de las aréolas, color y consistencia de las espinas, y grosor de cera de las aristas; c) tipo III, número de espinas y longitud de espinas; d) tipo IV, distancia entre aréolas, consistencia de las espinas; tipo V, distancia entre aréolas, número de cerdas por aréola, longitud de espinas y diámetro de espinas. Grimaldo (2001) determinó que la altura al vértice del ángulo, la altura de ondulación, el área de ondulación, la apertura del ángulo cóncavo, la distancia entre aréolas, el diámetro de aréola, el número de espinas por aréola, la longitud de las espinas y la profundidad de la costilla fueron las características útiles. De éstas, cinco características (la apertura del ángulo cóncavo, el número de espinas por aréola, la altura al vértice del ángulo, la altura de la ondulación, y la longitud de espinas) fueron esenciales para separar su material de estudio en cuatro grupos.

En las características de la flor, Ramírez (1999) registró diferencias significativas en el número de brácteas del pericarpelo y en el número de los elementos del perianto externo. Los elementos foliosos de *H. undatus* cultivada tendieron a ser más largos. Aunque Ramírez (1999) no midió el ancho de las brácteas del pericarpelo, ni los del tubo receptacular ni las de la garganta, sí notó diferencias en la forma; una de las especies fue bastante diferente en la coloración del perianto externo e interno y en el color del estigma. Por otra parte, registró diferencias significativas en el número y la longitud de estambres, número de lóbulos del estigma y longitud de hercogamia, número de óvulos por hilera y por ovario. Por su parte, Maldonado (2000) encontró diferencias en las siguientes características florales de acuerdo al tipo de pitahaya: a) tipo I, ancho de las brácteas del perianto interno, longitud de la cámara nectarial y número de estambres; b) tipo II, longitud de la flor; c) tipo III, longitud de la flor; d) tipo IV) diámetro de la garganta de la flor, longitud del pistilo, número de lóbulos del estigma,

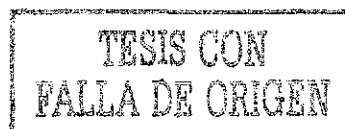
longitud del estigma, ancho de la cámara nectarial, longitud y ancho de las brácteas del perianto interno, número y longitud de brácteas del perianto externo, número de brácteas del tubo receptivo, longitud de brácteas del pericarpelo, y número de estambres; e) tipo V, ancho de brácteas del perianto interno, número de brácteas del tubo receptivo. Por su parte, Grimaldo (2001) determinó que son elementos valiosos la longitud de la flor, el ancho de la cámara nectarial, la longitud de los lóbulos del estigma, el número de segmentos interiores y exteriores del perianto, el número de escamas del tubo receptacular, la longitud de segmentos interiores del perianto, la longitud y el ancho del ovario, y por último, el número, la longitud y el ancho de las brácteas del pericarpelo. El número de segmentos internos del perianto y la longitud de los mismos fueron los caracteres florales esenciales para la conformación de las cuatro agrupaciones que reconoció.

En lo referente al fruto, Ramírez (1999) consignó que los frutos exhibieron diferencias significativas en el peso total, longitud, diámetro, número de brácteas, porcentaje de pulpa y relación pulpa semilla. *H. undatus* cultivada y las plantas silvestres estudiadas fueron bastante similares. Entre las plantas silvestres encontró algunas diferencias en el peso del fruto, índice de redondez, porcentaje de pulpa e índice de eficiencia de pulpa, pero las diferencias no fueron constantes entre los genotipos. Maldonado (2000) identificó que el peso del fruto fue una característica relevante en la separación de los cinco tipos de pitahaya, y fue la única para los tipos I y III. Otros caracteres importantes fueron: a) tipo II, diámetro y peso de el pericarpio; b) tipo IV, longitud, diámetro, peso y grosor de el pericarpio; tipo V, longitud, diámetro, peso y grosor de el pericarpio. Por su parte, Grimaldo (20001) reportó que el peso, la longitud, el ancho, el número de brácteas, el grosor del pericarpio, el ancho de las brácteas del fruto, y el índice de redondez de las semillas son de suma validez para discriminar grupos.

En todos los trabajos de caracterización de pitahaya, previamente citados, se utilizaron variables obtenidos de la medición de estructuras del fruto, de la flor y del tallo, con excepción de Ramírez (1999) y Grimaldo (2001); el primer autor consideró características de semillas y polen, incluso determinó la viabilidad de los mismos; el segundo autor, incluyó en su estudio los cariotipos, la longitud de estomas, así como la

frecuencia e índice de éstas últimas estructuras. Ramírez (1999), Maldonado (2000) y Grimaldo (2001) concluyeron que todos los genotipos que estudiaron pertenecen a una misma especie, *Hylocereus undatus*, a pesar de las enormes diferencias determinadas principalmente por los dos primeros autores. La aplicación de técnicas moleculares en *Hylocereus* se encuentra en proceso (Tel-Zur *et al.*, 1999) lo que seguramente facilitará la determinación de especies y taxones inferiores de *Hylocereus*.

Taxonomía numérica. La taxonomía numérica incluye a la cladística (taxonomía filogenética) y a la fenética. A diferencia de la cladística, la fenética no tiene el propósito de distinguir entre características primitivas y derivadas, es decir, no establece relaciones filogenéticas (Stuessy, 1990). Alrededor de los años 50 surge la fenética con el propósito de hacer los trabajos taxonómicos menos intuitivos y más precisos (Crisi y López-Armengol, 1983, en Méndez, 1998). La fenética permite la clasificación de objetos u organismos (OTU's, del inglés, Unidades Taxonómicas Operativas) con base en similitudes y disimilitudes totales. Mediante programas de ordenador de datos se obtiene un dendrograma, el cual es un diagrama ramificado. El dendrograma permite obtener coeficientes de distancia entre las OTU's que permiten visualizar que tan alejados o aproximados se encuentran las OTU's en función de semejanzas y diferencias en sus características. Sin embargo, no existe una guía que permita decidir que nivel de semejanza es suficiente para agrupar o separar OTUS's. De esta manera, la fénética permite una exploración y la generación de hipótesis, pero no permite su confirmación (Kohlmann, 1994; Stuessy, 1990). Los principios de la fenética son: 1) la clasificación debe efectuarse con el mayor número de caracteres posible (morfológicos, fisiológicos, ecológicos, etc.), 2) todos los caracteres tienen el mismo valor, 3) la similitud total de dos OTU's es la suma de la similitud de cada uno de los caracteres empleados en la clasificación, 4) los grupos formados por los OTU's se reconocen por una correlación de caracteres diferentes, 5) la clasificación es una ciencia empírica, donde la experiencia sensible del taxónomo es esencial, 6) las clasificaciones deben basarse exclusivamente en la similitud fenética, entendiendo por "fenético" cualquier tipo de carácter utilizable en la clasificación, y 7) el número de taxa establecido en cualquier rango es arbitrario, pero debe ser coherente (Crisi y López-Armengol, 1983,



en Méndez, 1998). Generalmente, la clasificación es más estable en cuanto más caracteres se utilizan.

Compatibilidad sexual. En varios estudios (Ganders, 1976; Sutherland, 1986; Weiss *et al.*, 1994a, 1994b; Aneja *et al.*, 1994; Haung *et al.*, 1997; Ramírez, 1999; Lichtenzveig *et al.*, 2000) se ha encontrado que la autoincompatibilidad sexual total o parcial es una de las principales causas de la ausencia o producción de pocos frutos en muchas especies silvestres y cultivadas de plantas con flores. Weiss *et al.*(1994a) estudiaron la compatibilidad de diferentes especies y genotipos de *Hylocereus* y *Selenicereus*; Ramírez (1999) trabajó con diversos genotipos de *Hylocereus* de México, por su parte, Lichtenzveig *et al.*(2000) estudió aspectos similares en dos especies de *Hylocereus* y en una especie de *Selenicereus*. En los tres trabajos fue evidente que la compatibilidad sexual difiere dependiendo de la especie, o genotipo. La autoincompatibilidad es un mecanismo controlado genéticamente para favorecer la polinización cruzada en las plantas hermafroditas. En la mayoría de las especies estudiadas se ha encontrado que un solo locus (S) multialélico controla genéticamente la autopolinización (Heslop-Harrison, 1975; Haring *et al.*, 1990; Newbigin *et al.*, 1993; Matton *et al.*, 1994; The-hui y McCubbin 1997; Schopher *et al.*, 1999 y Cruz *et al.*, 2001).

Los dos tipos de autoincompatibilidad más frecuentes son la gametofítica y la esporofítica. En el primer caso, el genotipo haploide del grano de polen es el responsable de producir una reacción de rechazo cuando el grano de polen se pone en contacto con el estigma de genotipo diploide, comúnmente el tubo polínico penetra más de un tercio de la longitud del estilo; en el segundo caso, el estigma rechaza el polen por las sustancias que éste lleva en la exina, sustancias que se originan en el tapete, tejido diploide del progenitor del polen; en la autoincompatibilidad esporofítica el polen no germina o si germina el tubo del polen no alcanza el tercio superior del estilo (Haring *et al.*, 1990, Newbigin *et al.*, 1993). La incompatibilidad gametofítica ha sido bastante estudiada en Solanaceae donde se ha detectado que el pistilo sintetiza glucoproteínas que tienen actividad RNAasa (Matton *et al.*, 1994; Teh-hui y McCubbin, 1997). La glucoproteína inhibe el crecimiento del tubo del polen incompatible (Teh-hui y McCubbin, 1997). Stephenson *et al.* (1997) demostraron que el determinante masculino

de autoincompatibilidad se encuentra en la cubierta del polen. Schopfer *et al.*(1999) confirmaron la existencia de la proteína SCR (S locus cysteine-rich) que determina la autoincompatibilidad del polen en *Brassica*. Si el grano de polen es de la misma planta, la proteína SCR interactúa con las proteínas SLG (S-locus glycoprotein) de la pared celular y SRK (S-receptor kinase) de la membrana plasmática de las papilas del estigma (Dickinson, 1999); ambas proteínas funcionan como receptores de SCR para iniciar una cascada de reacciones que lleva a la inhibición del polen (Schopfer *et al.*, 1999).

Influencia del polen en la producción del fruto. Se ha encontrado que la fuente del polen puede influir en algunas características morfológicas, fenológicas (Swingle, 1928; Denney, 1992; Gupton y Spiers, 1994; Kahn *et al.*, 1994; Haung *et al.*, 1997) y químicas (Denney, 1992) de las semillas y los frutos, probablemente debido a que el embrión o el endospermo, o ambos, secretan sustancias que se pueden difundir (Swingle, 1928) posiblemente auxinas, citocininas, y ácido giberélico (Denney, 1992). Ramírez (1999) registró pesos variables en las semillas de tres tipos de pitahaya, variación que dependió de la fuente del polen. El peso del fruto de pitahaya también fue afectado por la procedencia del polen (Weiss *et al.*, 1994a; Ramírez, 1999 y Lichtenzveig *et al.*, 2000). En otros géneros también se han encontrado efectos de la procedencia del polen. En el arándano afecta el período de desarrollo del fruto (Gupton y Spiers, 1994); en *Annona* puede modificar la superficie de los carpelos y el número de los mismos (Kahn *et al.*, 1994).

Desarrollo de semilla y polen. La producción de frutos está íntimamente ligada con la producción de polen y semillas viables. Benerji y Sen (1955) encontraron que *H. undatus* cultivada en jardines de la Ciudad de Calcuta (India), nunca logró la formación de semillas ni el desarrollo de los frutos, pues una vez que ocurría la antesis, las flores se abortaban en unos cuantos días, lo que sugirió la ausencia de fecundación. En otro aspecto, Weiss *et al.*(1994b) y Lichtenzveig *et al.*(2000) concluyeron que hay una correlación positiva entre el número de semillas y el tamaño del fruto o la cantidad de pulpa; a su vez, esta última característica también está positivamente correlacionada con la cantidad de polen viable.

El estudio del desarrollo de las semillas y el polen es además importante para otros aspectos. Por ejemplo, es posible observar alteraciones en el desarrollo ontogenético del polen, tales como aborto de células madre del polen, de las microesporas, o de los granos de polen maduros (Shivana y Johri, 1985, citado por Vázquez, 1996), estas anomalías pueden ser ocasionadas por alteraciones en el tapete, entre otras causas (Hallden *et al.*, 1991). Por otro lado, varios autores han enfatizado la importancia sistemática y evolutiva de las semillas en cactáceas (Buxbaum, 1958; Anderson, 1985). A este respecto, un número elevado de características embriológicas con valor diagnóstico es mencionado por Palser (1975) y Tobe (1987). La embriología involucra el desarrollo de la antera, el óvulo, de la micro y megasporogénesis, de los gametos masculino y femenino, la fertilización, el endospermo, el embrión y las cubiertas de la semilla (Palser, 1975). Se han realizado varios estudios aislados enfocados al conocimiento de el desarrollo de óvulos y semillas de cactáceas (Archibald, 1939; Chopra, 1957; Tiagi, 1954; Benerji y Sen, 1955; Maheswari y Chopra, 1955; Engleman, 1960; Kapil y Prakash, 1969; Flores, 1973; Hernández y García, 1991), la mayoría han tenido como propósito obtener características aplicables a la taxonomía.

Para *H. undatus* Benerji y Sen (1955) encontraron que en el ovario muy pronto se hacen evidentes la célula madre de la megaspora y los tegumentos. Se observa un crecimiento progresivo en longitud del funículo y la curvatura del óvulo. La capa nucelar se deriva de divisiones periclinales y la célula madre de la megaspora forma una tétrada lineal de megasporas (tres degeneran) la calazal sufre tres divisiones mitóticas para formar un saco embrionario octanucleado; las sinérgidas son grandes y presentan aparato filiforme. Las tres antípodas son efímeras. Con el crecimiento progresivo del saco embrionario hay degradación de la nucela. En las semillas, Flores y Engleman (1976) encontraron menor giro funicular que el que ocurre en otras cactáceas y un embrión delgado con hipocótilo y cotiledones largos, así como una protuberancia funicular reducida y una tasa hilar muy amplia, poco profunda que incluye el micrópilo.

Son más escasos los estudios del desarrollo de anteras y polen en cactáceas, entre las que se pueden citar a Tiagi (1954), Benerji y Sen (1955) y Kapil y Prakash (1969). Para *H. undatus*, Benerji y Sen (1955) establecieron, entre otros aspectos, que en la etapa de

diacinesis las células madre de la microspora están separadas de la epidermis de la antera por tres capas. La más interna se transforma en un tapete secretor (polinucleado) y la más externa forma una epidermis con células papilosas. La capa hipodérmica se transforma en un endotecio con bandas fibrilares; en fase avanzada sólo persiste la epidermis y el endotecio. El grano de polen es tricolpado; la intina es más delgada que la exina, ésta última con espinas. Al momento de la antesis el polen es binucleado con el núcleo vegetativo más grande. La misma micromorfología externa fue confirmada con fotografías de microscopio electrónico por Ramírez (1999). Tsukada (1964) menciona que la morfología del polen debe tomarse con reserva en algunas especies, pues provoca confusión en la taxonomía.

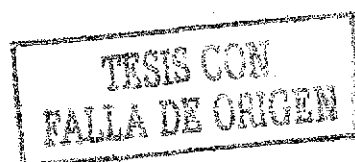
Germinación. La germinación es la emergencia y desarrollo de las estructuras esenciales del embrión para producir una planta normal. La germinación exitosa requiere condiciones ambientales favorables, además de semillas viables que no presenten barreras fisiológicas, químicas o físicas que le impidan germinar (Hartman y Kester, 1987; Baskin y Baskin, 1998). Harper (1977) enfatiza que la perpetuación de la especie por semilla permite mantener una amplia diversidad genética en las poblaciones naturales.

Una revisión exhaustiva sobre germinación de semillas de cactáceas efectuada por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000) dejan en evidencia que la germinación de las semillas de cactáceas varía en sus requerimientos para cada especie: Algunas pueden germinar en la oscuridad, como *Pereskia aculeata*, otras necesitan luz, como *Carnegiea gigantea*; *Stenocereus stellatus* y *S. Thurberi*. También indican que en ciertas especies el requerimiento de luz es limitado a ciertos intervalos de temperatura, como *Cereus jamacaru*, y *Melocactus violaceus*, mientras que en otras se requiere el prelavado de las semillas para hacerlas sensibles a la luz, por ejemplo en *Melocactus curvispinus sp. caesius*. El fitocromo es el pigmento fotorreceptor que absorbe en las longitudes de onda de 600 a 760 nm, actúa en la detección de la radiación rojo/rojo lejano y determina la respuesta biológica (Bewley y Black, 1985). El fitocromo se encuentra básicamente en dos formas, una forma activa (Pfr) que absorbe aproximadamente en 730 nm y otra

inactiva (Pr) que absorbe principalmente en 660 nm, ambas formas son intercambiables (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1992).

Con respecto a la temperatura, Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000) mencionan diferencias en su respuesta a este factor dependiendo de la especie de cactácea, algunas exhiben una óptima germinación a baja temperatura, mientras que en otras ocurre a altas temperaturas. En general, cuando la temperatura se incrementa, el tiempo de inicio de germinación se reduce. Además, las temperaturas extremas no favorecen la germinación. Por otra parte, mencionan que la respuesta a la temperatura depende de la edad, siendo menor en cuanto la semilla es más joven. Rojas-Aréchiga *et al.* (1998) determinaron en siete especies de cactus que la temperatura alternante no produjo efectos significantes en comparación con la respuesta registrada a temperatura constante, pero la tolerancia a diferentes intervalos de fluctuación fue variable entre las especies. En algunas semillas foblásticas positivas la germinación puede ser inducida en la oscuridad por el efecto de temperaturas alternantes (Pons, 1999, en Rojas-Aréchiga *et al.*, 1997). Nobel (1988) menciona que la temperatura favorable para la germinación en cactáceas varía entre 17°C y 34°C, con un valor óptimo en 25°C.

Para fines prácticos, el estudio de la germinación de la pitahaya es importante porque de un fruto es posible obtener miles de semillas que pueden ser germinadas para establecer las plantaciones en aquellos sitios donde no se dispone de material vegetativo. Por otra parte, existen algunos genotipos que son escasos pero que poseen características sobresalientes, su propagación por semilla puede ser la alternativa para incrementar el número de individuos. La germinación no es menos importante para los trabajos del fitomejorador convencional. Entre las ventajas de la propagación de pitahaya por semilla se incluyen la posibilidad de mantener una alta variabilidad genética, además de ser un proceso fácil y económico.



MATERIALES Y MÉTODOS

Material de estudio. Las plantas estudiadas se encuentran cultivadas bajo condiciones de temporal en dos plantaciones, una experimental y otra comercial, ambas en el sur de Quintana Roo, México (18° 31' L. N. y 88° 28' L. S.). Los promedios anuales de temperatura y precipitación son 26°C y 1200 mm, respectivamente. Las plantas trabajadas correspondieron a genotipos de pitahaya de la especie *Hylocereus undatus* (Haworth) Britton y Rose. Cuatro genotipos (Uqroo1, Uqroo2, Uqroo3 y Uqroo4) fueron recolectados en el Municipio de Othón Pompeyo Blanco, Quintana Roo; los genotipos Uqroo1 y Uqroo2 fueron obtenidos por el Sr. Jesús García Ortiz en febrero de 1996, Uqroo1 fue obtenido en el ejido La Unión y Uqroo2 en el ejido Calderitas. El genotipo Uqroo3 fue recolectado por R. Castillo en el ejido Juan Sarabia en octubre de 1994, y el genotipo Uqroo4 fue recolectado por Ildelfonso Jiménez Jiménez en el ejido Calderitas en enero de 1995. El genotipo Uqroo5 fue obtenido por Adolfo Rodríguez, Héctor Cáliz y R. Castillo en septiembre de 1994 en la colonia Pensiones, Mérida Yucatán; mientras que el genotipo Uqroo6 fue recolectado por Héctor Cáliz y R. Castillo en junio de 1994 en el barrio Santa Rosa, municipio Chiná, Campeche. El genotipo Uqroo7 fue recolectado por R. Castillo y H. Cáliz en septiembre de 1994 en el municipio de Peto, Yucatán. Los genotipos Uqroo1, Uqroo3, Uqroo4 y Uqroo5 poseen pericarpio rojizo, mientras que los genotipos Uqroo2, Uqroo6 y Uqroo7 tienen el pericarpio de color amarillo claro, estos últimos son conocidos regionalmente como "Pitahaya Blanca". Aunque las características morfológicas de la Pitahaya Blanca se adecuan a la especie *H. undatus*, también es cierto que en la descripción de la especie no se mencionan frutos de pericarpio amarillo. Hasta el momento Maldonado (2000) y Grimaldo (2001) han incluido a la Pitahaya Blanca en *H. undatus*.

Caracterización morfológica. En al menos 15 individuos de los genotipos Uqroo1, Uqroo3, Uqroo4, Uqroo6, y en 10 individuos del genotipo Uqroo5 se recolectaron estructuras reproductoras y vegetativas para medir las siguientes variables: de la flor se midió su longitud, el diámetro del ovario, la longitud y el grosor del estilo, el número de lóbulos del estigma, la longitud de los estambres, el diámetro y longitud del lóculo del ovario, la distancia entre estambres y lóbulos estigmáticos (distancia hercogamia o

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

barrera que puede impedir la autogamia), el color del estigma, y la coloración de las flores. La muestra de flores evaluada por genotipo estuvo conformada por 15 a 40 flores.

En los frutos se determinó su color, el diámetro ecuatorial, la longitud, el número de brácteas, la longitud y el ancho de brácteas, el grosor de el pericarpio y el peso del mismo, el peso de la pulpa, y los grados Brix; esta última variable se midió uno o dos días después que iniciaron su maduración con el fin de evaluar frutos con un grado de madurez similar. Para calcular el número de semillas por fruto, se contaron las semillas de una muestra del 10 % de la pulpa y el resultado se extrapoló al peso total de la pulpa de cada fruto. La muestra de pulpa se obtuvo de la parte central del fruto. Los frutos evaluados por genotipo de pitahaya fueron de 20 a 50 frutos. Además, del peso de 100 semillas, obtenidas de diferentes frutos, se calculó su peso promedio.

Los variables vegetativos incluyeron: el ancho de la superficie más plana del tallo, la distancia entre aréolas, y la altura de las ondulaciones entre aréolas sucesivas en una costilla (Fig.1). En cada aréola se contó el número de espinas, y se obtuvo el promedio de la longitud de las espinas y del diámetro de la base de las mismas. Las mediciones resultaron del promedio de 50 a 100 estructuras. Se registró el grado de pigmentación en las puntas y márgenes de los retoños vegetativos.

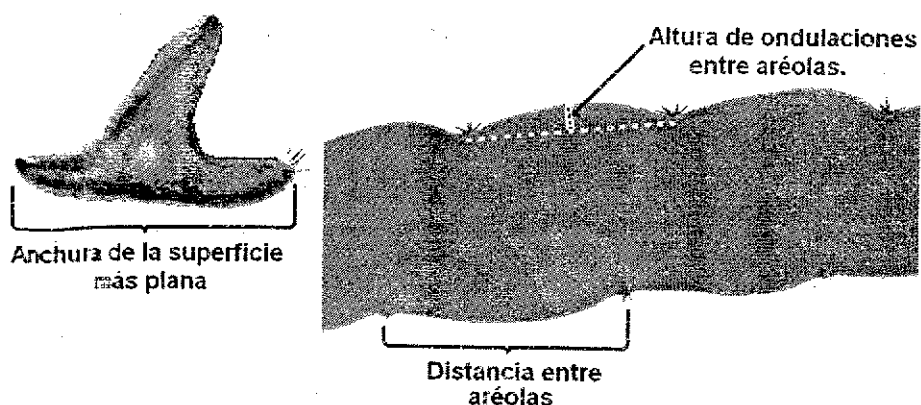


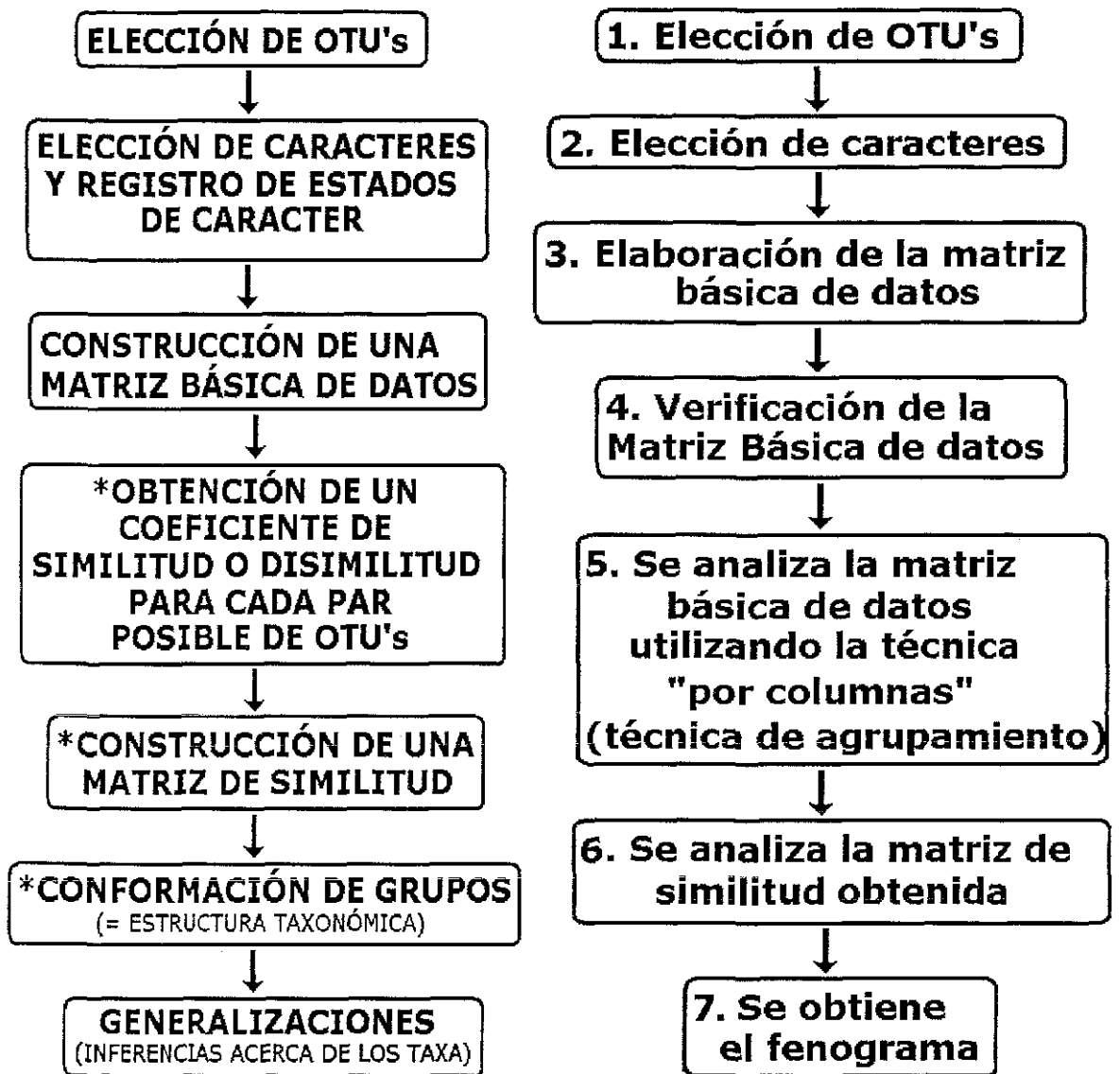
Figura.1. Tallo en corte transversal y vista longitudinal.

El diseño experimental fue completamente al azar. Los datos obtenidos fueron sometidos a un análisis de varianza en el SAS (Statistical Analysis System 1999 versión 8 Cary, North Caroline U.S.A.), y se utilizó la prueba de Tukey para comparar las medias.

Análisis fenético. Con el propósito de contar con más elementos para establecer las semejanzas y diferencias entre los cinco genotipos estudiados de manera global, se aplicaron dos de los análisis estadísticos más empleados en la taxonomía numérica: a) análisis de agrupamiento o conglomerado y b) análisis de ordenación.

Con los caracteres cuantitativos se formó una matriz de datos de 5 OTUS's (Unidades Taxonómicas Operativas) y 30 caracteres o variables, la cual fue procesada para obtener el análisis de agrupamiento y el análisis de ordenación (Hair *et al.*, 1999). Los pasos principales para cada análisis se ilustran en las Figuras 1 y 2.

En el análisis de agrupamiento se empleó el promedio no ponderado de grupos apareados (UPGMA, unweighted pair group method using arithmetic averages) y el coeficiente de distancia utilizado fue Euclidiana. Se efectuaron tres análisis de conglomerado: a) Con todos los datos (reproductores y vegetativos), b) con los datos reproductores, y c) con los datos de las estructuras vegetativas. El propósito fue hacer una comparación entre los resultados obtenidos con los datos en conjunto y por separado, para de esta manera determinar cuales características son de mayor utilidad. El análisis del método de ordenación empleado fue el análisis de componentes principales (ACP), donde se emplearon todos los datos de las variables vegetativas y reproductoras. Los análisis de agrupamiento y el de componentes principales se efectuaron en el programa (SAS).



a)

b)

Figura 2. a) Pasos principales de un análisis numérico; b) pasos de un análisis de agrupamiento. Los asteriscos indican las actividades que se efectúan con la ayuda de una computadora (Modificado de Méndez y Villaseñor, 1997).

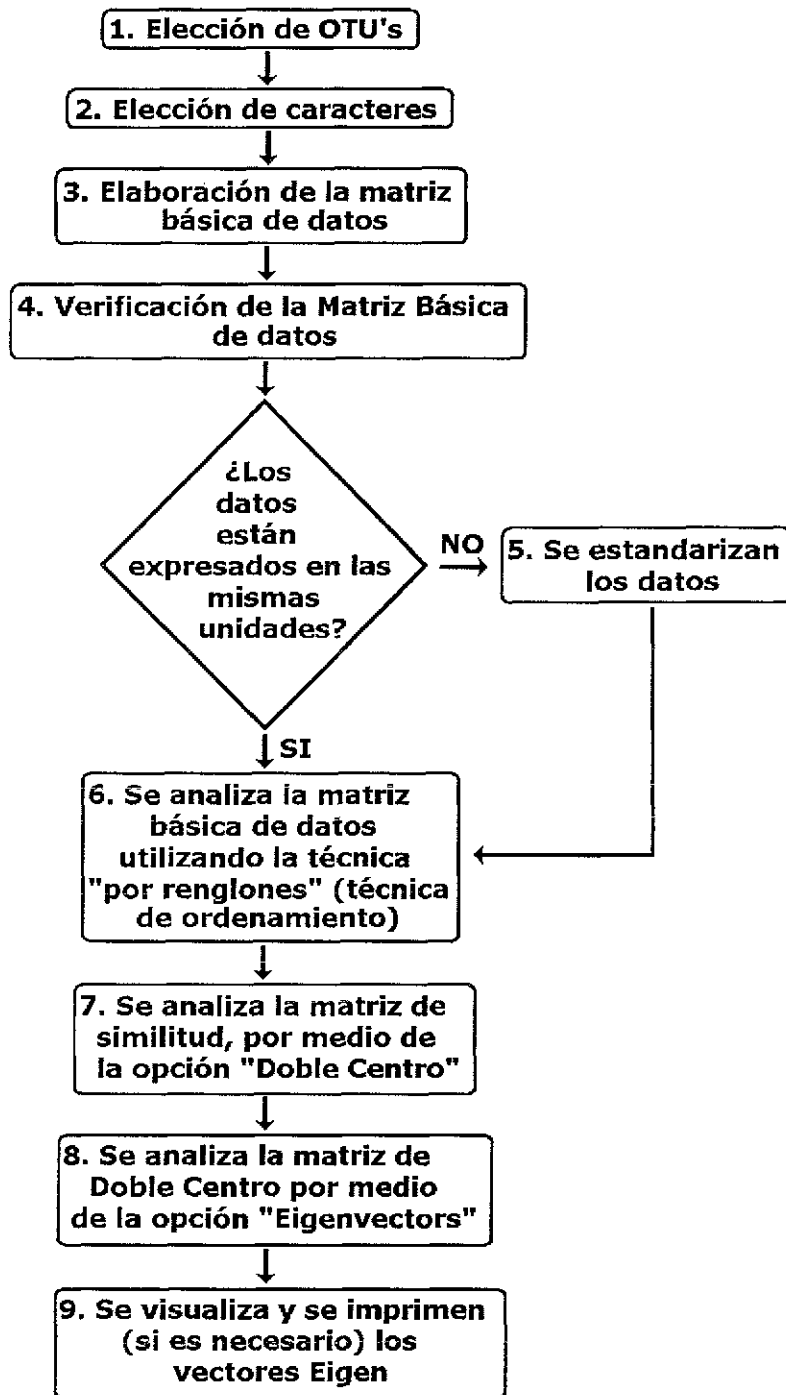


Figura 3. Pasos básicos de un análisis de componentes principales (modificado de Méndez y Villaseñor, 1997). Se analiza la dispersión de los OTU's en el plano determinado por pares de componentes principales.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Compatibilidad sexual. Se eligieron diez plantas del genotipo Uqroo1, y diez plantas del Uqroo2, ambos genotipos de tres a cuatro años de edad. En cada planta se escogieron entre cuatro a seis flores para ser polinizadas. Se efectuó un experimento en julio de 1998 y otro en septiembre de 1999. El procedimiento consistió en cubrir los estigmas con bolsas de papel "glasine" aproximadamente 36 horas antes de la apertura de las flores (antesis), cuando éstas casi habían alcanzado su tamaño máximo pero las anteras aún no liberaban el polen. Con el fin de evitar contaminación con polen no deseado, se recolectó polen de las flores alrededor de 8 horas antes del inicio de su apertura y con la ayuda de un pincel se realizaron cuatro tratamientos (Figura 4): dos autopolinizaciones, donde la pitahaya Uqroo1 y la Uqroo2 recibieron polen de la misma flor o de la misma planta, y dos polinizaciones cruzadas (directa y recíproca entre Uqroo1 y Uqroo2). Además, un grupo de 15 flores de Uqroo1 y otro de 15 flores de Uqroo2 que se polinizaron en forma natural se utilizaron como testigos.

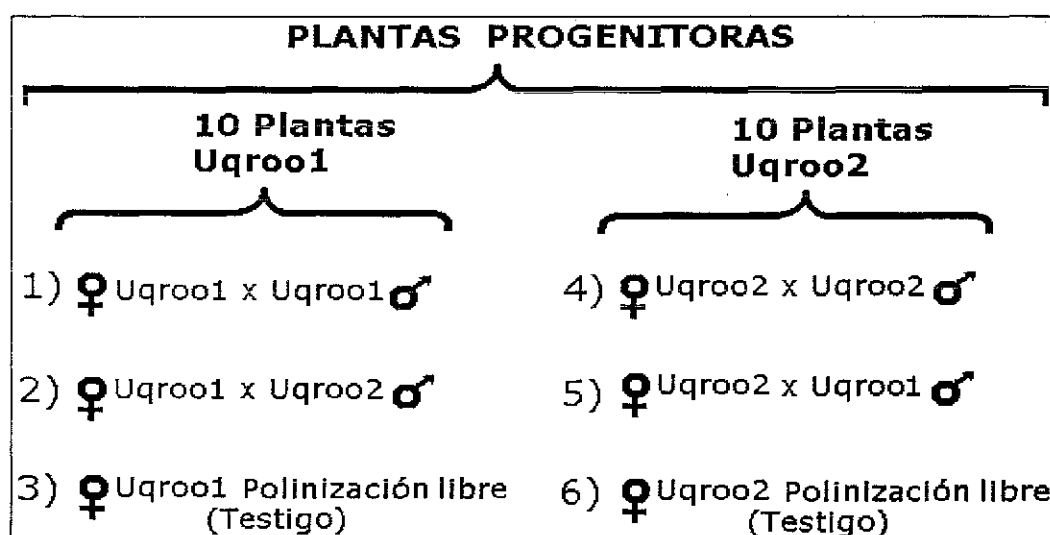


Figura 4. Tratamientos de polinización efectuados en 1998 y 1999.

Los frutos obtenidos en los testigos fueron comparados con los desarrollados en los diferentes tratamientos. Las variables registradas incluyeron el porcentaje de frutos que logró madurar, así como otras variables medidas en los mismos: peso total, peso de la pulpa, longitud, diámetro ecuatorial, y grados Brix del jugo. Para estimar el número de

semillas de cada fruto, en cada uno de ellos se contaron las semillas de una muestra del 10% de la pulpa y el resultado se extrapoló al peso total de la pulpa.

El diseño experimental utilizado fue completamente al azar, con 15 repeticiones por tratamiento. Los datos obtenidos en 1998 y 1999 se sometieron a un análisis de varianza en el programa SAS, las medias se compararon con la prueba de Tukey. De los datos de 1998 también se obtuvo el coeficiente de correlación de Pearson mediante el uso del SAS.

Por otra parte, de al menos 15 individuos de los genotipos Uqroo3, Uqroo4, Uqroo6, así como en ocho individuos del genotipo Uqroo5, se determinó su compatibilidad sexual. Para el efecto, se cubrieron los estigmas con bolsas de papel glazine aproximadamente 36 horas antes de la apertura floral, posteriormente se autopolinizaron manualmente alrededor de ocho horas antes de la apertura de las flores. La unidad experimental estuvo conformada por una flor, y se hicieron 15 repeticiones. El registro de los frutos que lograron su desarrollo se efectuó 15 días después de la polinización, dado que en pitahaya se ha comprobado que las flores que no desarrollan frutos se abortan aproximadamente una semana después de la antesis.

Micromorfología de semillas y polen. Muestras de granos de polen de los seis genotipos y semillas maduras de Uqroo1 y Uqroo2 se desecaron a punto crítico, se montaron en cilindros de cobre, se cubrieron con oro y se fotografiaron en microscopio electrónico de barrido. Por otra parte, se midieron los diámetros ecuatorial y polar de 50 granos de polen previamente acetolizados (Moore, 1991) de cada uno de los genotipos.

Embriología. Solo se estudió la embriología de los genotipos Uqroo1 y Uqroo2. El procesamiento del material para este trabajo se resume a continuación. De botones florales, flores en antesis y frutos en distintas etapas del desarrollo se obtuvieron estambres, óvulos y semillas. Las muestras se fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético, alcohol etílico y agua). El material se incluyó en Paraplast y en la resina JB⁴. Las muestras incluidas en Paraplast se cortaron entre 5-10 μm de grosor y las incluidas en JB⁴ entre 1-3 μm . Las muestras se tiñeron con safranina y verde fijo o con azul de

toluidina (Johansen, 1940; Valley, 1976). En el uso de ambas técnicas se incluyeron las adecuaciones sugeridas por López *et al.*(1998). Se aplicaron diversas técnicas histoquímicas: a) rojo O de aceite para localizar cutículas e inclusiones lipídicas, b) el ácido peryódico-reactivo de Schiff y azul negro de naftol para determinar polisacáridos insolubles y proteínas, y c) vainillina-HCl para detectar taninos.

Germinación. Las semillas utilizadas en este experimento se obtuvieron de la siguiente manera (Fig. 5): a) autopolinización del genotipo Uqroo1, b) polinización cruzada de Uqroo1, donde Uqroo2 fue el donador de polen, (Híbrido 1); c) polinización cruzada de Uqroo2, donde Uqroo1 fue el progenitor paterno, (Híbrido 2); y d) polinización cruzada de Uqroo2, donde se usó como donador de polen a otro genotipo (Uqroo7) que comparte con Uqroo2 la característica de tener pericarpio de color amarillo claro (Híbrido 3). El número de individuos de Uqroo1 y Uqroo2 empleados fueron 10 por cada genotipo. Cuando los frutos maduraron, se seleccionaron 10 frutos de cada uno de los tratamientos, se extrajeron las semillas, se dejaron secar por 15 días, y se colocaron en condiciones de germinación.

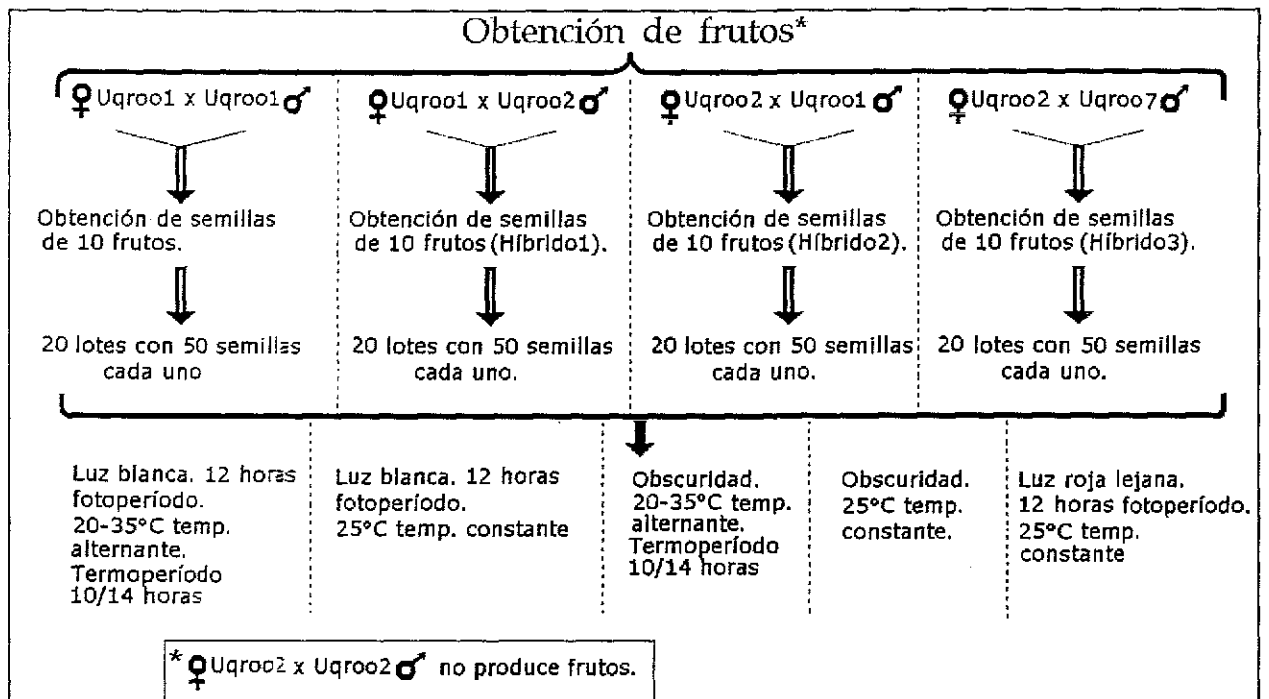


Figura 5. Diagrama de flujo de los experimentos de germinación.

Las semillas, previamente lavadas con agua corriente y finalmente con agua destilada, se sembraron en cajas de petri, usando como sustrato agar al 1% en agua destilada. Las semillas fueron conformadas en lotes de 50 semillas que constituyeron la unidad experimental, con cuatro repeticiones. En total se hicieron 80 lotes de 50 semillas, 20 lotes de Uqroo1 autopolinizada, y 20 lotes de cada uno de los híbridos. Los factores fueron: Tipo de semillas (Uqroo1, Híbrido1, Híbrido2 e Híbrido3), temperatura (constante 25°C, y alternante 20-35°C), y luz (luz blanca, oscuridad y rojo lejano). Las semillas se sometieron a cinco tratamientos de germinación. 1) Luz blanca, 12 horas de fotoperíodo, 25°C; 2) Luz blanca, 12 horas fotoperíodo, 20-35°C, termoperíodo 10/14 h.; 3) Oscuridad, 25°C, 4) Oscuridad 20-35° C, 5) Luz roja lejana, 12 horas de fotoperíodo, 25°C. Las cajas de petri fueron introducidas en bolsas de polietileno transparente para evitar la pérdida de humedad. Las cajas de petri en los tratamiento tres y cuatro, además, se introdujeron en bolsas gruesas de polietileno negro y posteriormente fueron introducidas en cajas negras de plexiglass para lograr oscuridad.

La temperatura constante y alternante fue controlada en una cámara de germinación (Lab-Line Instrument, Inc., 844, Ill, U. S. A.). Para la luz blanca se usaron lámparas incandescentes (Solar 25 W) y fluorescentes (Silvana, 20 W) (R:FR =1.73, 33.21 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La luz roja lejana se logró colocando las cajas de petri dentro de cajas de 34 x 44 x 10 cm construidas con capas sobrepuestas de acrílico (plexiglass) rojo y azul (Rohm y Hass, México, D. F., series Nos. 2424 (rojo) y 2423 (azul), R:FR 0.05, 9.74 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Orozco-Segovia y Vásquez-Yanes, 1989). La emergencia de la radícula fue el indicador de germinación. En los tratamientos uno, dos, tres y cuatro se registró diariamente el número de semillas germinadas por un período de 15 días. Los tratamientos tres y cuatro (de oscuridad) se revisaron en cuarto oscuro con luz verde de seguridad. En el tratamiento cinco sólo se hizo un registro de las semillas germinadas veinte días después de iniciado el experimento.

Se utilizó un diseño factorial 4 X 2 X 2 X 4 para los primeros cuatro tratamientos, el diseño factorial del quinto tratamiento fue 4 X 1 X 1 X 4. De cada tratamiento se obtuvieron los porcentajes de germinación, y con el propósito de ajustarlos a una curva normal (Sokal y Rohlf, 1995), cada porcentaje fue transformado mediante una raíz

cuadrada y la transformación arcossénica. Posteriormente éstos datos se sometieron a un análisis de varianza multifactorial. Cuando las diferencias fueron significativas ($p < 0.05$), las medias se compararon mediante las pruebas de Rango Múltiple (Tukey). El proceso estadístico se efectuó con el Statgraphics (Statistical Graphics Corporation 1999 Vers. 5.0 Grafic Software System, Inc. Rockville, MD. U.S.A).

Por otra parte, los datos transformados fueron procesados en el programa "Table Curve 2D" (Jandel Scientific Software 1989-1994, Vers. 3:0 AISN Software, Chicago, Illinois, U.S.A), el cual permitió ajustar los datos a una curva normal sigmoide ($Y = a + b / (1 + \exp(-(x-c)/d))$), que permitió obtener la derivada máxima de la curva sigmoide y el valor de "X"; este último indica el día en que se obtiene la derivada máxima de cada uno de los tratamientos. La derivada máxima y el valor X se sometieron a un análisis multifactorial de varianza en el Statgraphics, comparando las medias con el Análisis de Rango Múltiple (Tukey) y de esta forma se comparó la velocidad de germinación y el tiempo de latencia entre los tratamientos.

RESULTADOS

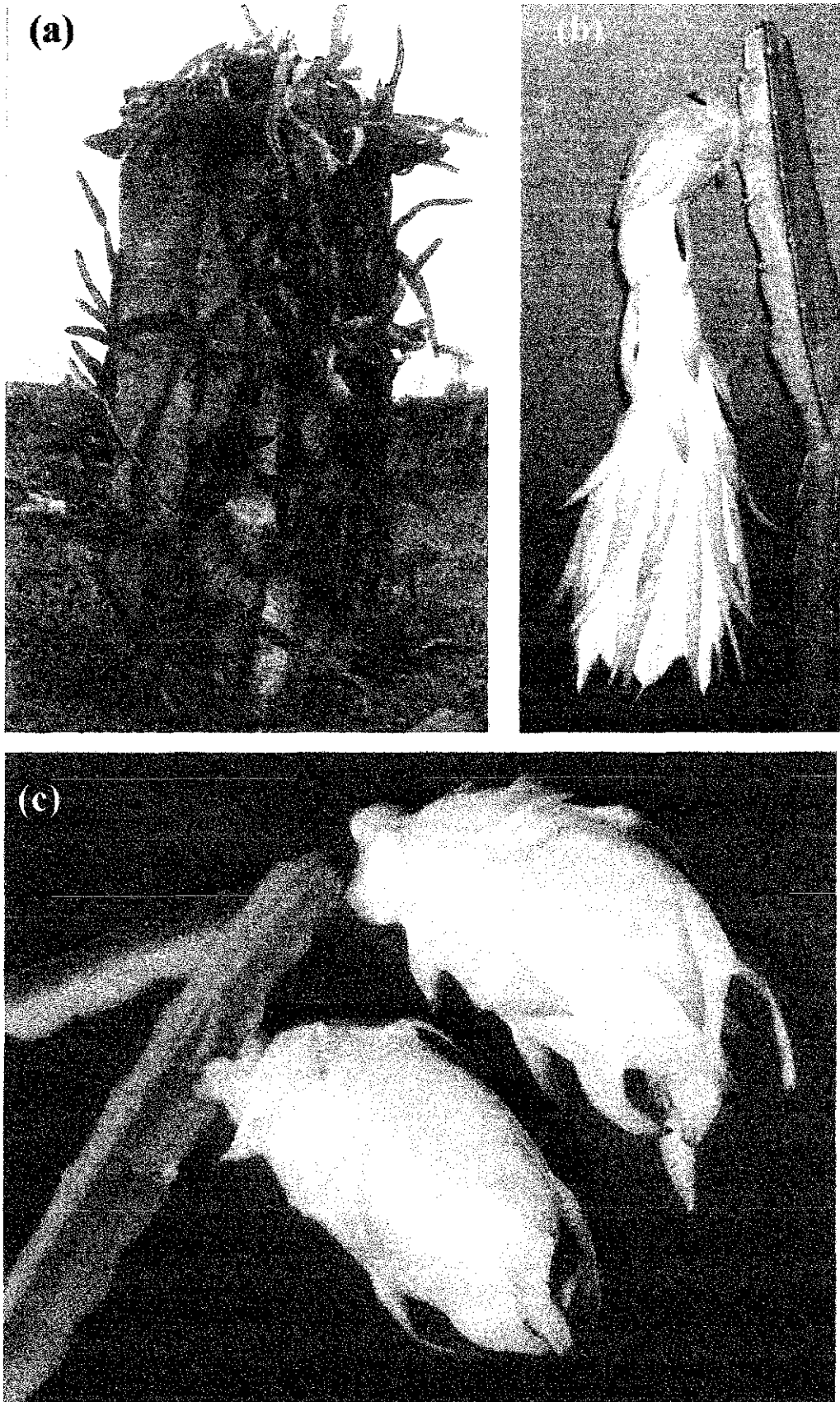
Caracterización morfológica. Los cinco genotipos de pitahaya estudiados son discernibles entre sí principalmente por las características de sus estructuras reproductoras (Cuadro 10, figs. 6, 8, 9, 10 y 11). Las flores de los genotipos Uqroo4 y Uqroo5 son las de menor longitud (27.2 ± 1.6 cm y 29.5 ± 1.09 cm, respectivamente). Las flores de Uqroo4 tienen además el ovario más delgado (3.5 ± 0.25 cm), la mayor cantidad de pigmentación rojiza en las brácteas verdes y petaloideas, el número más alto de lóbulos por estigma (27.5 ± 1.9) y estos son bi o trifurcados; mientras que las flores de Uqroo5 tienen el ovario y el estilo más gruesos (Cuadro 1). De las otras pitahayas que tienen la flor más parecida en longitud, solo Uqroo6 muestra algunas diferencias notables, tales como una distancia entre estambres y estigma bastante considerable (1.8 ± 1.2 cm), y el estilo es más largo (29.6 ± 2.6 cm). La mayor diferencia entre Uqroo1 y Uqroo3 es que en esta última hay mayor separación entre los estambres y el estigma, y el estilo de Uqroo3 es más grueso. Por otro lado, la forma del lóculo del ovario y sus dimensiones fueron diferentes para cada genotipo (Fig. 12).

De acuerdo al Cuadro dos, para peso de fruto también destaca Uqroo5, que tiene un peso significativamente mayor (436.5 ± 114 g), en contraparte, Uqroo4 se caracteriza por un fruto con peso muy reducido (212 ± 48 g). Además, el fruto de Uqroo5 tiene el mayor diámetro (8.8 ± 0.85 cm), la mayor cantidad de pulpa (320.1 ± 89.9 g), el pericarpio más delgado, las brácteas más anchas y es bastante dulce ($14.1^\circ \pm 2.3$ Brix). El fruto pequeño de Uqroo4 tiene los menores peso de el pericarpio, peso de la pulpa, la longitud, y grados Brix (10.9 ± 1.2). Los pesos de los frutos de Uqroo1, Uqroo3 y Uqroo6 son bastante similares; Uqroo6 se distingue por el color amarillo claro de el pericarpio. Uqroo1 tiene las brácteas más largas y la tonalidad rojiza de su pericarpio es más intensa que la de Uqroo3.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 6. Genotipo Uqrool. (a) Planta completa, (b) aréola, (c) flor, (d) fruto, y (e) tallo.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 7. Genotipo Uqroo2. (a) Planta completa, (b) flor y tallo, y (c) frutos.

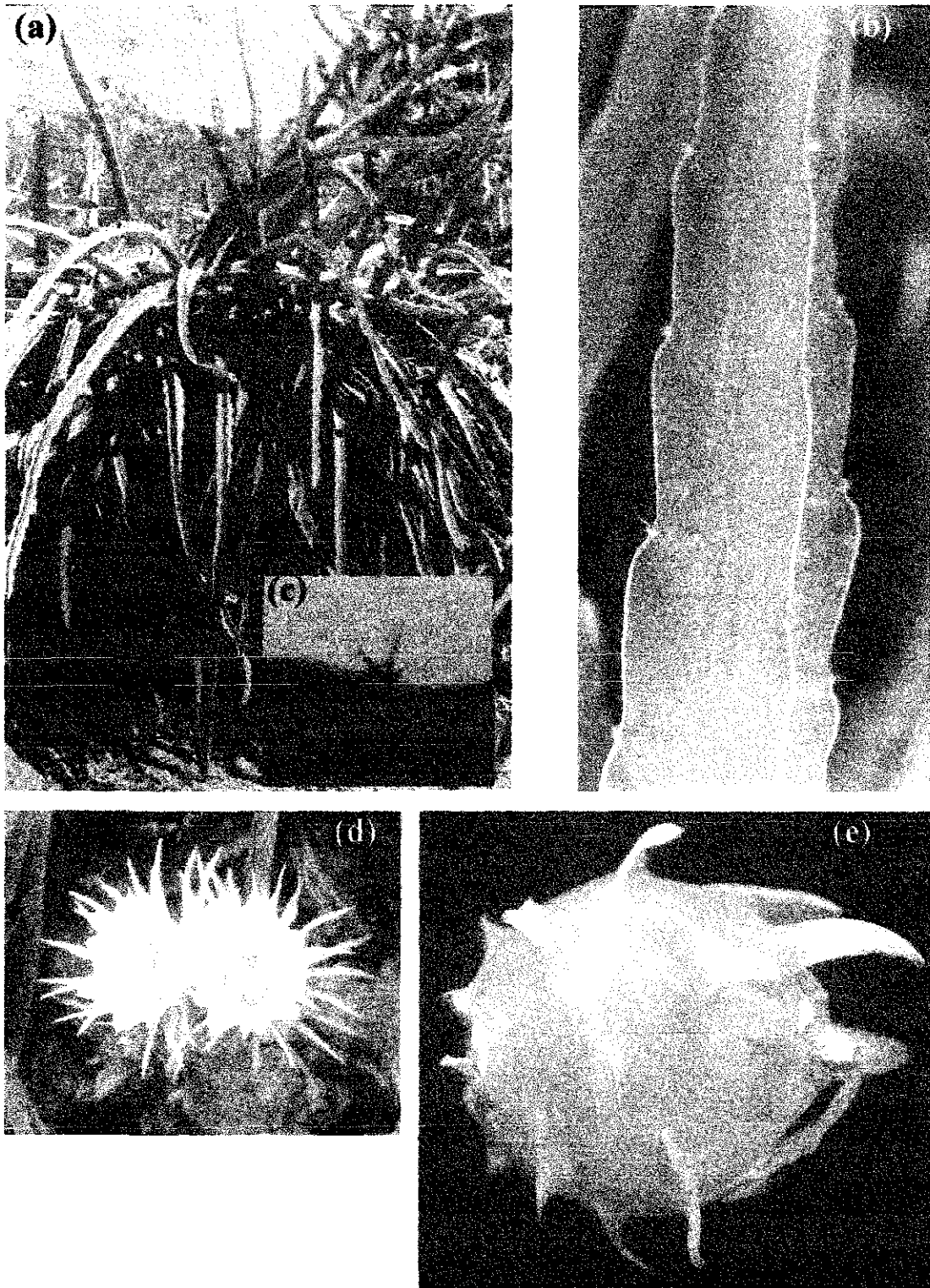


Figura 8. Genotipo Uqroo3. (a) Planta completa, (b) tallo, (c) aréola, (d) flor, y (e) fruto.

TEEN CON
FALLA DE ORIGEN

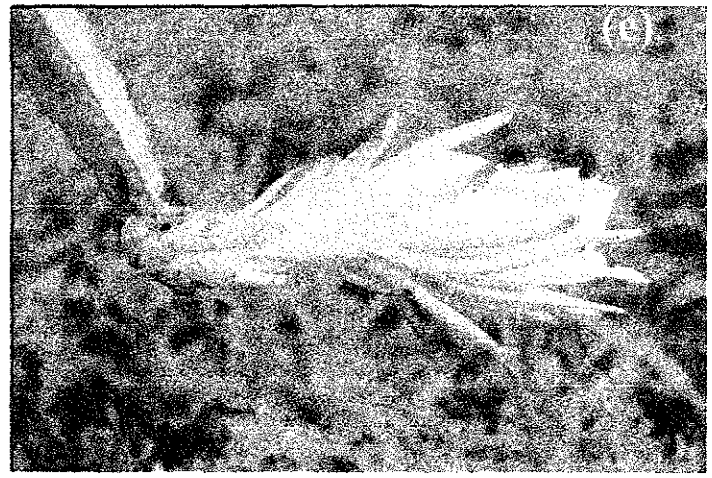
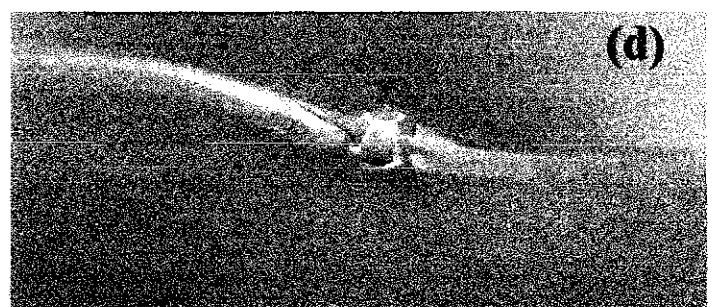
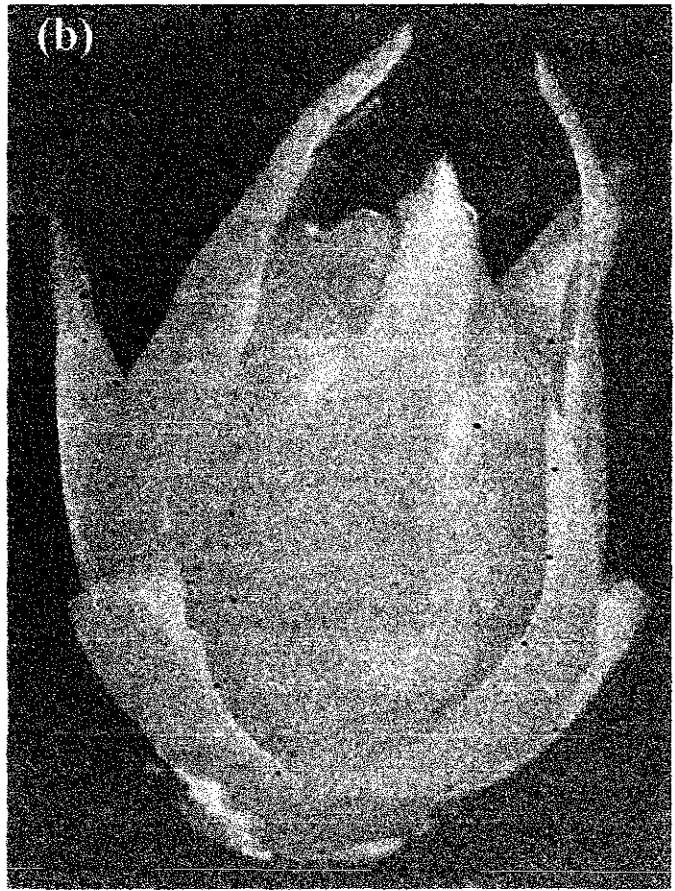


Figura 9. Genotipo Uqroo4. (a) Planta completa, (b) fruto, (c) tallo, (d) aréola, y (e) flor.

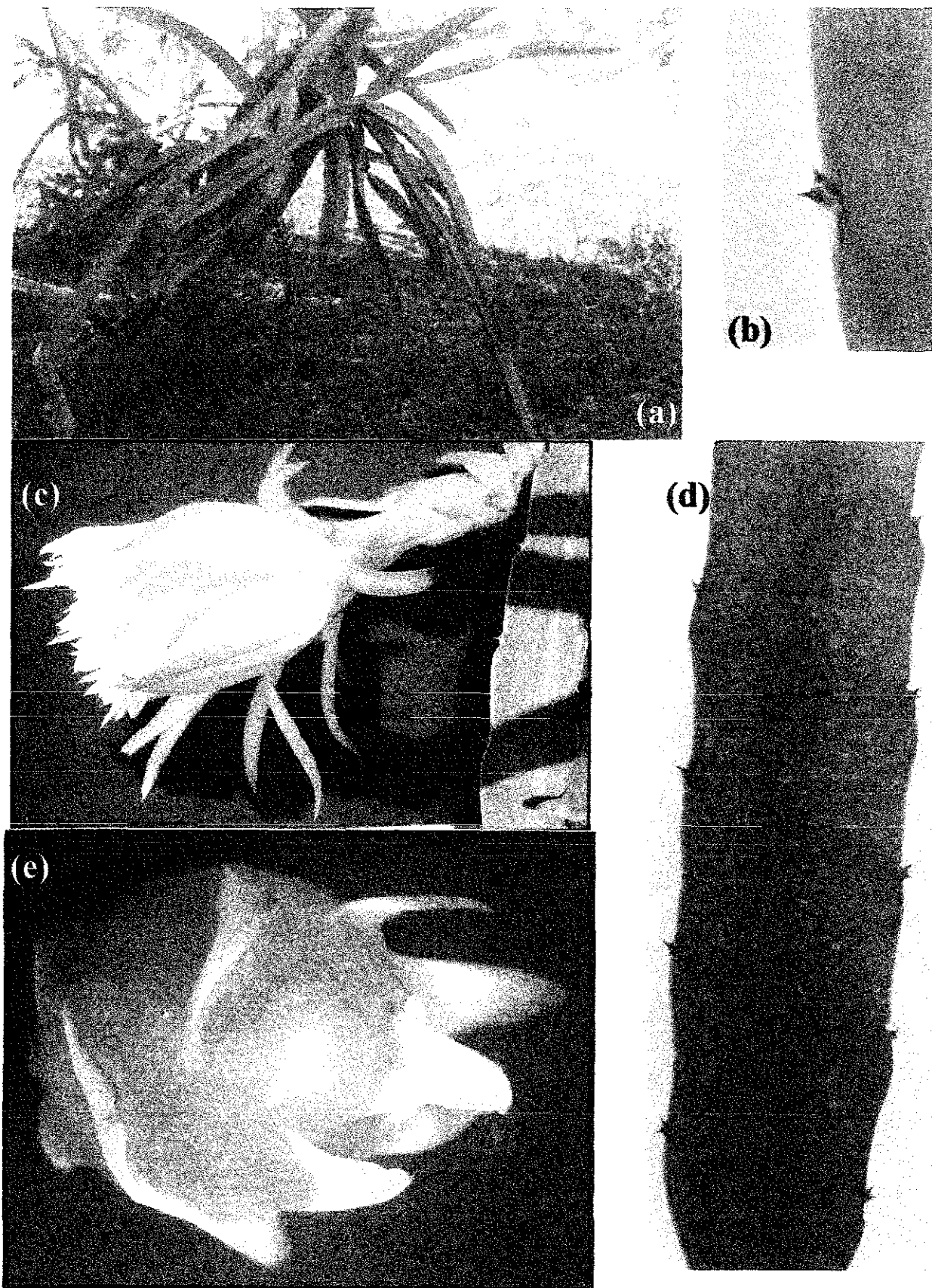


Figura 10. Genotipo Uqroo5. (a) Planta completa, (b) aréola, (c) flor, (d) tallo, y (e) fruto.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

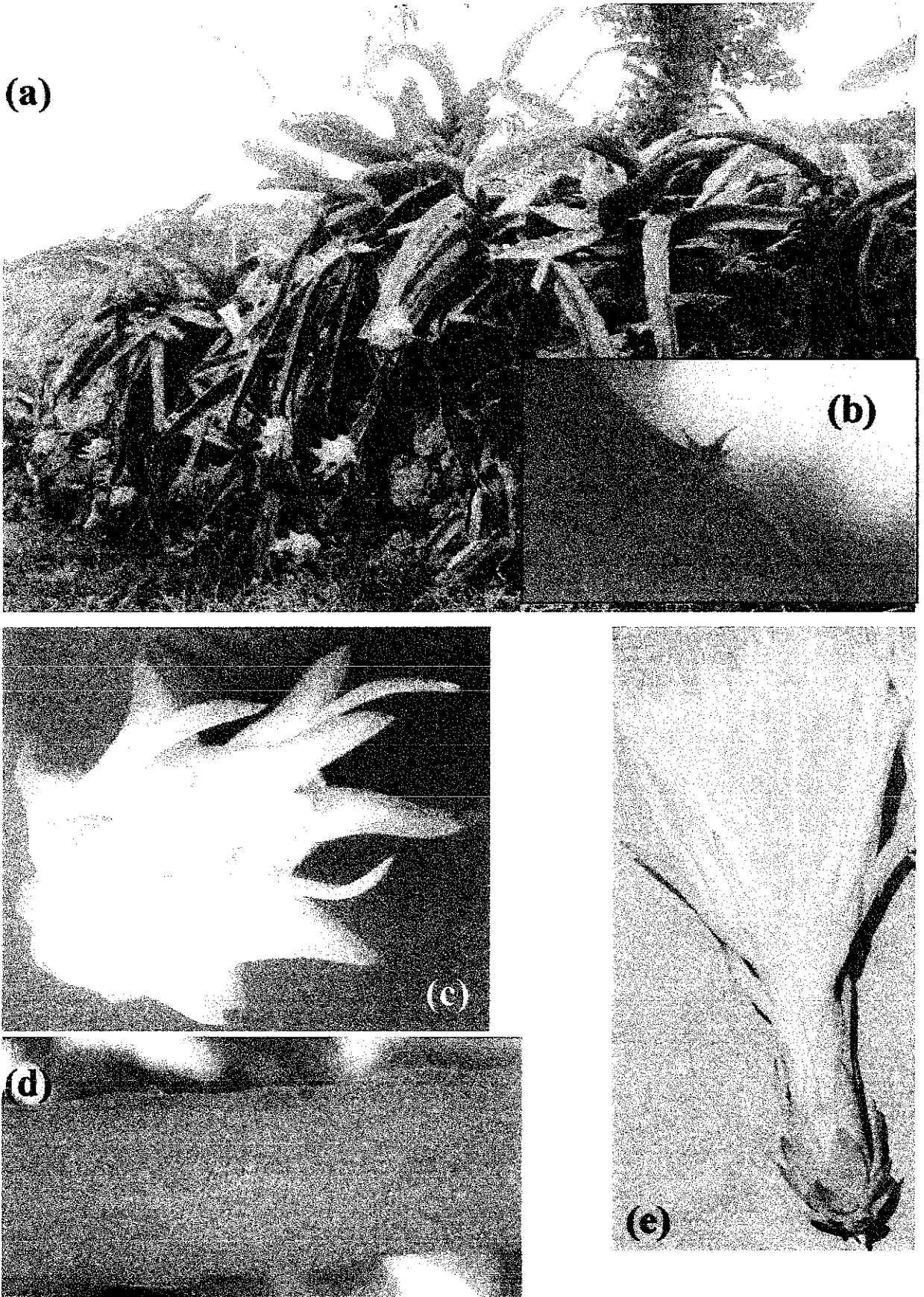
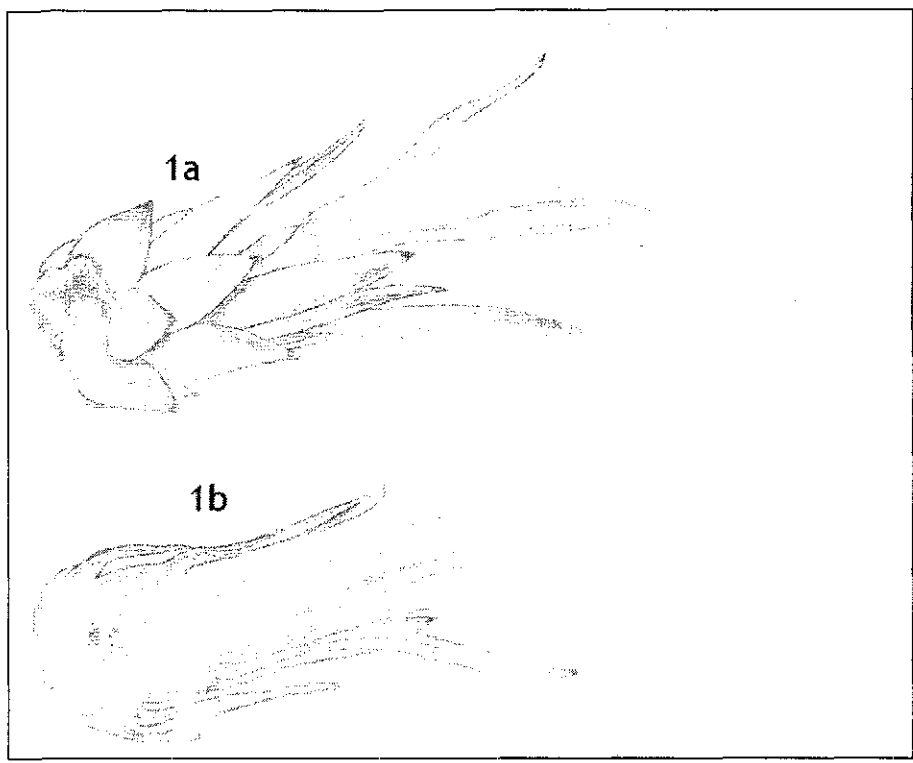
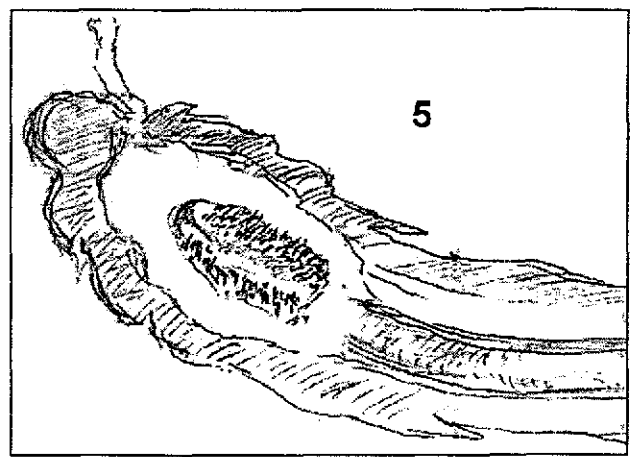
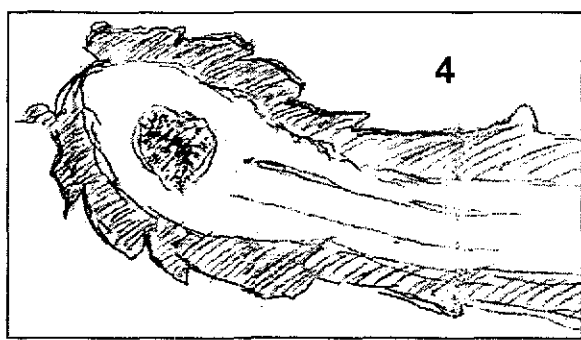
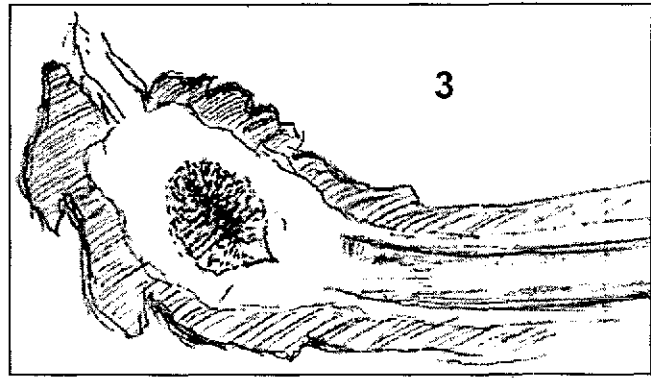
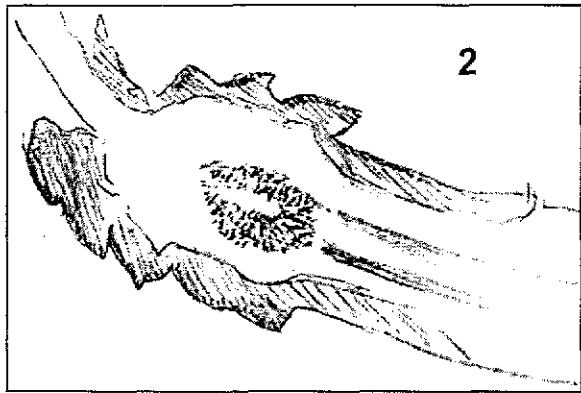


Figura 11. Genotipo Uqroo6. (a) Planta completa, (b) areola, (c) fruto, (d) tallo, y (e) flor.

FALTA DE ORGANO



FALTA DE ORGANO



≡ Calix ≡

Figura 12. Ovarios de diferentes genotipos de pitahayas . 1) Uqroo1, 2) Uqroo3, 3) Uqroo4, 4) Uqroo5, 5) Uqroo 6.

Cuadro 1. Características de flor de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.

Genotipo pitahaya	Longitud (cm)	Dámetro ovario (cm)	Número de brácteas	Distancia hercogamia (cm)	Longitud estambre (cm)	Longitud del estilo (cm)	Grosor del estilo (mm)	Número de lóbulos estigma	Eje polar del polen (µm)	Dámetro ecuatorial del polen (µm)
Uqroo1	32.0a	4.1b	84.5a	0.25c	9.5a	26.7b	5.5c	23.5b	82.5a	89.7a
Uqroo3	31.2b	3.9bc	83.3a	1.03b	8.9ab	27.4b	6.0b	24.4b	76.7b	80.2b
Uqroo4	27.2d	3.5d	78.6a	0.0cd	8.7b	23.6c	6.3ab	27.2a	76.8b	78.3c
Uqroo5	29.5c	4.5a	83.4a	0.23cd	8.6b	24.7c	6.8a	23.4b	76.0b	77.6c
Uqroo6	31.6ab	3.7cd	80.4a	1.78a	8.7b	29.6a	5.5c	23b	75.9b	80.2b
Dif. Sig. Mín.	1.5	0.27	10.78	1.31	0.63	1.56	0.35	1.84		

*Medias con la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de Tukey $\alpha=0.05$.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Cuadro 2. Características de fruto de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.

Genotipo	Longitud (cm)	Dímetro (cm)	Peso total (g)	Peso de pericarpio (g)	Peso de pulpa (g)	Número de brácteas	Ancho de brácteas (cm)	Longitud de brácteas (cm)	Grosor de pericarpio (mm)	Número de semillas	Peso semilla (mg)	Grados Brix
Uqroo1	9.6b	7.8b	347.1b	110.5ab	236.4b	24.1a	2.6bc	3.4a	3.5ab	4518.7a	1.8bc	12.7b
Uqroo3	8.7bc	7.9b	342.8b	118.2a	224.6b	22.9a	2.9b	2.7c	3.7a	3709.1ab	2.1a	12.0bc
Uqroo4	7.4c	6.7c	212c	72.4c	139.6c	15.6bc	2.6bc	3.1b	3.6a	3081.4b	1.8bc	10.9c
Uqroo5	9.2b	8.8a	436.5a	116.5a	320.1a	18.1b	3.7a	2.7c	2.6c	4524.9a	1.9b	14.1a
Uqroo6	11.4a	7.6b	353.8b	120.5a	233.3a	21.6a	2.4c	2.9bc	3.0bc	3839.6ab	1.7c	12.8b
Dif. Sig.	0.91	0.65	74.85	20.76	61.88	3.4	0.37	0.33	0.58	1295.7		1.45
Min.												

*Medias con la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de Tukey, $\alpha = 0.05$

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La discriminación de los cinco genotipos por medio de características vegetativas no resulta fácil (Cuadro 3).

Cuadro 3. Características de tallo de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.

Genotipo pitahaya	Ancho cm	Distancia entre aréolas (cm)	Altura ondulación (mm)	Número espinas por aréola	Longitud espinas por aréola (mm)	Diam. base espinas por aréola (mm)
Uqroo1	6.0a	4.4b	3.7b	3.0c	4.6a	0.8bc
Uqroo3	4.8c	4.8a	0.39e	3.3b	3.0b	1.0ab
Uqroo4	5.67ab	5.0a	5.7a	4.7a	4.2a	0.5c
Uqroo5	5.1bc	4.0b	2.7c	3.5bc	2.4c	1.1a
Uqroo6	5.2cb	3.5c	1.58d	3.6b	1.5d	1.2a
Dif. Sig. Mín.	0.55	0.33	0.46	0.56	0.58	

*Medias con la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de Tukey $\alpha = 0.05$.

Cuadro 4. Características cualitativas en flor, tallo y fruto de cinco genotipos de pitahaya. Quintana Roo 1999.

Genotipo Pitahaya	Resistencia al sol	Margen rojizo en retoños	Pigmento rojizo en brácteas florales	Color de estigma	Lóbulos estigma bifurcado	Color del pericarpio	Autocompatibilidad sexual
Uqroo1	Regular	Muy evidente	Muy evidente	Amarillo	No	Rojo	Si
Uqroo3	Regular	Evidente	Evidente	Verde claro	No	Rosa	No
Uqroo4	Poca	Muy evidente	Muy evidentes	Amarillo	Si	Rojo oscuro	No
Uqroo5	Regular	Evidente	Casi imperceptible	Amarillo claro	no	Rojo claro	Si
Uqroo6	Poca	Casi imperceptible	Casi imperceptible	Verde amarillento	No	Amarillo claro	No

Análisis fenético. El análisis de conglomerado obtenido con los datos de las estructuras reproductoras permitió construir un dendrograma (Fig. 13) en la forma siguiente: (((Uqroo3, Uqroo6) Uqroo1) Uqroo5) Uqroo4). Dos genotipos: Uqroo3 y Uqroo6 constituyen un grupo a una distancia de disimilitud de 0.77; al núcleo anterior se une posteriormente Uqroo1 a una distancia de disimilitud de 0.84; en seguida, el grupo ((Uqroo3, Uqroo6) Uqroo1) se une a una distancia de disimilitud de 1.02 con Uqroo5. Para finalizar, (((Uqroo3, Uqroo6) Uqroo1) Uqroo5) se une a Uqroo4 a una disimilitud de 1.15.

Del análisis de conglomerado con todos los datos (reproductores y vegetativos) se obtuvo un dendrograma (Fig. 14) con agrupamientos: (((Uqroo3, Uqroo6) Uqroo5) Uqroo1) Uqroo4), que es ligeramente diferente al caso anterior. El núcleo constituido por (Uqroo3 y Uqroo6) se unen en un primer nivel a una distancia de 0.77 de disimilitud; mientras que Uqroo5 se une al núcleo anterior a 0.88 de disimilitud. A su vez, este grupo ((Uqroo3, Uqroo6) Uqroo5) se relaciona con Uqroo1 a una distancia de 0.94. Por último, el genotipo con más diferencias, el Uqroo4, se une a (((Uqroo3, Uqroo6) Uqroo5) Uqroo1) a una disimilitud de 1.17. El fenograma que incluye las variables reproductoras y vegetativas es muy parecido al obtenido con las estructuras reproductoras; la principal diferencia es la menor disimilitud del núcleo (Uqroo3 y Uqroo6) con respecto a Uqroo5, aumentando por consiguiente la disimilitud del núcleo (Uqroo3 y Uqroo6) con Uqroo1.

El fenograma de las estructuras vegetativas (Fig. 15) fue diferente a los dos anteriores. El primer núcleo integrado por Uqroo5 y Uqroo6 se une a 0.59 de disimilitud, ambos genotipos se unen posteriormente a Uqroo3 a una distancia de disimilitud de 0.77. El grupo (Uqroo3(Uqroo5, Uqroo6)) se une más adelante a Uqroo4 a una disimilitud de 1.07. Al grupo anterior se une finalmente Uqroo1 a 1.17 de disimilitud.



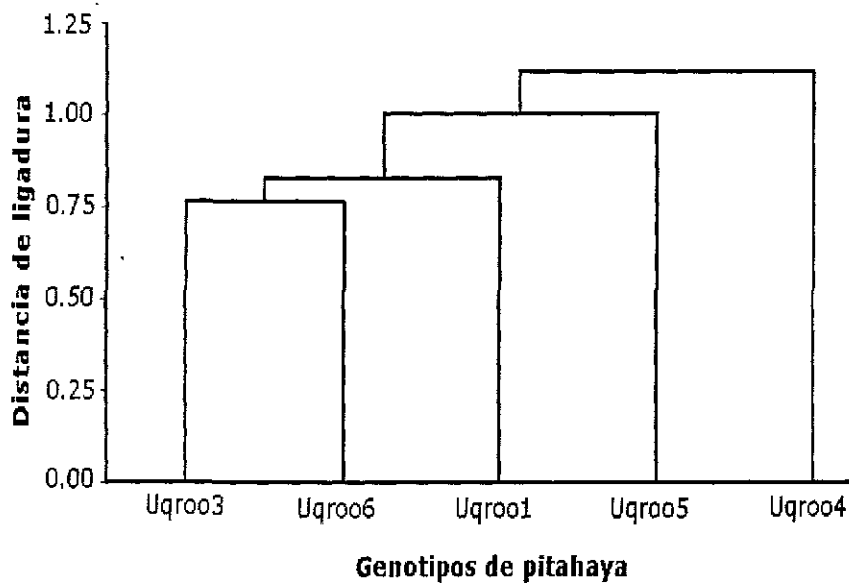


Figura 13. Fenograma de cinco genotipos de *Hylocereus undatus* donde se utilizaron solo caracteres reproductores con base en distancias euclidianas y UPGMA.

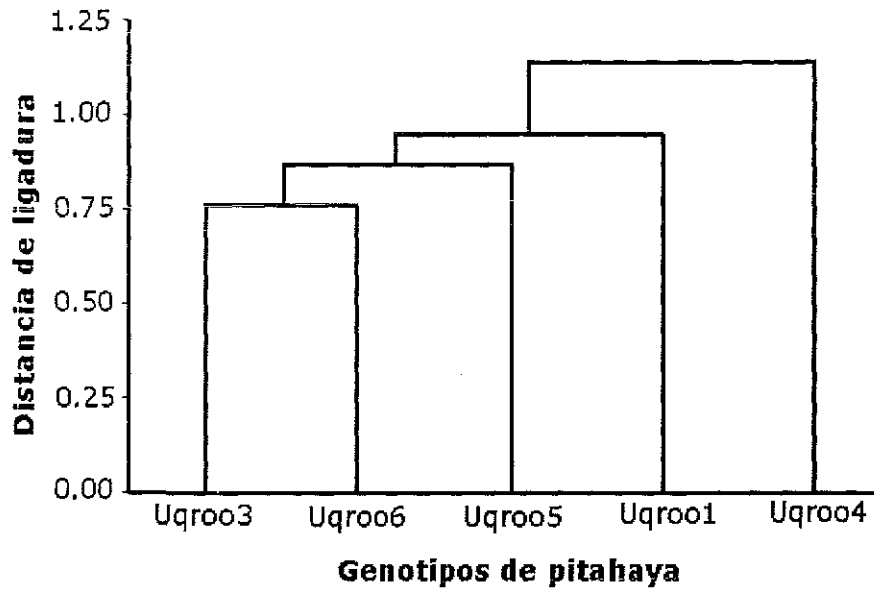


Figura 14. Fenograma de cinco genotipos de *Hylocereus undatus* donde se utilizaron caracteres reproductores y vegetativos con base en distancias euclidianas y UPGMA.

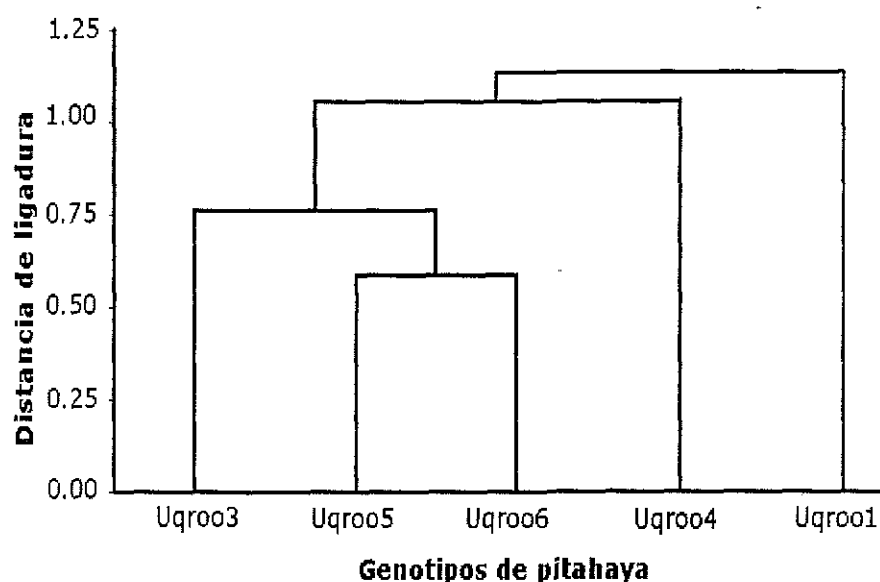


Figura 15. Fenograma de cinco genotipos de *Hylocereus undatus* donde se utilizaron solo caracteres vegetativos con base en distancias euclidianas y UPGMA.

Análisis de ordenación. En el análisis de ordenamiento de los primeros tres componentes principales (ACP), también denominadas coordenadas principales, explican el 70% de la variación de los cinco genotipos de pitahaya considerando de manera global la información para 30 variables (Cuadros 5 y 6). El 40% de la variación se explica por el primer componente, donde las variables más importantes fueron: número de brácteas de la flor, número de lóbulos del estigma, longitud del fruto, peso del fruto, peso del pericarpio, grados Brix, altura de la ondulación entre aréolas, distancia entre aréolas, número de espinas por aréola, longitud de espinas, diámetro de espinas. El componente dos explica el 30% de la variación; las variables sobresalientes fueron la longitud de la flor, longitud de estambres, grosor del estilo, el número de brácteas por fruto, longitud de brácteas del fruto, eje polar del polen, eje ecuatorial del polen, la longitud del lóculo del ovario. El componente tres hace una contribución del 16% a la variación total; las variables determinantes fueron: diámetro del ovario, distancia hercogamia, longitud del estilo, diámetro del fruto, ancho de brácteas del fruto, peso de pulpa y ancho del tallo.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 5. Valores para cada una de las primeras tres coordenadas principales (Eigenvectores) en la caracterización de cinco genotipos de pitahaya por medio de 30 variables.

Coordenadas principales (Eigenvectores)			
Variable	I	II	III
Longitud flor	0.197236	0.232502	-0.079563
Diámetro ovario	0.220196	-0.058034	0.278953
No. brácteas flor	0.23274	0.027732	0.051523
Distancia hercogamia	0.151305	0.041079	-0.38242
Longitud estambres	0.089929	0.313748	0.079632
Longitud estilo	0.187375	0.148118	-0.279534
Número lóbulos estigma	-0.277696	-0.057927	-0.067156
Grosor estilo	-0.033313	-0.323674	0.106014
Longitud fruto	0.214795	0.102501	-0.183441
Diámetro fruto	0.160511	-0.126686	0.29733
Número brácteas fruto	0.182314	0.234405	-0.022666
Ancho brácteas fruto	0.081288	-0.245461	0.278914
Long. brácteas fruto	-0.118858	0.250097	0.179115
Peso fruto	0.267272	-0.080134	0.120732
Peso cáscara fruto	0.234212	-0.010625	0.151196
Peso pulpa fruto	0.2255	-0.115239	0.2323
Peso semilla	0.021905	-0.215778	-0.070019
Grosor cáscara fruto	-0.130868	0.142911	-0.090032
Número semillas fruto	0.189573	0.060764	0.188011
Grados Brix	0.27639	-0.070849	-0.039062
Ancho tallo	-0.124406	0.221806	0.26661
Distancia entre aréolas	-0.161694	-0.00023	0.134563
Altura ondulación	-0.254564	-0.003038	0.201482
Número espinas aréolas	-0.244724	-0.139806	-0.132883
Longitud espinas	-0.219131	0.205226	0.092013
Diámetro espinas	0.253758	-0.078033	-0.174803
Eje polar polen	-0.001609	0.275486	0.260496
Diámetro ecuatorial polen	0.047172	0.305436	0.174065
Diámetro lóculo ovario	-0.014945	-0.13556	0.015426
Longitud lóculo ovario	-0.001797	0.327551	-0.090224

La gráfica obtenida con los primeros dos componentes principales muestra que Uqroo4 es el genotipo que más difiere de los otros cuatro; entre estos últimos, Uqroo3 y Uqroo6 son los que presentan mayor semejanza en sus características (Fig. 16).

Cuadro 6. Lista de coordenadas principales en la caracterización de cinco genotipos de pitahaya por medio de 30 variables.

Coordenadas	Eigen-valores	Diferencias	Proporción	Acumulativo
1	12,2169389	3,372762	0,4072	0,4072
2	8,8441769	4,0212447	0,2948	0,702
3	4,8229322	0,7069802	0,1608	0,8628
4	4,115952	4,115952	0,1372	1,0000
5	0,0000000	0,0000000	0,0000	1,0000
6	0,0000000	0,0000000	0,0000	1,0000
7	0,0000000	0,0000000	0,0000	1,0000
8	0,0000000	0,0000000	0,0000	1,0000
...	0,0000000	0,0000000	0,0000	1,0000
30	0,0000000	0,0000000	0,0000	1,0000

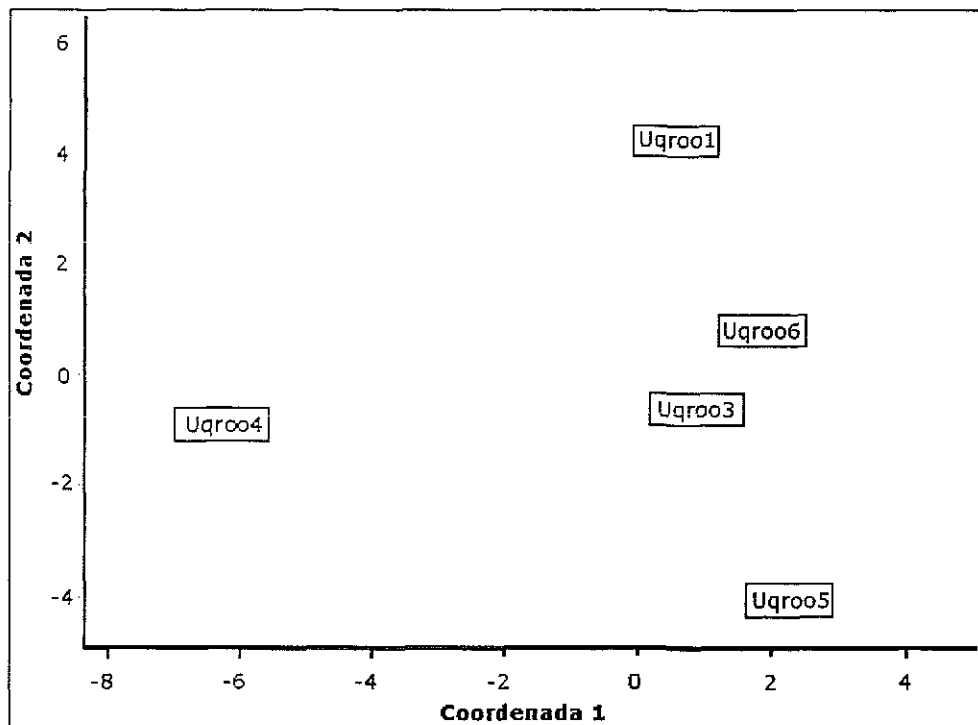


Figura 16. Dispersión de cinco genotipos del género *Hylocereus*, en el plano determinado por los dos primeros componentes principales.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Compatibilidad sexual. Con respecto a la compatibilidad sexual, cuatro genotipos de pitahaya (Uqroo2, Uqroo3, Uqroo4 y Uqroo6) no produjeron frutos cuando se autofecundaron; los dos restantes (Uqroo1 y Uqroo5) sí aceptaron su propio polen (Cuadro 4).

En el experimento efectuado con Uqroo1 y Uqroo2, se encontró que Uqroo2 abortó todas las flores en el tratamiento de autopolinización, a diferencia de los otros tratamientos, donde se registró el 100% del desarrollo de frutos en polinización cruzada y el 93% de éxito en los testigos (Fig. 17).

En los Cuadros 7 y 8 se observa que no hay diferencia significativa en el peso entre los frutos testigos de ambos genotipos de pitahaya. En 1998, los pesos totales de los frutos de Uqroo1 obtenidos por autopolinización y por polinización cruzada sólo fueron ligeramente mayores en comparación con el de los testigos, los frutos de Uqroo2 obtenidos por polinización cruzada fueron estadísticamente mas ligeros; en 1998 los frutos derivados de autopolinización y polinización cruzada fueron significativamente de mayor peso. Datos similares a lo encontrado con el peso total se encontraron en el peso de la pulpa en 1998 y 1999. En ambos años los frutos de Uqroo1 obtenidos por autopolinización tendieron a ser mas pesados que los frutos del mismo genotipo obtenidos por polinización libre. Por su parte, los pesos de los frutos de Uqroo2 obtenidos por polinización cruzada (con polen de Uqroo1) fueron ligeramente menores al de los testigos en 1998 y fueron significativamente de mayor peso en 1999.

En lo concerniente al número de semillas de los frutos (Cuadro 7), en 1998 Uqroo1 tuvo un número un poco mayor en los frutos logrados por autopolinización en comparación con los frutos obtenidos con polinización cruzada (con polen de Uqroo2) y polinización libre. En 1999 Uqroo1 mostró un número significativamente mayor de semillas (Cuadro 8), tanto en autopolinización como en polinización cruzada, en comparación con el testigo. Por otro lado, el número de semillas de Uqroo2 fue ligeramente menor cuando los frutos fueron obtenidos por polinización cruzada en contraste con los de polinización libre de 1998; en 1999 el número fue significativamente diferente entre los frutos obtenidos por polinización cruzada y los de polinización libre, siendo menores en estos

últimos. Se obtuvo una correlación positiva ($r = 0.84$) entre el peso total de cada fruto y su contenido de semillas. Una correlación muy similar ($r = 0.83$) se encontró entre el número de semillas y el peso de la pulpa. Además, el peso del fruto también mostró una correlación positiva bastante alta con el diámetro del fruto, el peso de el pericarpio y el de la pulpa, mientras que el peso de la pulpa y el número de semillas se correlacionaron positivamente con el diámetro y el peso de el pericarpio. La anchura y la longitud de las brácteas están correlacionadas positivamente, pero ambas variables no muestran correlación con ninguna otra variable (Cuadro 9).

En la pitahaya Uqroo1 se registraron valores estadísticamente más altos en la longitud de las brácteas, mientras que en la pitahaya Uqroo2 se determinó un nivel mayor de grados Brix; es decir, mayor contenido de azúcares. Los frutos de Uqroo1, obtenidos por polinización cruzada no aumentaron los grados Brix, y tampoco se registró disminución en la longitud de las brácteas dado que el valor registrado fue similar al de Uqroo1 autopolinizado. De manera inversa, tampoco se detectó variación en la longitud de las brácteas ni en la dulzura de los frutos obtenidos de Uqroo2 con polen de Uqroo1.

Cuadro 7. Promedio de las variables medidas en los frutos desarrollados de la polinización efectuada en julio de 1998. El progenitor femenino aparece en primer lugar

Tratamiento	Peso total (g)	Peso pulpa (g)	Longitud (cm)	Diámetro (cm)	Long. brácteas (cm)	No. semillas por Fruto	Grados Brix
Uqroo1 (testigo)	337.2 ab	231.9 ab	9.6 a	7.7 ab	3.9 a	5 097.9 ab	11.9 c
Uqroo2 (testigo)	274.3 ab	188.4 ab	11.1 a	6.5 bc	2.9 b	4 328.5 abc	13.3 ab
Uqroo1 x Uqroo1	376.1 a	251.2 a	10.2 a	7.9 a	3.3 ab	5 334.3 a	12.4 bc
Uqroo2 x Uqroo2	-	-	-	-	-	-	-
Uqroo1 x Uqroo2	379.6 a	242.9 a	9.7 a	7.9 a	3.2 ab	5 148.6 ab	11.8 c
Uqroo2 x Uqroo1	204.9 b	139.0 b	9.3 a	5.8 c	2.6 b	2 873.3 bc	13.5 ab
Diferencia sig. mín.	138.3	103.4	2.0	1.3	0.8	2 316.8	1.3

*Medias con la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de Tukey $\alpha = 0.05$

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 8. Promedio de las variables medidas en los frutos desarrollados en la polinización realizada en septiembre de 1999. El progenitor femenino aparece en primer lugar

Tratamiento	Peso total (g)	Peso pulpa (g)	Longitud (cm)	Diámetro (cm)	No. de semillas
Uqroo1 (testigo)	183.3c	97.6 bc	7.1 b	6.1b c	1 570.7c
Uqroo2 (testigo)	179.6c	90.5 c	8.5 b	5.6 c	1 775 c
Uqroo1 x Uqroo1	461 a	310.2 a	10.2 a	8.5 a	6 023 a
Uqroo2 x Uqroo2	-	-	-	-	-
Uqroo1 x Uqroo2	476.6 a	304.4 a	10.4 a	8.6 a	6 199 a
Uqroo2 x Uqroo1	317.4 b	182.2 b	11 a	6.8 b	3 984.7 b
Diferencia sig. mín.	109.4	87.6	1.5	.95	1 873

*Medias con la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de Tukey $\alpha = 0.05$

Cuadro 9. Coeficiente de correlación de Pearson en algunas variables de frutos de pitahaya.

VARIABLES	Peso total	Peso pulpa (g)	Peso pericarpio	Diámetro	Ancho brácteas	Longitud brácteas	Número semillas
Diámetro	0.93	0.92	0.90	1.00	0.33	0.24	0.80
Peso total	1.00	0.97	0.92	0.93	0.24	0.09	0.84
Peso pericarpio	0.92	0.87	1.00	0.90	0.27	0.15	0.73
Peso pulpa	0.97	1.00	0.87	0.92	0.23	0.08	0.83
No. semillas	0.84	0.83	0.73	0.80	0.21	0.10	1.00
Ancho brácteas	0.24	0.23	0.27	0.33	1.00	0.75	0.21
Longitud brácteas	0.09	0.08	0.15	0.24	0.75	1.00	0.10

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

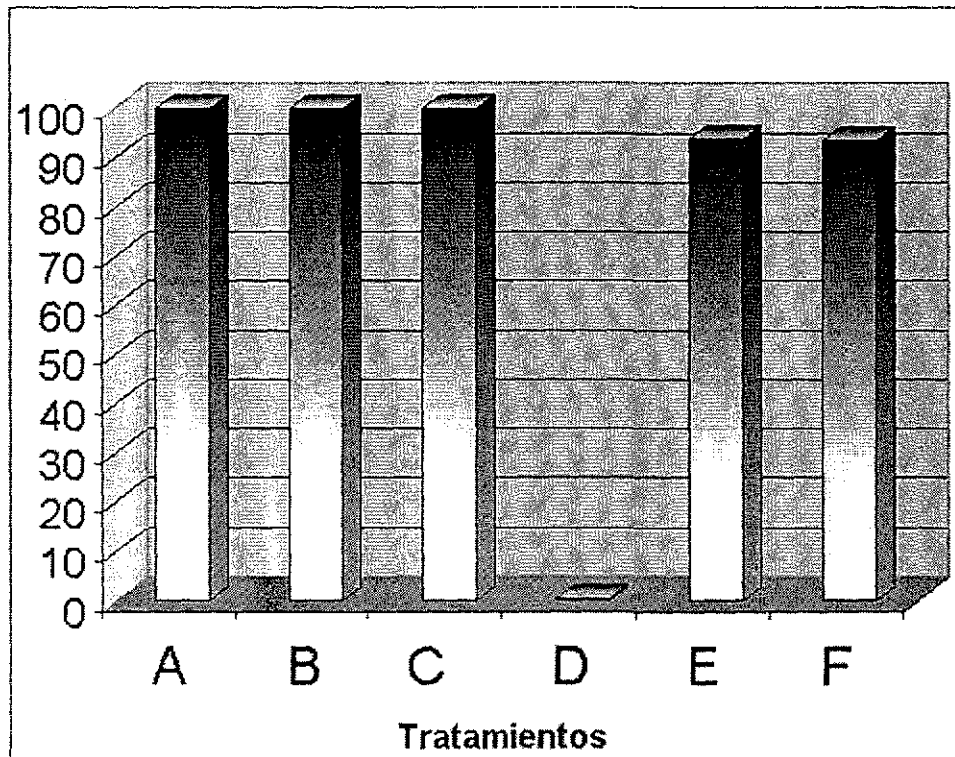


Figura 17. Porcentaje de frutos de Pitahaya desarrollados. El progenitor femenino aparece en primer lugar. A: Uqroo1 x Uqroo1. B: Uqroo1 x Uqroo2, C:Uqroo2 x Uqroo1, D: Uqroo2 x Uqroo2, E: Uqroo1 (Testigo), F: Uqroo2 (Testigo).

Morfología del polen y las semillas. Las semillas en los seis genotipos son de forma obovada, con una región hilar lateral basal (Figs. 18a y b). Se encontró variación en el peso de las semillas, Uqroo3 tiene las semillas más pesadas (2.1 ± 0.3 mg), las más ligeras son las de Uqroo6 (1.7 ± 0.3 mg). La longitud y anchura de la semilla de Uqroo1, obtenidas de fotografías de microscopio electrónico de barrido) fueron de 2.0 mm y 1.5 mm, respectivamente, mientras que en Uqroo2 fueron de 1.9 mm y 1.2 mm.

Las células epidérmicas de la testa son poligonales, en la región más estrecha de la semilla, cerca del hilo, existen trabéculas entre las células y un poro en cada arista. En Uqroo2, las trabéculas y los poros son más evidentes. Las trabéculas y los poros disminuyen conforme se aleja de la zona más estrecha (figs 18d y e).

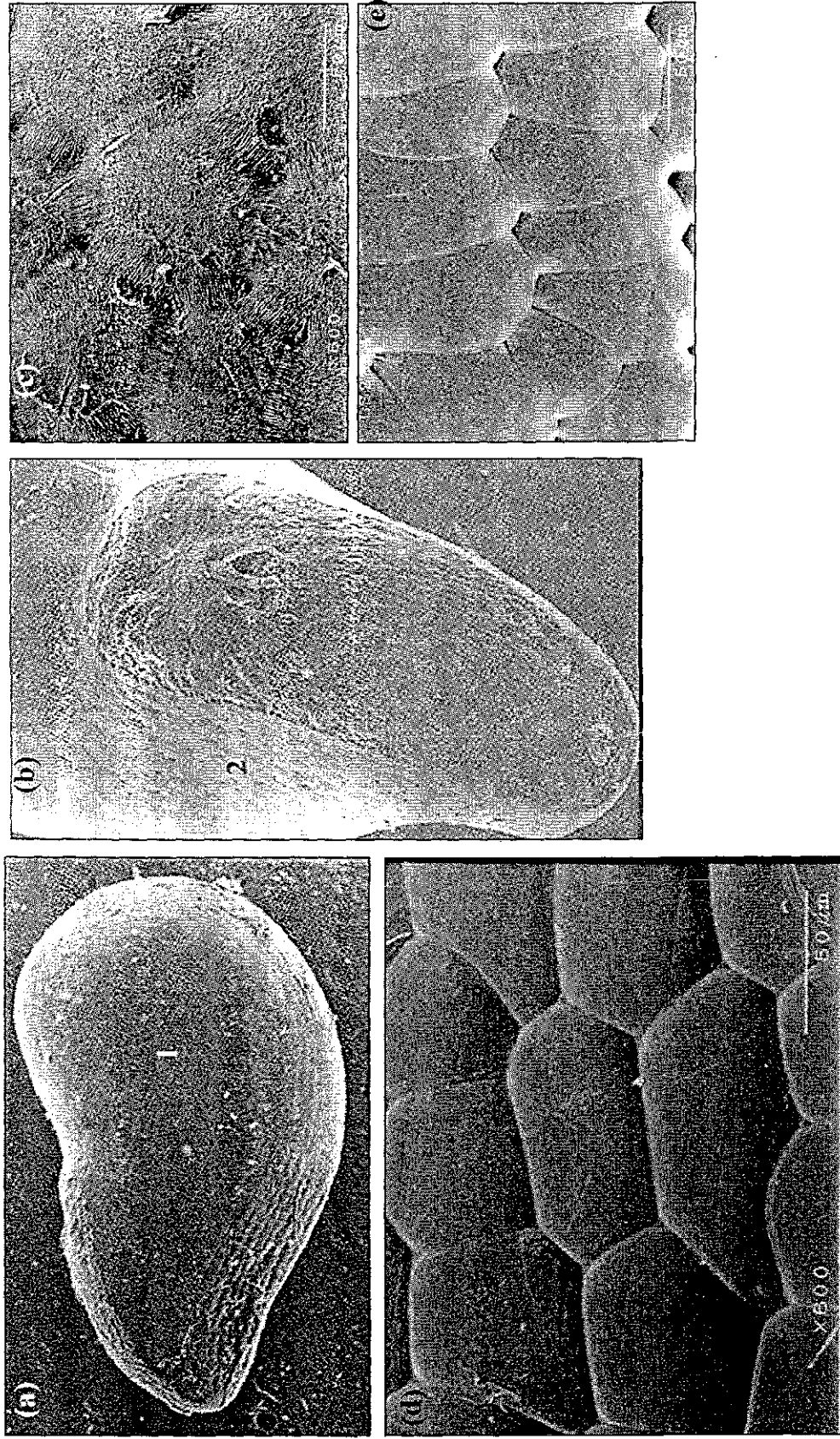


Figura 18. a) semilla madura; b) región hilar; c) células de Uqroo1 próximas a la región hilar con trabéculas intercelulares y poros; d) células de la testa de la semilla de Uqroo1 (región 1); y e) células de la testa de la semilla (región 2) de Uqroo2.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

El polen en los seis genotipos de pitahaya es tricolpado, tectado, con ornamentación equinada, escasas gemas, y con perforaciones con bordes (Figs. 19 y 20). En el diámetro ecuatorial se encontraron tres tamaños significativamente diferentes, pero en el eje polar sólo Uqroo1 fue significativamente diferente (Cuadro 1). El polen de mayores dimensiones se midió en Uqroo1, los más pequeños se determinaron en Uqroo4 y Uqroo5. Sin embargo, en Uqroo4, Uqroo5 y Uqroo6 se determinaron algunos granos de tamaño muy pequeño (Cuadro 10). El eje polar y el diámetro ecuatorial del grano de polen en Uqroo2, obtenidas de fotografías en microscopio electrónico de barrido, fueron de 65 μm y 55 μm , respectivamente.

Cuadro 10 .Frecuencia (%) de polen por intervalos de tamaño.

Genotipo pitahaya	Diámetro ecuatorial en μm				
	100-90	89-80	79-70	69-60	59-50
Uqroo1	56.52	43.48	0	0	0
Uqroo3	0	62.5	37.5	0	0
Uqroo4	1.42	54.28	30	8.57	5.71
Uqroo5	0	45.20	45.20	9.98	0
Uqroo6	1.17	63.52	31.76	3.52	0

Embriología. Los genotipos Uqroo1 y Uqroo2, exhibieron características embriológicas semejantes, de tal forma que la descripción que se hace a continuación corresponde a los dos genotipos.

Androceo: Está constituido por aproximadamente 800 estambres basifijos. Cada antera es tetrasporangiada con dos esporangios al momento de la dehiscencia por la desaparición del septo que separa los dos esporangios de cada teca

Pared de la antera. En las primeras etapas del desarrollo se observa una masa homogénea de células, de forma casi esférica, rodeadas por la protodermis. Rápidamente, las células subepidérmicas se diferencian y adquieren mayor tamaño,

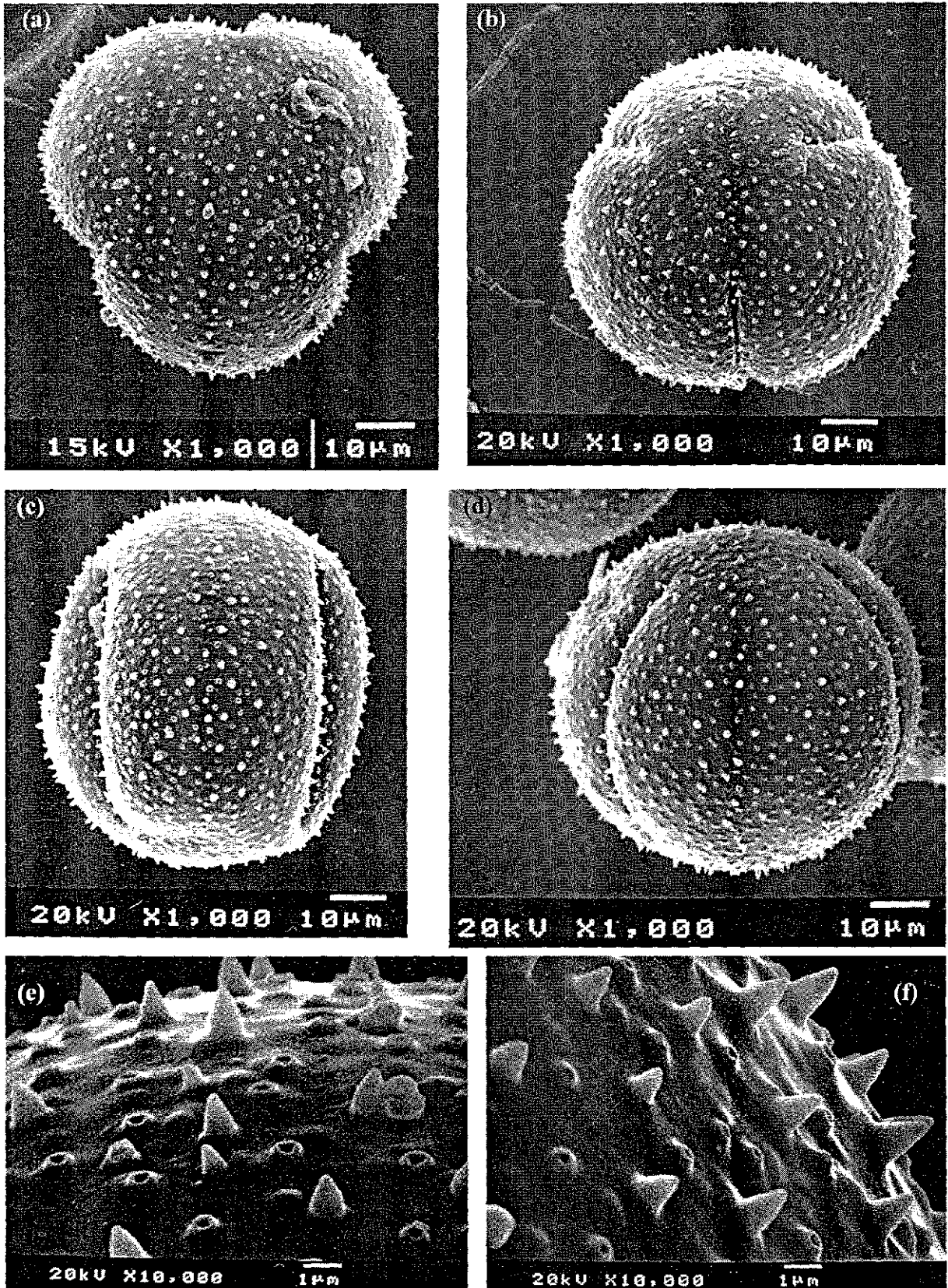


Figura 19. Polen. Uqroo 3: (a) vista polar, (c) vista ecuatorial, (e) detalle de la exina. Uqroo 1: (b) vista polar, (d) vista ecuatorial, (f) detalle de la exina.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

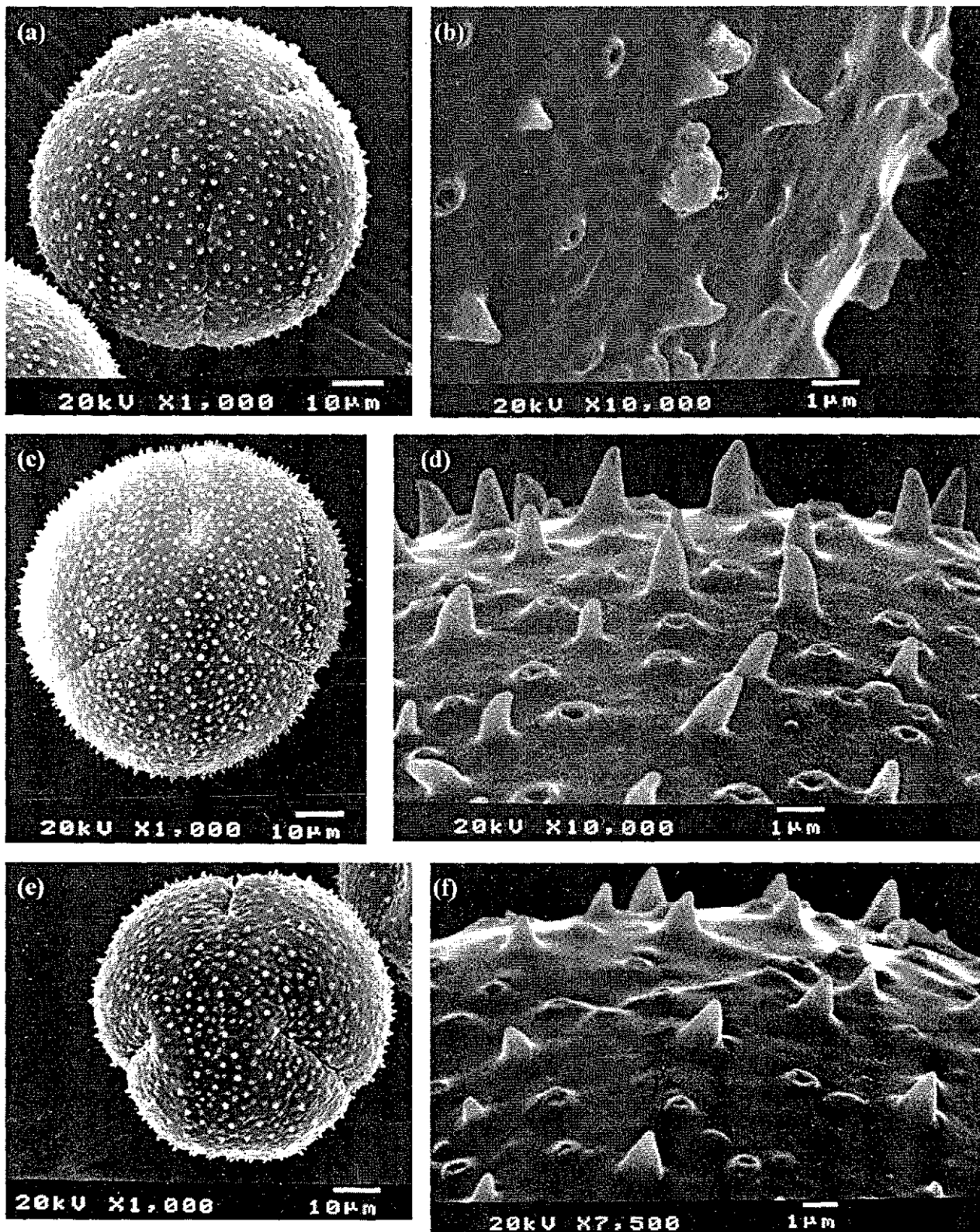


Figura 20. Polen. Uqroo 6: (a) vista polar, (b) detalle de la exina; Uqroo 4: (c) vista polar, (d) detalle de la exina; Uqroo 5: (e) vista polar, (f) detalle de la exina.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

dando origen a las células arquesporales. Estas células se dividen periclinalmente formando dos estratos celulares, el adyacente a la epidermis origina la capa parietal y el estrato más interno forma las células esporógenas. Durante el desarrollo de la antera adquiere la apariencia tetralobulada. Las células parietales se dividen periclinalmente para producir dos estratos celulares: el adyacente a la protodermis es la capa parietal primaria, solo se dividen anticlinalmente y finalmente se diferenciará en el endotecio. A su vez, las células de la capa parietal secundaria se dividen periclinalmente. El estrato celular más interno formará el tapete y el más externo una capa media. La pared de la antera en esta etapa del desarrollo está formada por la epidermis, el endotecio, una capa media y el tapete (Fig. 21).

Posteriormente, las células del tapete crecen significativamente y adquieren una forma ligeramente alargada en sentido radial, estas células son binucleadas y alcanzan su máximo volumen. En un estado más avanzado del desarrollo, las células del endotecio son predominantes y existen engrosamientos en banda que se depositan en las paredes periclinales internas y en las anticlinales.

En anthesis la pared de la antera consta de células muy aplastadas con excepción del endotecio por sus engrosamientos (Fig. 21e).

Microsporogénesis y microgametogénesis. Las células esporógenas, derivadas de la división periclinal de las células arquesporales, sufren múltiples divisiones mitóticas incrementando su número y tamaño; son las células más conspicuas de la antera en desarrollo. Las células esporógenas (también conocidas como células madres del polen o células madres de las microsporas), (Fig. 21b), sufren meiosis formando microsporas en arreglo tetraédrico, cada microspora dentro de la tétrada se rodea de una pared gruesa de calosa. Las microsporas se liberan de la tétrada formando los granos de polen jóvenes en las cuales ya es visible la capa de exina que los cubre; son uninucleados, con un citoplasma sumamente denso (Fig. 21d). La primera división mitótica del núcleo del grano del polen es asimétrica dando lugar a dos núcleos: uno en posición central que corresponde al núcleo de la célula vegetativa y uno en posición excéntrica, que corresponde al núcleo de la célula generatriz. Una gran cantidad de

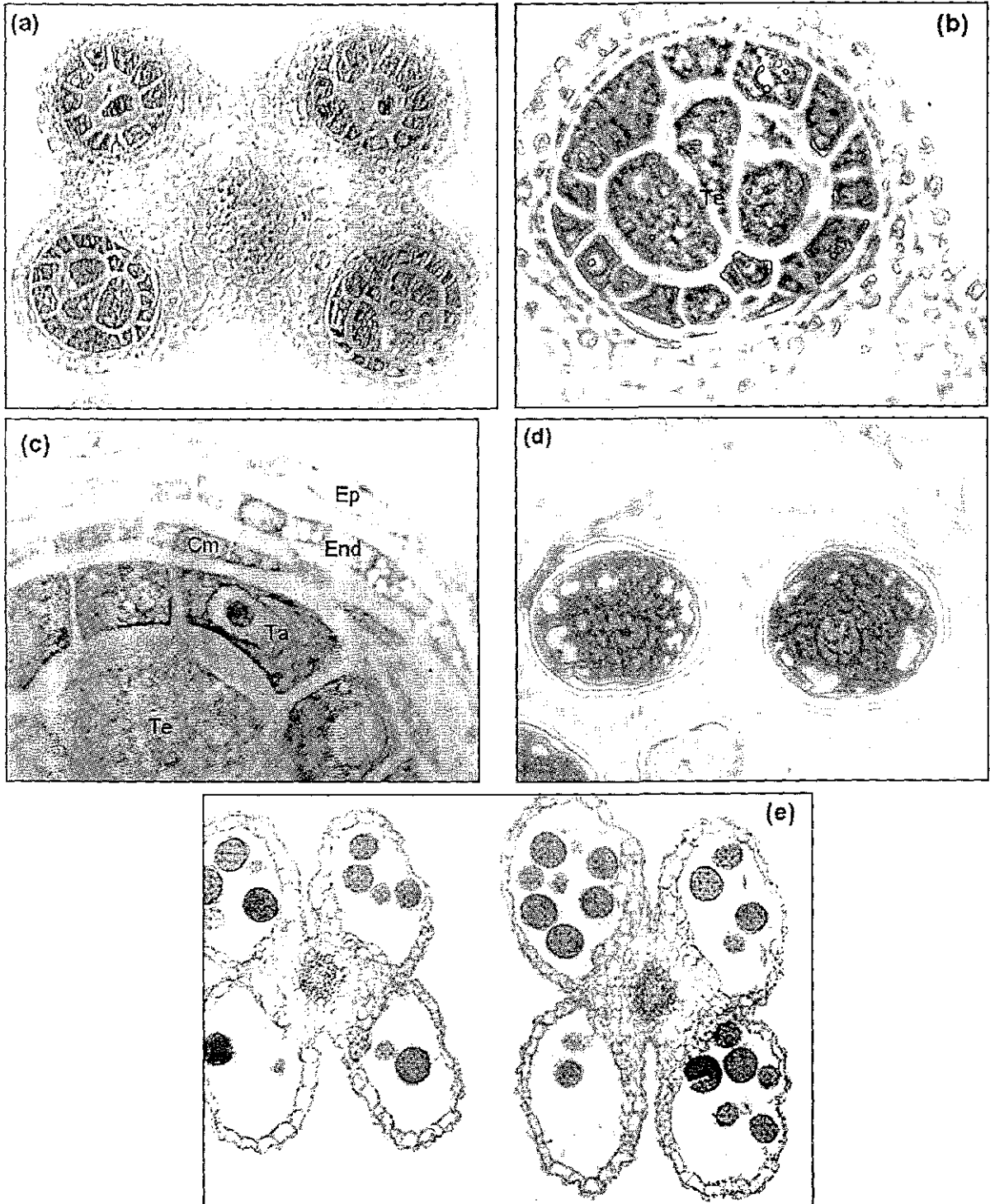


Figura 21. Cortes transversales: a) antera inmadura tetrasporangiada; b) tejido esporógeno ("Te") rodeado de la pared de la antera; c) pared de la antera inmadura donde se aprecia la epidermis ("Ep"), el endotecio ("End"), una capa media ("Cm"), el tapete ("Ta") y en la región central, el tejido esporógeno ("Te"); d) granos de polen inmaduros con abundantes vacuolas; y e) anteras cercanas a la dehiscencia.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

vesículas, producto de la actividad tapetal, se depositan en la superficie de los granos de polen y alrededor del lóculo de la antera. En esta etapa ya se observan las ornamentaciones de la exina en forma de espina. La dehiscencia de las anteras se produce un poco antes de la apertura del botón floral. En la antesis, las anteras son dehiscentes y los granos de polen pueden dispersarse.

Desarrollo del óvulo. Los óvulos se originan, a partir del tejido meristemático (placenta) que cubre la pared interna del ovario, como pequeñas protuberancias agrupadas en hileras verticales a todo lo largo del ovario unilocular. En una etapa muy temprana del desarrollo del óvulo es posible distinguir funículos ramificados con un haz vascular común en la base que luego se ramifica y se dirige a cada uno de los funículos. En el extremo de cada funículo se encuentra el tejido nucelar. A partir de esta etapa se inicia un crecimiento asimétrico de las paredes de los funículos provocando una curvatura de la estructura que la hace enrollarse alrededor del primordio del óvulo. Este enrollamiento continúa durante toda la diferenciación ovular. La curvatura de la nucela, la posición de la cálaza y su relación con la posición del micrópilo hacen que el óvulo sea campilótropo y como el funículo se enrolla sobre el óvulo entonces es un funículo circinótropo.

Megasporogénesis. En el tejido nucelar, delimitado por una protodermis unistratificada, se diferencia una célula arqueosporial en posición hipodérmica que se identifica del resto de las células por su mayor tamaño y núcleo voluminoso. La célula arqueosporial posteriormente sufre una división periclinal produciendo una célula parietal adyacente a la protodermis y una más interna, la célula madre de la megaspora (Fig. 22a). La protodermis y la célula parietal sufren divisiones anti y periclinales lo que deja a la célula madre de la megaspora (CMM) hundida profundamente en el tejido nucelar. En esta etapa los tegumentos empiezan a surgir y envolver la nucela. En la CMM dos divisiones meióticas forman cuatro megasporas haploides colocadas en una hilera.

Megagametogénesis. De las cuatro megasporas solamente una, la que ocupa la posición calazal, persiste; las otras tres degeneran. La megaspora calazal aumenta considerablemente su volumen y el núcleo se divide mitóticamente para formar primero

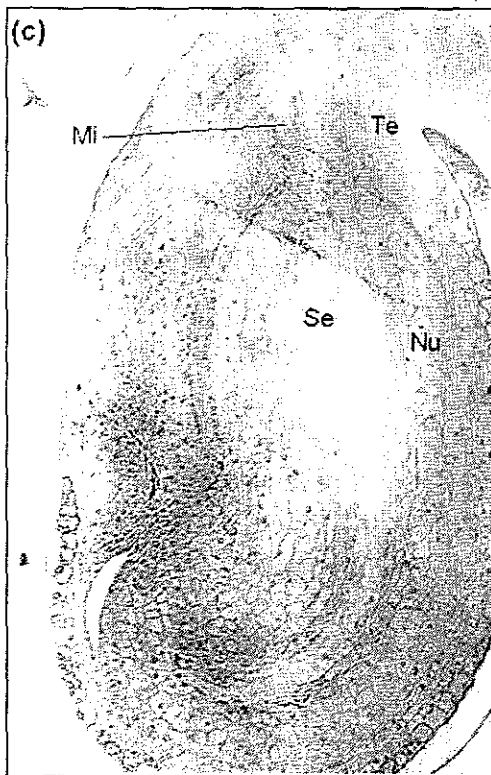
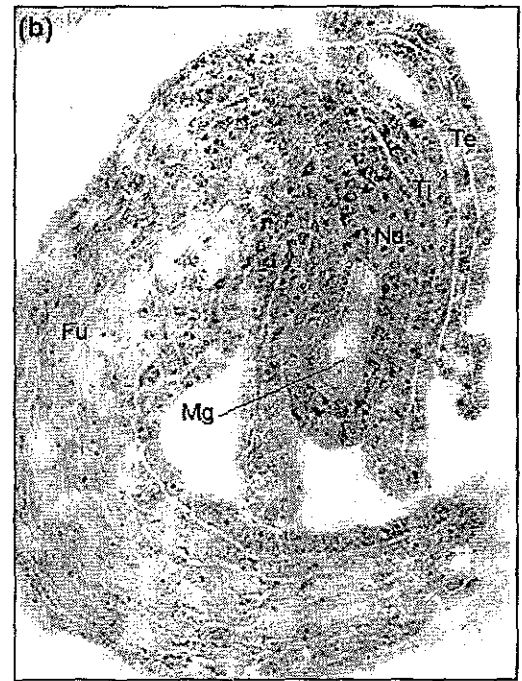
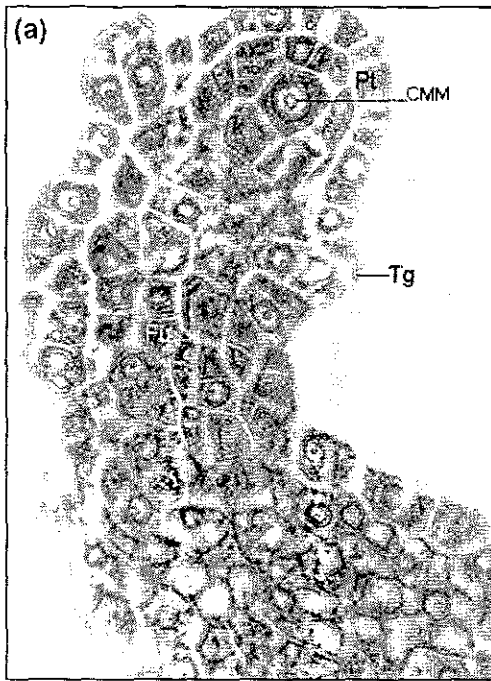
dos y después cuatro núcleos haploides que se distribuyen dos en cada extremo del saco embrionario. Al crecer el saco embrionario la nucela se va degradando. Dos o tres días antes de la antesis, se ha degradado aproximadamente la mitad de la nucela y el espacio es ocupado por el saco embrionario cuyos núcleos en este momento ya sufrieron la tercera división mitótica y formaron ocho núcleos. Tres de ellos, los del extremo micropilar, se diferencian en dos sinérgidas y una ovocélula, dos de ellos se constituyen en una célula central y de los otros tres núcleos, no se pudo seguir su desarrollo.

Desarrollo postantesis. En el momento de la antesis el óvulo campilótropo está completamente formado (Fig. 22c). Se ha degradado casi por completo la nucela, de la cual quedan como cinco estratos celulares en la periferia, con excepción de una zona cercana a la calaza donde persisten varios estratos más. Una cutícula gruesa separa la nucela de los tegumentos.

La nucela y el endospermo son dos tejidos de reserva que se degradan casi por completo antes de que la semilla alcance la madurez, en la semilla madura permanecen una o dos estratos de endospermo alrededor de la radícula que se continúan hacia la región cóncava de la semilla. En el embrión se almacenan todos los nutrimentos, fundamentalmente proteínas y aceites (Fig. 24a).

Desarrollo de las cubiertas del óvulo y de las semillas. Mientras ocurre la megasporogénesis, los tegumentos cubren la nucela y las células de los extremos se multiplican. El tegumento interno forma el micrópilo. Desde esta etapa existe un espacio de aire en la base de ambos tegumentos muy cerca de la región calazal. Durante la megagametogénesis, las células de la epidérmis externa del tegumento externo (testa) empiezan a aumentar de volumen (Fig. 23a), mientras que en las células de la epidérmis interna del tegumento interno (tegmen) se inicia el depósito de taninos en la zona micropilar.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



**TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN**

Figura 22. a) corte longitudinal del primordio del óvulo con la célula madre de la megaspora ("CMM"), y el inicio de los tegumentos ("Tg"), el funículo ("Fu"), y la protodermis ("Pt"); b) óvulo después de la primera división mitótica de la CMM, se aprecia la nucela ("Nu"), y dos megasporas ("Mg"), c) óvulo campilótropo en etapa de antesis, donde se ve el saco embrionario ("Se"); d) región micropilar ("Mi").

Cuadro 11. Cambios ocurridos en post-antesis en *Hylocereus undatus*

DD A	Descripción
5	Fecundación. Existen cambios notables en la epidermis externa de la testa; las células han crecido; existe en cada célula una vacuola muy grande que desplaza el núcleo hacia un extremo, iniciándose el depósito en la vacuola de una sustancia café, probablemente tanino. Las células de la epidermis interna del tegumento interno sufren el mismo proceso (Fig. 23b).
8	Una de las sinérgidas se degrada. La primera división transversal del cigoto forma dos células desiguales; la de mayor tamaño queda hacia el extremo micropilar. El endospermo de tipo nuclear ha iniciado su formación y los núcleos se concentran principalmente en la zona calazal. En esta zona se forma una región aparentemente haustorial del endospermo cuyas prolongaciones se presentan entre las células calazales.
12	El saco embrionario no ha cambiado de tamaño del quinto día. En el interior tiene un proembrión cilíndrico, cuyas células basales presentan numerosas vacuolas. En algunos óvulos se pueden observar dos embriones en un saco.
15	Las células de la epidermis interna del tegmen y en la epidermis externa de la testa forman un estrato contrastante por el color oscuro del contenido de las vacuolas. Las células de la epidermis externa de la testa adquieren su volumen final y están completamente llenas de una sustancia café rojiza (Fig. 23d).
16	El proembrión aumenta de tamaño con un suspensor grueso y presenta una ligera constricción que lo delimita del cuerpo globular del embrión.
18	El embrión adquiere una forma acorazonada, propia de los embriones de las dicotiledóneas, y el endospermo comienza a celularizarse.
21	El embrión está curvado, con un hipocótilo largo, dos cotiledones y en medio de ambos un meristemo apical. En esta etapa el endospermo está degradado, lo mismo que la nucela.
28	Se incrementa el volumen del embrión, sobre todo el hipocótilo. Una o dos capas del endospermo y la nucela quedan en la porción cóncava del embrión y se prolongan cubriendo el hipocótilo y la radícula.
34	La semilla está completamente madura. Las células comprimidas de la epidermis interna del tegmen son visibles, mientras que las células de la epidermis externa de la testa presentan paredes gruesas, fundamentalmente la pared periclinal externa y su lumen está ocupado completamente por taninos (Fig. 24c). El embrión ocupa el mayor volumen de la semilla. En el hipocótilo se distingue el tejido provascular y el embrión ha adquirido su curvatura definitiva (Fig. 24b). El tejido nucelar (perispermo) de la zona cóncava del embrión, el hipocótilo y la radícula prácticamente ha desaparecido. Las principales reservas del embrión son proteínas y lípidos.

DDA: Días después de la antesis

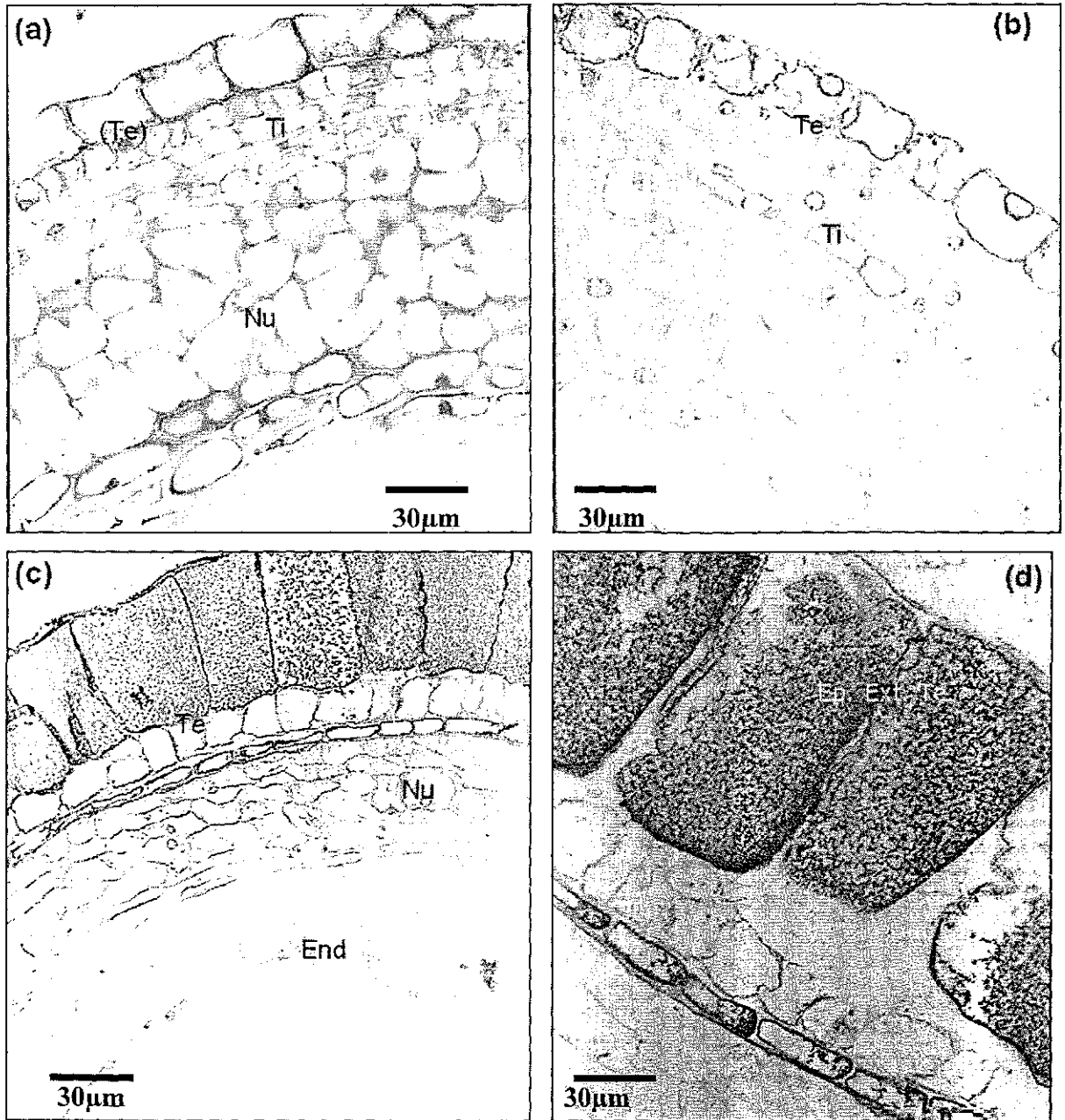
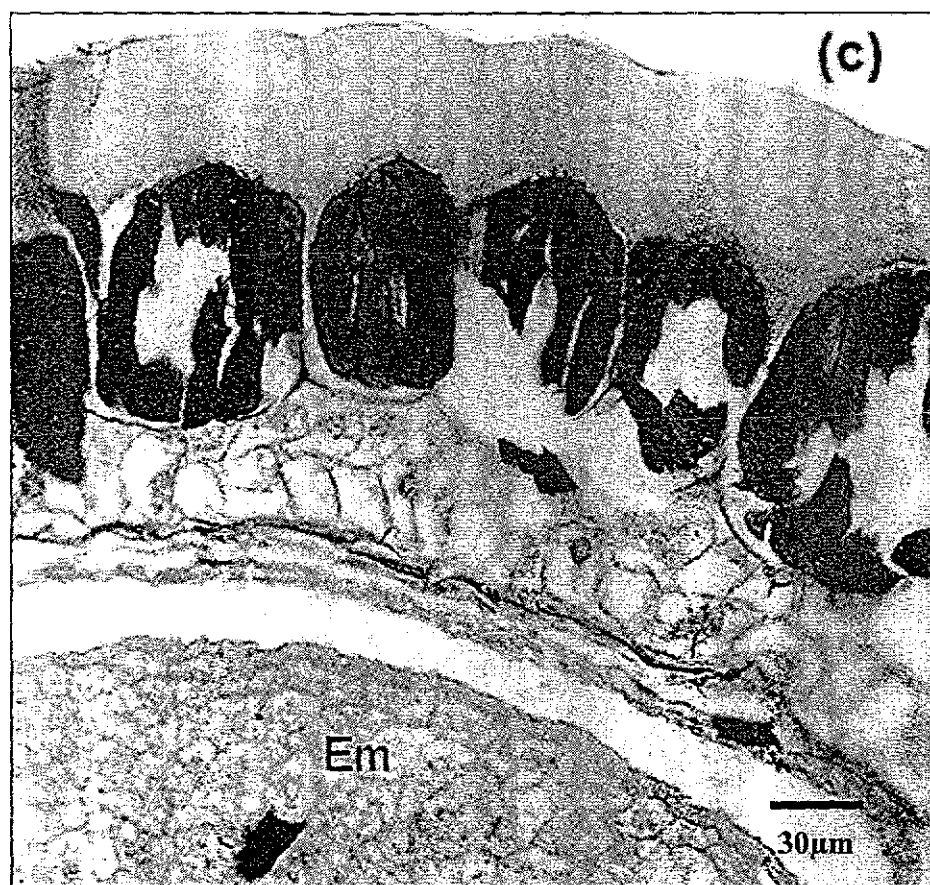
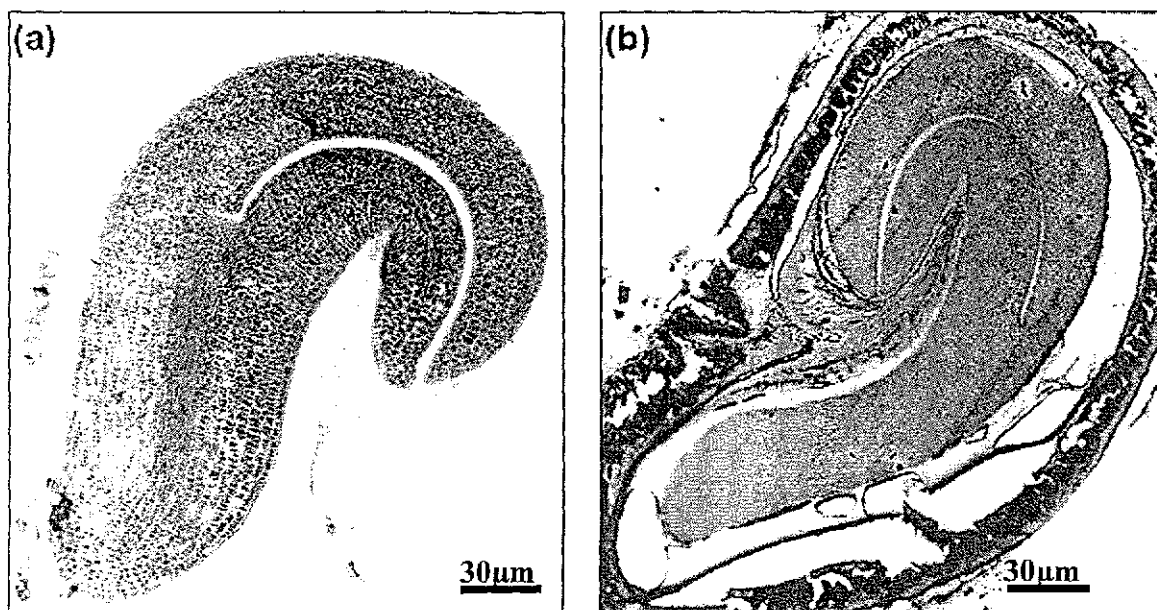


Figura 23. a) tegumento externo (“Te”), tegumento interno (“Ti”) biestratificado; b) se observa el inicio del depósito de taninos en la epidermis interna del tegumento interno; c) cubierta de semilla joven, nucela (“Nu”) en degradación y núcleos libres del endospermo (End.); d) epidermis externa del tegumento externo (Ep. Ext. Te.).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



TF. IS. C. P.
FALLA DE ORIGEN

Figura 24. a) embrión maduro con gránulos de proteínas; b) embrión y cubierta de la semilla (testa y tegmen); c) detalle de la cubierta de la semilla mostrando el engrosamiento de la pared periclinal externa y la concentración de taninos por el lumen celular. El tegumento interno está aplastado. Embrión ("Em").

Al momento de la antesis, los tegumentos están formados por dos estratos de células siendo de mayor tamaño las del tegumento externo, que las del interno. Ambos tegumentos aumentan paulatinamente tanto en volumen como el número de estratos celulares (tres en promedio) abultando el extremo micropilar del óvulo. Hacia el lado del funículo, los tegumentos son más cortos y el tegumento externo está fusionado al funículo.

Germinación

Respuesta general. La germinación de las semillas fue significativamente diferente entre los tipos ($F_{(3,63)} = 30.827$; $p < 0.01$), entre las temperaturas constante y alternante ($F_{(1,63)} = 18.896$; $p = 0.001$), así como entre luz y oscuridad ($F_{(1,63)} = 5357.441$; $p < 0.001$). Las únicas interacciones significativas fueron las de tipo contra luz ($F_{(3,63)} = 30.827$; $p < 0.01$) y la de temperatura contra luz ($F_{(1,63)} = 18.896$; $p = 0.0001$). Sólo se obtuvo germinación en aquellas semillas expuestas a condiciones de luz. Al término de los 15 días de incubación, las semillas en completa oscuridad sometidas a temperatura constante y alternante no germinaron. Con base en estos resultados se hizo el análisis correspondiente por separado.

Luz y temperatura. El análisis de varianza aplicado a los tratamientos de luz y temperatura mostró diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre ellos ($F_{(3,31)} = 27.232$, $p < 0.01$). Con el Análisis de Rango Múltiple se separaron claramente un grupo integrado por los tratamientos de Uqroo1 25°C e Híbrido 1 25°C, con los mayores porcentajes de germinación. Un segundo grupo fue constituido por Uqroo1 20-35°C, Híbrido 1 a 20-35°C e Híbrido 2 25°C, cuya respuesta germinativa fue ligeramente inferior que el primer grupo, pero sin diferencia significativa. El tratamiento Híbrido 2 20-35°C tuvo una respuesta de germinación menor que el primer y segundo grupo, sin embargo la diferencia sólo fue significativa con respecto al primer grupo. Las semillas del Híbrido 3 fueron las menos exitosas en la germinación; el tratamiento Híbrido 3 20-35°C fue significativamente diferente a todos los demás tratamientos,



mientras que el tratamiento Híbrido 3 25°C no indicó diferencia significativa ni con el grupo dos ni con Híbrido 2 20–35°C (Cuadro 12).

Cuadro 12. Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados del porcentaje de germinación al día 15, de semillas expuesta a la luz y temperaturas constante y alternante.

Tipos de semillas	Grupos homogéneos			
Uqroo1 autopolinizado 25°C	*			
Uqroo1 autopolinizado 20-35°C	*	*		
Híbrido 1 25°C	*			
Híbrido 1 20-35°C	*	*	*	
Híbrido 2 25°C	*	*	*	
Híbrido 2 20–35°C		*	*	
Híbrido 3 25°C			*	
Híbrido 3 20–35°C				*

El análisis de varianza del porcentaje de germinación de los genotipos expuestos a luz blanca y a la temperatura de 25°C, mostró que existen diferencias significativas entre los tipos de semillas ($F_{(3,15)} = 8.72$, $p = 0.0024$), separando con el Análisis de Rango Múltiple, a Uqroo1 autopolinizada y al Híbrido 1 con los porcentajes más elevados, a diferencia del Híbrido 3 que arrojó el menor porcentaje de germinación. El Híbrido 2 no mostró diferencias significativas con los tratamientos previamente indicados (Cuadro 13).

Cuadro 13. Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados de los porcentajes de germinación al día 15 para el tratamiento de luz blanca a 25°C.

Tipo de semillas	Grupos homogéneos	
Uqroo1 autopolinizada	*	
Híbrido 1	*	
Híbrido 2	*	*
Híbrido 3		*

El análisis de varianza del porcentaje de germinación obtenido a luz blanca y a la temperaturas de 20-35°C, mostró que existen diferencias significativas en la respuesta de germinación entre los tipos de semillas ($F_{(3,15)} = 23.919$, $p < 0.01$), separando con el

Análisis de Rango Múltiple, a Uqroo1 autopolinizado y a los Híbridos 1 y 2 con los porcentajes más elevados. El Híbrido 3 tuvo el menor porcentaje de germinación (Cuadro 14).

Cuadro 14. Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados del porcentaje de germinación al día 15, de semillas expuesta a luz blanca y temperaturas de 20-35°C.

Tipo de semillas	Grupos homogéneos	
Uqroo1 autopolinizado	*	
Híbrido 1	*	
Híbrido 2	*	
Híbrido 3		*

Velocidad de germinación. Las curvas de germinación obtenidas con luz blanca en los tratamientos de temperatura constante (25°C) y alternante (20-35°C) mostraron una fase de retardo en los primeros días, seguido por un incremento rápido entre el día dos y cinco, y finalizando con una estabilización en el número de semillas germinadas entre el cuarto y octavo día (Fig.25).

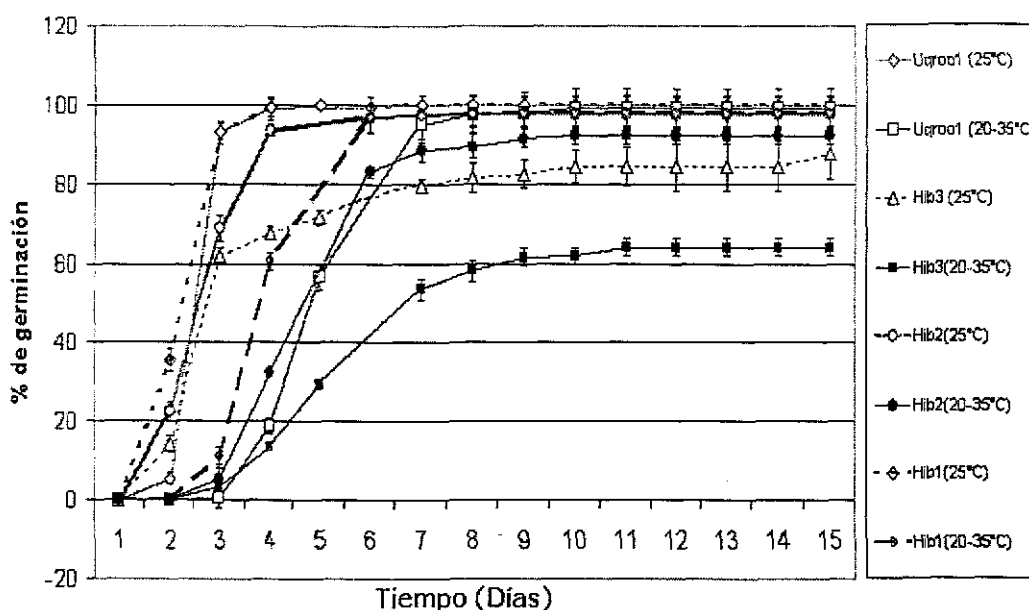


Figura 25. Curvas de germinación obtenidas en todos los tratamientos de luz blanca y temperatura constante y alternante.

El análisis de varianza de la velocidad de los tratamientos bajo luz blanca a 25°C, confirmó que existen diferencias significativas entre los tipos de semillas ($F_{(3,15)} = 24.591$, $p < 0.01$), con la mayor velocidad para Uqroo1 autopolinizado y la menor velocidad en el Híbrido 3. El híbrido 1 y el Híbrido 2 exhibieron una velocidad intermedia. El Híbrido 2 no mostró diferencias significativas respecto a las velocidades de los Híbridos 1 y 3 (Cuadro 15).

Cuadro 15. Análisis de Rango Múltiple de la primera derivada máxima de las curvas de germinación de las semillas expuesta a luz blanca y 25°C

Tipo de semillas	Grupos homogéneo		
Uqroo1 autopolinizado	*		
Híbrido 1		*	
Híbrido 2		*	*
Híbrido 3			*

La velocidad de germinación encontrada a temperatura alternante también mostró diferencias entre los tipos de semillas ($F_{(3,15)} = 14.800$, $p < 0.01$), Uqroo1 autopolinizado y el Híbrido 1 mostraron la mayor velocidad de germinación, a diferencia del Híbrido 3 que germinó más lentamente. El Híbrido 2 no mostró diferencias entre el Híbrido 3 y Uqroo1 (Cuadro 16).

Cuadro 16. Análisis de Rango Múltiple de la primera derivada máxima de las curvas de germinación de las semillas expuestas a luz blanca y temperaturas de 20-35°C

Tipos de semillas	Grupos homogéneos		
Uqroo1 autopolinizado	*	*	
Híbrido 1	*		
Híbrido 2		*	*
Híbrido 3			*

Con respecto al tiempo de latencia, se encontraron diferencias significativas ($F_{(7,31)} = 53.865$, $p < 0.00001$) entre los tratamientos de los cuatro tipos de semillas expuestos a temperatura constante y alternante. Con el Análisis de Rango Múltiple se apreció que los tratamientos con temperatura constante tuvieron un menor tiempo de latencia, sin diferencia significativa entre ellos. En cambio, en los tratamientos de temperatura

alternante el tiempo de latencia fue mayor, pero con diferencias significativas entre el tratamiento Híbrido 1 20-35°C que fue menor que el resto (Cuadro 17).

Cuadro 17. Análisis de Rango Múltiple del valor de "X" de las curvas de germinación de las semillas expuestas a luz blanca y temperaturas constante y alternante.

Tipos de semillas	Grupos homogéneos		
Uqroo1 autopolinizado 25°C	*		
Uqroo1 autopolinizado 20-35°C			*
Híbrido 1 25° C	*		
Híbrido 1 20-35C		*	
Híbrido 2 25°C	*		
Híbrido 2 20-35C			*
Híbrido 3 25°C	*		
Híbrido 3 20-35C			*

Al comparar la respuesta de las semillas derivadas de Uqroo1 y Uqroo2, se observó una mejor germinación en aquellas que provinieron de Uqroo1, tanto en Uqroo1 autopolinizado como en el Híbrido 1, (donde Uqroo1 fungió como progenitor materno); en ambos tipos de semillas, la germinación fue muy rápida a 25°C, logrando un 100% entre el cuarto y quinto día; mientras que a temperatura alternante, la germinación de las semillas derivadas de Uqroo1 fue más lenta, pero al final del experimento prácticamente todas tenían porcentajes cercanos al 100%.

En las semillas obtenidas de las cruzas de Uqroo2, se encontró una mejor germinación cuando el donador de polen fue Uqroo1 (Híbrido 2). En este caso se registró al final del experimento una germinación de 97.5% a 25°C, que fue superior al obtenido a 20-35°C, con 92%. En el híbrido 3 se registró una germinación regular a 25°C y después de 14 días logró el 87.5%, mientras que a 20-35°C sólo germinó el 64%.

Luz rojo lejano y temperatura de 25°C. Con ésta iluminación y a temperatura constante de 25°C destacaron Uqroo1 autopolinizado y los híbridos1 y 2, que al término de 20 días los dos primeros alcanzaron 96% de germinación, mientras que el tercero logró un 98%, el Híbrido 3 solo arrojó 80.5% de germinación. El análisis de varianza de los tratamientos con luz rojo lejano mostró diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre los tipos de semillas ($F_{(3,15)} = 15.032$, $p = 0.0002$). El análisis de Rango Múltiple indicó claramente que el Híbrido 3 mostró la menor respuesta de germinación, mientras que los otros tipos de semillas formaron un solo grupo (Cuadro 20). Con rojo lejano las plántulas mostraron signos de ahilación y etiolación.

Cuadro 18. Análisis de Rango Múltiple de los valores transformados del porcentaje de germinación al día 20, de semillas expuesta a luz rojo lejano y 25°C.

Tipo de semillas	Grupos homogéneos	
Uqroo1 autopolinizado	*	
Híbrido 1	*	
Híbrido 2	*	
Híbrido 3		*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DISCUSIÓN

Caracterización morfológica. Los resultados confirman que Uqroo1, Uqroo3, Uqroo4, Uqroo5, y Uqroo6 presentan un elevado polimorfismo en las estructuras reproductoras y vegetativas. Los trabajos sobre caracterización con otros genotipos de pitahaya (Ramírez, 1999; Maldonado, 2000 y Grimaldo, 2001) reportan resultados similares, lo que indica que *Hylocereus* presenta gran diversidad genética.

Las características consideradas en esta investigación permiten distinguir las flores de los distintos genotipos, estas son: la longitud, la separación entre estambres y estigmas, el grosor del estilo, el número de lóbulos del estigma, y el número de brácteas más los elementos del perianto. Ramírez (1999) y Maldonado (2000) también las encontraron útiles para el mismo propósito. Otras características igualmente importantes son el diámetro del ovario, y la presencia o ausencia de bi o trifurcaciones en los lóbulos estigmáticos. La importancia del estigma bífido como características descriptiva es reconocida por Kimnach (1984) quien indicó que permite segregar a *H. lemairei* (Hook) Britton y Rose, *H. venezuelensis* (Bakbg.) Britton y Rose, e *H. monocanthus* (Lemaire) Britton y Rose. Los lóbulos estigmáticos de Uqroo4 fueron los más numerosos (27.2 ± 1.9) y los únicos bi o trifurcados; este carácter no se indica en la descripción de *H. undatus*. El número de lóbulos estigmáticos de los otros genotipos estudiados fue similar al número reportado por Ramírez (1999) para *H. undatus* silvestre, no obstante, el mismo autor encontró un número significativamente más alto (27.2 y 28.7) en dos genotipos cultivados. Este autor también observó que en el genotipo cultivado no hay separación entre estambres y estigma. La forma y el tamaño del lóculo del ovario indudablemente son valiosas variables discriminatorias (ver fig. 12), estos caracteres fueron bastante diferentes en los cinco genotipos. Sólo Maldonado (2000) ha reportado que el diámetro de esta estructura es un elemento valioso para discriminar genotipos.

De acuerdo con Bravo-Hollis (1978) las brácteas de la flor pueden dividirse en las del pericarpelo, las del tubo receptacular, las de la garganta y los elementos del perianto.

En los elementos de cada sección es posible encontrar diferencias en el número (Ramírez, 1999; Maldonado, 2000; Grimaldo, 2001) la anchura, la longitud (Maldonado, 2000; Grimaldo, 2001), y en la forma (Ramírez, 1999). En el presente trabajo no se pudo establecer con exactitud cuáles elementos pertenecen a cada sección.

Los trabajos efectuados por Ramírez (1999), Maldonado (2000), Grimaldo (2001) y los datos aquí consignados concuerdan en que las características relevantes del fruto son su peso, el peso de la pulpa, su longitud, su diámetro, el grosor de el pericarpio, los grados Brix, el número de brácteas, y la longitud y el ancho de estas últimas estructuras. El peso de el pericarpio es de utilidad (Maldonado, 2000), pero es importante tener presente que el peso y el grosor de el pericarpio cambian de acuerdo al estado de maduración del fruto, siendo más ligeras y delgadas en los frutos más maduros. El grado de madurez de los frutos se puede determinar por el número de días de desarrollo después de la antesis; comúnmente se acepta que un fruto empieza a madurar cuando el pericarpio cambia su color verde al rojo o al amarillo (dependiendo del genotipo). Por otra parte, el peso puede estar correlacionado con el tamaño del fruto y no necesariamente con su grosor, como parece ser el caso de Uqroo4 que presenta un peso reducido, pero el pericarpio no es el más delgado. Tomando en cuenta el color del fruto, su tamaño y los grados Brix, los frutos de Uqroo1, Uqroo5 y Uqroo6 son los mejores. Otra característica de Uqroo1 es que el fruto se desprende fácilmente durante su cosecha; sus brácteas largas pueden considerarse su única desventaja. Los frutos de color amarillo claro de Uqroo6 tienen muy buena apariencia; no obstante, este genotipo es poco cotizado en la región porque la gente esta más familiarizada con los frutos de pericarpio rojo. Afortunadamente, en el mercado internacional las pitahayas de pericarpio amarillo tienen muy buena aceptación, quizá debido a la asociación que hay con el fruto amarillo de *Selenicereus megalanthus*, que es la pitahaya cultivada en Colombia, y que ganó prestigio antes que *Hylocereus* ingresara al mercado internacional (Rodríguez, 2000). Además, este último autor señala que cultivando *Hylocereus* de pericarpio amarillo se podría ampliar el periodo de producción. Un inconveniente importante para la Pitahaya Blanca o amarilla es que parece ser más susceptible a las enfermedades, observación también señalada por Reyes (1995), por

consiguiente sería importante evaluarlas en este aspecto antes de iniciar cultivos comerciales. Por su tamaño y su mayor dulzura, el fruto de Uqroo5 podría ser el mejor; su única desventaja es que las brácteas apicales suelen sufrir abscisión, dejando cicatrices que disminuyen su calidad visual. El fruto de Uqroo3 es de buen tamaño y sabor, pero su color pálido puede dar la impresión de no estar completamente maduro; además, cuando el fruto está muy maduro el pericarpio se desgarró de la base durante su cosecha, aunque este problema puede solucionarse cortando la fruta con un pedazo de tallo. El fruto de Uqroo4 tiene en el pericarpio un color rojo intenso bastante agradable a la vista, pero tiene desventajas muy importantes: su fruto es muy pequeño, poco dulce, y el tallo sufre clorosis por exposición al sol; por tales razones, es el menos recomendado para cultivar. De este estudio y de los precedentes se infiere que el peso de los frutos de *H. undatus* es variable. Uno de los genotipos cultivados en Puebla (Ramírez, 1999) y los genotipos I, III de Yucatán (Maldonado, 2000) son de peso similar a Uqroo1, Uqroo3 y Uqroo6; el genotipo IV de Yucatán es similar al peso de Uqroo5, sólo el genotipo V de Yucatán sobresale en peso, pero éste tiene también un pericarpio muy pesado. El peso de Uqroo4 (212 ± 48 g) es aún más reducido que el encontrado por Ramírez (1999) en el genotipo silvestre (280g). La tendencia es la selección de frutos con brácteas cortas y escasas (Reyes, 1995); el genotipo de pericarpio rojo y pulpa blanca cultivado de Puebla parece presentar ambas características, pero es menos dulce que las pitahayas descritas en este estudio, con excepción de Uqroo4. Maldonado (2000) describió frutos aún más dulces, pero es importante considerar el grado de madurez del fruto para obtener una buena comparación de este variable, dado que el fruto es más dulce si permanece más tiempo madurando en la planta. La vida postcosecha de los frutos es muy importante, los frutos de Uqroo3 y Uqroo6 parecen ser los más perecederos, seguramente el grosor del pericarpio y el de la cutícula, así como la densidad de estomas son determinantes de esta característica.

Las semillas fueron de forma similar en los seis genotipos así que este carácter no permitió distinguirlos. Sin embargo, Grimaldo (2001) determinó que el índice de redondez de la semilla es importante para la separación de grupos. Las semillas de Uqroo1, Uqroo3, Uqroo4, Uqroo5 y Uqroo6 son variables en peso, dado que se

determinaron tres pesos estadísticamente diferentes. Uqroo3 presentó las semillas más pesadas seguido por Uqroo5, las semillas más pequeñas se encontraron en Uqroo1, Uqroo4 y Uqroo6. Diferencias en el peso y el tamaño de las semillas también las encontró Ramírez (1999) en diversos genotipos de pitahaya. Por tales razones, se sugiere que el peso de las semillas se incluya entre los caracteres importantes para la segregación de genotipos.

El polen también fue variable en tamaño, el eje polar solo fue estadísticamente mayor en Uqroo1, en contraste, se encontraron tres tamaños significativamente diferentes en el diámetro ecuatorial (Cuadro 1) donde Uqroo1 nuevamente tuvo el mayor tamaño, los tamaños menores fueron para Uqroo4 y Uqroo5. Como ya se indicó anteriormente (Cuadro 10), en Uqroo4, Uqroo5 y Uqroo6 se encontraron algunos granos de polen (menos del 15%) muy pequeños. Esto podría sugerir que son genotipos híbridos (Beatriz Ludlow*, com. Pers.). Por otra parte, existe una alta posibilidad de que el tamaño pequeño del polen sea una indicación de degeneración, como lo encontró Vázquez (1996) en *Erythroxyllum havanense*. Otra observación que puede apoyar esta última hipótesis es la falta de desarrollo de frutos reportado en el estudio de Benerji y Sen (1955) donde también se midieron granos de polen con un diámetro ecuatorial bastante reducido (46.2 μm). Un estudio embriológico del polen de Uqroo4, Uqroo5 y Uqroo6 ayudaría a esclarecer si hay un desarrollo normal en los granos de polen de tamaño reducido. El diámetro ecuatorial de 46.2 μm del polen de *H. undatus* encontrado por Benerji y Sen (1955) contrasta con los valores más pequeños de los seis genotipos (Uqroo1 82 μm ; Uqroo3 71 μm ; Uqroo4 53 μm ; Uqroo5 y Uqroo6 60 μm). Mediciones del diámetro ecuatorial del polen de tres genotipos de pitahaya fueron realizadas por Ramírez (1999), los tamaños promedio que encontró (74.4 μm ; 77.1 μm y 75.6 μm) fueron muy parecidos a los valores promedio más pequeños reportados en este trabajo (cuadro 1), sin embargo, no encontró diferencias significativas en el tamaño del diámetro ecuatorial en los tres genotipos, tampoco encontró diferencias significativas en la micromorfología del polen (densidad de microespinas, longitud y diámetro de estas; diámetro del poro) solo encontró diferencias en la densidad de poros en dos genotipos.

Así que a excepción del tamaño, las otras características del polen parecen ser muy estables.

En cuanto a las características vegetativas, los resultados coinciden con Ramírez (1999), Maldonado (2000), y Grimaldo (2001) quienes concluyeron que la distancia entre aréolas, el número de espinas por aréolas y la longitud promedio de estas últimas son buenas variables descriptivas del tallo. Con Maldonado (2000) concordamos en que el diámetro de las espinas es una variable igualmente valiosa. La importancia de las aréolas para distinguir especies fue también indicada por Kimnach (1955). Las aréolas de Uqroo4 destacan por su mayor cantidad de espinas, las cuales son largas, delgadas, y de forma casi cilíndrica, además, las aréolas están bastante separadas entre sí. Los tallos de Uqroo1 se distinguen por tener pocas espinas por aréola y también son largas y delgadas. Las aréolas de Uqroo5 son las más cercanas y sus espinas son más cortas y gruesas, con forma cónica. Maldonado (2000) también reconoció como elementos valiosos el color de las espinas y su consistencia, así como el número de cerdas, sin embargo las dos últimas características parecen depender de la madurez del tallo en el momento de evaluar este carácter. En las plantas analizadas en este estudio no se encontraron cerdas en los tallos maduros.

La altura de ondulación entre aréolas adyacentes también resultó un carácter valioso. El genotipo Uqroo4 se caracteriza por tener las ondulaciones más pronunciadas, mientras que en Uqroo3 y Uqroo6 las aristas son casi rectas. La altura de las ondulaciones y el área de las mismas le permitieron a Grimaldo (2001) separar genotipos. Sin embargo, Ramírez (1999) observó genotipos silvestres con sinuosidad cóncava o borde recto, pero estas cambiaron a sinuosidad convexa cuando se cultivaron en un clima más frío y seco. Por tal motivo algunas variables deben considerarse con reservas, ya que comúnmente se acepta que algunas características vegetativas pueden variar de acuerdo a las condiciones de crecimiento. Por otra parte, la cantidad de pigmentación de los retoños vegetativos permite destacar a Uqroo4, seguido por Uqroo1, por consiguiente ambos genotipos pueden distinguirse con cierta facilidad en octubre y

noviembre cuando acontece la mayor brotación vegetativa. La cantidad de pigmentación como característica valiosa también fue señalada por Ramírez (1999).

Análisis fenético. El fenograma obtenido con el análisis de conglomerado de las variables reproductoras apoyan los resultados obtenidos en el análisis de varianza; donde se encontró que Uqroo1, Uqroo3 y Uqroo6 tienen menos diferencias morfológicas entre sí, y que los genotipos más diferentes fueron Uqroo5 y Uqroo4, principalmente este último. El fenograma que incluye las variables reproductoras y vegetativas fue muy parecido al obtenido con las estructuras reproductoras; sin embargo, la posición de Uqroo5 en el fenograma de las estructuras reproductoras y vegetativas no es consistente con el resultado obtenido en el análisis de varianza, donde Uqroo5 fue uno de los genotipos que presentó más diferencias significativas. Se sugiere por consiguiente que el fenograma de las estructuras reproductoras es el que mejor refleja las diferencias entre clones. El fenograma obtenido solamente con las características vegetativas fue de poca utilidad, debido a que aproximó genotipos cuyas características de los órganos reproductores son evidentemente diferentes, como son Uqroo5 y Uqroo6. Nuestros resultados entonces están en desacuerdo con Grimaldo (2001) quien enfatizó que los caracteres vegetativos son de mayor importancia que los reproductivos en la separación de grupos.

Las características de las plantas consideradas en este trabajo corresponden mejor a la descripción de *H. undatus* (Britton y Rose, 1925), no obstante, se considera necesario realizar otros estudios, que incluyan el aumento del número de variables, para determinar si Uqroo4 pertenece o no a la misma especie, o si Uqroo4, Uqroo5 y Uqroo6 son en realidad híbridos como lo sugiere el tamaño del polen. De manera muy clara los análisis de varianza, el de conglomerado y el de componentes principales indican que Uqroo4 es bastante diferente, no solo en las características reproductoras (por ejemplo, estigmas numerosos y bifurcados) sino también en las características vegetativas (por ejemplo, aréolas muy distantes y con bastantes espinas) por lo que existe la posibilidad de que pueda ser ubicado en un taxón diferente. Sin embargo, lo ideal sería localizar los representantes silvestres de cada genotipo, ya que algunas características pueden ser

la respuesta del proceso de especiación natural que está sufriendo la especie, y otras quizá son resultado de la selección hecha por los agricultores. De cualquier forma, los resultados de esta investigación son de utilidad para fines prácticos, tanto para los productores, como para los fitomejoradores.

Compatibilidad sexual. Los genotipos Uqroo1 y Uqroo5 fueron autocompatibles. Por el contrario, Uqroo2, Uqroo3, Uqroo4 y Uqroo6 mostraron una autoincompatibilidad total, similar a lo encontrado en *H. costaricensis*, *Hylocereus* spp. (Weiss *et al.*, 1994a) e *H. polyrhizus* (Weiss *et al.*, 1994a y Lichtenzveig *et al.*, 2000), así como en dos genotipos de *Hylocereus* spp., uno silvestre y otro cultivado, investigados por Ramírez (1999). Este último autor reportó inhibición del crecimiento de los tubos polínicos en el primer tercio del estilo en *Hylocereus* sp. (conocida popularmente como "Pitahaya Solferina"), mientras que Lichtenzveig *et al.*(2000) no detectaron ningún sitio de inhibición en el estilo en *H. polyrhizus*, e infirieron que la inhibición ocurre en el ovario antes de la fertilización. El sitio de inhibición detectado por Ramírez (1999) y Lichtenzveig *et al.*(2000) es característico de especies con autoincompatibilidad gametofítica. Lichtenzveig *et al.*(2000) sugieren que *H. polyrhizus* podría manifestar tardíamente la autoincompatibilidad gametofítica, como en otras plantas. Por ejemplo, en *Theobroma cacao*, la célula espermática y la ovocélula fracasan en su fusión (Aneja *et al.*, 1994; Baker *et al.*, 1997). De acuerdo a Breubaker (1957) el sistema de autoincompatibilidad gametofítico es común en plantas con polen binucleado y estigma húmedo, mientras que el sistema de autoincompatibilidad esporofítico es propio de plantas con polen trinucleado y estigma seco. Hasta el momento se han reportado dos núcleos en el grano de polen de *H. undatus* (Benerji y Sen, 1955). Como se verá más adelante, se encontró lo mismo en este estudio, aun cuando el estigma es seco. Se requiere ampliar y profundizar los estudios para determinar el tipo de autoincompatibilidad de *Hylocereus*.

Las características y el porcentaje alto de los frutos desarrollados como producto de la autopolinización en la pitahaya Uqroo1 (Cuadro 5 y 6) indicaron que es una planta completamente autocompatible; esto coincide con lo reportado por Weiss *et al.*(1994a) y

Ramírez (1999) para *H. undatus*. Por otro lado, Weiss *et al.*(1994a) observaron en *Selenicereus megalanthus* que las anteras y el estigma se encuentran a la misma altura en la flor abierta; lo mismo encontró Ramírez (1999) en *H. undatus* cultivada, en ambos trabajos se sugiere que este carácter facilita la autopolinización. Anteras y estigma a la misma altura se encontraron en la pitahaya Uqroo1 (genotipo autocompatible), sin embargo, aunque el carácter se encontró en Uqroo4, este genotipo es autoincompatible.

El número de semillas en frutos de Uqroo2 obtenidas por polinización cruzada en ambos años, sugiere que es compatible con Uqroo1. La diferencia marcada entre los testigos de 1998 y 1999 quizá podría explicarse por las diferencias de las condiciones ambientales propicias para la polinización libre, por ejemplo vientos, insectos, etc. Weiss *et al.*(1994a) determinaron que en polinización abierta los polinizadores juegan un papel esencial en el tamaño y la cantidad de frutos que logran su desarrollo. Los frutos de mayor tamaño desarrollados en autopolinización de Uqroo1, podría ser explicado por la alta autocompatibilidad de la planta y por la gran cantidad de polen proporcionado por la polinización manual. Por otra parte, se sabe que el éxito en la formación de semillas y consiguientemente el desarrollo de los frutos esta influido por otros factores. Por ejemplo, el período de polinización efectiva en Pitahaya Solferina fue menor en una región con temperatura promedio anual de 21°C que en otro con 18°C (Ramírez, 1999); este autor infirió que la viabilidad de los óvulos fue menor a 21°C. Tromp y Borsboom (1994) en un cultivar de pera determinaron un efecto semejante a temperaturas medias de 17°C y a 13°C. El incremento de la viabilidad de los óvulos incrementa la posibilidad de fusión de los gametos masculino y femenino (Hill-Cottingham y Williams,1967). La temperatura media mensual en la zona de estudio fue de 29°C en 1998 y 28.9°C en 1999, por lo que la vida media de la ovocélula en ambos años no fue afectada por este factor. El tamaño diferente de los frutos testigos de 1998 y 1999 fueron la respuesta al número de semillas del fruto, pero también a la cantidad de lluvia y quizá a la variación de otros factores ambientales. Por ejemplo, en julio de 1998 se registró una precipitación media mensual de 276 mm, mientras que en septiembre de 1999 sólo se midió 139 mm.

Las correlaciones positivas obtenidas en este estudio entre el peso del fruto y el número de semillas concuerdan con lo encontrado por Weiss *et al.*(1994a) y Ramírez (1999) para la pitahaya, pero también para otros frutos, por ejemplo en *Cereus peruvianus* (Weiss *et al.*, 1994b), y en *Annona cherimola* (Kahn *et al.*, 1994). En arándano el número de semillas en el fruto tiene una influencia marcada no solo en el tamaño, sino también en su tiempo de desarrollo (Haung *et al.*, 1997; Gupton y Spiers, 1994). La correlación positiva en pitahaya también podría explicarse si se considera que la pulpa está formada por los funículos de las semillas viables (Lichtenzveig *et al.*, 2000). De acuerdo con los coeficientes de correlación (Cuadro 7), el peso de la pulpa es el principal determinante del peso de la fruta, seguido por el peso de el pericarpio.

En los frutos obtenidos por polinización cruzada predominaron las características maternas, es decir, no se observó efecto del origen del polen, ya que cuando se usó polen de Uqroo1 en flores de Uqroo2, los frutos obtenidos no aumentaron la longitud de sus brácteas; de manera inversa, cuando se usó polen de Uqroo2 para polinizar las flores de Uqroo1, los frutos obtenidos tampoco aumentaron su concentración de azúcares o disminuyeron la longitud de sus brácteas. No obstante, con los datos obtenidos no se puede llegar a ninguna conclusión. Se sugiere ampliar los estudios sobre este aspecto, ya que Weiss *et al.*(1994a) y Ramírez (1999) reportan que el origen del polen sí influye en el peso de las semillas de pitahaya.

Las investigaciones de Raveh *et al.*(1993), Weiss *et al.*(1994a); Ramírez (1999); y Lychtenzveig *et al.*(2000) ya habían reportado plantas de *Hylocereus* autocompatibles y autoincompatibles, donde predominan las segundas, como también se encontró en este trabajo; por tal razón, se infiere que la autocompatibilidad es una característica derivada. La autoincompatibilidad que presentan algunas plantas cultivadas seguramente explica la escasez de las mismas, por ejemplo, en la Península de Yucatán es muy difícil localizar plantas de pericarpio amarillo en los huertos familiares, mientras que en Puebla tampoco es fácil localizar plantas de pulpa rojiza, esta últimas fueron establecidas con problemas de autoincompatibilidad por Ramírez (1999).

El cultivo de los genotipos autocompatibles (Uqroo1 y Uqroo5) asegura una buena producción de frutos, mientras que los otros cuatro genotipos que son autoincompatibles deberán cultivarse intercalados con otros genotipos de *Hylocereus* que florezcan al mismo tiempo para promover la polinización cruzada. Puesto que la floración fue sincronizada en los seis genotipos de pitahaya de este estudio, estos pueden intercalarse.

Por otro lado, dado que se lograron frutos de mayor tamaño cuando se usó la Pitahaya Solferina como donador de polen (Ramírez, 1999); y que en *H. undatus* se lograron pesos más altos cuando se empleó polen de *H. costaricensis* (Weiss *et al.*, 1994a) o *H. polyrhizus* (Weiss *et al.*, 1994a; Lichtenzveig *et al.*, 2000), es importante continuar buscando donadores de polen que ejerzan efectos positivos en el desarrollo y en las características del fruto. Aún en las especies autocompatibles la polinización cruzada puede incrementar considerablemente el peso de los frutos, pero la fuente de polen es un factor importante (Weiss *et al.*, 1994a; Ramírez, 1999).

Debido a la alta diversidad de especies y tipos de pitahaya (Cálix, 1995), tanto silvestres como cultivadas, resulta evidente que se debe ampliar y profundizar en este tipo de investigaciones por las siguientes razones: a) para escoger aquellos sin problema de autoincompatibilidad, b) seleccionar los donadores de polen más adecuados y c) facilitar los trabajos de fitomejoramiento.

Embriología. No se observaron anomalías en el desarrollo del polen, de los óvulos o de las semillas en ninguno de los dos genotipos estudiados (Uqroo1 y Uqroo2). Por tal razón, el reducido número de frutos que se logra en Uqroo2 en condiciones normales, no puede explicarse por anomalías en el desarrollo embriológico. Este hallazgo posiblemente pueda extrapolarse para otros genotipos que muestran un comportamiento similar a Uqroo2 en su producción de frutos. Por otro lado, se ha encontrado un alto porcentaje de germinación de semillas (83%, Lichtenzveig *et al.*, 2000) y de polen (79.2-99%, Weiss *et al.*, 1994; Ramírez, 1999; Metz *et al.*, 2000) en *H.*

undatus, lo que ayuda a inferir que en *Hylocereus* el desarrollo de las semillas y de polen también debe ser normal en un alto porcentaje.

Tampoco se detectaron diferencias embriológicas en los dos genotipos investigados y las características concuerdan básicamente con las de otras cactáceas, específicamente con lo reportado por Benerji y Sen (1955) y Flores (1973). Los granos de polen en las flores en anthesis fueron binucleados; además, la micromorfología externa del polen de los cinco genotipos es muy similar a lo reportado por Benerji y Sen (1955) y Ramírez (1999). En un análisis más detallado sobre la micromorfología de la exina llevada a cabo por el último autor, sólo encontró diferencias en la densidad de poros en dos genotipos. Se puede concluir por consiguiente que la micromorfología del polen es de poca utilidad para diferenciar genotipos.

Entre Uqroo1 y Uqroo2 se encontraron ciertas diferencias en las células de la testa en la zona más angosta de la semilla, donde los poros y las trabéculas son más evidentes en Uqroo2. En este aspecto, Ramírez (1999) encontró en otros genotipos que en las regiones intercelulares pueden presentar o carecer de trabéculas, mientras que en los vértices celulares hay puntuaciones con diferente profundidad, dependiendo del genotipo. De igual forma, menciona que ambas características son más evidentes hacia la región más estrecha de la semilla. Lo anterior sugiere que estudios más minuciosos en la microescultura de la testa pueden ser de utilidad para la identificación de genotipos. El desarrollo del óvulo y las semillas de los genotipos estudiados produce varias características comunes con las cactáceas previamente estudiadas (Archibald, 1939; Chopra, 1957; Tiagi, 1954; Benerji y Sen, 1955; Maheswari y Chopra, 1955; Kapil y Prakash, 1969; Engleman, 1960; Flores, 1973). Óvulo campilótropo, micrópilo formado por el tegumento interno, crasinucelado, espacio de aire entre los dos tegumentos en la región calazal, tétrade de megaspora donde la calazal es funcional, saco embrionario tipo *Polygonum*, antípodas efímeras, sinérgidas con aparato filiforme, endospermo nuclear, testa y tegmen biestratificado, excepto en la zona micropilar, máximo crecimiento de las células de la epidermis externa de la testa las cuales se llenan de taninos en la madurez. Otras características más específicas que también se han

reportado en otras especies son: funículos ramificados como en *Cereus jamacaru* y *Ferocactus wiclizeni* (Kapil y Prakash, 1969) y *Selenicereus* (Flores, 1973); papilas funiculares, que supuestamente facilitan la entrada del tubo polínico se encontraron en *Pereskia amapola* (Neuman, 1935), en *Opuntia dillenii* (Tiagi, 1954; Maheswari y Chopra, 1955), en *Cereus* y *Ferocactus* (Kapil Prakash, 1969); una joroba funicular, característica también de *Astrophytum myriostigma*, *Thelocactus bicolor*, *Toumeyia papyracantha* (Engleman, 1960) y en varias especies de *Pereskia* y *Cereae* (Flores, 1973), de acuerdo a esta última autora, la joroba o protuberancia funicular tiene valor taxonómico para separar tribus. Otras aportaciones del estudio embriológico de esta investigación, hasta el momento no mencionado para *Hylocereus* son: a) endospermo aparentemente haustorial en la zona calazal; b) esporádica formación de poliembrionía derivados del suspensor, observación apoyada por la emergencia de más de dos plántulas en una semilla, y c) embrión maduro con gran cantidad de proteína. La pliembrionía se ha encontrado en *Mammillaria* (Tiagi, 1956, 1957) en *Opuntia* (Maheshwari y Chopra, 1955) y *Perskia* (Tiagi, 1967), pero de origen nucelar. Debido a la gran cantidad de proteínas de las semillas y a que éstas son abundantes en un fruto, resulta importante determinar la calidad de las proteínas pues las semillas molidas podrían emplearse para enriquecer los alimentos. Por otra parte, el estudio embriológico permitió constatar que la fertilización ya ha ocurrido al quinto día después de la antesis, inferido por la persistencia de tubos polínicos en el micrópilo y el saco embrionario, como se observó igualmente en *Mammillaria tenuis* (Tiagi, 1957). En *Hylocereus* Ramírez (1999) observó penetración de tubos polínicos en el cuarto día, a su vez, Lichtenzveig *et al.*(2000) observaron dicho evento desde el tercer día.

Germinación. Las semillas trabajadas se comportaron como fotoblásticas positivas concordando con observaciones precedentes sobre germinación de pitahaya (Castillo *et al.*, 1999). De acuerdo a Smith (1995), el requerimiento de luz es común en las plantas que producen gran cantidad de semillas pequeñas, con poca reserva de alimento, condiciones que reúne el género *Hylocereus*.

El 100% de germinación de Uqroo1 autopolinizado y en el Híbrido 1 logrado a temperatura constante de 25°C confirman que Uqroo1 es un genotipo completamente autocompatible y compatible con el genotipo Uqroo2. Por su parte, Uqroo2 mostró una débil compatibilidad parcial con Uqroo1, mientras la compatibilidad con Uqroo7 fue bastante menor, quizá debido a la mayor similitud genética entre ambos genotipos, dado que, como se señaló con anterioridad, los dos tienen el pericarpio amarillo. La compatibilidad parcial que se infiere en las polinizaciones cruzadas de Uqroo2, principalmente en la obtención del Híbrido 3, es apoyada además por la coloración café que se observó en la testa de algunas semillas de ambos híbridos, más abundantes en el Híbrido 3. Estas semillas son inviables, como lo confirmaron Lichtenzveig *et al.*(2000) quienes encontraron semillas negras y cafés en los frutos de algunas cruces intraspecíficas de pitahaya. Ramírez (1999) también encontró en *Hylocereus* un porcentaje de germinación ligeramente menor y mayor contenido de semillas de color café cuando fueron obtenidas por autopolinización, en comparación con otras derivadas de polinización cruzada.

El porcentaje alto y la velocidad de germinación determinados en este trabajo en semillas expuestas a luz, coinciden con Castillo *et al.*(1999) y Ramírez (1999) quienes indican que las semillas de *Hylocereus* no presentan problemas de germinación y reportan porcentajes superiores al 80%, dependiendo del origen de las semillas. En forma similar, Lichtenzveig *et al.*(2000) encontró en *H. undatus* e *H. polyrhizus*, altos porcentajes de germinación, con 83% y 94%, respectivamente. Posiblemente los porcentajes obtenidos en las investigaciones anteriores pudieron incrementarse al mejorar las condiciones de germinación, dado que en este trabajo se logró el 100% de germinación en ciertas semillas en muy pocos días a temperatura constante de 25°C y luz blanca.

La temperatura alternante de 20-35°C afectó el tiempo de latencia de las semillas retrasando su respuesta germinativa en todos los tipos de semillas.

Dado que el tiempo de latencia también fue menor a 25°C y luz blanca, se determinó, entonces, que 25°C es una temperatura óptima y se constata que la luz favorece la germinación, a diferencia de la oscuridad que la inhibe. En las mismas condiciones de germinación, *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono, otro cactus, fueron favorecidas la velocidad y el porcentaje de germinación (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001).

Respecto a la calidad de la luz, la luz blanca fue mejor que la luz rojo lejano para la germinación de la pitahaya, dada la mayor vitalidad y el mejor color que fueron encontrados en las plántulas en dichos tratamientos. En la cactácea, *Astrophytum myriostigma* (Lemaire) se logró a 25°C y luz blanca, el inició de la germinación al tercer día y un porcentaje de 90%-100% en solo cinco-seis días (Arredondo y Camacho, 1995).

La germinación con luz roja lejana fue considerable al alcanzar el rango de 80.9% a 85.0% en las semillas de Uqroo1 autopolinizada y en dos híbridos, el 1 y el 2, pero no alcanzaron el 100% a pesar de que el tiempo de germinación fue mayor. La menor germinación nuevamente se registró en el Híbrido 3, como en los tratamientos de luz blanca. Castillo *et al.*(1999) ya habían reportado plántulas ahiladas y etioladas en luz roja y luz roja lejana, siendo más evidente en este último tratamiento; además, reportaron disminución en la tasa de germinación y en el porcentaje final de semillas germinadas. Este comportamiento es atribuido a la disminución de la relación luz roja/luz roja lejana que provoca la transformación del fitocromo de su forma activa (Pfr) a su forma inactiva (Pr) como lo explican Taylorson y Hendricks (1977) y Bewley y Black (1985).

Para que las semillas puedan ser estimuladas por la luz es indispensable cierta imbibición; para *Stenocereus griseus* (Haw) Buxbaum el requerimiento es de por lo menos el 20% de hidratación (Martínez, 1983). El comportamiento de germinación de la pitahaya, que tiene la capacidad de germinar con luz roja lejana, posiblemente es consecuencia de la adaptación a su medio natural tropical y epífita, donde en su etapa de establecimiento compete con otras plantas por la luz. Vázquez-Yanes y Orozco-

Segovia (1990) comprobaron que el dosel de la vegetación absorbe las longitudes de onda de 400-700 nm y trasmite las longitudes de onda mayores que incluyen al rojo lejano. Estas semillas muestran otra adaptación ecológica, ya que pueden soportar cierto entierro, donde pueden ser protegidas de sus depredadores y la humedad del suelo es mejor; la germinación puede ser disparada con la poca luz que pasa a través del sustrato. En la exposición solar directa la imbibición se dificulta y puede ocurrir destrucción de los pigmentos fotosintéticos inhibiendo la germinación como se observó en *Ferocactus histrix* (del Castillo, 1986).

La temperatura alternante no fue capaz de promover la germinación en las semillas en oscuridad permanente y además, en condiciones de luz condujo a una menor velocidad de germinación. Esta respuesta podría ser consecuencia de la temperatura desfavorable alcanzada a 35°C. Arredondo y Camacho (1995) detectaron efectos más negativos en la germinación de *A. myriostigma* al incrementar la temperatura que al disminuirla; en la incubación a 30°C y 35°C el porcentaje se redujo en un 25% y el tiempo de germinación se incrementó en más de tres días; las semillas mostraron además un pobre desarrollo de radícula. En *S. griseus* disminuyó 12% de su germinación a 35°C en comparación con la máxima germinación obtenida a 21°C (Martínez, 1983). Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000) reportan que en muchas cactáceas la temperatura alternante es desfavorable para la germinación, principalmente cuando las temperaturas son demasiado altas o demasiado bajas. Las especies que son más tolerantes a las altas temperaturas son las que podrían ser beneficiadas con la temperatura alternante de 20-35°C (Rojas- Aréchiga *et al.*, 1998).

Los resultados obtenidos en este trabajo confirman que *Hylocereus undatus* no manifiesta ningún tipo de latencia morfofisiológica, y por lo tanto no requieren ningún pretratamiento. Además, su temperatura óptima de germinación es muy cercana a la temperatura ambiental, por tales razones, la propagación de la pitahaya por semilla, es una alternativa real, rápida y económica. Además, permite conservar e incrementar la variabilidad genética del género.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

CONCLUSIONES

Existe amplia variación entre los cinco genotipos estudiados para las características de flores, frutos y tallos. Las semillas presentaron variación en su peso y en los detalles de la microescultura de las células de la testa en la zona más estrecha de la semilla, mientras que en el polen sólo el tamaño, sobre todo del diámetro ecuatorial, fue el aspecto más variable. Las características de las estructuras reproductoras fueron las más importantes para discriminar entre genotipos. La longitud de la flor, el grosor del ovario y los caracteres de estilo y el estigma fueron las variables más relevantes, mientras que en el fruto fueron el peso, su color, los grados Brix, y la anchura y longitud de las brácteas.

El análisis de varianza y el análisis multivariante indicaron que Uqroo3, Uqroo6 y Uqroo1 presentan mayor semejanza, mientras que Uqroo5 y Uqroo4 son los más diferentes en las características reproductoras.

El desarrollo de semillas y polen de Uqroo1 y Uqroo2 fue muy similar y coincidió con muchas características consignadas en otras cactáceas, específicamente con *H. undatus*. Por otro lado, en el polen y las semillas de ambos genotipos no se detectó ninguna anomalía, de ahí que el escaso desarrollo de frutos en Uqroo2 no es explicable por esta causa.

Los genotipos más adecuados para cultivar en la Península de Yucatán son Uqroo1 y Uqroo5 porque reúnen varias características deseables, incluyendo la autocompatibilidad que asegura la producción de frutos. El genotipo menos recomendado es Uqroo4 por tener un fruto muy pequeño, poco dulce y susceptible al exceso de sol, además de ser autoincompatible.

La mayor parte de los genotipos fueron autoincompatibles (Uqroo2, Uqroo3, Uqroo4 y Uqroo6) sólo dos (Uqroo1 y Uqroo5) fueron autocompatibles, sugiriendo que la autocompatibilidad puede ser una característica derivada.

Las semillas estudiadas requirieron de luz para germinar, pero germinan con luz rojo lejano, quedando catalogadas como fotoblásticas positivas.

Ni la temperatura constante ni la alternante lograron promover la germinación de las semillas sometidas a oscuridad continua.

La luz blanca y la temperatura constante a 25°C combinó el mayor porcentaje, la mayor velocidad de germinación, y el menor tiempo de latencia, indicando que ambas variables fueron favorables para la germinación de las semillas de *Hylocereus undatus*.

Hubo diferencias significativas en la respuesta de germinación en los cuatro tipos de semillas. Así, además de las condiciones de germinación, el origen de las semillas también determina la respuesta de germinación.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, E. F. 1985. A revision of the genus *Neolloydia* B. & R (Cactaceae). *Bradleya*: 1:28.
- Aneja, M., T. Gianfagna, E. Ng e I. Badilla. 1994. Carbon dioxide treatment partially overcomes self-incompatibility in cacao genotype. *Horticultural Science* 29:15-17.
- Archibald, E. E. A. 1939. The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca*, Lindley). *South African Journal of Science* 36: 195-211.
- Arredondo G., A. y Camacho M., F. 1995. Germinación de *Astrophytum myriostigma* (Lemaire) en relación a la procedencia de las semillas y la temperatura de incubación. *Cactaceas y suculentas mexicanas* 37:34-38.
- Backeberg, C. 1976. *Cactus lexicon. Enumeratio diagnostica cactacearum*. Blandford Press, London, Great Britain. 828 p.
- Baker, R. P., K. H. Hasenstein y M. S. Zavada. 1997. Hormonal changes after compatible and incompatible pollination in *Theobroma cacao*. L. *Horticultural Science* 32:1231-1234.
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. pp 161-197 *In*: K. Kubitzki (ed.). *The families and genera of vascular plants*. Springer-Verlag. Berlin, Germany.
- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. 666 p.
- Benerji, I. y S. Sen. 1955. A contribution to the cytology and embryology of *Hylocereus undatus* (Haw) Br. y R. *Bulletin of the Botanical Society Berg* 8:18-23.

- Bewley, J. D. y Black, M. 1985. Seeds. Physiology of development and germination. Plenum Press. U. S. A. 450 p.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. 2ª. Ed. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México 743 p.
- Breubaker, J. L. 1957. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. Journal of Heredity 48:271-277.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1905. The genus *Cereus* and its allies in North America. Missouri Botanical Garden Bulletin 16:57-86.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1920. The cactaceae, descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Vol. II. Carnegie Inst. Wash. Pub. 248 p.
- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the family Cereoideae. Cactaceae. Madroño. 14:177-216.
- Cálix De D., H. 1995. Distribución del género *Hylocereus* en México. I Congreso Internacional de Pitaya y Frutos Afines. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. p. 19.
- Castillo M., R., H. Cálix De D. y A. Rodríguez C. 1996. Guía técnica para el cultivo de pitahaya. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Universidad de Quintana Roo, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Universidad Autónoma Chapingo. 158 p.
- Castillo M., R. y H. Cálix de D. 1997. Las pitahayas, un recurso subaprovechado. Ciencia y Desarrollo 33:53-57.

Castillo M., R., E. Brechú F., J. Márquez G., E. Mark E. y M. Livera M. 1999. Germinación de semillas de *Hylocereus* (pitahaya) sometidas a cuatro calidades de luz. Congreso de horticultura. Manzanillo, Colima, México. Pág. 149.

Castillo M., R. y H. Cálix De D. 1999. Panorama actual de la pitahaya. *Nakari* 10:73-81.

Chopra, R. N. 1957. The mode of embryo sac development in *Opuntia aurantiaca* Lindl. – A reinvestigation. *Phytomorphology* 7: 403-406.

Cruz-García, F. y B. A. McClure. 2001. Sexual incompatibility. pp 167-196. *In*: S. S. Bhojwani and W. Y. Soh. (Edits.) *Current Trend in the Embriology of Angiosperms*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London.

Daleys Nursery. 1999. Daleys fruit tree Nursery. Chinese Department of Agriculture Advisers. Hainan, China.

Del Castillo, R. F. 1986. Semillas, germinación y establecimiento de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 31:5-11.

Denney, J. O. 1992. Xenia, including metaxenia. *Horticultural Science* 27:722-728.

Dickinson, H. 1999. No stigma attached to male rejection. *Science* 286:1690-1691.

Engleman, E. M. 1960. Ovule and seed development in certain cacti. *American Journal of Botany* 47: 460-467.

Flores V., E. M. 1973. Algo sobre la morfología y anatomía de semillas de cactaceae. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 167 p.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Flores V., E. M. y E. M. Engleman. 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de semillas de cactáceas. I Desarrollo y estructura. *Revista de Biología Tropical* 24: 199-227.

Ganders, F. R. 1976. Self-incompatibility in the Cactaceae. *Cactus and Succulent Journal (G. Britain)* 38:38-40.

Gobierno de Nicaragua. 1994. Guía tecnológica para la producción de pitahaya. Gobierno de Nicaragua (2ª Edic.). Desarrollo de la producción agrícola en la zona de la meseta. Proyecto CEE-ALA 86/30. Instituto Nicaragüense de Reforma Agraria. Comunidad Económica Europea. San Marcos, Carazo, Nicaragua. 70 p.

Grimaldo J., O. 2001. Caracterización citológica y morfológica de 21 genotipos de pitahaya (*Hylocereus undatus*). Tesis Doctor en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Especialidad Genética. México. 81 p.

Güemez R., F. J. 1996. Producción y realidad prospectiva del mercado regional de la pitahaya en México. pp 105-115. *In*: R. Castillo M. y H. Cáliz De Dios (Compiladores.). Primer curso teórico práctico sobre el cultivo de la pitahaya (Memorias). Universidad de Quintana Roo. Chetumal, Q. Roo. México.

Gupton, G. L. y J. M. Spiers. 1994. Interspecific and intraspecific pollination effects in Rabbiteye and Southern Highbush Blueberry. *Horticultural Science* 29:324-326.

Hair, J. F. (Jr.), R. E. Anderson, Tatham, R. L. y W. C. Black. 1999. Analisis Multivariante. 5ª Edic, Prentice Hay. Madrid. 799 p.

Hallden, C., G. Karisson, C. Lind, I. M. Moller y W. K. Heneen. 1991. Microsporogenesis and tapetal development in fertile and cytoplasmic male sterile sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Sexual Plant Reproduction* 4:215-225.

Haring, V., J. E. Gray, B. A. McClure, M. A. Anderson, y A. E. Clarke. 1990. Self-incompatibility: a self-recognition system in plants. *Science*-250:937-941.

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London. 892 p.

Hartman, H. T. y D. E. Kester. 1987. *Propagación de plantas: principios y prácticas*. 2ª. Edic. Compañía editorial continental. México. 760 p.

Haung, Y. H., C. E. Johnson, G. A. Lang y M. D. Sundberg. 1997. Pollen sources influences on early fruit growth of Southern Highbush Blueberry. *Horticultural Science* 122:625-629.

Hernández-García, G. y E. García V. 1991. Anatomía comparada de óvulos y semillas de dos especies del género *Mammillaria* (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 51: 25-38.

Heslop-Harrison, J. 1975. Incompatibility and the pollen-stigma interaction. *Annual Review of Plant Physiology* 26:403-425.

Hessen, A. A. J. y A. Lenin T. N. 1995. ¡La pitahaya se abre paso!. Cultivo exótico con potencial de exportación para las regiones tropicales de América. *Agricultura de las Américas* 44:6-10.

Hill-Cottingham, D. G. y R. R. Williams. 1967. Effect of time of application of fertilizer nitrogen on the growth, flower development and fruit set of maiden apple trees, var. Lord Lambourne, and on the distribution of total nitrogen within the trees. *Journal Horticultural Science* 42:319-338.

Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York. 503 p.

Kabayashi, A. 1996. Cactus and succulents in Japan. Part II. Cactus and Succulent Journal 68:21-23.

Kahn, T. L., C. J. Adams y M. L. Arpaia. 1994. Paternal effects on fruit and seed characteristics in cherimoya (*Annona cherimolla* Mill.). *Scientia Horticulturae* 59:11-25.

Kapil, R. N. y N. Prakash. 1969. Embryology of *Cereus jamacaru* and *Ferocactus wislizenii* and comments on the systematic position of the Cactaceae. *Bot. Notiser* 122: 407-426.

Kimnach, M. 1955. *Hylocereus calcaratus*. *Cactus and Succulent Journal of America* (U. S.) 10:102-105.

Kimnach, M. 1968. *Hylocereus stenopterus*. *Cactus and Succulent Journal of America* (U. S.) 40:11-13.

Kimnach, M. 1984. *Hylocereus escuintlensis* a new species from Guatemala. *Cactus and Succulent Journal of America* (U. S.) 56:177-180.

Kohlmann C., B. 1994. "Algunos aspectos de la taxonomía numérica y sus usos en México". pp 95-98. *In*: Llorente B., J., y I. Luna V. (Comps.). *Taxonomía Biológica*. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo de Cultura Económica.

Lichtenzweig, J., S. Abbo, A. Nerd, N. Tel-Zur y Y. Mizrahi. 2000. Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *American Journal of Botany* 87:1058-1065.

López C., M. de L., J. Márquez G. y G. Murguía S. 1998. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 116 p.

Maheshwari, P. y R. N. Chopra. 1955. The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dillenii* Haw. *Phytomorphology* 5:112-122.

Maldonado P., L. 2000. Caracterización y clasificación fenotípica de Pitahaya Blanca (*Hylocereus undatus* (Haworth) Britton y Rose) del estado de Yucatán. Universidad Autónoma Chapingo. Centro Regional Universitario Península de Yucatán. Tesis de licenciatura. Ingeniero Agrónomo Especialista en Zonas Tropicales. Mérida, Yucatán, México. 119 p.

Maltez P., R. 1994. Caracterización de las variedades de pitahaya cultivadas en Nicaragua. pp 21-42. *In*: Memoria del primer encuentro nacional del cultivo de la pitahaya. San Marcos, Carazo, Nicaragua. 21-42pp.

Martínez H., E. 1983. Germinación de semillas de *Stenocereus griseus* (Haw) Buxbaum (Pitayo de Mayo). *Cactáceas y suculentas mexicanas* 37:51-57.

Matton, D. P., N. Nass, A. E. Clarke y E. Newbigin. 1994. Self-incompatibility: How plants avoid illegitimate offspring. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 91:1992-1997.

Méndez L., I y J. L. Villaseñor R. 1997. Breve guía para el uso de NTSYS-pc en estudios de taxonomía numérica. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 19 p. (No publicado)

Méndez L., I. 1998. Estudio fenético del género *Russelia* Jacq. (Scrophulariaceae) Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 117 p.

Metz, C., A. Nerd y Y. Mizrahi. 2000. Viability of pollen of two fruit crop cacti of the genus *Hylocereus* is affected by temperature and duration of storage. *Horticultural Science* 35:199-201.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Mizrahi, Y. and A. Nerd. 1996. New crops as possible solution to the troubled Israeli export market. pp 56-64. *In*: J. Janick and J. E. Simon (edits.) *Progress in New Crops: Proceedings of the third national new crops symposium*. American Society of Horticultural Science.

Monterrey M., J. 1994. Historia de la pitahaya (*Hylocereus undatus*) en La Meseta de los Pueblos, Nicaragua. pp. 8-13. *In*: Memoria del primer encuentro nacional del cultivo de la pitahaya. San Marcos, Carazo, Nicaragua.

Moore P. D., J. A. Webb y M. E. Collinson. 1991. *Polen analysis*. 2ª Edit. Blackwell scientific Publications. Oxford. 216 p.

Nerd A. y Y. Mizrahi. 1997. Reproductive biology of cactus fruit crops. *Horticultural Reviews* 18:321-345.

Neumann, M. 1935. Die Entwicklung des pollens, der samenanlage und des Embryosackes von *Pereskia amapola* var *argentina*. *Österr. Bot. Zeitschr* 84:1-30.

Newbiggin, E., M. A. Anderson, y A. E. Clarke. 1993. Gametophytic self-incompatibility systems. *The Plant Cell* 5-1315-1324.

Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge. Cambridge University Press. 270 p.

Orozco-Segovia A. y C. Vázquez-Yanes. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum* 10:126-146.

Orozco-Segovia A. y C. Vázquez-Yanes. 1992. Los sentidos de las plantas: la sensibilidad de las semillas a la luz. *Ciencia* 43:399-411.

- Ortíz H., Y. D. 2000. Hacia el conocimiento y conservación de la pitahaya. IPN-SIBEJ-CONACYT-TMCN. Oaxaca, México. 124 p.
- Palser, B. F. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Embryology. *Annals of The Missouri Botanical Garden* 62:621-646.
- Ramírez M., F. De J. 1999. Caracterización y compatibilidad en pitahaya *Hylocereus* sp. Tesis de Maestría en Ciencias en Horticultura. Universidad Autónoma Chapingo, México. 108 p.
- Raveh, E., J. Weiss, A. Nerd, y Y. Mizrahi. 1993. Pitayas (Genus *Hylocereus*): A New fruit crop for the Negev desert of Israel. pp. 491-495. *In*: J. Janick and J. E. Simon (eds.), *New Crops*. Wiley, New York.
- Reyes R., N. de la P. 1995. El cultivo de las pitahayas y sus perspectivas de desarrollo en México. Gobierno del Estado de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. 91 p.
- Rodríguez C., A. 2000. Pitahayas: estado mundial de su cultivo y comercialización. Fundación Yucatán Produce, A. C., Universidad Autónoma de Capingo. Maxcanú, Yucatán, México. 153 p
- Rojas-Aréchiga, M., A. Casas y Carlos Vázquez-Yanes. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacan-Cuicatlán Valley, Central México. *Journal of arid environments* 49:279-287.
- Rojas-Aréchiga, M., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez-Yanes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of arid environments* 36:571-578.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of arid environments* 44:85-104.

Rojas-Aréchiga, M., C. Vázquez-Yanes y A. Orozco-Segovia. 1998. Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology* 135: 207-214.

Schopfer, Ch. R., M. E. Nasrallah y J. B. Nasrallah. 1999. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica*. *Science* 286:1697-1699.

Shimomura, T. y K. Fujihara. 1980. Stimulation of axillary shoot formation of cuttings of *Hylocereus trigonus* (Cactaceae) by pre-soaking in benzyl-adenine solution. *Scientia Horticulturae* 13:289-296.

Smith, H. 1995. Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 46:289-315.

Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry, the principles and practices of statistic in biological research*. W. H. Freeman and Company. New York. 887 p.

Stephenson, A. G., J. Doughty, S. Dixon, C. Elleman, S. Hiscock y H. G. Dickinson. 1997. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica oleracea* is located in the pollen coating. *The plant journal* 12:1351-1359.

Stuessy, T. D. 1990. *Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. University Press, New York. 513 p.

Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants. *Evolution* 40:117-128.

Swingle, W. T. 1928. Metaxenia in the date palm, possibly a hormone action by the embryo or endosperm. *Journal of Heredity* 19:257-268.

Taylor, N. P. 1997. Cactaceae. pp. 17-20. *In: Cactus and succulent plants-Status Survey and Conservation Action Plan*. S. Oldfield (Comp.). IUCN/SSC Cactus and Succulent Specialist Group. Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.

Taylorson, R. B. And S. B. Hendricks. 1977. Dormancy in seeds. *Annual Review Plant Physiology* 28:331-354.

Tel-Zur, N., S. Abbo, D. Myslabodski y Y. Mizrahi. 1999. Epiphytic cacti of genera *Hylocereus* and *Selenicereus* (Cactaceae). *Plant Molecular Biology Report* 17:249-254.

The-hui, K. y A. G. McCubbin. 1997. Molecular and biochemical bases of gametophytic self-incompatibility in Solanaceae. *Plant Physiology and Biochemistry* 35:171-176.

Tiagi, Y. D. 1954. Studies in the floral morphology of *Opuntia dillenii* Haworth. *Botaniska Notiser* 23: 343- 356.

Tiagi, Y. D. 1956. Polyembryony in *Mammillaria tenuis* DC. *Bull Bot. Soc. Univ. Saugar* 8: 25-27.

Tiagi, Y. D. 1957. Studies in floral morphology. III. A contribution to the floral morphology of *Mammillaria tenuis* DC. *Jour. Univ. Saugar* 6B: 7-31.

Tiagi, Y. D. 1967. Contribution to the embryology of the genus *Pereskia*. *Proc. 54th Indian. Sci. Congr. (Hyderabad) Pt III Abstr.* 324-325.

Tobe, H. 1987. The embryology of angiosperms: Its broad application to the systematic and evolutionary study. *The Botanical Magazine, Tokio* 102:351-367.

Tromp, J. y O. Borsboom, 1994. The effect of autumn and spring temperature on fruit set and the effective pollination period in apple and pear. *Scientia Horticulturae* 60:23-30.

Tsukada, M. 1964. Pollen morphology and identification II. Cactaceae. *Pollen Spores* 6:45-84.

Valley, P. 1976. JB-4. Embedding Kit. Polysciences. Inc. Printed in USA.

Vázquez S., S. 1996. Asimetría reproductiva entre los morfos florales de *Erythroxylum havanense* Jacq. (Erythroxylaceae). Un enfoque embriológico y anatómico. Tesis Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. 65 p.

Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia* 83:171-175.

Weiss J., A. Nerd y Y. Mizrahi. 1994a. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. *Horticultural Science* 29:1487-1492.

Weiss J., A. Nerd y Y. Mizrahi. 1994b. Flowering and pollination requirements in *Cereus peruvianus* cultivated in Israel. *Israel Journal of Plant Science* 42:149-159.