



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Desarrollo de las flores masculinas de la
especie dioica *Pereskia portulacifolia* (L.)
DC. (Cactaceae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

ALDEBARAN CAMACHO VELÁZQUEZ

TUTORA

DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA

2009



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



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.

1. Datos del alumno

Apellido paterno: Camacho

Apellido materno: Velázquez

Nombre(s): Aldebaran

Teléfono: 56431041

Universidad: Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad o escuela: Facultad de Ciencias

Carrera: Biología

No. de cuenta: 300004595

2. Datos del tutor

Grado: Dra.

Nombre(s): Sonia

Apellido paterno: Vázquez

Apellido materno: Santana

3. Datos del sinodal 1

Grado: Dra.

Nombre(s): Guadalupe Judith

Apellido paterno: Márquez

Apellido materno: Guzmán

4. Datos del sinodal 2

Grado: Dr.

Nombre(s): Ángel Salvador

Apellido paterno: Arias

Apellido materno: Montes

5. Datos del sinodal 3

Grado: Dra.

Nombre(s): Silvia

Apellido paterno: Espinosa

Apellido materno: Matías

6. Datos del sinodal 4

Grado: M. en C.

Nombre(s): Mónica Karina

Apellido paterno: Pérez

Apellido materno: Pacheco

7. Datos del trabajo escrito

Título: Desarrollo de las flores masculinas de la especie dioica *Pereskia portulacifolia* (L.) DC. (Cactaceae)

Número de páginas: 48 p.

Año: 2009



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Desarrollo de las flores masculinas de la especie dioica *Pereskia portulacifolia* (L.) DC. (Cactaceae)

realizado por **Camacho Velázquez Aldebaran** con número de cuenta **3-0000459-5** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán 

Propietario Dr. Ángel Salvador Arias Montes 

Propietario Dra. Sonia Vázquez Santana 
Tutora

Suplente Dra. Silvia Espinosa Matías 

Suplente M. en C. Mónica Karina Pérez Pacheco 

Atentamente,

"POR MI RAZA HARÁ EL ESPÍRITU "

Ciudad Universitaria, D. F., a 11 de marzo de 2009

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA


DR. PEDRO GARCÍA BARRERA

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Señor titular: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

*Esta tesis la dedico a mis **padres** por brindarme su apoyo a lo largo de este camino
que empezó desde el momento que me dieron las primeras lecciones
de vida: el caminar, el hablar, el querer...
hasta esta gran primera meta de mi vida
el terminar una carrera.*

*A mi hermano **Rigel** por ayudarme en lo que le pido,
por tratar de comprenderme y
por que me quiere a pesar de que seamos
tan diferentes.*

*A mis **abuelos**, especialmente a mi abuelita chicha
por ser para mí como una segunda mamá,
por su cariño, amor y por su riquísima comida.*

*A toda mi **familia** por alentarme a terminar la tesis,
por su cariño, amor y los momentos felices
que pasamos cuando estamos todos reunidos.*

*A todos mis **sobrinos** por brindarme
y causarme siempre una sonrisa.*

*A mi asesora **Sony**
por todo el apoyo que me brindó
a lo largo de este trabajo, por su paciencia
para explicarme y compartir sus conocimientos.*

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por guiarme en todo momento, por sus enseñanzas, consejos, cuidados y amor.

A mi hermano Rigel por su ayuda para que esto fuera posible.

A mis amigos Adrián, Fernando, Jorge, Luisa, Magali, Mario, Montse, Monty, Mony, Nalle, Oso, Pilar, Quetzalli, Rubí, Rubén, Saúl, Vicente y Wendy por haber compartido esos días de fiestas, reuniones, comidas, prácticas...que fueron tan divertidas. Principalmente a Maga, Fer y al Compa por compartir con ellos a parte de eso días de fiestas platicas, consejos, anécdotas...

A mi amiga Rocío por brindarme su apoyo académico, sus pláticas y por su paciencia cuando me ayudaba en el laboratorio.

A mis amigos del taller Alfonso y Silvia por su compañía y consejos para realizar este trabajo.

A mis compañeras del laboratorio Amelia, Diana, Dulce, Erik, Moni, Raúl y Rebeca porque siempre estaban ahí para ser menos tedioso y divertido el Lab.

A las profesoras del Taller Judith Márquez Guzmán, Margarita Collazo Ortega, Sonia Vázquez Santana, Karina Jiménez Durán, Patricia Olguín Santos y Ana Laura López Escamilla por sus comentarios, sugerencias y compartir sus conocimientos.

A mi asesora Sony por brindarme su apoyo, conocimiento y paciencia a lo largo de esta investigación.

A la Dra. Judith Márquez por su apoyo, consejos y la revisión de este trabajo.

Al Dr. Salvador Arias M. por su atención y comentarios a este trabajo.

La Dra. Silvia Espinosa M. por su apoyo en el Microscopio Electrónico de Barrido y por las correcciones, apuntes y consejos hechos a este trabajo.

A la M. en C. Mónica K. Pérez Pacheco por revisar este trabajo y asesoría para la realización de este trabajo.

Anabel del laboratorio de Microcine por su ayuda en la toma de microfotografías.

Al M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong por su asesoría y consejos durante todo el trabajo de Laboratorio.

Y a la Universidad Nacional Autónoma de México.

El presente trabajo fue gestado y realizado en el taller "Biología del desarrollo y función de las estructuras reproductoras en cactáceas", del plan de estudio de la carrera de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	4
Sistemas sexuales en angiospermas	4
El dioicismo	5
Sistemas sexuales en la familia Cactaceae	7
Subfamilia Pereskioideae	9
Subfamilia Opuntioideae	9
Subfamilia Cactoideae	12
<i>Pereskia portulacifolia</i> (L.) DC	16
OBJETIVOS	18
MATERIAL Y MÉTODOS	19
Sistema de estudio	19
-Zona de colecta	20
Colecta del material biológico	20
Procesamiento del material	20
-Deshidratación	20
-Inclusión en paraplast	21
-Inclusión en LR-White	21
-Microscopía electrónica de barrido	22
RESULTADOS	24
MORFOLOGÍA FLORAL	24
DESARROLLO DE LOS VERTICILLOS SEXUALES	24
-Desarrollo del androceo del morfo floral masculino	24
-Desarrollo del gineceo del morfo floral masculino	32
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIONES	44
LITERATURA CONSULTADA	45

RESUMEN

La condición sexual predominante en la familia Cactaceae es la hermafrodita, únicamente 27 especies agrupadas en 9 géneros se han reportado que presentan poblaciones con flores unisexuales.

Pereskia portulacifolia es una de las especies de cactáceas que presenta flores unisexuales, con un sistema reproductivo dioico. En este estudio se describe el desarrollo de las flores masculinas de *P. portulacifolia*, una especie endémica de la isla formada por República Dominicana y Haití.

Se colectaron botones florales en distintas etapas de desarrollo y flores en anthesis, las cuales fueron procesadas mediante diversas técnicas de histología y microscopía.

La flor masculina en anthesis presenta un androceo que tiene estambres con filamentos largos y sinuosos, las anteras dorsifijas de color rosa que producen una gran cantidad de granos de polen, la dehiscencia de la antera es longitudinal. Los granos de polen al momento de la dehiscencia de la antera son tricelulares, esféricos, pericarpados con 12 aberturas, exina tectada, perforada y equinada. Estas flores masculinas también inician el desarrollo del gineceo, el cual es reducido y no funcional. En éste el ovario es ínfero, unilocular con piso cóncavo, sin óvulos; el estilo es reducido (estilodio), la parte apical de los carpelos forman un estigmodio de seis a ocho lóbulos filiformes sin diferenciación de papilas estigmáticas.

De las diversas especies de cactáceas estudiadas en nuestro grupo de trabajo que presentan flores unisexuales, *P. portulacifolia* es la única especie cuyas flores masculinas carecen completamente de óvulos, ya que en las otras especies (*P. zinniiflora*, *Opuntia stenopetala* y *O. robusta*) los primordios de óvulos pueden presentarse ocasionalmente, aunque estos degeneran.

INTRODUCCIÓN

Las cactáceas, con alrededor de 200 géneros y unas 2000 especies, pertenece al orden de las Caryophyllales. La familia Cactaceae comprende cuatro subfamilias: Pereskioideae, Maihuenioideae, Opuntioideae y Cactoideae, esta última dividida en nueve tribus (Anderson, 2001).

Las cactáceas son nativas del continente americano, se encuentran distribuidas desde Peace River, en el norte de Canadá, a 59° de latitud Norte, hasta la Patagonia, en Argentina, a 52° de latitud Sur, y desde el nivel del mar hasta una altitud de 5100 en Perú (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). En las selvas húmedas de África, Madagascar y Ceylán se encuentra *Rhipsalis baccifera* como una especie introducida; mientras que algunas especies de *Opuntia* también fueron introducidas en la cuenca del Mediterráneo y del Mar Rojo, así como en los desiertos de Australia (Bravo-Hollis, 1978).

Las cactáceas se han diversificado en un considerable número de especies y formas de vida. Por sus características morfológicas y fisiológicas son resistentes a la sequía, por lo que han podido colonizar zonas áridas y semi-áridas principalmente (Arias *et al.*, 2001). Se encuentran representadas en los distintos tipos de vegetación (excepto en la vegetación acuática), debido a que fueron adquiriendo formas y adaptándose a diversos hábitats (Bravo-Hollis, 1978). Las especies de la familia Cactaceae se caracterizan por la presencia de aréolas, las cuales están conformadas por tejido meristemático, con la capacidad de dar origen a cualquier tipo de tejido u órgano (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). Son plantas perennes, cuya vida puede durar más de dos años o por tiempo indefinido, según la especie (Arreola, 1997).

Las flores de las cactáceas tienen formas, tamaños y colores muy diversos. Surgen de las aréolas cercanas al ápice de los tallos, en corona o en hileras longitudinales. Generalmente constan de un amplio receptáculo o pericarpelo, que además de englobar al ovario se extiende hacia arriba, integrando un tubo con podarios, aréolas y escamas. Los tépalos que integran

el perianto se producen en series espiraladas en la parte superior del receptáculo. Los estambres se forman en las paredes internas del tubo floral. El ovario puede ser desde ínfero hasta súpero y forma generalmente numerosos óvulos; el estilo se bifurca en 3-20 lóbulos estigmáticos (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Anderson, 2001; Scheinvar, 2004).

Las flores de las cactáceas usualmente son sésiles, solitarias o raramente agrupadas en inflorescencias y generalmente con simetría radial. La mayoría de éstas requieren de polinización cruzada, para formar semillas, pero la autogamia o autopolinización también puede ocurrir en algunos grupos (Anderson, 2001; Scheinvar, 2004).

La familia Cactaceae comprende en su mayoría especies que presentan flores bisexuales (Anderson, 2001; Orozco, 2002; Scheinvar, 2004; Flores 2005). Los estudios embriológicos que se han efectuado de la familia, en su mayoría han sido de especies que poseen este tipo de flores. Pocas especies dentro de la familia tienen flores unisexuales, como es el caso de algunos miembros del género *Pereskia*.

Siendo *Pereskia* un género hermano al resto de las cactáceas (Nyffeler, 2002; Edwards *et al.*, 2005), se estudiará la embriología de las flores masculinas de *Pereskia portulacifolia*, que ha sido descrita como dioica (Leuenberger, 1986) ya que presenta plantas con flores masculinas y plantas con flores femeninas, para tratar de entender cuales son las características florales (androceo y gineceo) ancestrales presentes en esta especie.

ANTECEDENTES

Sistemas sexuales en angiospermas

Los sistemas reproductores de las angiospermas presentan una gran diversidad de expresiones e incluyen todas las manifestaciones del sexo en las plantas, lo cual afecta la relativa contribución genética a la siguiente generación de los individuos de una especie y pueden tener diferentes implicaciones para la reproducción cruzada y la polinización (Thomson y Barrett, 1981).

La mayoría de las angiospermas son hermafroditas, es decir, presentan flores con gineceo y androceo fértiles. El porcentaje reportado varía del 90% (Lebel-Hardenack y Grant, 1997) al 94% (Renner y Ricklefs, 1995). Además de este sistema reproductivo, las angiospermas tienen una amplia diversidad de sistemas sexuales, donde se ven involucrados diversas formas de expresión del sexo como los sistemas monoico, ginomonoico, andromonoico, trimonoico, dioico, ginodioico, androdioico, trioico, los sistemas heterostílicos, así como mecanismos temporales como el dicogámico (Bawa, 1980; Bawa y Beach, 1981; Barrett, 1998, 2002; Ainsworth, 2000). Las especies de plantas unisexuales y sus formas mezcladas parecen estar distribuidas en todas las familias de angiospermas, alrededor del 75% de las familias incluyen especies dioicas, sugiriendo eventos evolutivos independientes (Orozco, 2002).

El sistema dioico que ocupa el interés del presente estudio se describe como un sistema sexual con plantas que portan flores femeninas así como plantas con flores masculinas. Mientras que en el ginodioico, las poblaciones están compuestas de plantas femeninas y plantas hermafroditas. En el androdioico, las poblaciones tienen plantas masculinas y plantas hermafroditas. El sistema trioico tiene plantas femeninas, plantas masculinas y plantas hermafroditas (Dellaporta y Calderón-Urrea, 1993; Barrett, 1998; Ainsworth,

2000). En la figura 1 se esquematizan los diversos sistemas sexuales de angiospermas (Ainsworth, 2000).

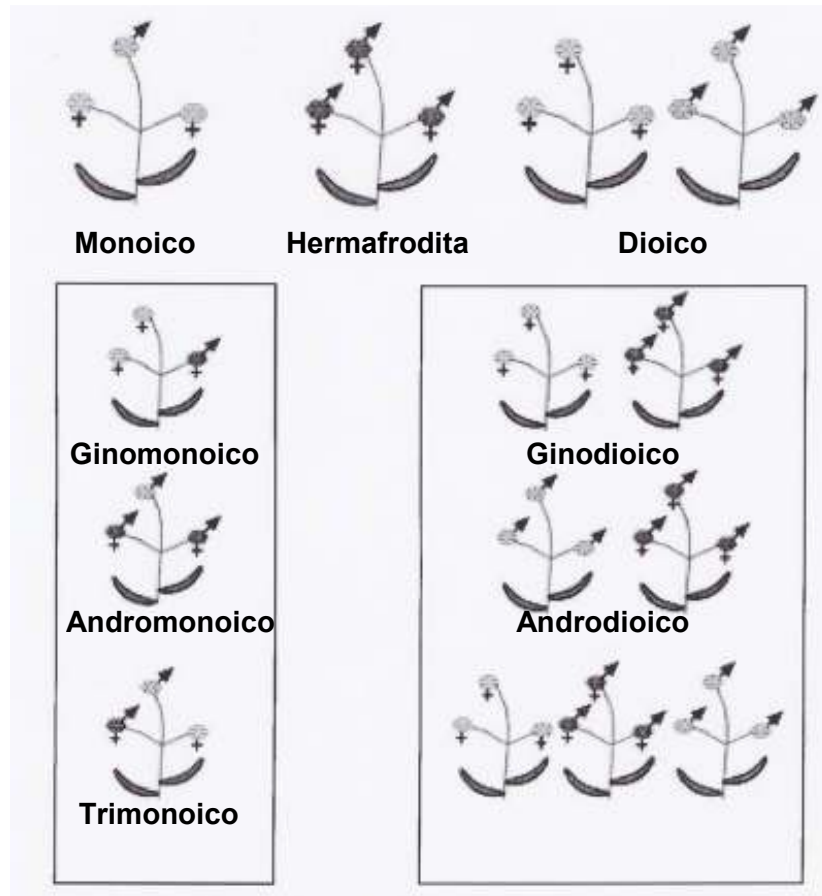


Figura 1. Sistemas sexuales en plantas (tomado de Ainsworth, 2000)

El dioicismo

El dioicismo es ampliamente conocido. Al menos en el 7% de los 13 000 géneros de angiospermas hay alguna especie dioica y el 6% de las aproximadamente 240 000 especies de angiospermas son dioicas y están representadas en varias familias de angiospermas, lo que sugiere que este sistema reproductivo se ha originado numerosas veces durante la evolución de las plantas con flor (Hoffman, 1992; Renner y Ricklefs, 1995; Barrett, 1998). El sistema dioico está presente en mayor proporción en las familias Menispermaceae, Myristicaceae, Monimiaceae, Euphorbiaceae, Moraceae,

Cucurbitaceae, Anacardiaceae y Urticaceae y parece ser más común entre los géneros de dicotiledóneas que entre las de monocotiledóneas (Renner y Ricklefs, 1995).

Durante las etapas tempranas del desarrollo floral de la mayoría de las especies monoicas y dioicas, las flores unisexuales no se pueden distinguir de las flores bisexuales, ya que los primordios de carpelos y estambres comienzan a desarrollarse, la aborción o interrupción de un órgano ocurre posteriormente variando la etapa de desarrollo en que esto ocurre entre especies (Lebel-Hardenack y Grant, 1997; Ainsworth, 2000). En muy pocas especies monoicas y dioicas, las flores unisexuales nunca presentan vestigios del órgano sexual faltante, debido a que éste nunca se desarrolla (Ainsworth, 2000).

Con respecto a la evolución del dioicismo se ha asumido que la endogamia o reducción de la autopolinización, es la principal fuerza de selección que favorece la evolución de este sistema reproductivo. Sin embargo, existen otras fuerzas de selección como el uso eficiente de los recursos para optimizar las funciones femeninas o masculinas, el dimorfismo sexual, que además modifica la distribución espacial de los recursos disponibles para los polinizadores, para la dispersión de semillas y para evitar la depredación (Bawa, 1980; Thomson y Barrett, 1981; Barrett, 1998). De esta manera se promueve la polinización cruzada y se incrementa la diversidad genética. Existen sistemas reproductores intermedios durante la evolución a la unisexualidad a partir de sistemas hermafroditas, como los sistemas ginodioico, el androdioico, el trioico, el ginomonoico, el andromonoico y el trimonoico (Ainsworth, 2000). Ross y Weir (1976), Bawa (1980) y Ainsworth (2000) sugiere que el dioicismo ha evolucionado directamente de especies hermafroditas. Mientras que otros autores sugieren que a partir de especies ginodioicas (Ross y Weir, 1976; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Dellaporta y Calderón-Urrea, 1993; Barrett, 2002), otros de especies androdioicas (Bawa, 1980; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Liston *et al.*, 1990; Wolf *et al.*, 2001; Pannell, 2002; Wolf y

Takebayashi, 2004), de especies monoicas (Bawa, 1980; Ainsworth, 2000; Barrett, 2002) y heterostílicas (Bawa, 1980; Ainsworth, 2000; Barrett, 2002).

En la propuesta del origen del dioicismo por evolución directa a partir del hermafroditismo propuesta por Ross y Weir (1976), Bawa (1980) y Ainsworth (2000) se consideran necesarias dos mutaciones independientes, una que generaría esterilidad femenina en flores que serán masculinas y la otra produciría esterilidad masculina en flores que serán femeninas. Se considera que estos eventos ocurren simultáneamente; asociado a esto, sugirieron el estricto ligado de los genes involucrados (desconocidos hasta la fecha), con lo que se prevendría la recombinación que trae como consecuencia la no reaparición del morfo hermafrodita.

Sistemas sexuales en la familia Cactaceae

La condición sexual de la familia Cactaceae es generalmente hermafrodita (Arreola, 1997; Anderson, 2001; Orozco, 2002). Arreola (1997) menciona que rara vez, por atrofia de los estambres o del estigma son unisexuales. Sin embargo, se han reportado pocas especies de cactáceas que poseen un tipo diferente a la condición hermafrodita, tales como los sistemas dioico, ginodioico, androdioico, trioico y subdioico, en ciertas poblaciones (Lindsay y Dawson, 1952; Bravo-Hollis, 1978; Kimnach, 1982; Del Castillo, 1986; Leuenberger, 1986; Hoffman, 1992; Areces-Mallea, 1992; Fleming *et al.*, 1994; Valiente *et al.*, 1997; Negrón-Ortiz, 1998; Rebman, 1998; Strittmatter *et al.*, 2000, 2002, 2006, 2008; Díaz y Cocucci, 2001; en Flores, 2005; Díaz y Cocucci, 2003; Orozco, 2002; Anderson, 2001; Rebman y Pinkava, 2001; Rebman 2003; en Baker, 2006; Negrón-Ortiz y Strittmatter, 2004; Flores, 2005; Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Sánchez, 2007; Arias, Com. Pers.; Tabla 1, modificada de Orozco, 2002 y Flores, 2005).

Tabla 1. Lista de especies de cactáceas descritas con poblaciones que presentan un sistema reproductivo distinto al hermafrodita. Modificado de Orozco (2002) y Flores (2005).

Especie	Sistema sexual	Referencia
Subfamilia Pereskioideae		
<i>Pereskia zinniiflora</i>	Dioica	(Leuenberger, 1986)
<i>P. portulacifolia</i>	Dioica	(Leuenberger, 1986)
<i>P. quisqueyana</i>	Androdioico	(Leuenberger, 1986)
<i>P. marcanoi</i>	Dioica	(Areces-Mallea, 1992)
Subfamilia Opuntioideae		
<i>Opuntia stenopetala</i> ≈ <i>O. glaucescens</i>	Dioica	(Bravo-Hollis, 1978; Orozco, 2002)
<i>O. robusta</i>	Dioica o Trioica	(Del Castillo, 1986; Silva, 2007)
<i>O. quimilo</i>	Ginodioico	(Díaz y Cocucci, 2003)
<i>O. quitensis</i>	Dioico	(Anderson, 2001)
<i>Consolea spinosissima</i>	Subdioica o Dioico	(Strittmatter y Negrón Ortiz, 2000; Strittmatter <i>et al.</i> , 2002, 2006, 2008)
<i>C. corallicola</i>	Dioico	(Negrón-Ortiz y Strittmatter, 2004)
<i>C. rubescens</i>	Dioico	(Strittmatter y Negrón Ortiz, 2000; Strittmatter <i>et al.</i> , 2006, 2008)
<i>C. millspaughii</i>	Dioico	(Strittmatter <i>et al.</i> , 2006, 2008)
<i>C. moniliformis</i>	Dioico	(Strittmatter <i>et al.</i> , 2006, 2008)
<i>C. nashii</i>	Dioico	(Strittmatter <i>et al.</i> , 2006, 2008)
<i>C. picardae</i>	Dioico	(Strittmatter <i>et al.</i> , 2006, 2008)
<i>Cylindropuntia molesta</i>	Ginodioico	(Rebman y Pinkava, 2001)
<i>C. calmalliana</i>	Ginodioico	(Rebman y Pinkava, 2001)
<i>C. sanfelipensis</i> ≈ <i>O. sanfelipensis</i>	Ginodioico	(Rebman, 1998)
<i>C. wolfii</i> ≈ <i>O. wolfei</i>	Ginodioico	(Rebman, 1998)
Subfamilia Cactoideae		
<i>Selenicereus innesii</i>	Ginodioico	(Kimnach, 1982)
<i>Pachycereus pringlei</i>	Trioico y Ginodioico	(Fleming <i>et al.</i> , 1994)
<i>Mammillaria dioica</i>	Ginodioico o Trioico	(Lindsay y Dawson, 1952; Sánchez, 2007)
<i>M. neopalmeri</i>	Ginodioico o Trioico	(Lindsay y Dawson, 1952)
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	Adrodioico	(Valiente <i>et al.</i> , 1997)
<i>Echinocereus coccineus</i>	Dioico	(Hoffman, 1992)
<i>E. mombergerianus</i>	Trioico	(Rebman, 2003; en Baker, 2006)
<i>E. yavapaiensis</i>	Dioico	(Baker, 2006)

-Subfamilia Pereskioideae

La subfamilia Pereskioideae, comprende un solo género, *Pereskia*, a la cual se le atribuyen 17 especies de las cuales cuatro poseen flores unisexuales representadas en sistemas dioicos y androdioicos (Leuenberger, 1986; Areces-Mallea, 1992). Leuenberger (1986), reporta que existen flores estaminadas en las especies *Pereskia portulacifolia*, *P. quisqueyana* y *P. zinniiflora*, en estas flores se observan lóculos sin óvulos u óvulos anormales, con estilo corto, lóbulos estigmáticos filiformes sin papilas. En *P. portulacifolia* además de las flores estaminadas se ha observado al menos un ejemplar de herbario con flores pistiladas. Las flores femeninas fueron descritas para *P. zinniiflora*, por lo que ambas especies son aparentemente dioicas (Areces-Mallea 1984; en Leuenberger, 1986). En *P. quisqueyana* no se observan flores pistiladas por lo que aparentemente hay poblaciones androdioicas. Areces-Mallea (1992) reporta a *P. marcanoi* como una especie dioica donde las flores masculinas presentan numerosos estambres viables y ovario con algunos óvulos anormales, mientras que en la flor femenina se observan estambres cortos estériles y un ovario con numerosos óvulos viables.

-Subfamilia Opuntioideae

En la subfamilia Opuntioideae, se han reportado doce especies con flores unisexuales, en tres de sus géneros, *Opuntia*, *Consolea* y *Cylindropuntia*. En esta subfamilia quizás es donde se ha realizado una mayor investigación en relación a la embriología.

En el estudio embriológico realizado por Orozco (2002) en *Opuntia stenopetala* (\approx *O. glaucescens*), se describen plantas con flores femeninas y plantas con flores masculinas, por lo que su sistema reproductor es dioico. En las flores pistiladas el gineceo presenta un ovario lleno de óvulos viables, un

estigma y un estilo bien diferenciado, mientras que los estambres son cortos, las anteras colapsadas e indehiscentes sin polen, el desarrollo de la antera se detiene en etapa de célula madre de las microsporas, no entra a meiosis. En las flores estaminadas los estambres son largos y las anteras son dehiscentes con granos de polen funcionales, pero el gineceo es reducido, presenta un estilodio que no desarrolla lóbulos estigmáticos. En el ovario se presentan tres fenotipos: (1) cavidad del ovario reducido, con óvulos únicamente en la base, anormales, (2) cavidad del ovario sin óvulos, y (3) sin cavidad del ovario.

Estudios realizados por Flores (2005) y Alfaro (2008) en las flores pistiladas de *O. stenopetala* mencionan que al entrar a meiosis la célula madre de la microspora muestra características estructurales típicas de muerte celular como: compactación de la cromatina, incremento en el número y tamaño de las vacuolas, colapso celular favoreciendo la separación de la pared celular. Por otro lado el tapete se hipertrofia, conteniendo un número elevado de vacuolas y no ocurre la división nuclear. De igual forma el resto de las capas de la pared de la antera exhiben alteraciones que sugieren que en todas ellas ocurre muerte celular programada.

Opuntia robusta, presenta poblaciones hermafroditas, dioicas y trioicas. En las flores hermafroditas el androceo y el gineceo son funcionales, las flores masculinas producen grandes cantidades de granos de polen fértiles, mientras que el estilo termina en un estigma con lóbulos atrofiados y el ovario está reducido, en ocasiones se encuentran óvulos anormales. En el caso de las flores femeninas el estilo posee múltiples lóbulos estigmáticos, el ovario tiene numerosos óvulos, sus anteras están atrofiadas, cada célula madre de la microspora se rodea de una capa de calosa e inicia la meiosis pero no se completa el desarrollo y se observan díadas, tríadas y tétradas de microsporas abortivas que se colapsan, degeneran antes de que se degrade la calosa que se formó alrededor de ellas. Se encontró que en etapa de tétradas de microsporas

ocurren procesos de fragmentación de DNA en todas las capas de la pared de la antera y en las tétradas (Del Castillo, 1986; Silva, 2007; Alfaro, 2008).

Díaz y Cocucci (2003) han estudiado a *Opuntia quimilo* y encontraron que presenta un sistema reproductivo ginodioico. Las flores pistiladas presentan estambres cortos, anteras sin granos de polen, estilo robusto con numerosos lóbulos estigmáticos, ovario con numerosos óvulos y por último, las flores hermafroditas, con gineceo y androceo funcionales, aunque con menor número de óvulos comparado con la flor femenina. Por último *Opuntia quitensis* posee poblaciones dioicas en Perú y Ecuador, aunque no se mencionan los detalles del desarrollo floral (Anderson, 2001).

Consolea spinosissima, tiene un sistema reproductor subdioico con tres morfos florales: pistiladas, estaminadas y hermafroditas, estas últimas poco representadas. En las flores pistiladas se presenta un estilo robusto, el estigma con lóbulos divergentes y un ovario lleno de óvulos bien desarrollados. Los estambres son cortos y anteras colapsadas e indehiscentes sin polen, el tapete se degrada previo a la meiosis y las células madres de las microsporas casi siempre degeneran en la Profase 1. Las flores estaminadas poseen estambres largos, con anteras dehiscentes y polen viable. El estilo y la superficie estigmática se encuentran reducidos, el ovario contiene numerosos óvulos, pero se colapsan y permanecen así hasta la antesis, hay una reducción considerable en el tejido nucelar, debido a la desintegración de las células nucleares que rodean al saco embrionario; los lóbulos del estigma permanecen cerrados (Strittmatter y Negrón Ortiz, 2000; Strittmatter *et al.*, 2002, 2006, 2008).

Negrón-Ortiz y Strittmatter (2004) reportan a *Consolea corallicola* con un sistema reproductor dioico, las flores masculinas tienen ovarios con óvulos abortados y las flores femeninas no desarrollan granos de polen, tampoco se mencionan los detalles del desarrollo floral.

En otras cinco especies del género *Consolea*: *C. rubescens*, *C. millspaughii*, *C. moniliformis*, *C. nashii* y *C. picardae* poseen un sistema sexual dioico, donde sus flores masculinas tienen óvulos abortados, mientras que en sus flores femeninas no se producen granos de polen, el tapete degenera y la microsporogénesis casi nunca pasa más allá de la Profase 1 (Strittmatter *et al.*, 2006, 2008).

Del género *Cylindropuntia* se ha señalado que *C. sanfelipensis* (\approx *Opuntia sanfelipensis*) tiene un sistema reproductor ginodioico (Rebman, 1998). Las flores femeninas presentan un estilo con numerosos lóbulos estigmáticos y un ovario con numerosos óvulos, los estambres son cortos y anteras colapsadas sin granos de polen. Mientras que en la flor hermafrodita tanto el gineceo como el androceo son funcionales. *Cylindropuntia wolfii* (\approx *Opuntia wolfei*) presenta el mismo tipo de sistema reproductor (Rebman, 1998), así como *C. molesta* y *C. calmalliana* (Rebman y Pinkava, 2001).

-Subfamilia Cactoideae

En la subfamilia Cactoideae, hay ocho especies reportadas que presentan flores unisexuales en cinco géneros: *Selenicereus*, *Pachycereus*, *Mammillaria*, *Neobuxbaumia* y *Echinocereus*.

Kimnach (1982) propone un sistema reproductor ginodioico para *Selenicereus innesii*. Las flores femeninas carecen enteramente de estambres y el ovario contiene pocos óvulos y el estilo rudimentario termina en papilas estigmáticas. Para Parfitt (1985) las características de esta flor junto con el desconocimiento de frutos y semillas, sugiere que las flores femeninas revisadas pueden estar malformadas hasta el punto de ser completamente estériles, dado lo anterior propone que la especie no es ginodioica, sino funcionalmente hermafrodita. En las flores hermafroditas tanto el gineceo y el androceo son funcionales.

En *Pachycereus pringlei* se reportan cuatro tipos de florales: hermafrodita, estaminadas, pistiladas y neutras. Esta especie puede presentar poblaciones trioicas y ginodioicas. Las flores estaminadas tienen anteras que producen grandes cantidades de granos de polen. El ovario usualmente carece de óvulos y muestra sólo masas de tejido funicular, en ocasiones algunos individuos presentan un pequeño número de óvulos los cuales a pesar de iniciar su desarrollo nunca alcanzan la madurez, aunque el estilo y estigma están totalmente desarrollados. Las flores pistiladas son más pequeñas que las hermafroditas, hay producción de frutos y las anteras carecen de polen. En las flores hermafroditas tanto el gineceo como el androceo son funcionales, mientras que en las neutras ninguno de los verticilos sexuales son funcionales (Fleming *et al.*, 1994). Núñez (2004) en su estudio embriológico encontró que la pared de la antera de la flor pistiladas es aparentemente normal, no obstante la pared de calosa que rodea a la microspora es anormal, y los granos de polen jóvenes presentan sólo restos de citoplasma colapsado, por lo que no son viables. Este mismo autor observó que en las flores estaminadas los óvulos son de dos tipos; el primero contiene funículos que finalizan en protuberancias nucelares y no desarrollan tegumentos; en el segundo los óvulos son amorfos, con la nucela cubierta parcial o totalmente por los tegumentos y el funículo.

Lindsay y Dawson (1952) proponen que *Mammillaria dioica* posee dos sistemas sexuales el ginodioico y el trioico, sin embargo, las evidencias no han sido contundentes para demostrar su verdadera sexualidad. En el estudio realizado por Sánchez (2007) en una población de Baja California Sur, se encontraron dos morfos florales, el bisexual y el femenino, por lo que concluye que esta población es ginodioica. La flor bisexual, al igual que la femenina, presenta un ovario con numerosos óvulos viables; el estilo y estigma están bien desarrollados. En la flor bisexual los estambres producen una gran cantidad de granos de polen altamente viable. En la flor femenina, las anteras se atrofian al iniciarse la meiosis de las células madres de las microsporas y en consecuencia no se forman granos de polen. El tapete muestra un desarrollo anormal, es

biestratificado y el estrato interno desarrolla engrosamientos fibrosos en sus paredes celulares semejantes a las del endotecio, las anteras se observan completamente colapsadas en la antesis. Lindsay y Dawson (1952) en la misma especie señalan que el morfo masculino es estéril femenina; además mencionan que *M. neopalmeri* presenta dos tipos de sistemas reproductivos el ginodioico y el trioico.

Neobuxbaumia mezcalaensis, tiene un sistema sexual androdioico, ya que presenta plantas con flores hermafroditas y plantas con flores masculinas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997). Las flores masculinas tienen anteras que producen grandes cantidades de granos de polen, el gineceo está completamente reducido con el ovario sin óvulos maduros y no producen frutos. En la flor hermafrodita tanto el gineceo como el androceo son funcionales. Los granos de polen producidos por ambos tipos florales, forman tubos polínicos, por lo que concluyen que ambos son funcionales.

En *Echinocereus coccineus* se ha reportado la presencia de flores unisexuales, dando como resultado un sistema sexual dioico. En las flores femeninas existen ovarios, estilos, estigmas y óvulos bien formados, producen frutos. Los estambres son cortos, con anteras colapsadas que no producen polen. En las flores masculinas tienen ovarios, estilos, estigmas y óvulos bien formados, estos no son funcionales ya que no producen frutos; los estambres tienen anteras que producen grandes cantidades de granos de polen viables (Hoffman, 1992).

Echinocereus yavapaiensis tiene un sistema sexual dioico, donde las flores masculinas no producen frutos, el estigma y la cavidad del ovario se encuentran reducidos en comparación con las flores femeninas, de las cuales sólo se menciona que las células madres de las microsporas no sufren meiosis, por lo tanto son estériles masculinas (Baker, 2006). Por último Rebman (2003;

en Baker, 2006) propone que *E. monbergerianus* posee un sistema sexual trioico pero no se mencionan los detalles.

Nyffeler (2002) y Edwards *et al.*, (2005) en sus estudios de filogenia molecular de la familia, encontraron que las pereskias aunque no son un grupo monofilético, sí representan el grupo basal de Cactaceae. Entre los caracteres primitivos se encuentran: hábito arbóreo o arbustivo, semejante al de otras dicotiledóneas leñosas; hojas laminares grandes bien desarrolladas; receptáculo de la flor con brácteas o escamas provistas de aréolas axilares; ovario súpero a semi súpero formado por varios carpelos, los cuales se unen y forman un solo estilo con lóbulos estigmáticos libres; estambres numerosos; semillas con embrión grande y cotiledones foliáceos (Bravo, 1978). Las especies del género *Pereskia* que poseen flores unisexuales se distribuyen en las islas del Caribe, *Pereskia zinniiflora* localizada en Cuba, *P. portulacifolia* en Haití y República Dominicana, *P. quisqueyana* en República Dominicana y *P. marcanoï* en Haití y República Dominicana (Fig.2).

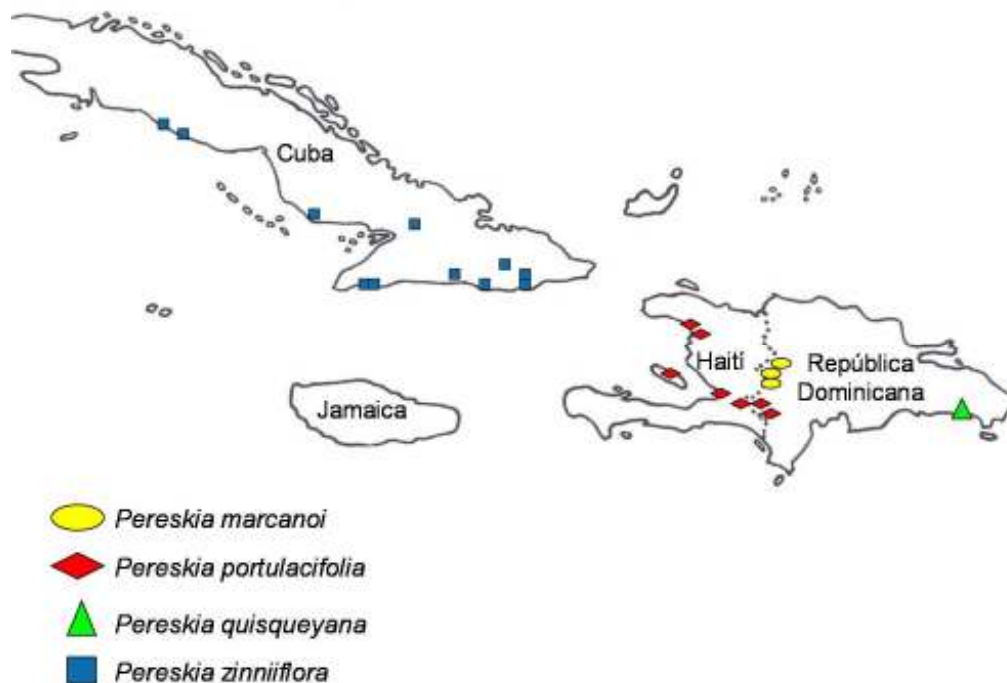


Figura 2. Distribución de las especies del Género *Pereskia* que presentan flores unisexuales.

-Pereskia portulacifolia (L.) DC.

Árbol o arbusto de 3-5(-10) m de alto (Fig. 3); el tronco mide de 15-20 cm de diámetro. Las *Raíces* son fibrosas. Las *Aréolas* son circulares a transversales-elípticas miden 1-5 mm de diámetro en las juveniles y de 7-9 mm en las aréolas del tronco. Las *hojas* varían en forma y tamaño, de obovada-espátulada a espátulada. Las *Espinas* son de 0-3 en las aréolas juveniles de varios tamaños, rígidas, extendidas y rojizas; las espinas aumentan en número hasta 50 en las aréolas más viejas, miden 10-22 mm de longitud y 0.5-0.6 mm de grosor. *Flores imperfectas*, unisexuales, terminales o subterminales, una flor por cada aréola; 30-50 mm de diámetro, corola esférica. *Flores estaminadas* de color rosa brillante a púrpura (Fig. 4), con receptáculo turbinado de 6-8 mm de diámetro, liso; estambres aproximadamente 200 más largos que el estilo; filamentos de color rosa igual que las anteras, donde hay desarrollo de polen funcional; ovario ínfero sin óvulos; el estilo reducido, mide 2-3.5 mm de longitud y 0.5-1 mm de diámetro, con bifurcaciones que forman lóbulos estigmáticos, sin papilas. *Flores pistiladas* similares a las estaminadas, excepto en la forma del receptáculo y en los verticilos sexuales; receptáculo de 10 mm de diámetro, en forma de copa, subglobular; estambres reducidos, estériles; ovario ínfero con numerosos óvulos; estilo aproximado de un mm de longitud y en diámetro, acanalado; lóbulos del estigma aproximadamente 10, miden 7 mm de longitud, subhorizontales y separados. El *Fruto* es subgloboso mide de 18-19 mm es liso a áspero cuando está seco. Semillas numerosas, obovadas, 3-3.5 mm de longitud y 1.2 mm de grueso, lisas en los lados y de color negro brillante (Leuenberger, 1986).



Figura 3. *Pereskia portulacifolia*



Figura 4. Flor masculina de *P. portulacifolia*

Abordar el desarrollo de la flor masculina de una especie funcionalmente dioica, *Pereskia portulacifolia* nos puede permitir conocer cual es la condición ancestral del androceo y gineceo que llevan a la unisexualidad en este género. Para ello es importante considerar las estructuras vestigiales en diversas partes del gineceo atrofiado como la presencia o ausencia de estigma, la presencia o ausencia de primordios ovulares y la reducción de la cámara ovárica. En cuanto al androceo es necesario conocer si ocurre correctamente la meiosis y si las anteras son dehiscentes o no.

Si el desarrollo del gineceo de *Pereskia portulacifolia* es similar al de las otras especies dioicas de cactáceas, entonces se podrá observar aborción en algunas estructuras del gineceo y se encontrarán los estados ancestrales de la unisexualidad masculina en la familia Cactaceae.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Conocer el desarrollo embriológico de las flores funcionalmente masculinas de *Pereskia portulacifolia*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir el desarrollo de la pared de la antera.
- Describir el desarrollo del grano de polen, incluyendo la microsporogénesis y la microgametogénesis.
- Describir la morfología del grano de polen maduro.
- Describir el desarrollo del gineceo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sistema de estudio

Pereskia portulacifolia fue colectada en Santo Domingo, República Dominicana. Se distribuye al suroeste de República Dominicana casi en la frontera con Haití, en este último país se encuentra al sureste casi en la frontera con República Dominicana (Fig. 5). El periodo de floración abarca los meses de marzo a agosto, y el de fructificación de mayo a agosto.

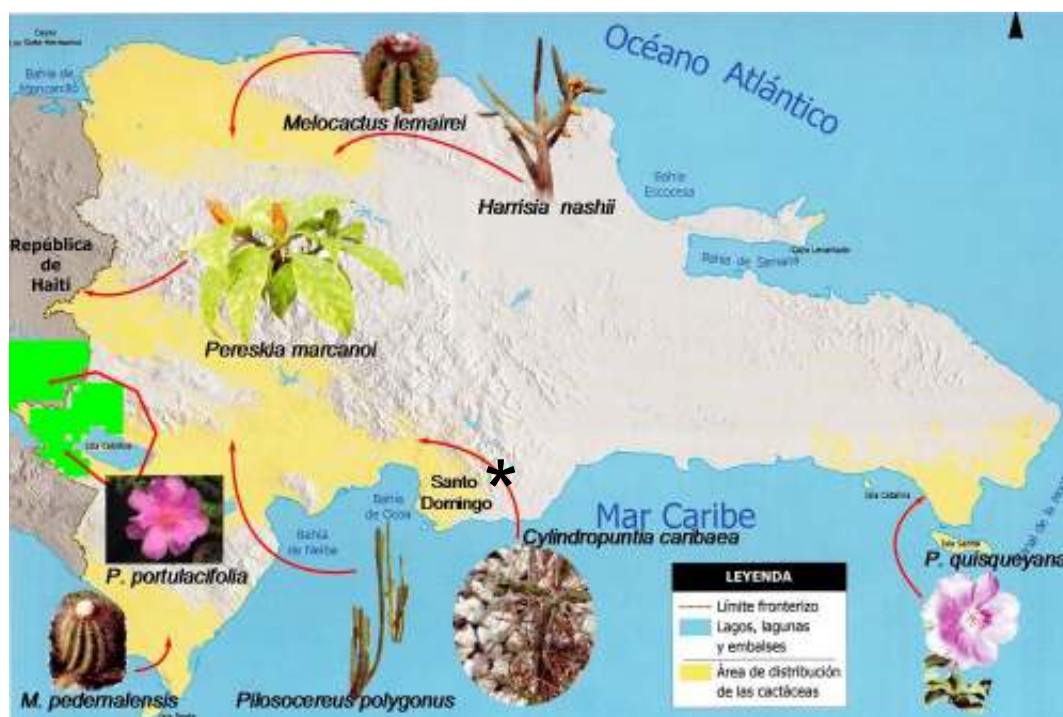


Figura 5. Principal área de distribución de *P. portulacifolia* (color verde). Zona de colecta (*). Modificado de García (2006).

-Zona de colecta

El material biológico de *Pereskia portulacifolia* fue colectado en el Jardín Botánico Nacional Dr. Rafael Ma. Moscoso de República Dominicana, ubicado en la Cd. de Sto. Domingo. Está localizado en el sector Altos de Galá, Santo Domingo, a una elevación que fluctúa entre 70-80 msnm. El clima es tropical, húmedo, con una precipitación media anual de 1366 mm, una humedad relativa de 83.7% y una temperatura promedio de 25.8°C. El suelo es de origen calizo, poco profundo y de escasa fertilidad. El relieve es ligeramente plano y con numerosas ondulaciones.

Colecta del material biológico

Se colectaron botones florales en distintas etapas de desarrollo y flores en anthesis las cuales se fijaron en alcohol 70%. Esta colecta se realizó de individuos masculinos localizados en el Jardín Botánico Nacional Dr. Rafael Ma. Moscoso en Santo Domingo, República Dominicana, el 8 y 9 de junio del 2006.

Procesamiento del material

Los botones florales se separaron de acuerdo a su diámetro mayor en la parte media del botón y se establecieron etapas de desarrollo, siendo la última las flores en anthesis (Tabla 2).

-Deshidratación

Para deshidratar los tejidos, estos pasaron por etanoles graduales (70%, 85%, 96%, 100% y 100%) de 45 minutos a una hora en cada uno. Una parte del material se incluyó en Paraplast y LR-White y otra se procesó para ser observada en el microscopio electrónico de barrido.

Tabla 2. Etapas de desarrollo establecidas.

Etapa	Diámetro del botón (mm)
1	2.72 – 3.21
2	3.26 – 3.77
3	4.62 – 5.38
4	5.48 – 6.13
5	6.36 – 6.89
6	7.5 – 8.28
7	8.4 – 9.04
8	9.2 – 9.43
9	9.76 – 10.14
10	10.47 – 11.27
11	11.55 – 13.9
12	Antesis

-Inclusión en paraplast

Para incluir en paraplast, después de la deshidratación, el material se pasó inicialmente en xilol por 15 minutos y posteriormente por mezclas de xilol-paraplast en proporciones 1:1 durante 12 h como tiempo mínimo y 24 h como máximo dentro de una estufa a una temperatura entre 55°C y 60°C. Posteriormente las muestras se impregnaron con paraplast puro durante 24 h y se incluyeron en paraplast puro en moldes metálicos.

Del material incluido se obtuvieron cortes de 10 µm de grosor en un micrótopo de rotación American Optical 820. Los cortes se desparafinaron durante 20 a 30 minutos, se pasaron por tres cambios de xilol, por un cambio en la mezcla de xilol- etanol absoluto (1:1) y se hidrataron hasta etanol 96% durante tres minutos cada uno, y se tiñeron con safranina-verde rápido en metilcelosolve (López *et al.*, 2005).

-Inclusión en LR-White

Para llevar a cabo la inclusión de LR-White, después de la deshidratación, las muestras se colocaron en una mezcla de resina LR-White-etanol absoluto (1:1) durante 2 h. Posteriormente se impregnaron en LR-White puro durante 12 horas (2 cambios). La polimerización se llevó a cabo en ausencia de oxígeno en cápsulas de plástico en una estufa a 56°C. Se realizaron cortes de 1-2 µm de grosor en un ultramicrótopo JMC-MT 990 con cuchillas de vidrio, algunos

de los cortes se tiñeron con azul de anilina decolorado 1% y otros se tiñeron con azul de toluidina 1% (López *et al.*, 2005).

Los cortes obtenidos de ambas técnicas, los que se tiñeron con azul de anilina decolorado se observaron y fotografiaron por medio de fluorescencia en el microscopio de Olympus BH-2, mientras que los cortes que se tiñeron con azul de toluidina y safranina-verde rápido se observaron por microscopía fotónica en el microscopio de Olympus Provis AX70.

-Microscopía electrónica de barrido

Para conocer el desarrollo de los verticilos sexuales, se disectaron total o parcialmente botones y flores de todas las etapas de desarrollo, removiendo las unidades del perianto. Después de llevar a cabo la deshidratación en etanoles graduales, se procesó el material en una desecadora de punto crítico con CO₂ CPD 030Bal-Tec. Este material se montó en portamuestras metálicos sobre cinta conductora de carbón y se cubrieron con oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk-II, para posteriormente ser observados en el microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5310 LV. Del material observado se tomaron placas fotográficas T-MAX 100.

Las técnicas utilizadas se sintetizan en el diagrama de flujo de la figura 6.

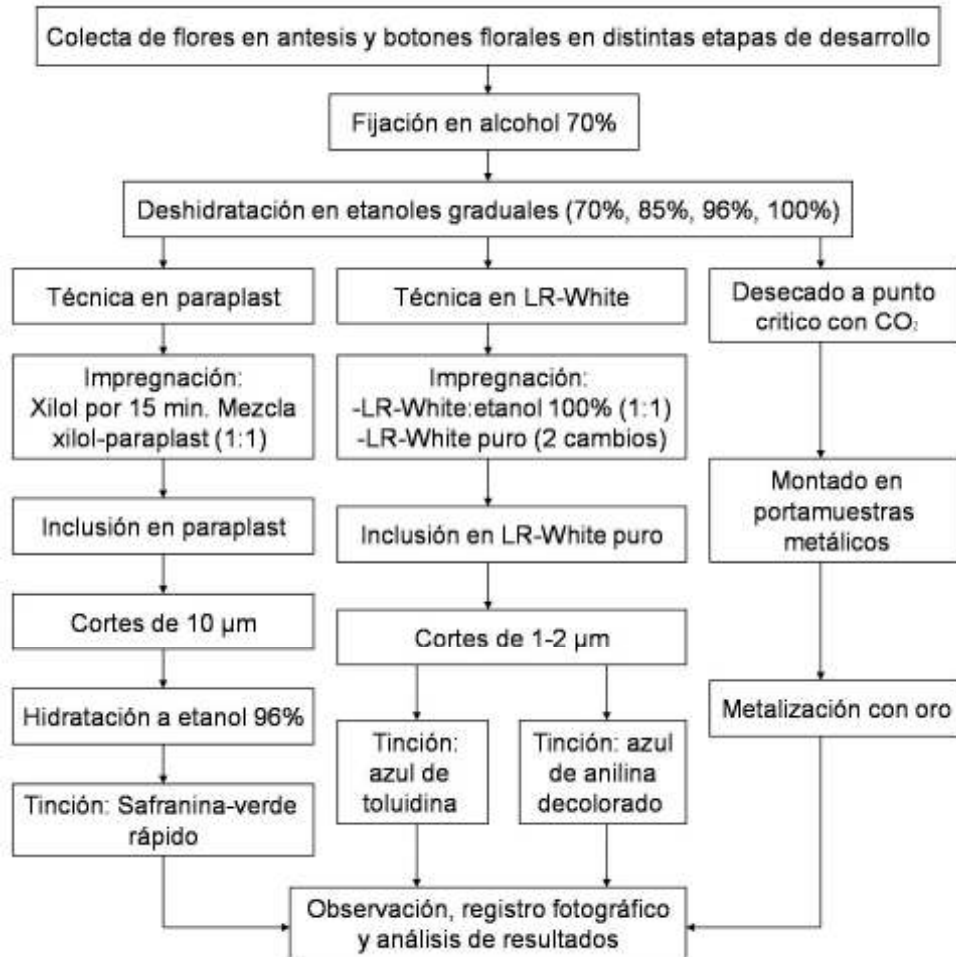


Figura 6. Diagrama de flujo de la inclusión en paraplast, inclusión en LR-White y Microscopía electrónica de barrido.

RESULTADOS

Utilizando microscopía electrónica de barrido y realizando cortes histológicos, se comparó y describió el desarrollo embriológico del morfo floral masculino de *Pereskia portulacifolia*. La presente descripción inicia a partir del momento en que los primordios carpelares se hacen evidentes entre los primordios estaminales.

MORFOLOGÍA FLORAL

El morfo floral masculino en antesis presenta un androceo que tiene estambres con filamentos largos y sinuosos, anteras dehiscentes de color rosa, las cuales producen una gran cantidad de granos de polen (Fig. 7A). El gineceo tiene un ovario ínfero y unilocular con la base cóncava, sin óvulos (Figs. 7B, C). El estilo está reducido (estilodio), acanalado y tiene una abertura central; el estigmodio muestra bifurcaciones que forman de seis a ocho lóbulos estigmoides que carecen de papilas (Figs. 7D, E).

DESARROLLO DE LOS VERTICIOS SEXUALES

-Desarrollo del androceo del morfo floral masculino

En el morfo floral masculino se lleva a cabo el desarrollo tanto de estambres como de carpelos. En los botones florales más jóvenes (etapa 1) se observan primordios de estambres que rodean a los primordios carpelares (Fig. 8A). En las etapas siguientes (3, 4) es notable que los estambres continúan diferenciándose y son más largos que los lóbulos estigmoides, las anteras empiezan a tomar una forma bilobulada y tetrasporangiada. (Figs. 8B, C). En las etapas posteriores (5-8) los filamentos de los estambres continúan alargándose haciéndose sinuosos; los estambres crecen hasta cubrir por completo al estilodio (Figs. 8D, E).

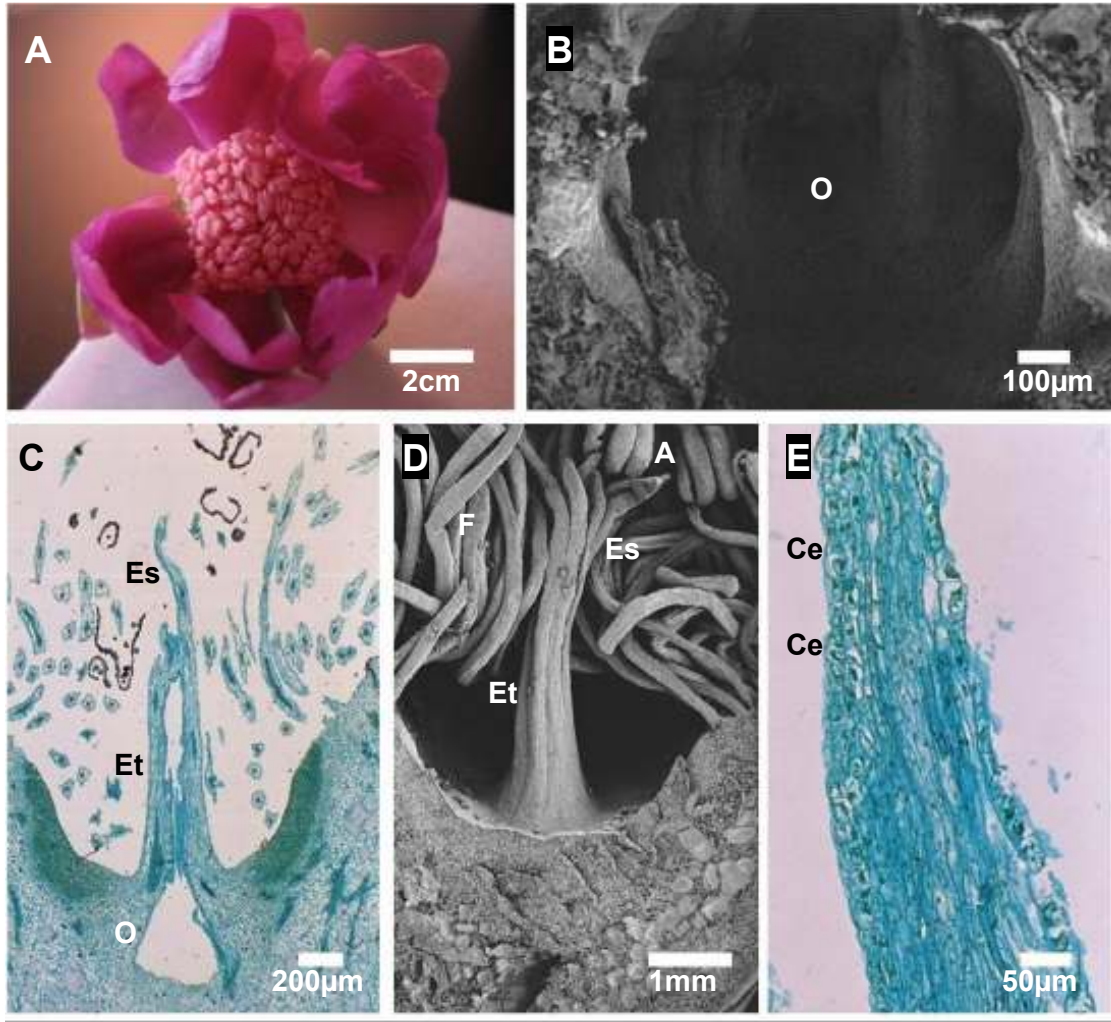


Figura 7. **Morfología de la flor masculina en antesis.** **A)** Flor vista de frente, donde se observa el androceo con numerosas anteras. **B)** Ovario sin óvulos (MEB). **C)** Corte longitudinal de flor donde se observa un ovario sin óvulos. **D)** Los estambres son más largos que el estilodio, los lóbulos estigmoides son filiformes (MEB). **E)** Corte longitudinal de un lóbulo estigmoide mostrando el máximo crecimiento de algunas células epidérmicas sin llegar a diferenciarse en papilas.

A: antera, **Ce:** células epidérmicas, **Es:** estigmoide, **Et:** estilodio, **F:** filamento, **O:** ovario.

Con relación al desarrollo de la antera, podemos observar que en los primordios de antera se diferencian cuatro protuberancias, las cuales están constituidas por una protodermis que rodea al tejido arquesporial y que corresponden a los futuros microsporangios (Fig. 9A). Las células arquesporiales se dividen en sentido periclinal, con respecto a la superficie, para dar origen a dos estratos celulares, el adyacente a la epidermis corresponde a la capa

parietal primaria y el otro dará origen al tejido esporógeno. La capa parietal primaria se divide periclinalmente para formar a las capas parietales secundarias externa e interna (Fig. 9B) a partir de las cuales se formará la pared de la antera.

La pared de la antera joven en el estado premeiótico del as células madres de las microsporas, está compuesta por cuatro capas uniestratificadas: epidermis, endotecio, capa media y tapete de tipo secretor. Dentro de cada esporangio las células del tejido esporógeno se diferencian en las células madres de las microsporas, las cuales se rodean de una pared de calosa y entran a meiosis (Fig. 9C). En esta etapa las células del tapete son binucleadas, tienen una forma cúbica y presentan un citoplasma denso, mientras que la capa media empieza a degenerar (Fig. 9D). Al término de la meiosis se forman tétradas de microsporas del tipo tetraédricas en su mayoría y en menor cantidad tétradas isobilaterales (Figs. 9E; 10A, B).

Las tétradas de microsporas se separan al degradarse la pared de calosa, quedando microsporas unicelulares libres, las cuales crecen rápidamente y la pared de éstas se engrosa (Figs. 10C).

En etapas subsiguientes (9,10) podemos notar un desarrollo más avanzado de la pared de la antera. Esta formada por la epidermis y el endotecio, la capa media se degrada por completo y sólo quedan restos del tapete. El endotecio desarrolla engrosamientos fibrosos en forma de barra (Fig. 10D) y los granos de polen aumentan de tamaño (Fig. 10E).

La microspora se divide de manera desigual originando una célula vegetativa y una célula generatriz de menor tamaño, convirtiéndose en un grano de polen bicelular (Fig. 11A). Antes de la dehiscencia de la antera, la célula generatriz se divide mitóticamente dando origen a dos células espermáticas, por lo que los granos de polen son liberados en etapa tricelular (Figs. 11B, C). Desde la etapa 11 las anteras comienzan su dehiscencia. La pared de la antera

sólo se observa la epidermis y el endotecio, las cuales se encuentran adelgazadas en la zona del estomio (Fig. 11D). Al momento de la dehiscencia, la cual ocurre en anthesis, el septo de la antera, situado entre los dos microsporangios de cada lóbulo se rompe en la zona del estomio.

La dehiscencia de las anteras es longitudinal extrorsa (Fig. 11E), liberando de esta manera a los granos de polen, los cuales son pericarpados, 12 colpos cortos, con membrana microequinada. Exina tectada, perforada y equinada (Figs. 12A, B, C, D).

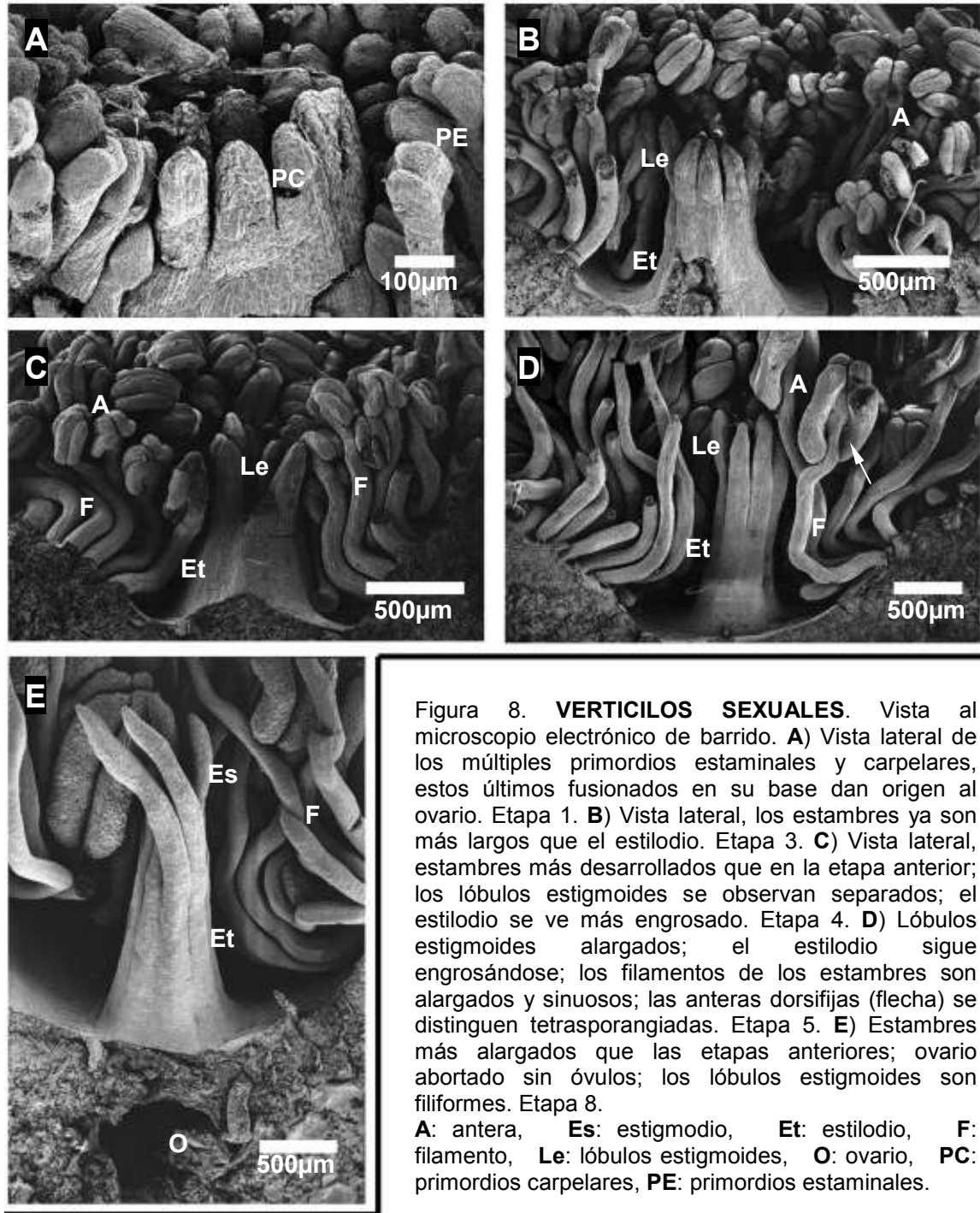


Figura 8. **VERTICILOS SEXUALES.** Vista al microscopio electrónico de barrido. **A)** Vista lateral de los múltiples primordios estaminales y carpelares, estos últimos fusionados en su base dan origen al ovario. Etapa 1. **B)** Vista lateral, los estambres ya son más largos que el estilodio. Etapa 3. **C)** Vista lateral, estambres más desarrollados que en la etapa anterior; los lóbulos estigmoides se observan separados; el estilodio se ve más engrosado. Etapa 4. **D)** Lóbulos estigmoides alargados; el estilodio sigue engrosándose; los filamentos de los estambres son alargados y sinuosos; las anteras dorsifijas (flecha) se distinguen tetrasporangiadas. Etapa 5. **E)** Estambres más alargados que las etapas anteriores; ovario abortado sin óvulos; los lóbulos estigmoides son filiformes. Etapa 8.

A: antera, **Es:** estigmodio, **Et:** estilodio, **F:** filamento, **Le:** lóbulos estigmoides, **O:** ovario, **PC:** primordios carpelares, **PE:** primordios estaminales.

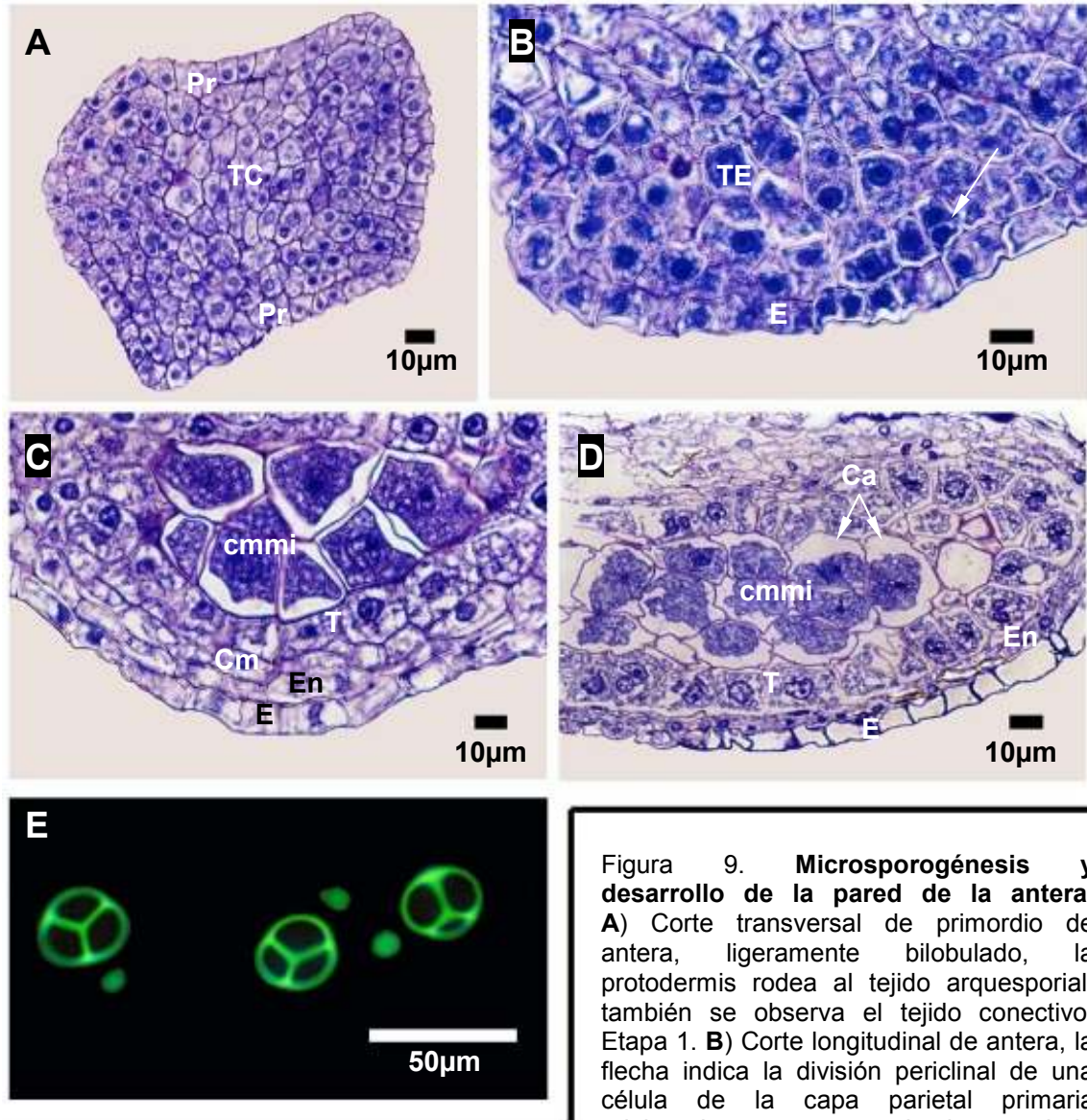


Figura 9. **Microsporogénesis y desarrollo de la pared de la antera.**

A) Corte transversal de primordio de antera, ligeramente bilobulado, la protodermis rodea al tejido arquesporrial, también se observa el tejido conectivo. Etapa 1. **B)** Corte longitudinal de antera, la flecha indica la división periclinal de una célula de la capa parietal primaria originando una capa parietal secundaria interna y otra externa. Etapa 2. **C)** Corte transversal de antera, mostrando la pared de la antera compuesta por una epidermis, endotecio, capa media y tapete con células uninucleadas. Al centro las células madres de las microsporas. Etapa 3. **D)** Corte longitudinal de antera, mostrando algunas células madres de las microsporas en meiosis rodeadas de calosa. La capa media empieza a degenerar y las células del tapete son binucleadas. Etapa 4. **E)** Tétradas tetraédricas de microsporas, observadas con fluorescencia. Etapa 5.

Ca: calosa, **Cm:** capa media, **cmmi:** células madres de las microsporas, **E:** epidermis, **En:** endotecio, **Pr:** protodermis, **T:** tapete, **TC:** tejido conectivo, **TE:** tejido esporógeno.

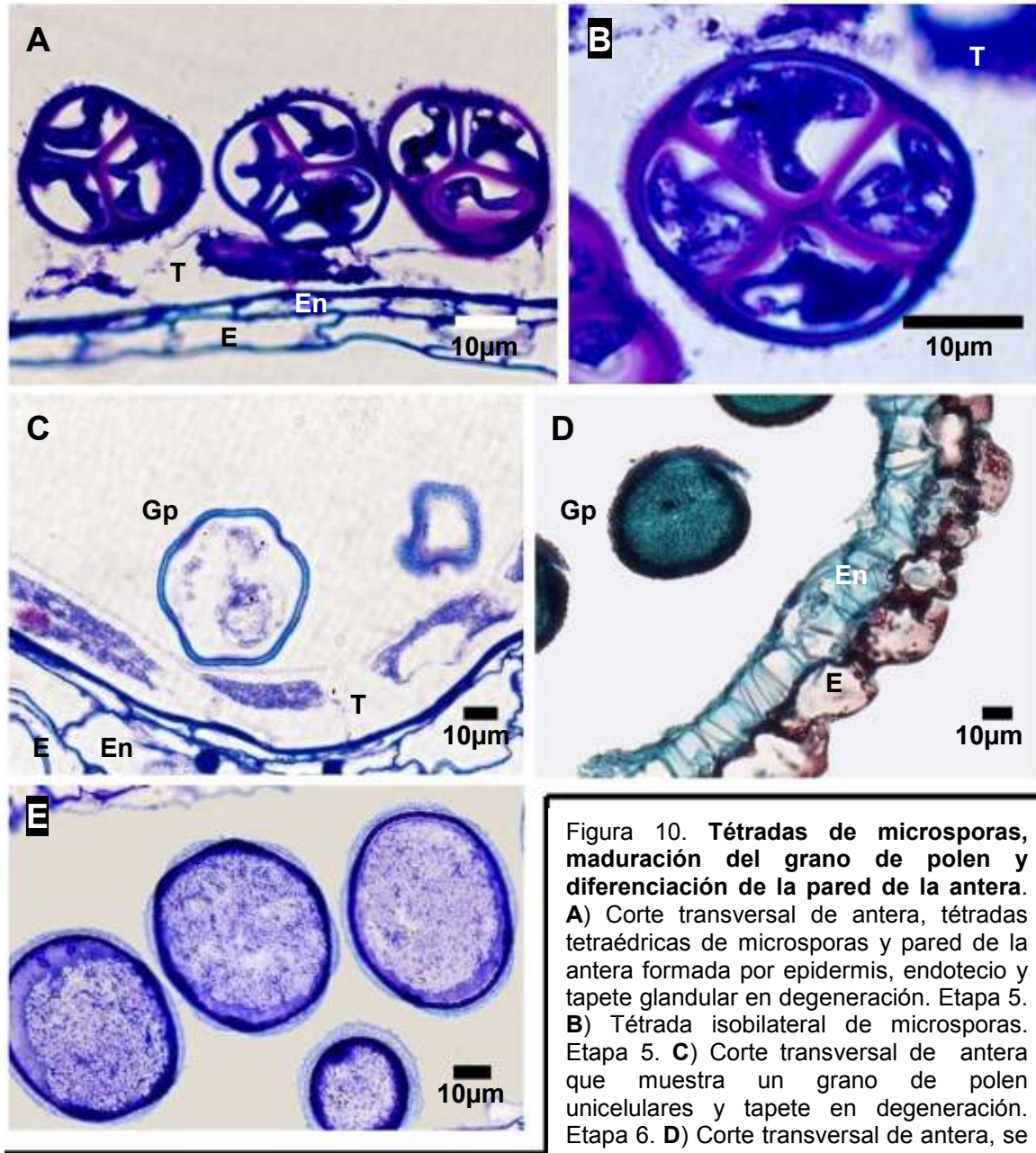


Figura 10. **Tétradas de microsporas, maduración del grano de polen y diferenciación de la pared de la antera.**
A) Corte transversal de antera, tétradas tetraédricas de microsporas y pared de la antera formada por epidermis, endotecio y tapete glandular en degeneración. Etapa 5.
B) Tétrada isobilateral de microsporas. Etapa 5.
C) Corte transversal de antera que muestra un grano de polen unicelulares y tapete en degeneración. Etapa 6.
D) Corte transversal de antera, se observa epidermis y endotecio con engrosamiento en forma de barra. Etapa 9.
E) Granos de polen esféricos. Etapa 10.

E: epidermis, **En:** endotecio, **Gp:** grano de polen, **T:** tapete.

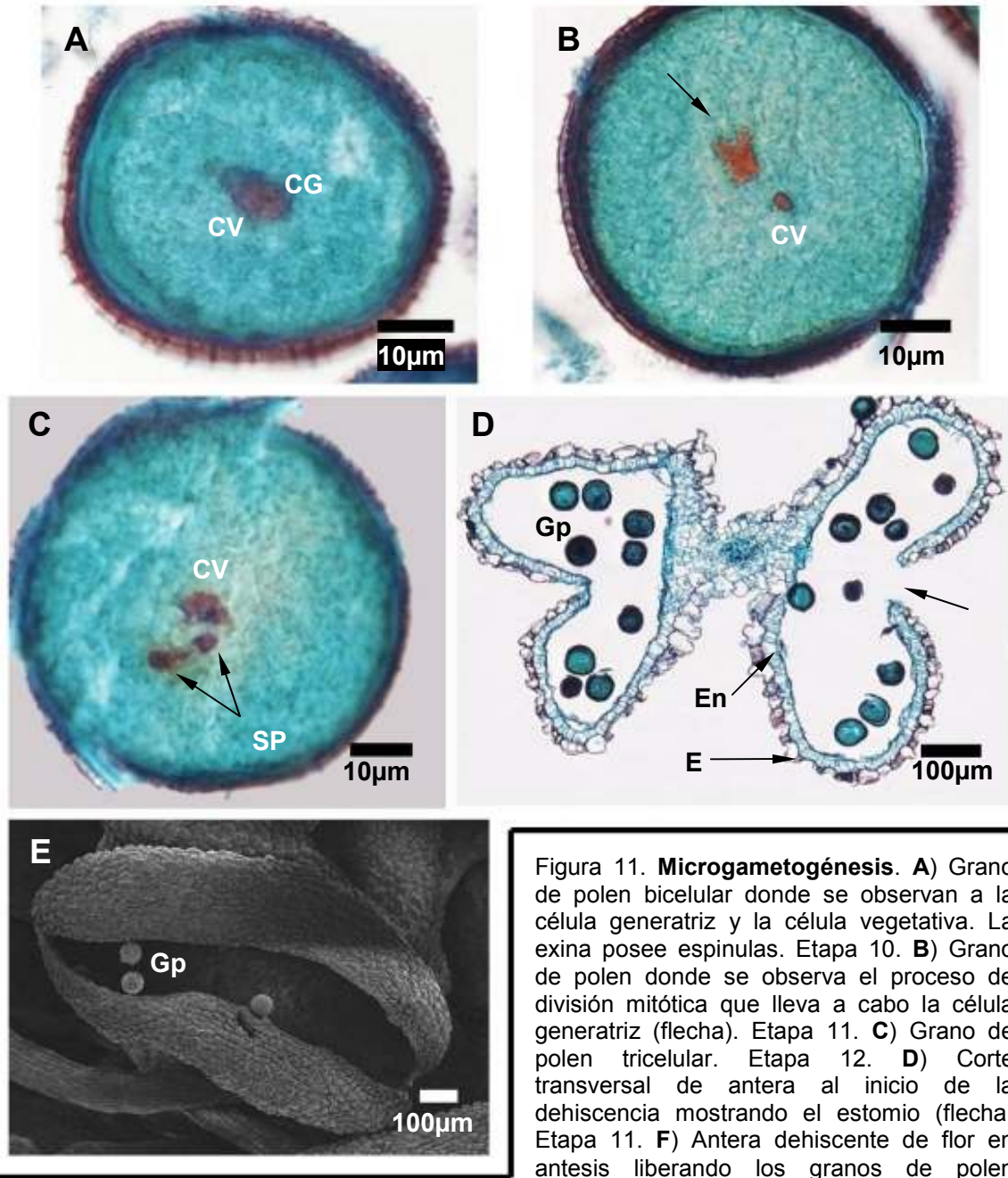


Figura 11. **Microgametogénesis.** **A)** Grano de polen bicelular donde se observan a la célula generatriz y la célula vegetativa. La exina posee espinulas. Etapa 10. **B)** Grano de polen donde se observa el proceso de división mitótica que lleva a cabo la célula generatriz (flecha). Etapa 11. **C)** Grano de polen tricelular. Etapa 12. **D)** Corte transversal de antera al inicio de la dehiscencia mostrando el estomio (flecha) Etapa 11. **F)** Antera dehiscente de flor en antesis liberando los granos de polen

maduros. Las células epidérmicas son globosas (MEB).

CG: célula generatriz, **CV:** célula vegetativa, **E:** epidermis, **En:** endotecio, **Gp:** grano de polen, **SP:** célula espermática.

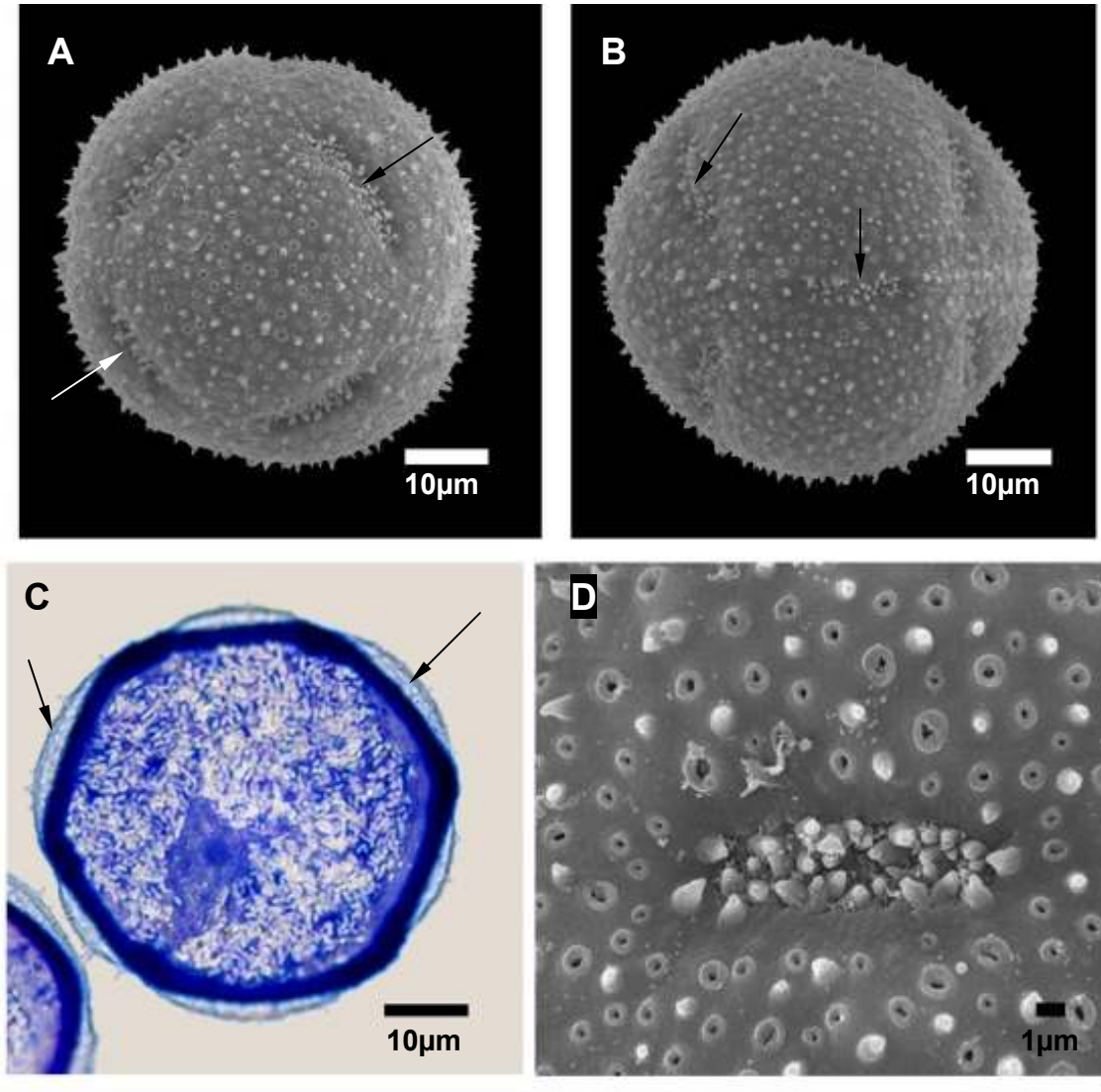


Figura 12. **Morfología del grano de polen maduro.** **A)** Grano de polen en vista polar, las flechas indican los colpos. Etapa 11 (MEB). **B)** Grano de polen en vista ecuatorial, las flechas indican los colpos. Grano de polen pericollado, con 12 aberturas. Etapa 11 (MEB). **C)** Grano de polen donde se llega a observar una exina tectada (flechas) y la intina. Etapa 11. **D)** Acercamiento a la pared. Exina perforada y equinada, la abertura con membrana microequinada. Etapa 11 (MEB).

-Desarrollo del gineceo del morfo floral masculino

Una vez que se ha formado el ovario, los ápices de los primordios carpelares se ven separados y por fusión de sus paredes laterales comienzan a formar el estilodio (Fig. 8A). En etapas posteriores (3-5), el estilodio presenta bifurcaciones en el ápice que darán origen a los lóbulos de un estigmodio (Figs.

8B, C, D). Siguiendo con el desarrollo del estilodio, éste alcanza una longitud menor que los estambres, llega a medir de 1.8-3.5 mm de longitud y de 0.8-1 mm de diámetro, es acanalado (Fig. 13A) y tiene una abertura central. En *P. portulacifolia* la epidermis interna de los carpelos no está diferenciada en células secretoras. El tejido de transmisión abarca de tres a ocho estratos de células subepidérmicas. Este canal tiene mayor diámetro en la zona donde se inserta el estigmodio y se va reduciendo hasta llegar a la zona de inserción con el ovario, donde es de menor diámetro (Figs. 13 C-E).

El estigmodio llega a medir de 0.5-0.8 mm de longitud y está compuesto de seis a ocho lóbulos estigmoides filiformes (Figs. 13A, B). En los lóbulos estigmoides no se observa la diferenciación de papilas estigmáticas (Fig. 14A). En las siguientes etapas (7-10) en la epidermis adaxial de los lóbulos estigmoides se observa el máximo crecimiento de algunas células epidérmicas, sin llegar a diferenciarse en papilas (Figs. 14B, C, D) y en las flores en anthesis es notable el colapso de estas células (Fig. 14E). Tampoco se observó ningún grano de polen adherido ni germinado sobre los lóbulos estigmoides.

Con respecto al ovario podemos decir que es ínfero y que a lo largo del desarrollo la cavidad crece. En ninguna etapa del desarrollo se observaron ni óvulos maduros ni primordios de óvulos (Figs. 8F; 13A; 15A, B, D), solamente protuberancias placentarias (Figs. 15C, E), las cuales son extensiones del tejido de la zona de fusión de los carpelos, aunque éstas no llegan al centro del ovario, por lo tanto es unilocular. Algunas de estas protuberancias placentarias presentan drusas (Fig. 15E). En la flor en anthesis las células del tejido placentario se van colapsando conforme avanza el desarrollo del gineceo (Figs. 16A, B, C, D).

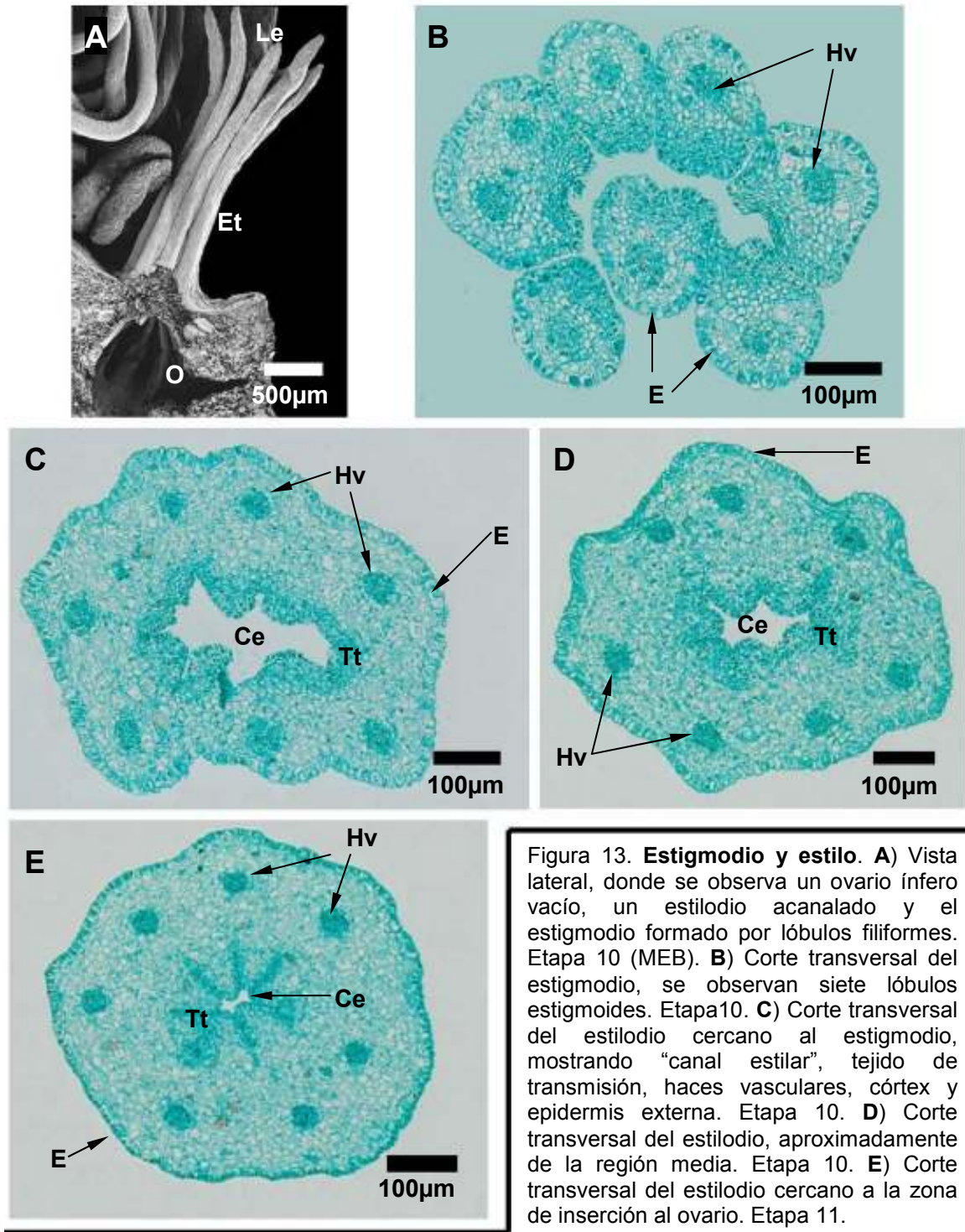


Figura 13. **Estigmodio y estilo.** A) Vista lateral, donde se observa un ovario ínfero vacío, un estilodio acanalado y el estigmodio formado por lóbulos filiformes. Etapa 10 (MEB). B) Corte transversal del estigmodio, se observan siete lóbulos estigmoides. Etapa 10. C) Corte transversal del estilodio cercano al estigmodio, mostrando "canal estilar", tejido de transmisión, haces vasculares, córtex y epidermis externa. Etapa 10. D) Corte transversal del estilodio, aproximadamente de la región media. Etapa 10. E) Corte transversal del estilodio cercano a la zona de inserción al ovario. Etapa 11.

Ce: canal estilar, E: epidermis, Et: estilodio, Hv: haz vascular, Le: lóbulos estigmoides, O: ovario, Tt: tejido de transmisión.

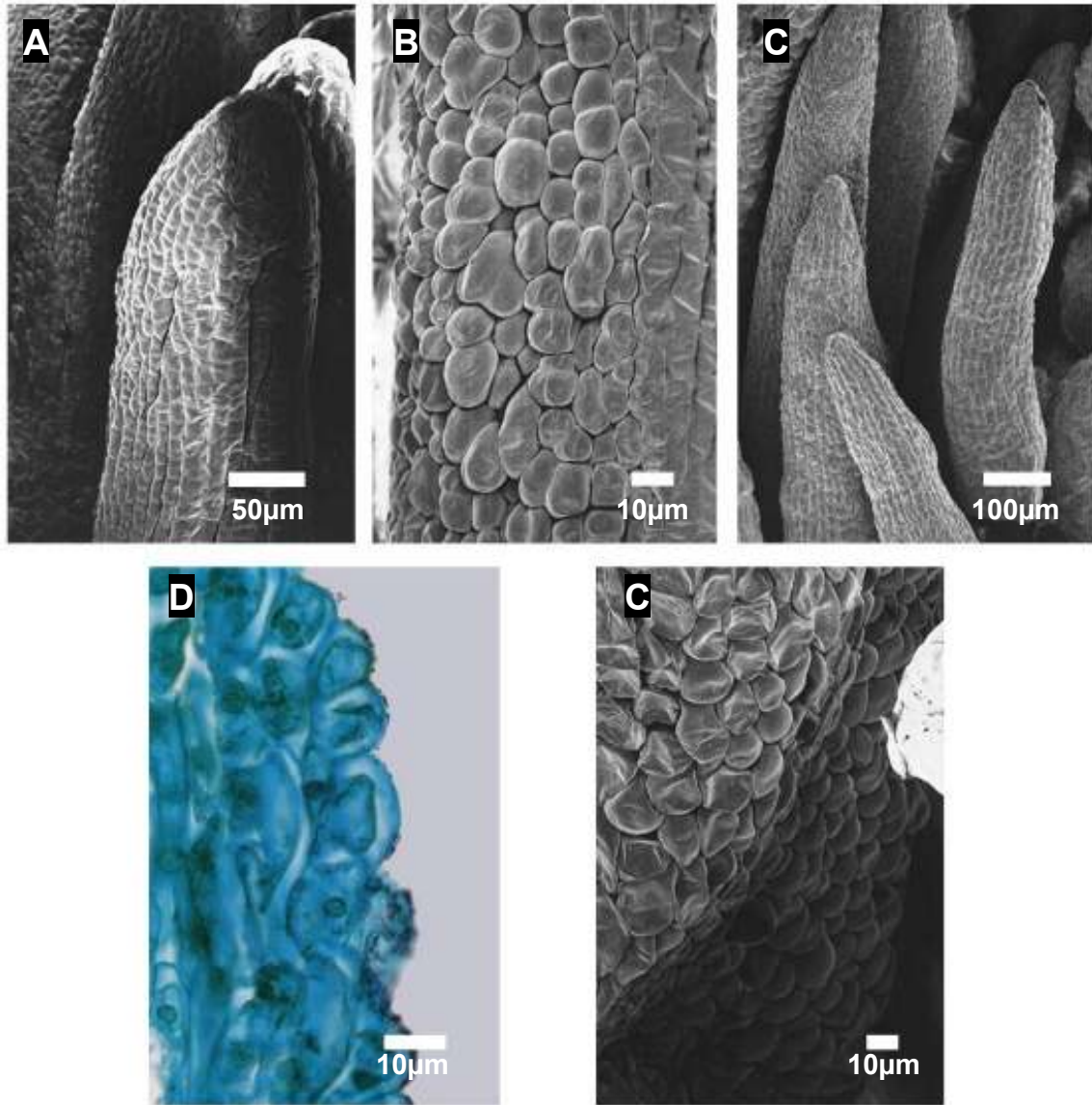


Figura 14. **Lóbulos estigmoides.** **A)** Vista lateral de los lóbulos estigmoides en la cara adaxial, no se observa la diferenciación de papilas estigmáticas. Etapa 4 (MEB). **B)** Acercamiento a la zona adaxial de un lóbulo estigmoide mostrando el crecimiento de las células epidérmicas, sin llegar a ser papilas. Etapa 7 (MEB). **C)** Vista lateral de los lóbulos estigmoides de la etapa 9 (MEB). **D)** Corte longitudinal de un lóbulo estigmoide donde se observa el máximo crecimiento de algunas células epidérmicas adaxiales con paredes celulares gruesas. Etapa 10. **E)** Acercamiento de lóbulo estigmoide de flor en antesis mostrando el colapso de las células epidérmicas adaxiales (MEB).

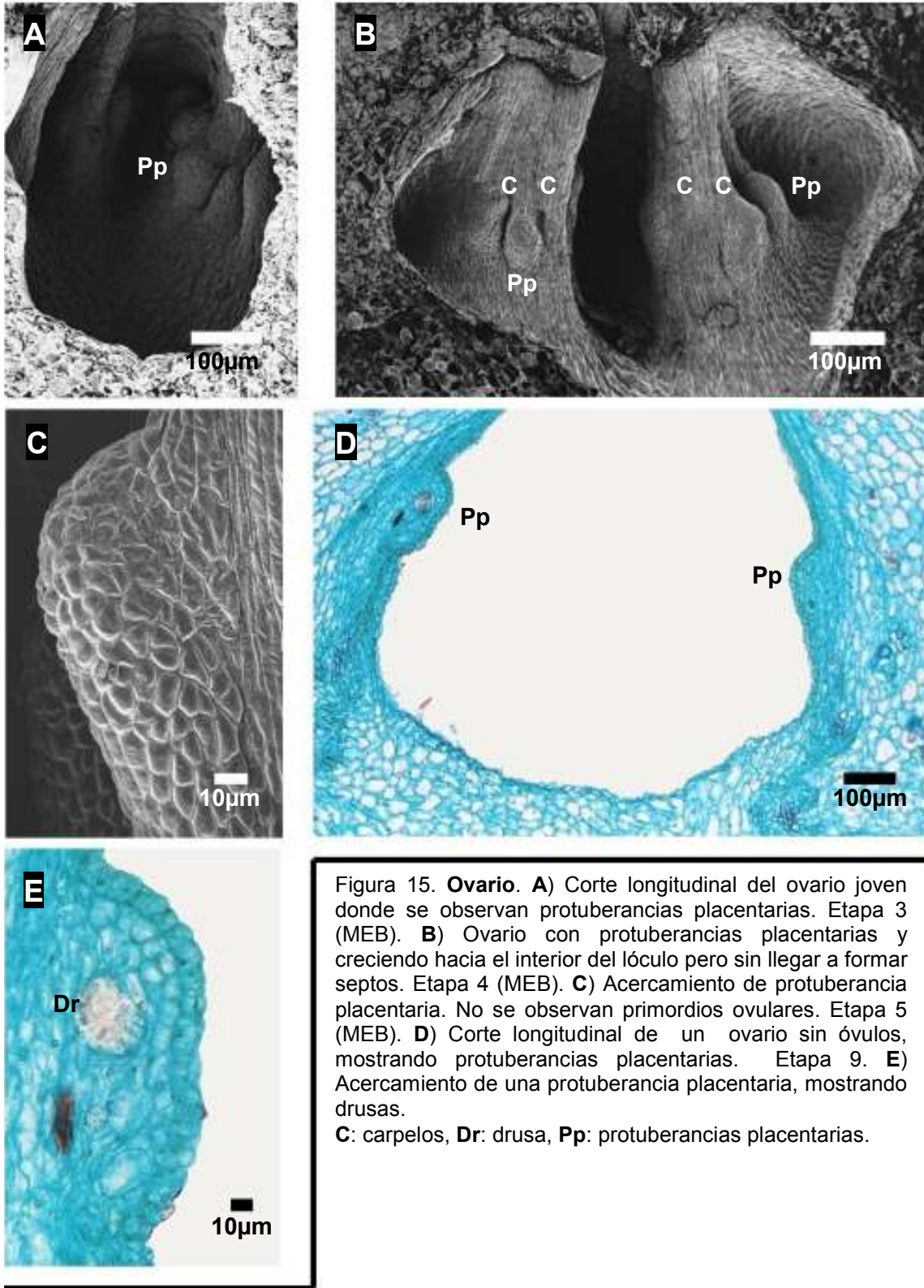


Figura 15. **Ovario.** **A)** Corte longitudinal del ovario joven donde se observan protuberancias placentarias. Etapa 3 (MEB). **B)** Ovario con protuberancias placentarias y creciendo hacia el interior del lóculo pero sin llegar a formar septos. Etapa 4 (MEB). **C)** Acercamiento de protuberancia placentaria. No se observan primordios ovulares. Etapa 5 (MEB). **D)** Corte longitudinal de un ovario sin óvulos, mostrando protuberancias placentarias. Etapa 9. **E)** Acercamiento de una protuberancia placentaria, mostrando drusas.
C: carpelos, **Dr:** drusa, **Pp:** protuberancias placentarias.

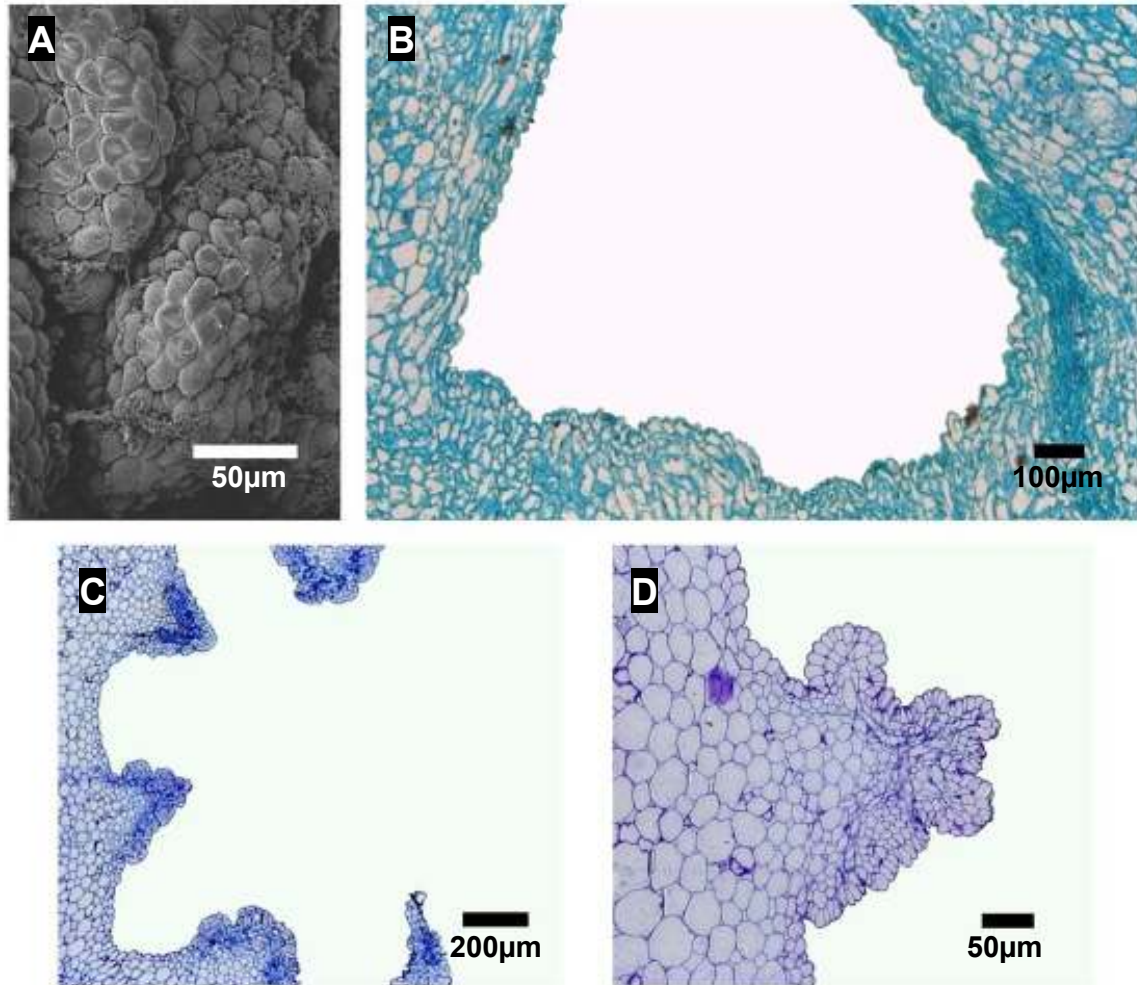


Figura 16. **Ovario en una flor en antesis.** **A)** Placentas atrofiadas, cuyas células epidérmicas se observan colapsadas (MEB). **B)** Corte longitudinal de un ovario vacío. **C)** Corte transversal de un ovario vacío que presenta únicamente placentas en degeneración. **D)** Acercamiento de una protuberancia placentaria.

DISCUSIÓN

Generalmente el género *Pereskia* es hermafrodita. Sin embargo existen especies de las islas del Caribe que presentan flores unisexuales con diferentes sistemas sexuales. *Pereskia zinniiflora* localizada en Cuba posee un sistema sexual dioico, *P. portulacifolia* en Haití y República Dominicana es dioica, mientras *P. quisqueyana* es androdioica y se encuentra en República Dominicana (Leuenberger, 1986). Por último *P. marcanoi* presenta un sistema sexual dioico y se localiza en Haití y República Dominicana (Areces-Mallea, 1992). Posiblemente la unisexualidad de estas cuatro especies del Caribe se deba a que tienen un ancestro en común (Edwards *et al.*, 2005).

La flor funcionalmente masculina de *Pereskia portulacifolia*, inicia el desarrollo tanto del androceo y gineceo, pero este último no es funcional. Posee un ovario ínfero, presente en *P. zinniiflora*, *P. quisqueyana* (Leuenberger, 1986) y *P. marcanoi* (Areces-Mallea, 1992), en las demás especies de *Pereskia* el tipo de ovario es súpero o semisúpero (Ross, 1982; Leuenberger, 1986; Jiménez, 2002). Mientras que en el resto de la familia es de tipo ínfero (Ross, 1982).

La cavidad del ovario de la flor masculina de *P. portulacifolia* es reducida en comparación con la flor femenina (Leuenberger, 1986), lo mismo ocurre en *P. zinniiflora* (Leuenberger, 1986) y *P. marcanoi* (Areces-Mallea, 1992). También sucede en algunas especies de la subfamilia Opuntioideae, en *Opuntia robusta* (Silva, 2007) y *Opuntia stenopetala*, algunos individuos de esta última especie no desarrollan el ovario (Orozco, 2002). En la subfamilia Cactoideae ocurre en *Echinocereus yavapaiensis* (Baker, 2006) y *Pachycereus pringlei* (Fleming *et al.*, 1994).

En *P. portulacifolia* no se encontraron óvulos en ningún botón floral ni flores masculinas en anthesis, aunque es necesario ampliar la revisión a otros individuos. En las especies del género *Pereskia* que presentan flores masculinas la ausencia

de óvulos ocurre ocasionalmente en *P. zinniiflora*, ya que *P. quisqueyana* y *P. marcanoi* tienen óvulos anormales (Leuenberger, 1986; Areces-Mallea, 1992).

En la subfamilia Opuntioideae la ausencia de óvulos ocurre ocasionalmente en las flores masculinas de *O. stenopetala* y *O. robusta*, sin embargo, hay flores que tienen primordios ovulares (con crecimiento amorfo de la nucela) en la parte basal del ovario (Orozco, 2002; Silva, 2007). En las flores masculinas de siete especies del género *Consolea* (*C. spinosissima*, *C. corallicola*, *C. rubescens*, *C. millspaughii*, *C. moniliformis*, *C. nashii* y *C. picardae*) hay presencia de óvulos, pero en etapa de anthesis éstos se encuentran totalmente degenerados, en el saco embrionario la célula central acumula numerosos granos de almidón mientras que de genera el aparato ovocelular (Strittmatter y Negrón-Ortiz, 2000; Strittmatter *et al.*, 2002, 2006, 2008; Negrón-Ortiz y Strittmatter, 2004).

En la subfamilia Cactoideae, las flores masculinas de *Pachycereus pringlei* usualmente carecen de óvulos y en su lugar se encuentran masas de tejido funicular, algunos individuos presentan óvulos los cuales a pesar de iniciar su desarrollo a semilla nunca alcanzan la madurez o son anormales (Fleming *et al.*, 1994; Núñez, 2004).

El estigmodio de la flor masculina de *P. portulacifolia* está formado de seis a ocho lóbulos estigmoides filiformes, sin papilas estigmáticas. En *P. zinniiflora*, *P. quisqueyana* y *P. marcanoi* en sus flores masculinas, sus lóbulos estigmáticos carecen también de papilas estigmáticas (Leuenberger, 1986; Areces-Mallea, 1992). En la subfamilia Opuntioideae, la flor masculina de *O. stenopetala* presenta un estilodio que termina en punta (Orozco, 2002), mientras que en las flores masculinas de *O. robusta*, *C. spinosissima* y *C. rubescens* los lóbulos estigmáticos permanecen cerrados (Strittmatter y Negrón-Ortiz, 2000; Strittmatter *et al.*, 2002, Silva, 2007; Hernández, 2008).

En la subfamilia Cactoideae, la zona estigmática se encuentra reducida en las flores masculinas de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Valiente *et al.*, 1997), *Echinocereus coccineus* (Hoffman, 1992) y *Echinocereus yavapaiensis* (Baker, 2006) con respecto a sus flores hermafroditas o femeninas.

En el presente trabajo se considera que en las flores masculinas de *P. portulacifolia* no presentan estilos huecos típicos, ya que en esos casos el tejido de transmisión corresponde a la epidermis interna de los carpelos. En *P. portulacifolia* esa epidermis no está diferenciada en células secretoras, el tejido de transmisión abarca de tres a ocho estratos de células subepidérmicas y no se observó ningún grano de polen adherido ni germinado sobre los lóbulos estigmoides. Mientras que en la subfamilia Opuntioideae, las flores masculinas de *Opuntia robusta* no presentan estilos huecos típicos y el tejido de transmisión es reducido, pero a pesar de esto el estigma y el tejido de transmisión son funcionales, ya que se detectaron tubos polínicos creciendo por estos tejidos (Hernández, 2008); esto mismo se observa en *C. spinosissima* (Strittmatter *et al.*, 2002).

En la flor masculina de *P. portulacifolia* las células del tejido placentario se van colapsando conforme avanza el desarrollo del gineceo, lo cual puede deberse al proceso de muerte celular programada. En el estudio realizado por Hernández (2008) en *O. robusta* utilizando la prueba de TUNEL, que detecta muerte celular, encontró que en la placenta de las flores masculinas en etapas avanzadas el número de células con DNA fragmentado era mayor.

En la flor masculina de *P. portulacifolia* la pared de las anteras jóvenes están compuestas por la epidermis, el endotecio, la capa media y el tapete de tipo secretor; en la pared de la antera madura persisten la epidermis y el endotecio, son características que comparte con el resto de la familia (Tiagi, 1970; Johri *et al.*, 1992), así como en *Pereskia lychnidiflora* (Jiménez, 2002), *O. stenopetala* (Orozco, 2002), *O. robusta* (Silva, 2007), *Consolea millspaughii*, *C. moniliformis*, *C.*

nashii, *C. rubescens*, *C. picardeae*, *C. spinosissima* (Strittmatter *et al.*, 2002, 2006) y en *Mammillaria dioica* (Sánchez, 2007).

En *P. portulacifolia* en sus flores masculinas se observaron tétradas de microsporas del tipo tetraédricas en su mayoría y en menor cantidad tétradas isobilaterales a diferencia de *P. lychnidiflora* (Jiménez, 2002), *O. stenopetala* (Orozco, 2002), *O. robusta* (Silva, 2007), *C. millspaughii*, *C. moniliformis*, *C. nashii*, *C. rubescens*, *C. picardeae*, *C. spinosissima* (Strittmatter *et al.*, 2002, 2006) y *M. dioica* (Sánchez, 2007) donde sólo se observaron tétradas del tipo tetraédricas, también se presentan en la familia tétradas del tipo decusada (Johri *et al.*, 1992).

En las flores masculinas de *P. portulacifolia* el grano de polen maduro al momento de la dispersión es tricelular, esta característica ha sido observada en diversas especies de la familia (Tiagi, 1970; Johri *et al.*, 1992; Jiménez, 2002; Orozco, 2002; Strittmatter *et al.*, 2006; Silva, 2007; Sánchez, 2007).

Los reportes de flores unisexuales en especies de la familia Cactaceae en general son muy escasos y para algunas especies son poco descriptivos, en cuanto al género *Pereskia* no hay estudios de desarrollo floral, solamente se basan en descripciones morfológicas y no de estudios embriológicos. Sin embargo con la poca información existente se puede mencionar que en general para las flores masculinas del género *Pereskia* parece que hay una tendencia a que el estilo se vaya reduciendo, los óvulos anormales cada vez se presenten en menor cantidad y la no presencia de óvulos como en el caso de *P. portulacifolia* y en ocasiones *P. zinniiflora*. Mientras que en la flores masculinas de la subfamilia Opuntioideae pareciera que hay una tendencia a que el estilo se vaya reduciendo, igual que la zona estigmática, los óvulos anormales cada vez se presenten en menor cantidad y la no presencia de óvulos como ocurre ocasionalmente en *O. stenopetala* y *O. robusta*. En relación con las flores masculinas de la subfamilia Cactoideae la tendencia a que el estilo se vaya reduciendo, igual que la zona

estigmática no es tan marcada como en las flores masculinas de las otras dos subfamilias; los óvulos anormales cada vez se presentan en menor cantidad.

De acuerdo con Mitchell y Diggle (2005), con su clasificación de flores unisexuales, la flor masculina de *P. portulacifolia* como el resto de flores unisexuales de la familia Cactaceae es del tipo I, donde la unisexualidad se deriva de la aborción de uno de los verticilos sexuales en desarrollo. Sólo en *Selenicereus innesii* se menciona que presenta una flor femenina del tipo II, donde el meristemo floral desarrolla únicamente uno de los dos verticilos sexuales (Kimnach, 1982). Para Parfitt (1985) *S. innesii* es funcionalmente hermafrodita, sin embargo las evidencias que presenta no son concluyentes, ya que menciona que debido sus semillas y frutos no se conocen pero que las flores femeninas presentan malformaciones en el gineceo.

En la familia Cactaceae únicamente 27 especies agrupadas en 9 géneros se han reportado que presentan poblaciones con flores unisexuales. Posiblemente la unisexualidad de las especies de la familia Cactaceae ha surgido en múltiples ocasiones y con diversos orígenes, esto se puede decir con base en que los taxos que presentan flores unisexuales no tienen relación filogenética estrecha entre sí (Orozco, 2002).

Otra evidencia que apoya que la unisexualidad ha surgido de manera independiente en varias ocasiones, es que las flores unisexuales presentan patrones morfológicos diferentes (Orozco, 2002). Si la aborción o la interrupción del desarrollo de cualquiera de los órganos sexuales ocurriera en una etapa determinada en todos los taxos que presentan la unisexualidad, se podría inferir que se deba posiblemente a la participación o regulación de uno o diversos genes en el desarrollo floral, lo cual al parecer no ocurre así en Cactaceae, ya que la etapa de aborción es distinta para las especies estudiadas. En *P. portulacifolia* no hay óvulos en las flores masculinas, lo cual ocurre ocasionalmente en *P. zinniiflora* (Leuenberger, 1986), mientras que en otra subfamilia, en *O. stenopetala* en la

cavidad del ovario puede o no haber primordios de óvulos los cuales son anormales y degeneran antes de la meiosis, en esta misma especie puede no haber cavidad del ovario en el morfo floral masculino, en las flores femeninas la aborción de las anteras ocurre antes de la meiosis o en Profase I (Orozco, 2002; Alfaro 2008). En las flores masculinas de *O. robusta* se llegan a presentar óvulos que degeneran antes de la meiosis, pero en las flores femeninas la aborción de anteras se presenta antes y después de la meiosis (Silva, 2007; Alfaro 2008). En las seis especies estudiadas del género *Consolea* con flores unisexuales, la aborción ocurre después de la meiosis en las flores masculinas, mientras que en las flores femeninas se da siempre en la Profase I (Strittmatter *et al.*, 2002, 2006, 2008). En la subfamilia Cactoideae, en *Pachycereus pringlei* la aborción en las flores masculinas ocurre antes y después de la meiosis, en las flores femeninas la aborción ocurre después de la meiosis (Fleming *et al.*, 1994; Núñez, 2004); en *Mammillaria dioica* la aborción ocurre al iniciar la meiosis en las flores femeninas (Sánchez, 2007) y *Echinocereus yavapaiensis* antes de la meiosis en las flores femeninas (Baker, 2006). Con base en estos resultados, se sugiere que esto podría estar ocurriendo dentro de la familia Cactaceae como un evento en paralelo. Mitchell y Diggle (2005) señalan que la presencia del dioicismo en distintas familias de angiospermas puede considerarse como homoplasia (es el cambio evolutivo paralelo que hace que dos o más taxas presenten un mismo carácter adquirido independientemente).

Como se ha mencionado las cactáceas que poseen flores funcionalmente unisexuales exhiben estructuras rudimentarias del sexo opuesto, lo que posiblemente indica que han evolucionado de un ancestro hermafrodita, sin descartar rutas intermedias (ginodioicas, androdioicas o trioicas) que finalicen en el dioicismo funcional. Para tener una mejor idea acerca del ancestro y las vías que toma éste para llegar a la unisexualidad, es importante conocer y analizar detalladamente los eventos ecológicos, morfológicos, moleculares y genéticos que se combinan para dar como consecuencia flores unisexuales.

CONCLUSIONES

La flor masculina de *Pereskia portulacifolia* presenta un androceo que tiene estambres con filamentos largos y sinuosos, anteras dorsifijas que producen una gran cantidad de granos de polen, la dehiscencia de la antera es longitudinal; los granos de polen son esféricos, pericarpados con 12 aberturas, exina tectada, perforada y equinada y son liberados en etapa tricelular. El gineceo está reducido, el ovario es ínfero con piso cóncavo y carece de óvulos; el estilo está reducido (estilodio) presentando bifurcaciones que forman de seis a ocho lóbulos estigmoides filiformes, carentes de papilas. Las células del tejido placentario se van colapsando con forme avanza el desarrollo del gineceo, posiblemente se deba al proceso de muerte celular programada.

La presencia del fenotipo de ovario sin óvulos en su totalidad es expresada sólo en esta especie de cactácea con flores funcionalmente masculinas, ya que en *P. zinniiflora*, *Opuntia stenopetala* y *O. robusta* se llegan a presentar ocasionalmente algunos óvulos, aunque estos son abortivos.

LITERATURA CONSULTADA

- Ainsworth C. 2000. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany* **86**: 211-221.
- Alfaro A. I. 2008. Estudio de muerte celular programada durante el desarrollo de las anteras en flores pistiladas de *Opuntia stenopetala* Engelman y *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencia, UNAM. México, D. F. 61pp.
- Anderson E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland, EUA.
- Areces-Mallea A. E. 1992. *Pereskia marcanoi*, a new species of Cactaceae from Hispaniola. *Brittonia* **44** (4): 423-428.
- Arias A., T. Valverde y J. Reyes. 2001. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. INE- SEMARNAT, CONABIO, UNAM. México. 78pp.
- Arreola H. J. 1997. Formas de vida y características morfológicas. En: Valle, C. (ed.) *Suculentas mexicanas y cactáceas*. CONABIO, SEMARNAP, UNAM. México.
- Baker M. 2006. A new florally dimorphic hexaploid, *Echinocereus yavapaiensis* sp. Nov. (section *Triglochidiatus*, Cactaceae) from central Arizona. *Plant Systematics and Evolution* **258**: 63-83.
- Barrett S. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plant. *Trends in Plant Science* **3**(9): 335-341.
- Barrett S. 2002. The Evolution of plant sexual diversity. *Nature* **3**: 274-284
- Bawa K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 15-39.
- Bawa K. S. y J. H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68** (2): 254-274.
- Bravo-Hollis H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. 1. UNAM. México. 743pp.
- Bravo-Hollis H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. México. 233pp.
- Charlesworth B. y Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist* **112** (988): 975-997.
- Del Castillo R. 1986. La selección natural de los sistemas de cruzamiento en *Opuntia robusta*. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Chapingo. México. 133pp.
- Dellaporta S. L. y A. Calderón-Urrea. 1993. Sex determination in flowering plants. *The Plant Cell* **5**: 1241-1251.
- Díaz L. y A. A. Cocucci. 2003. Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a Tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology* **5**: 531-539.
- Edwards E. J., R Nyffeler y M.J. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the Transition to the cactus life form. *American Journal of Botany* **92**: 1177-1188.
- Fleming T. H., S. Maurice, S. L. Buchmann y M. D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious

- cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* **81**: 858-867.
- Flores Ll. 2005. Esterilidad masculina en *Opuntia stenopetala* (Cactaceae). Tesis de Maestría en Ciencias (Biología experimental), Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 87pp.
 - García E. O. 2006. Atlas de Biodiversidad de la República Dominicana. Ed. Santillana. República Dominicana.
 - Hernández R. 2008. Estudio de la muerte celular programada en el gineceo de las flores masculinas de *Opuntia robusta* J. C. Wendl. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencia, UNAM. México, D. F. 72pp.
 - Hoffman M. T. 1992. Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding system, sex ratios and geographic range of floral dimorphism. *American Journal of Botany* **79** (12): 1382-1388.
 - Jiménez K. 2002. Embriología de *Pereskia lychnidiflora*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 65pp.
 - Johri B. M., K. B. Ambergaskar y P. S. Srivastava. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Vol. 1. Springer-Verlay. New York.
 - Kimnach, M. 1982. *Selenicereus innesii*, an aberrant new species from the West Indies. *Cactus and Succulent Journal* **54**: 3-7.
 - Lebel-Hardenack S. y S. Grant. 1997. Genetics of sex determination in flowering plants. *Trends in Plant Science* **2**: 130-136.
 - Leuenberger B. E. 1986. *Pereskia* (Cactaceae). *Memoirs of The New York Botanical Garden* **41**: 1-141.
 - Lindsay G. y E. Y. Dawson. 1952. Mammillarias of the islands off northwestern Baja California, México. *Cactus and Succulent Journal* **24**: 77-84.
 - Liston A., L. H. Rieseber y T. S. Elias. 1990. Fuctional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. *Nature* **343**: 641-642.
 - López M., J. Márquez y G. Murguía. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. 2ª edición. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. 178pp.
 - Mitchell C. H. y P. K. Diggle. 2005. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany* **92**(7): 1068–1076.
 - Negrón-Ortiz V. y L. Strittmatter. 2004. Embryology of floral dimorphism and gender system of *Consolea corallicola* (Cactaceae), a rare species of the Florida Keys. *Haseltonia* **10**: 16-25
 - Núñez M. C. 2004. Cactáceas columnares de México: estudio embriológico de cinco especies de la tribu *Pachycereeae*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 178pp.
 - Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *Trnkl matk* and *trnl-trnf* sequences. *American Journal of Botany* **89**: 312–326.
 - Orozco G. 2002. Sistema reproductivo de *Opuntia stenopetala* Engelman (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 82pp.

- Pannell J. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 397-425.
- Parfitt B. 1985. Dioecy in North American Cactaceae: a Review. *SIDA* **11**: 200-206.
- Rebman J. P. 1998. A new cholla (Cactaceae) from Baja California, México. *Haseltonia* **6**: 17-21.
- Rebman J. P. y D. J. Pinkava 2001. *Opuntia* cacti of North America-an overview. *Florida Entomologist* **84** (4): 474-483.
- Renner S. y R. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* **82**: 596-606.
- Reyes-Agüero J. A., J. R. Aguirre y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A Review. *Journal of Arid Environments* **64** (4): 549-585.
- Ross M. D. y B. S. Weir. 1976. Maintenance of males and females in hermaphrodite populations and the evolution of dioecy. *Evolution* **30** (3): 425-441.
- Ross R. 1982. Initiation of stamens, carpels, and receptacle in the Cactaceae. *American Journal of Botany* **69** (3): 369-379.
- Sánchez D. 2007. Embriología de *Mammillaria dioica* K. Brandegees (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 52pp.
- Scheinvar L. 2004. Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica. México. 390pp.
- Silva, J. A. 2007. Embriología de *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae). Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 61pp.
- Strittmatter L. y V. Negrón-Ortiz. 2000. Floral dimorphism in two species of *Consolea* (Cactaceae): implications for mating system and taxonomy. En libro de resúmenes Symposium 2000, The flora of the Greter Antilles, p: 47.
- Strittmatter L., V. Negrón-Ortiz y R. Hickey. 2002. Subdioecy in *Consolea spinosissima* (Cactaceae): breeding system and embryological studies. *American Journal of Botany* **89**: 1373-1387.
- Strittmatter L., V. Negrón-Ortiz y R. Hickey. 2006. Comparative microsporangium development in male-fertile and male-sterile flowers of *Consolea* (Cactaceae): When and how does pollen abortion occur. *Grana* **45**: 81-100.
- Strittmatter L., R. Hickey y V. Negrón-Ortiz. 2008. Heterochrony and its role in sex determination of cryptically dioecious *Consolea* (Cactaceae) staminate flowers. *Botanical Journal of the Linnean Society* **156**: 305-326.
- Thomson J. D. y S. C. Barrett. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *The American Naturalist* **118**: 443-449.
- Tiagi Y. D. 1970. Cactaceae. En: Seshachar B. R. Ed. Proceedings of the simposium on comparative embryology of angiosperms. Bulletin of the Indian National Science Academy **41**: 29-35
- Valiente-Banuet A., A. Rojas- Martínez, M. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and

Neobuxbaumia macrocephala) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* **84** (4): 452-455.

- Wolf D., J. Satkoski, K. White y L. Reisenberg. 2001. Sex determination in the androdioecious plant *Datisca glomerata* and its dioecious sister species *D. cannabina*. *Genetics* **159**: 1243-1257
- Wolf D. y N. Takebayashi. 2004. Pollen limitation and the evolution of androdioecy from dioecy. *The American Naturalist* **163**: 122-137.