



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DESARROLLO DEL ANDROCEO EN EL GÉNERO
Strombocactus (CACTACEAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

RODRÍGUEZ PÉREZ MARÍA FERNANDA



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
2016**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.



Universidad Nacional
Autónoma de México



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

Rodríguez
Pérez
María Fernanda
04455-3274-5223
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
305195405

2. Datos del tutor

Dra.
Sonia
Vázquez
Santana

3. Datos del sinodal 1.

Dra.
Guadalupe Judith
Márquez
Guzmán

4. Datos del sinodal 2.

Dr.
Salvador
Arias
Montes

5. Datos del sinodal 3.

Biól.
Gabriel
Olalde

6. Datos del sinodal 4.

M. en C.
Aldebaran
Camacho
Velázquez

7. Datos del trabajo escrito

Desarrollo del androceo en el género *Strombocactus* (Cactaceae)
p. 42
2016

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México mi gran casa de estudios por la oportunidad de conocer la vida en sus diferentes formas y a la Facultad de Ciencias donde hoy culminó mi formación.

A la Dra. Sonia Vázquez por la oportunidad que me dio, su tiempo, apoyo y sobre todo por compartir su conocimiento.

Al M. en C. Aldebaran Camacho Velázquez y la Biól. Sandra Ríos Carrasco por su colaboración relevante y apoyo invaluable durante la realización de esta tesis, me ayudaron de gran manera, no tengo las palabras suficientes para agradecerles su apoyo.

A la Dra. Judith Márquez Guzmán, por ser mi profesora del Taller y por la revisión y comentarios hacia el presente trabajo.

Al Dr. Salvador Arias M. y al Biól. Gabriel Olalde por su atención, revisión y comentarios a este trabajo.

A la Dra. Silvia Espinosa M. del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias, quien se encargó de la preparación del material y la toma de microfotografías en el microscopio electrónico de barrido.

A la M. en F. P. Ana Isabel Bieler Antolín del Laboratorio de Microcine por la toma de microfotografías.

A la Dra. Margarita Collazo por ser mi profesora y compartir sus conocimientos.

Al M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong por ser mi profesor y por el apoyo en las técnicas del Laboratorio.

Al Laboratorio de Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por abrirme las puertas y a todos y cada uno de sus integrantes.

Al Taller de la carrera de Biología de la Facultad de Ciencias de la UNAM: Biología de la reproducción, propagación y fisiología de las Angiospermas que viven en ambientes contrastantes y a sus profesoras por las enseñanzas otorgadas.

Al Dr. Emiliano Sánchez M. y María Magdalena Hernández M. del Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" así como al personal de Proactiva Medio Ambiente México de Cadereyta, Querétaro por apoyarnos durante las colectas con los permisos correspondientes de SEMARNAT (SGPA/DGVS/00810/14 y SGPA/DGGFS/712/0558/14).

Esta tesis fue apoyada con recursos del proyecto PAPIIT IN223814: *Formación de semillas y sistemas de cruce en Strombocactus (Cactaceae)*. Otorgado a la Directora de Tesis.

DEDICATORIAS

La presente tesis la dedico a Dios por las todas las bendiciones que me brinda, ésta es una de ellas.

A Margarita, mi madre y mi flor favorita, a quien le dedico todos mis logros, gracias por tu apoyo incondicional, el esfuerzo que sembraste en mí hoy está dando frutos, eres por sobre todas las cosas el mejor ejemplo en mi vida, Te amo!

A mi hermano Dany, por las alegrías que me regalas.

A mis abuelos, Elvia mi segunda madre, eres un pilar muy importante en mi vida, agradezco a Dios por mantenerte a mi lado y por siempre aguantar mi mal humor. A Isaías, por tu apoyo, te recuerdo todo el tiempo

A mi tío Juan por el apoyo que me brindaste.

A Omar, mi bebés, porque en este tiempo juntos siempre me has brindado tu apoyo y una palabra de aliento hacia las cosas malas

A Soni por aceptarme en su grupo de trabajo, por compartir su conocimiento, su tiempo y apoyo, estoy infinitamente agradecida.

A Alde, agradezco que me hayas brindado tu tiempo, paciencia, esfuerzo, enseñanzas y charlas tan interesantes.

A San, por tu tiempo dedicado en este trabajo, no tengo como agradecerte, pero sobre todo por las risas en clase y en el campo.

A mis compañeros de Laboratorio, Ros, Nanis, Ikal, Vale, Alberto y Fati, por todas y cada una de las risas que compartimos, siempre hizo más amena la estancia en el Laboratorio y las salidas de campo.

A Val, Otto, Vale, Monse, Yosa, Kari y todos los demás compañeros y amigos que me acompañaron en esta aventura.

A mis amigos Fany, Vale y Jon, cada momento y cada risa con ustedes es muy especial, los quiero poquito.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	4
La familia Cactaceae.....	4
El género <i>Strombocactus</i>	4
El androceo.....	6
Microsporogénesis y microgametogénesis en Cactaceae.....	7
JUSTIFICACIÓN	10
OBJETIVOS	10
MATERIALES Y MÉTODOS	11
Especies de estudio.....	11
Colecta y fijación de material biológico.....	11
Procesamiento del material.....	12
Inclusión en Paraplast.....	12
Inclusión en LR-White.....	13
Observaciones al microscopio electrónico de barrido.....	13
RESULTADOS	15
Morfología del androceo en los tres taxa de <i>Strombocactus</i>	15
Desarrollo de la antera.....	21
Microsporogénesis.....	23
Microgametogénesis.....	25
DISCUSIÓN	29
Hercogamia.....	29
Características embriológicas.....	30
CONCLUSIONES	36
LITERATURA CONSULTADA	37

RESUMEN

El género *Strombocactus* es endémico de la zona árida Queretano-Hidalgense y comprende dos especies: *S. corregidora* y *S. disciformis*, esta última dividida en dos subespecies: *S. disciformis* ssp. *disciformis* y *S. disciformis* ssp. *esperanzae*. *Strombocactus* habita en cañadas que existen en los estados de Querétaro, Guanajuato e Hidalgo.

El objetivo de la presente tesis es conocer el desarrollo del androceo, lo cual se realizó mediante las técnicas histológicas y de microscopía convencionales. Se colectaron botones florales en diferentes etapas de desarrollo, así como flores en anthesis de *S. disciformis* ssp. *disciformis* en Vizarrón, Querétaro, el material de *S. corregidora* fueron obtenidos de poblaciones naturales y del Jardín Botánico Regional de Cadereyta; *S. disciformis* ssp. *esperanzae* de plantas del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro. Se describe la morfología del androceo, el desarrollo de la pared de la antera y del grano de polen. Los tres taxa de *Strombocactus* tienen numerosos estambres, las anteras son bitecas y tetrasporangiadas. El desarrollo de la pared de la antera es de tipo monocotiledóneo, por lo que la antera en etapa temprana presenta cuatro capas uniestratificadas: epidermis, endotecio, capa media y tapete bibucleado del tipo secretor. La tétrada de microsporas es del tipo tetraédrica y ocasionalmente algunas son isobilaterales. En etapa madura la pared de la antera únicamente está formada por la epidermis y el endotecio con engrosamientos de la pared celular lignificados y en forma de barra. Los granos de polen se liberan en etapa tricelular, son esféricos, tricolpados, con exina tectada, perforada y equinada. La dehiscencia de las anteras ocurre poco antes o al inicio de la anthesis, por lo tanto, los granos de polen son liberados antes de que se extiendan los lóbulos estigmáticos. Mientras la flor no sea polinizada por polen de otro individuo sigue abriendo los días consecutivos a la anthesis y los filamentos de los estambres se siguen alargando hasta que las anteras alcanzan o superan el nivel del estigma. *Strombocactus corregidora* presenta estomas en el tejido conectivo que separa a las dos tecas.

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae representa uno de los grupos más diversificados entre las Angiospermas. Este grupo incluye entre 100 y 150 géneros, y aproximadamente 1800 especies en el continente americano (Arias y Flores, 2013). Dentro de la familia Cactaceae se reconocen cuatro subfamilias Pereskioideae, Maihuenioideae, Opuntioideae y Cactoideae. *Strombocatus* pertenece a la subfamilia Cactoideae y a la tribu Cacteae (Anderson, 2001).

México es sin duda el más importante centro de concentración de cactáceas, con un total de 48 géneros y 563 especies reconocidas (Hunt, 1992). Del total de los géneros que existen en este país, 15 (31.3 %) están estrictamente restringidos a sus límites territoriales y 197 especies son amenazadas, las cuales representan el 35 % del total de las especies mexicanas (Hunt, 1992; Hernández y Godínez, 1994).

La flora de Querétaro es particularmente rica en especies de las familias Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae y Cactaceae. Esta última familia se concentra en la región semidesértica de Hidalgo-Querétaro, aunque no de forma homogénea; dentro del área hay subregiones conocidas por su mayor número de especies (Godínez-Álvarez y Ortega-Baes, 2007). Para Querétaro Scheinvar (2004) reporta 30 géneros, 112 especies y 24 subespecies o variedades.

Strombocactus disciformis está considerada como especie amenazada en la Norma Oficial Mexicana 059 (NOM 059; SEMARNAT, 2010); además de presentar características ecológicas que la hacen vulnerable a distintos factores de disturbio; esta especie es popular entre los coleccionistas y está sujeta al efecto de diversas actividades humanas (Ezcurra *et al.*, 2002; Alvarez *et al.*, 2004).

Las poblaciones de la mayoría de las especies de la familia Cactaceae tienen bajas tasas de crecimiento y los eventos de reclutamiento de nuevos individuos son escasos y esporádicos. La descripción de los eventos relacionados a su reproducción y el conocimiento demográfico de sus poblaciones permiten estimar las probabilidades de persistencia de las poblaciones en el tiempo (Godínez-Álvarez y Ortega-Baés, 2007), sin embargo, la mayoría de las especies no han sido estudiadas.

Actualmente en el laboratorio de Desarrollo en Plantas el grupo de trabajo de la Dra. Sonia Vázquez y Aldebaran Camacho está estudiando diversos aspectos de la biología reproductiva de las especies de *Strombocactus*, como la biología floral, los sistemas de cruce, la formación y dispersión de las semillas, así como la germinación de éstas. La presente investigación se enfoca en el estudio del desarrollo del verticilo sexual masculino y se aborda la morfología del androceo, el desarrollo de los estambres, la microsporogénesis, la microgametogénesis, el desarrollo de la pared de la antera y la micromorfología de los granos de polen.

ANTECEDENTES

La familia Cactaceae

La familia Cactaceae concentra aproximadamente 2000 especies, el grupo más numeroso de especies (ca. 1233) se encuentra en la subfamilia Cactoideae (Anderson, 2001), en la cual se han clasificado 105 géneros, entre ellos el género *Strombocactus*. Este género está clasificado en la tribu Cactaeae, representada por las formas de vida tipo globosas, y concentra ca. el 27% de especies de las cactáceas y forma un grupo monofilético (Butterworth *et al.*, 2002). Las plantas de las especies de *Strombocactus* se conocen como “biznaga trompo” y alcanzan una altura máxima de 20 cm. Sus semillas son consideradas como de las más pequeñas dentro de la familia Cactaceae (Arias y Sánchez-Martínez, 2010).

El género *Strombocactus*

Es un género prácticamente endémico de la zona árida Queretano-Hidalguense. Las poblaciones de este género se ubican en localidades de un particular sistema de cañadas entre los estados de Querétaro, el extremo oriental de Guanajuato y el occidental de Hidalgo (Hernández *et al.*, 2004; Sánchez-Martínez *et al.*, 2006; Hernández-Oria *et al.*, 2007). En 1828 De Candolle lo describió como *Mammillaria disciformis* (también citado en Nelson, 1997) utilizando ejemplares colectados en las barrancas de Lomo de Toro, en las minas de Zimapán, Hidalgo. En 1922 Britton y Rose lo describen como *Strombocactus disciformis*.

Por algún tiempo *Strombocactus* se consideró relacionado con *Aztekium*

(Buxbaum, 1955; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1992) debido a las similitudes morfológicas, tales como hábito, presencia de estrofiolo en la semilla, la presencia de células de mucílago y la ausencia de drusas en el córtex (Anderson y Skilman, 1984). En una de las filogenias de Cactaceae *Strombocactus* se anida como el taxón hermano del clado formado por *Ariocarpus*, *Turbinicarpus*, *Epithelantha* y *Pediocactus*, *Ferocactus*, *Stenocactus* y grupo “Mammilloid”, pero alejado de *Aztekium* (Butterworth *et al.*, 2002; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Mientras que en la filogenia de Vázquez-Sánchez *et al.* (2015) *Strombocactus* es taxón hermano de *Ariocarpus* y *Turbinicarpus* y *Epithelantha*. En este último estudio filogenético incluyeron a *Strombocactus corregidora* y una de las subespecies de *S. disciformis*.

Actualmente *Strombocactus* integra dos especies, *S. corregidora* Arias & E. Sánchez y *S. disciformis* (DC.) Britton & Rose, esta última con dos subespecies, *S. disciformis* ssp. *disciformis* y *S. disciformis* ssp. *esperanzae* Glass & S. Arias. La delimitación de los taxa de *Strombocactus* se basa en caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos, como la longitud de las flores y las espinas, el color del perianto, la presencia de estrofiolo en la semilla de *S. disciformis* y su ausencia en *S. corregidora* (Guzmán *et al.*, 2003; Arias y Sánchez- Martínez, 2010).

De todos los taxa de *Strombocactus*, *S. disciformis* ssp. *disciformis* es la de mayor distribución geográfica, se encuentra en cañadas tanto en Querétaro, Hidalgo y Guanajuato. *Strombocactus corregidora* fue la última especie descrita del género, su distribución se restringe a tres localidades del sistema de conducción de

agua a la ciudad de Querétaro, en la zona conocida como Barranca del Infiernillo y lo más conspicuo de esta especie es la carencia de apéndice seminal descrito como estrofiolo (Arias y Sánchez-Martínez, 2010).

Strombocactus disciformis ssp. *esperanzae* pudo haber desaparecido de su hábitat natural (Xichú, Guanajuato), ya que durante la presente investigación no logró encontrarse de manera natural, sólo de la colección viva del Jardín Botánico de la UNAM y del Jardín Botánico de Cadereyta.

Los taxa de *Strombocactus* tienen tallos simples y globosos o cilíndricos, no superan los 25 cm de altura y 12 cm de diámetro, son de color verde-grisáceo, con tubérculos; con raíz simple, fibrosa y ligeramente gruesa cerca del tallo. Poseen flores infundibuliformes con tubo receptacular; los frutos son elipsoidales, desnudos (carentes de aréolas), de no más de 11 mm de longitud, varían de amarillo-verdoso a tonos purpúreos al madurar, hasta amarillo pálido al secarse, con dehiscencia longitudinal (Arias y Sánchez-Martínez, 2010).

El androceo

El androceo corresponde generalmente al tercer verticilo de una flor completa (Batygina, 2002) y está formado por esporófilas modificadas portadoras de sacos polínicos, dentro de los cuales se forman los granos de polen. El androceo está formado por todas las estructuras con función masculina (estambres) y aquellas que se derivan de ellos (estaminodios). Cada estambre generalmente está formado por

un filamento que sostiene en el extremo superior a la antera, que es el órgano portador del polen, aunque también existen estambres que carecen de filamento y la antera es sésil. En el interior de la antera, precisamente en los microsporangios (sacos polínicos), tiene lugar la microsporogénesis, que es el proceso a partir del cual las células madres de las microsporas entran a meiosis y se forman las microsporas (células haploides) y a partir de la microgametogénesis se forman los gametos en los granos de polen (microgametofitos); los gametos masculinos se encuentran inmersos en la célula vegetativa o célula del tubo polínico, la cual se encarga de transportar los gametos a través del tubo polínico hasta descargarlos en una de las sinérgidas del saco embrionario durante el proceso de la fecundación (Márquez, 2013).

La antera se encuentra unida al filamento de diversas maneras y recibe el nombre de antera basifija, cuando el filamento está unido a la base de la antera y antera dorsifija, cuando el filamento está unido a la antera por su lado dorsal en un solo punto y también se le llama versátil (Márquez, 2013).

Microsporogénesis y microgametogénesis en la familia Cactaceae

Se ha reportado para algunas especies de la familia Cactaceae que los primordios de antera surgen del meristemo floral de forma centrifuga. Generalmente aparece un anillo de estambres y simultáneamente estambres adicionales se agregan basípetamente del anillo primario, tal es el caso de *Pereskia corrugata*, *Opuntia engelmannii*, *Epiphyllum strictum*, *Echinocereus reichenbachii* var. *albispinus*,

Mammillaria compressa (Ross, 1982) y *Pereskia lychnidiflora* (Jiménez *et al.*, 2014), *Echinopsis* puede presentar dos anillos de estambres (Barthlott y Hunt, 1993). Maheshwari (1950) y Johri (1970) mencionan que las características principales durante el desarrollo de la antera de Cactaceae son: el tapete glandular con dos a cuatro núcleos, citocinesis simultánea, granos de polen tricelulares y desarrollo de pared de antera tipo monocotiledóneo, lo cual implica que el tapete y la capa media son hermanas. Davis (1966) y Jhori *et al.* (1992) indican que la pared de la antera joven en cactáceas está formada por epidermis, endotecio, una capa media y tapete secretor y multinucleado; en la antera madura solo la epidermis persiste y el endotecio muestra engrosamientos fibrosos. Lo anterior también se ha visto para *Pereskia lychnidiflora* (Jiménez, 2002), *Opuntia stenopetala* (Orozco, 2002; Flores-Rentería *et al.*, 2013), *Pachycereus pringlei* (Núñez, 2004), *Pereskia portulacifolia* (Camacho, 2009), *O. robusta* (Silva, 2007), *Consolea spinosissima*, *C. millspaughii*, *C. nashii*, *C. moniliformis*, *C. picardeae* y *C. rubescens* (Strittmatter *et al.*, 2006). Las células arqueosporiales 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. Posteriormente la capa parietal primaria nuevamente se divide periclinalmente dando lugar a la capa parietal secundaria externa y la interna, mientras que las células del tejido esporógeno se distribuyen en una hilera vertical de células hipodérmicas a lo largo del microsporangio. Posteriormente la capa parietal secundaria presenta otra división periclinal que da origen a la capa media y al tapete (Davis, 1966; Tiagi, 1970).

Las tétradas de microsporas son tetraédricas o en decusada (Johri *et al.*, 1992), algunas veces son isobilaterales como en *Pereskia portulacifolia* (Camacho, 2009). Al momento de la dehiscencia de la antera Johri *et al.* (1992), reportan en la familia Cactaceae que los granos de polen se liberan de forma tricelular.

JUSTIFICACIÓN

A nivel floral y de semilla los taxa incluidos en el género *Strombocactus* presentan claras diferencias entre ellos, sobre todo la presencia de un apéndice seminal en dos de ellos, pero dado que la morfología y el desarrollo del androceo no han sido abordados, éstos se estudiarán de manera comparativa con la finalidad de aportar información que ayude a delimitar a los taxa y a conocer las estructuras reproductoras masculinas, ya que la presente investigación forma parte de un estudio comparativo de la biología reproductiva del género *Strombocactus*.

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la morfología y el desarrollo del androceo del género *Strombocactus*.

Objetivos particulares

- 1) Describir la morfología del androceo de *Strombocactus*.
- 2) Conocer el desarrollo de la pared de la antera de ambas especies.
- 3) Describir los procesos de la microsporogénesis y la microgametogénesis.
- 4) Describir la micromorfología del grano de polen.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies de estudio

Las plantas de *Strombocactus disciformis* ssp. *disciformis* tienen crecimiento globoso, con tallos pequeños de 5-10 cm de diámetro. Las flores son de color blanco a amarillo pálido y son producidas a principios de la primavera. Son diurnas y permanecen abiertas por varios días, siendo polinizadas principalmente por abejas. Los frutos son cilíndricos, cafés y dehiscentes. Las semillas son pequeñas, rojizas, tuberculadas y con apéndice seminal (descrito como estrofiolo), se ha sugerido que las hormigas son los principales dispersores de las semillas (Bregman, 1988; Hernández *et al.*, 2004). *Strombocactus disciformis* ssp. *esperanzae* tiene como principal carácter diagnóstico la flor con perianto magenta intenso y semillas con estrofiolo, con distribución restringida a los alrededores de Xichú, Guanajuato, (Glass y Arias, 1996). *Strombocactus corregidora* es la especie de mayor talla del género, su flor es de color blanco amarillento y un aspecto que llama la atención es que las semillas carecen de estrofiolo (Arias y Sánchez-Martínez, 2010).

Colecta y fijación del material biológico

Se colectaron y fijaron en FAA (formaldehído, ácido acético, etanol y agua destilada) botones florales en diferentes etapas de desarrollo y flores en anthesis de cada taxón de *Strombocactus* durante la etapa de floración del 2014-2016. En el caso de S.

disciformis ssp. *disciformis* la colecta se realizó de individuos de su hábitat natural ubicado en el municipio de Vizarrón, Querétaro. El material de *S. disciformis* ssp. *esperanzae* fue obtenido exclusivamente de las colecciones vivas del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM y del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro. A pesar de varias visitas, no se logró encontrar ejemplares en la población donde se describió esta especie. La colecta de *S. corregidora* se realizó en la zona conocida como Barranca del Infiernillo, Querétaro.

Procesamiento del material

Los botones florales fijados se separaron por tamaño y se establecieron diferentes etapas de desarrollo. Las muestras se lavaron con agua para remover el exceso del fijador y se deshidrataron en etanoles graduales (50%, 70%, 85%, 96%, 100% y 100%). El material biológico se incluyó en Paraplast o en resina plástica LR-White y otra parte se preparó para ser observada en el microscopio electrónico de barrido (MEB).

Inclusión en Paraplast

El material deshidratado se pasó inicialmente por xilol 15 minutos y posteriormente por una mezcla de xilol-paraplast (1:1) durante 12 horas como tiempo mínimo y 24 horas como máximo, dentro de una estufa a una temperatura entre 55 y 60 °C. Posteriormente las muestras se impregnaron con paraplast puro durante 24 horas y se incluyeron en moldes metálicos. Del material incluido se obtuvieron cortes de

8 μm de grosor en un micrótomo de rotación American Optical 820. Los cortes se tiñeron con safranina verde-rápido en metilcelosolve (López *et al.*, 2005).

Inclusión en LR-White

Las muestras deshidratadas se colocaron en una mezcla de resina LR-White-etanol absoluto (1:1) durante 12 horas. Posteriormente se impregnaron en LR-White puro durante 12 horas (2 cambios). La polimerización se llevó a cabo en ausencia de oxígeno y en cápsulas de gelatina a 56 °C. Se realizaron cortes de 1-2 μm de grosor, los cuales se tiñeron con azul de toluidina (López *et al.*, 2005).

Observaciones al microscopio electrónico de barrido

Del material fijado en FAA se seleccionaron algunos botones florales y flores en anthesis para evidenciar la morfología del androceo y de los granos de polen, los cuales se lavaron con agua corriente y se disectaron. Este material se deshidrató en una serie de etanoles graduales, hasta etanol al 100%. Se desecaron a punto crítico con CO_2 en una desecadora CPD- 030 Bal-Tec. Se montaron en portamuestras de aluminio con una cinta conductora de carbón y se cubrieron con una fina capa de oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk-II. Se observaron en un microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5310LV y se tomaron microfotografías. En el diagrama de flujo de la figura 1 se resume la metodología utilizada.

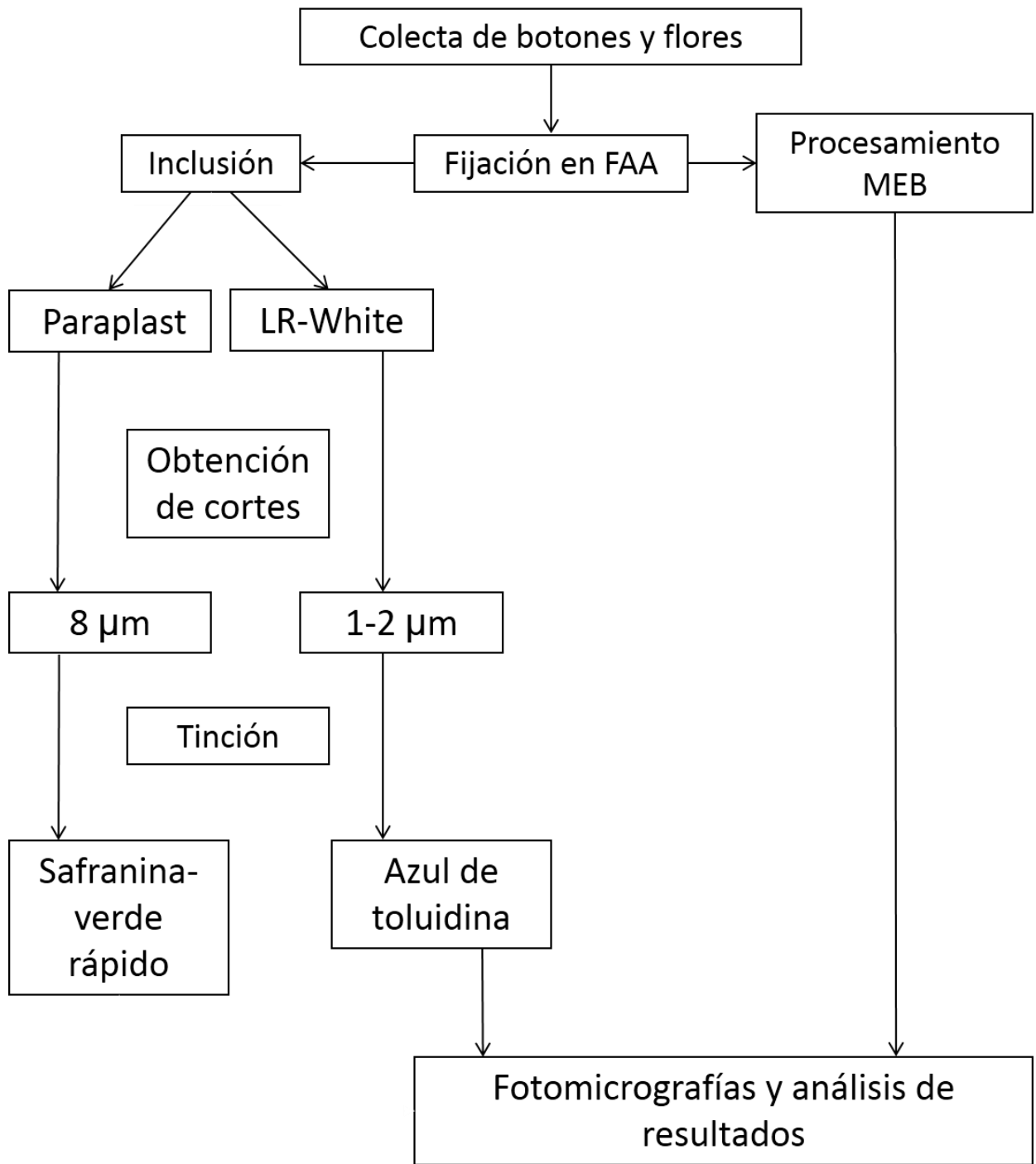


Figura 1. Diagrama de flujo que sintetiza la metodología empleada para el procesamiento de muestras.

RESULTADOS

Las descripciones en la presente investigación aplican para los tres taxa de *Strombocactus*, utilizando indistintamente microfotografías de cualquiera de ellas. En caso de existir diferencias se pone énfasis en los detalles correspondientes a cada taxón para contrastar los resultados.

Morfología del androceo en los tres taxa de *Strombocactus*

El androceo de todos los taxa estudiados tiene aproximadamente entre 111 y 143 estambres, los cuales se insertan helicoidalmente en el tubo receptacular (Fig. 2A-C). Las anteras son de color amarillo y los filamentos son blancos, pero en la base de cada uno se distingue un color rosa.

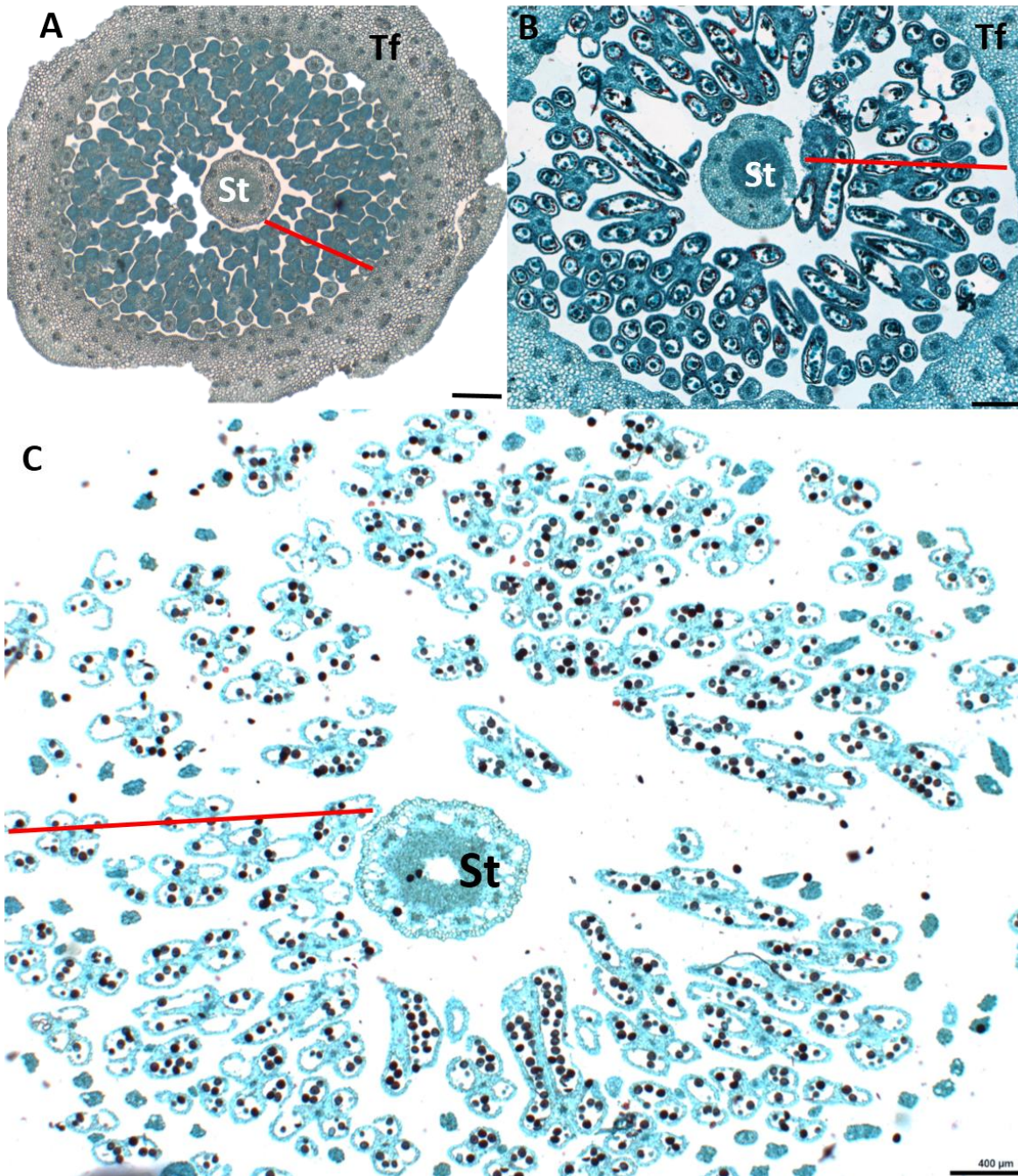


Figura 2. Androceo de *Strombocactus*. (A) *S. disciformis* ssp. *disciformis* en etapa temprana del desarrollo. (B) *S. disciformis* *corregidora* en etapa intermedia del desarrollo. (C) *S. disciformis* ssp. *disciformis* en etapa madura, previa a la dehiscencia de las anteras. Las líneas rojas marcan la zona del androceo. **St**, Estilo; **Tf**, tubo floral. Escalas: A, B= 200 µm; C= 400 µm.

Básicamente el desarrollo de los estambres es similar en los tres taxa de *Strombocactus*. En las etapas iniciales del desarrollo se observó que los primordios de estambres rodean a los primordios de carpelos (Fig. 3A). Los primordios estaminales no tienen distinción entre filamento y antera (Fig. 3B).

Posteriormente la antera se diferencia del filamento y se distingue la filotaxia en espiral (Fig. 3C-E). Conforme avanza el desarrollo la antera se distingue bilobulada y tetrasporangiada, la línea de dehiscencia se va haciendo evidente entre cada par de microsporangios y los filamentos son más cortos que las anteras (Fig. 3D). Los estambres más externos se encuentran a la misma altura del estigma en desarrollo, mientras que los estambres internos se encuentran por debajo del nivel del estigma debido a que los filamentos se encuentran plegados sobre ellos mismos, en cambio los filamentos de los estambres externos tienen mayor espacio para extenderse (Fig. 3E). En la etapa en la que el estigma se observa con papilas, los filamentos de los estambres se alargan, pero todos quedan por debajo del estigma, ya que el estilo va elongándose (Fig. 3F-G) y así permanecen hasta la antesis. El filamento del estambre se inserta en la base de la antera. Las células epidérmicas del filamento son alargadas y planas, mientras que las de la epidermis de la antera son redondeadas y ligeramente abultadas (Fig. 3H).

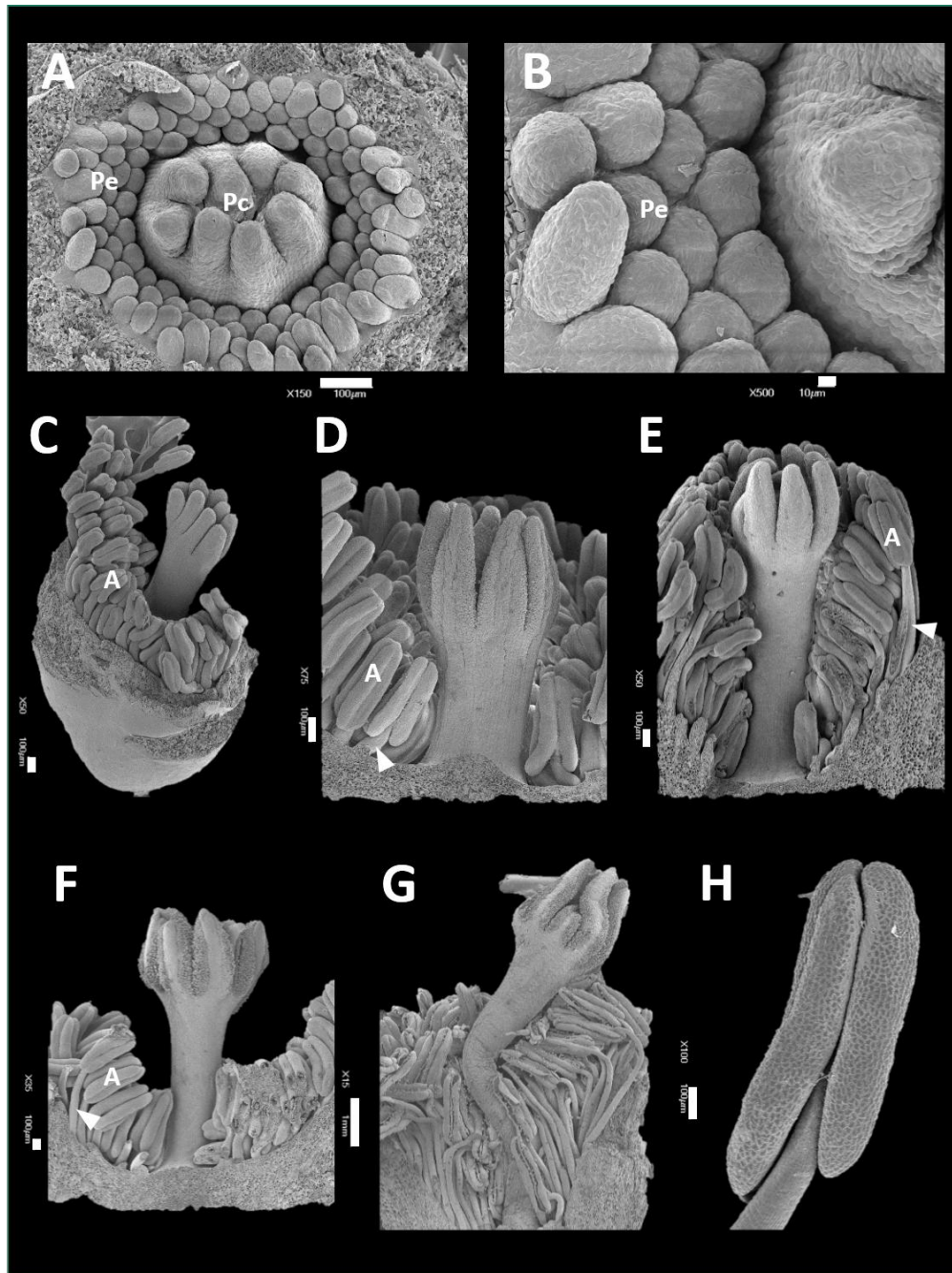


Figura 3. Morfología de los estambres en *Strombocactus*. **A, B.** *S. disciformis* ssp. *esperanzae*. **C, D, F, H.** *S. disciformis* ssp. *disciformis*. **E, G.** *S. corregidora*. **A.** Se observan los primordios estaminales con arreglo en espiral, al centro los primordios carpelares. **B.** Acercamiento a los primordios estaminales, sin diferenciación entre filamento y antera. **C.** La antera se diferencia del filamento. **D.** Las anteras se observan bilobuladas y tetrasporangiadas. **E.** Los estambres más internos se encuentran por debajo del nivel del estigma y los externos a la misma altura. **F.** Se alargan los filamentos de los estambres, sin embargo, quedan por debajo del estigma. **G.** Las anteras son dehiscentes antes de la antesis y su altura no alcanza al estigma. **H.** El filamento del estambre se inserta en la base de la antera. Las cabezas de flecha señalan los filamentos de los estambres. **A,** antera; **Pe,** primordio de estambre; **Pc,** primordio de carpelo.

La dehiscencia de las anteras ocurre poco antes o al inicio de la antesis (Fig. 4A), por lo tanto, los granos de polen son liberados antes de que se extiendan los lóbulos estigmáticos y los filamentos son curvos (Fig. 4A, B). Mientras la flor no sea polinizada por polen de otro individuo sigue abriendo los días consecutivos a la antesis (hasta ca. 7 días) y los filamentos de los estambres se siguen alargando hasta que las anteras alcanzan o superan el nivel del estigma (Fig. 3C, D). Otro evento interesante en *S. disciformis* ssp. *disciformis* es que cuando se recibe polen del mismo individuo (autopolinización) la flor sigue abriendo; cuando la flor se poliniza con polen de otro individuo (polinización cruzada) no vuelve a abrir y se inicia el desarrollo del fruto.



Figura 4. Flores de *Strombocactus disciformis* ssp. *disciformis*. A y B. Flor en el primer día de antesis, vista desde arriba (A) y lateral (B) en donde se aprecia que los estambres se encuentran por debajo del nivel del estigma, los filamentos son curvos (flecha). C. Los filamentos de los estambres se alargan hasta alcanzar el nivel del estigma, después de cuatro días de abrir consecutivamente. D. Flor después de siete días de apertura, los estambres sobrepasan el nivel del estigma.

Desarrollo de la antera

La etapa más temprana de desarrollo de androceo que se observó muestra anteras redondeadas (Fig. 3B). En corte transversal de anteras jóvenes de los tres taxa de *Strombocactus* son evidentes cuatro protuberancias, que en el futuro corresponderán a los cuatro microsporangios. Esas zonas están constituidas por una protodermis que rodea al tejido arquesporrial y en el centro un tejido parenquimático formará al tejido conectivo (Fig. 5A, B). En una etapa siguiente las células de tejido arquesporrial ubicado por debajo de la protodermis se dividen periclinalmente, formando una capa parietal primaria y a las células esporógenas (Fig. 5C). Las células parietales se dividen formando una capa parietal secundaria externa (adyacente a la protodermis) y a la parietal secundaria interna, la cual rodea a las células esporógenas (Fig. 5D). La capa parietal secundaria externa se convierte en endotecio, mientras que la capa parietal secundaria interna se divide periclinalmente y origina dos capas uniestratificadas, que corresponden a la capa media y al tapete (Fig. 5E). De esta manera el desarrollo de la pared de la antera de *Strombocactus* corresponde al tipo monocotiledóneo según la clasificación de Davis (1966).

La pared de la antera en un estado premeiótico está compuesta por cuatro capas uniestratificadas: epidermis, endotecio, capa media y tapete. Dentro de cada microsporangio se encuentran las células madres de las microsporas (Fig. 5F).

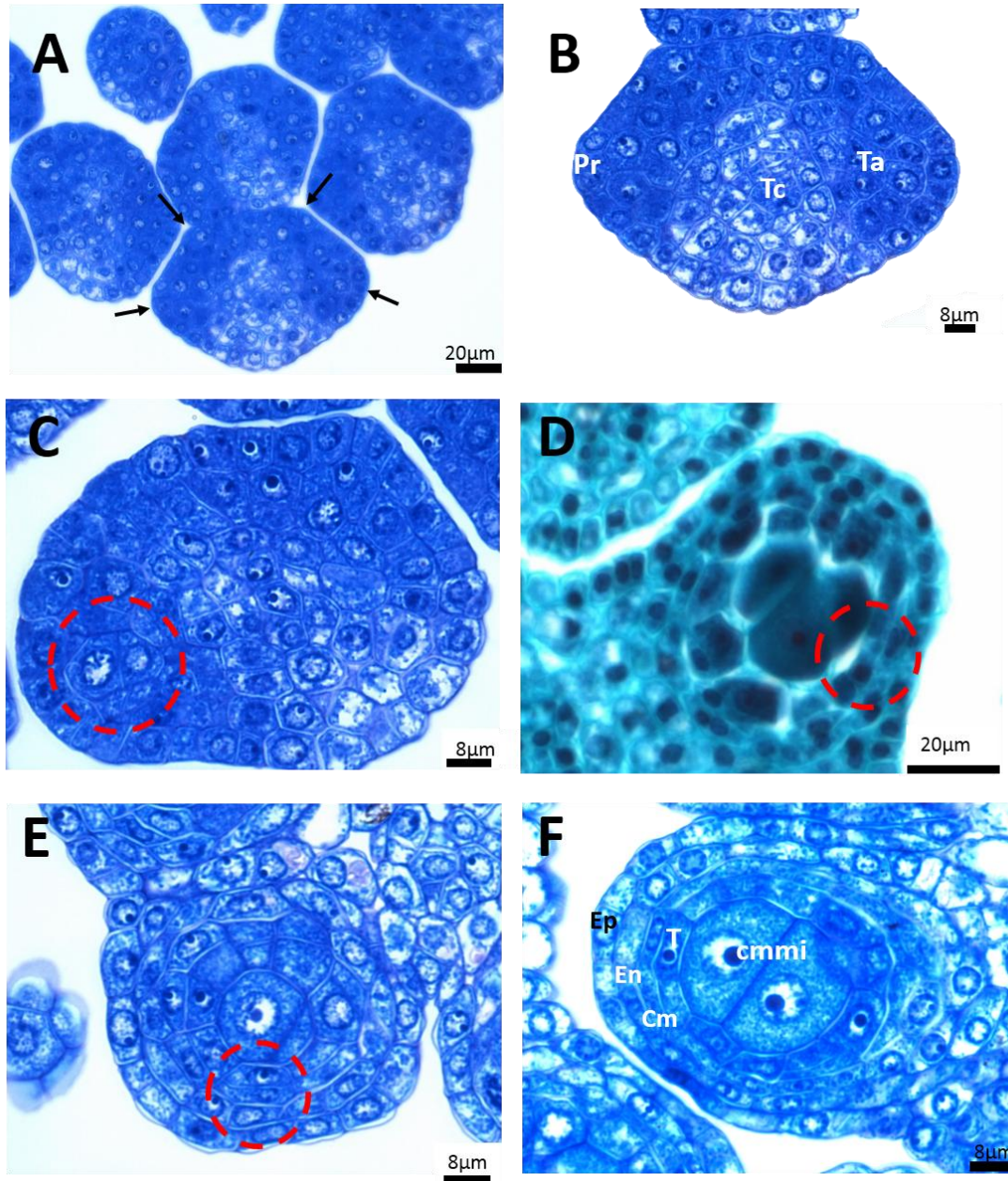


Figura 5. Desarrollo de pared de antera y de células madres de las microsporas en *Strombocactus*. *S. disciformis* ssp. *esperanzae* (A-C, E), *S. disciformis* ssp. *disciformis* (D) y *S. corregidora* (F). A-C. Cortes transversales de primordios de anteras. B. La antera ligeramente bilobulada, la protodermis rodea al tejido arqueosporial. C. En el círculo se observa la división periclinal de una célula arqueosporial formando una capa parietal primaria y a las células esporógenas. D. En el círculo se observa la división de células de la capa parietal primaria originando una capa parietal secundaria externa y otra interna. E. En el círculo la división periclinal de una célula de la capa parietal secundaria interna originando a la capa media y al tapete, la capa parietal secundaria externa se convierte en endotecio. F. La pared antera joven compuesta por epidermis, endotecio, capa media y tapete, al centro las células madres de las microsporas. **Cm**, capa media; **cmmi**, células madres de las microsporas; **Ep**, epidermis; **En**, endotecio; **Pr**, protodermis; **T**, tapete; **Ta**, tejido arqueosporial; **Tc**, tejido conectivo.

Microsporogénesis

Las células madres de la microsporas forman una o dos hileras a lo largo de cada microsporangio, estas células se rodean de una pared de calosa, presentan un citoplasma denso y núcleos evidentes. Las células del tapete comienzan a aumentar de tamaño, tienen una forma cúbica y presentan un citoplasma denso, es de tipo secretor (Fig. 6A). En esta etapa, algunas células del tapete presentan cariocinesis, pero sin citocinesis, de tal manera que las células son binucleadas. La capa media comienza a degenerar. Las células madres de las microsporas entran a meiosis, pero se mantienen unidas compartiendo citoplasma al final de la meiosis I (Fig. 6B). La citocinesis es simultánea, los cuatro núcleos comparten citoplasma, en el conectivo se observan abundantes drusas (Fig. 6C). Posteriormente al final de la meiosis II cada microspora se rodea de calosa, formando tétradas tetraédricas (Fig. 6D, E), ocasionalmente algunas tétradas son isobilaterales (Fig. 6E). Cada microspora comienza a sintetizar una pared celular hemicelulósica (intina) y una pared celular externa (primexina), ubicada por debajo de la pared de calosa. En esta etapa el tapete se observa con un citoplasma denso y vacuolado, sus paredes periclinales internas (en contacto con los lóculos) se comienzan a degradar, mientras que la capa media se encuentra colapsada (Fig. 6D).

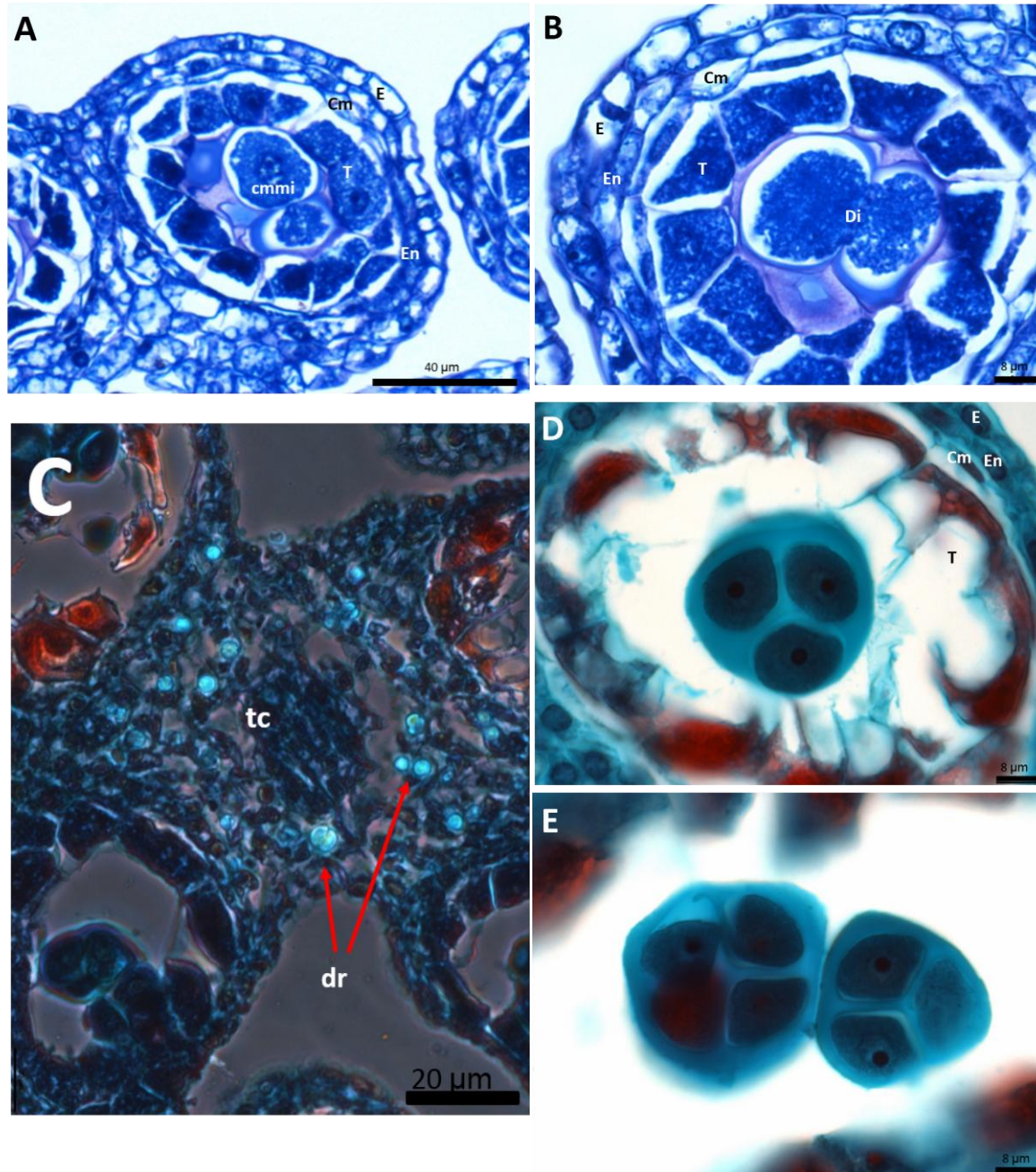


Figura 6. Microsporogénesis en *Strombocactus*. *S. disciformis* ssp. *esperanzae* (A - C) y *S. disciformis* ssp. *disciformis* (D, E). **A.** Acercamiento a un microsporangio, la pared está formada por una epidermis, endotecio, capa media y un tapete que aumenta de tamaño y presentan un citoplasma denso; las células madres de las microsporas se rodean de calosa. **B.** Las células madres de las microsporas rodeadas de calosa entran a meiosis I, los núcleos se mantienen compartiendo citoplasma, algunas células del tapete son binucleadas. **C.** Acercamiento de tejido conectivo con abundantes drusas, etapa de meiosis II. **D.** En la meiosis II se forman tétradas tetraédricas (D) y ocasionalmente algunas isobilaterales (E). **Cm**, capa media; **cmmi**, células madres de las microsporas; **Ep**, epidermis; **En**, endotecio; **T**, tapete, **Tc**, Tejido conectivo, **dr**, drusas.

Microgametogénesis

Las tétradas de microsporas se separan al degradarse la pared de calosa quedando microsporas libres (granos de polen unicelulares) rodeadas de pared de exina delgada. Las microsporas crecen rápidamente. Las paredes del tapete se rompen y los cuerpos de Ubisch que secreta van a depositar su contenido sobre la pared de exina en formación (Fig. 7A). Los granos de polen adquieren una forma redondeada y se distinguen las tres aperturas, los colpos. En esta etapa la pared de la antera está formada por una epidermis y un endotecio de células cúbicas con engrosamientos fibrosos de lignina en forma de barra, en el lóculo y sobre la exina aún se distinguen los cuerpos de Ubisch (Fig. 7B), algunos restos del tapete y las células del septo entre cada par de microsporangios comienzan a colapsarse; la pared del grano de polen está formada por intina y exina (Fig. 7C). La célula del grano de polen joven se divide formando una célula vegetativa y una célula generatriz. Se distingue la intina y la exina, esta última es discontinua en la zona de las aperturas y es tectada (Fig. 7D, E). Posteriormente la célula generatriz se divide formando las dos células espermáticas, de tal manera que los granos de polen maduros son tricelulares y la pared de la antera está formada sólo por epidermis y endotecio (Fig. 7F). El endotecio forma engrosamientos lignificados en sus paredes celulares, algunas células de la epidermis se vuelven globosas y septo situado entre cada par de microsporangios se rompe parcialmente y también se rompe la epidermis en la zona del estomio al momento de la dehiscencia de la antera, para liberar a los granos de polen. La dehiscencia de las anteras ocurre cuando la flor aún no abre (Figs. 3G, 7H).

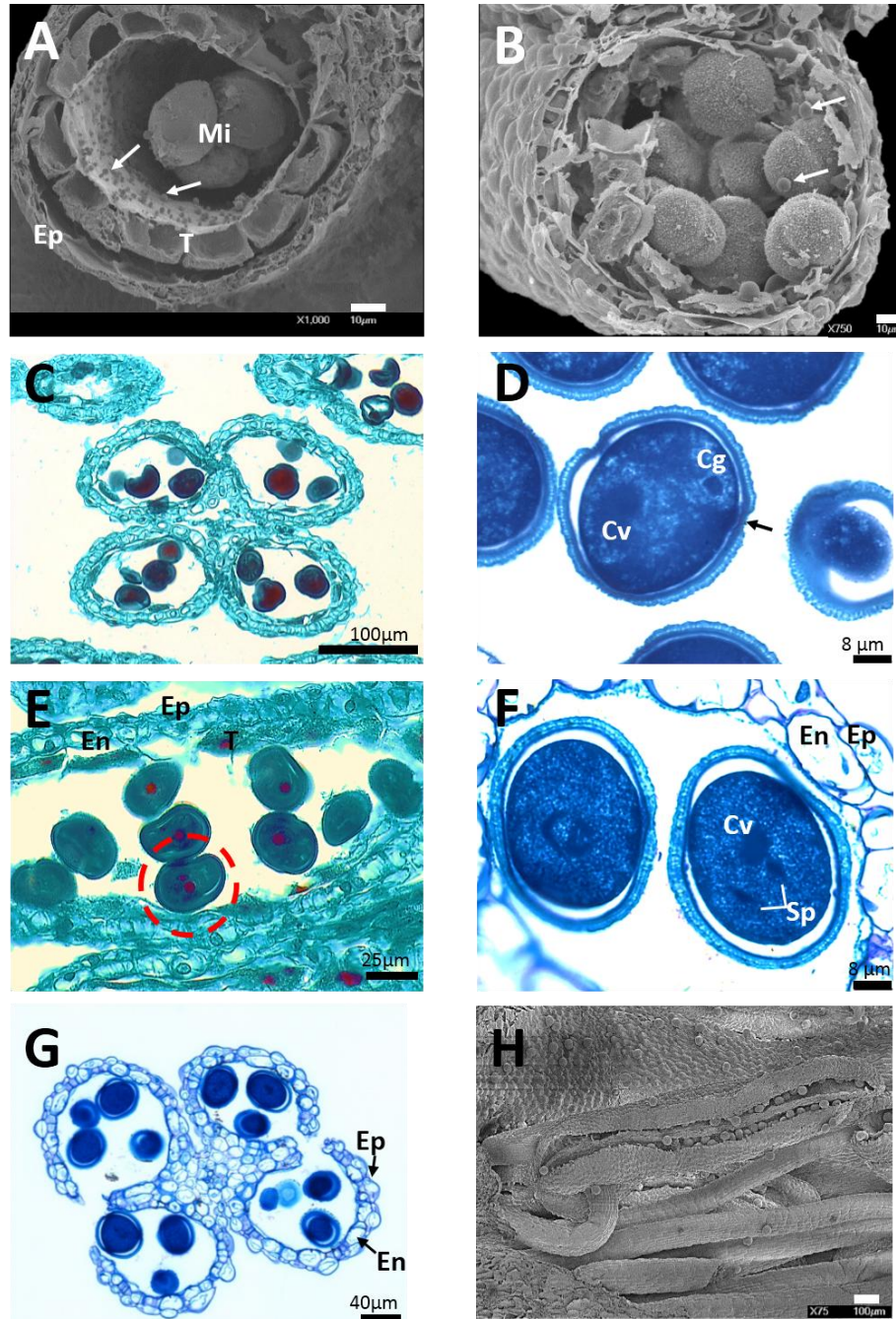


Figura 7. Microgametogénesis y dehiscencia de las anteras en *Strombocactus*. *S. disciformis* ssp. *disciformis* (A-C, E) y *S. correjidorae* (D-G). A. Microsporangio con microsporas libres. El tapete secreta cuerpos de Ubisch (flechas) que depositan su contenido sobre la pared de exina en formación de cada microspora. **B.** Granos de polen esféricos con tres aperturas. Las flechas señalan cuerpos de Ubisch. **C.** Antera conformada por epidermis, endotecio con engrosamientos en forma de barra, tapete en degeneración y colapso de las células del septo. **D** y **E.** Granos de polen bicelulares (célula generatriz y vegetativa). **F.** Grano de polen tricelular, la pared de antera formada por epidermis y endotecio. **G.** Corte transversal de antera al inicio de la dehiscencia. **H.** Antera dehiscente. **Cg**, célula generatriz; **Cv**, célula vegetativa; **E**, epidermis; **En**, endotecio; **Mi**, microsporas libres; **Sp**, célula espermática; **T**, tapete.

Una diferencia de *S. corregidora* con los dos taxa restantes es la presencia de estomas en la prolongación del tejido conectivo que divide a los dos lóbulos. Se presenta un solo aparato estomático entre cada par de lóbulos (Fig. 8A). Cada aparato estomático se observa elevado del resto de la superficie epidérmica, presenta un par de células oclusivas y varias células acompañantes ligeramente globosas alrededor de las células oclusivas (Fig. 8B).

Los granos de polen maduros en los tres taxa son esféricos, tricolpados (colpos largos), con exina tectada, perforada y equinada, la membrana de la apertura es microequinada (Fig. 9A-F).

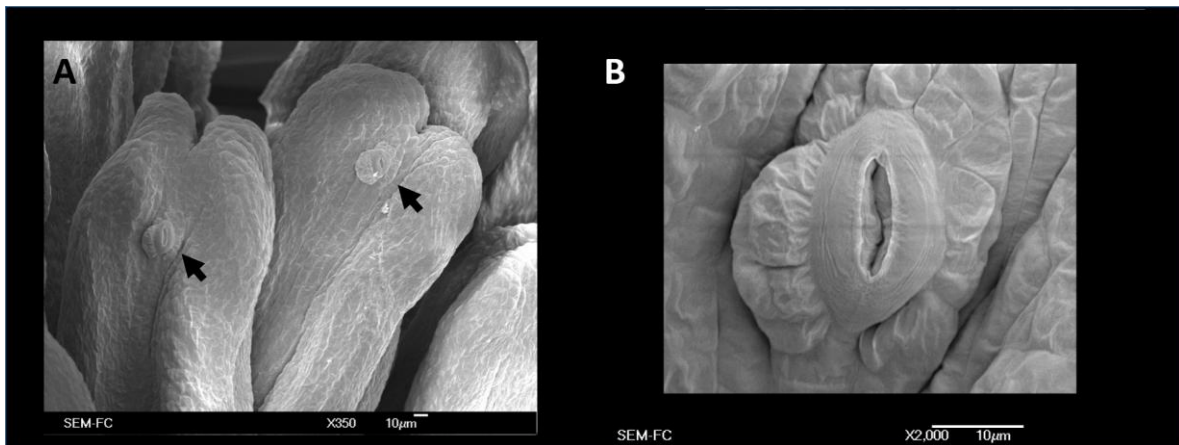


Figura 8. Anteras maduras de *Strombocactus corregidora*. A. Estomas en el tejido conectivo. B. Acercamiento del estoma.

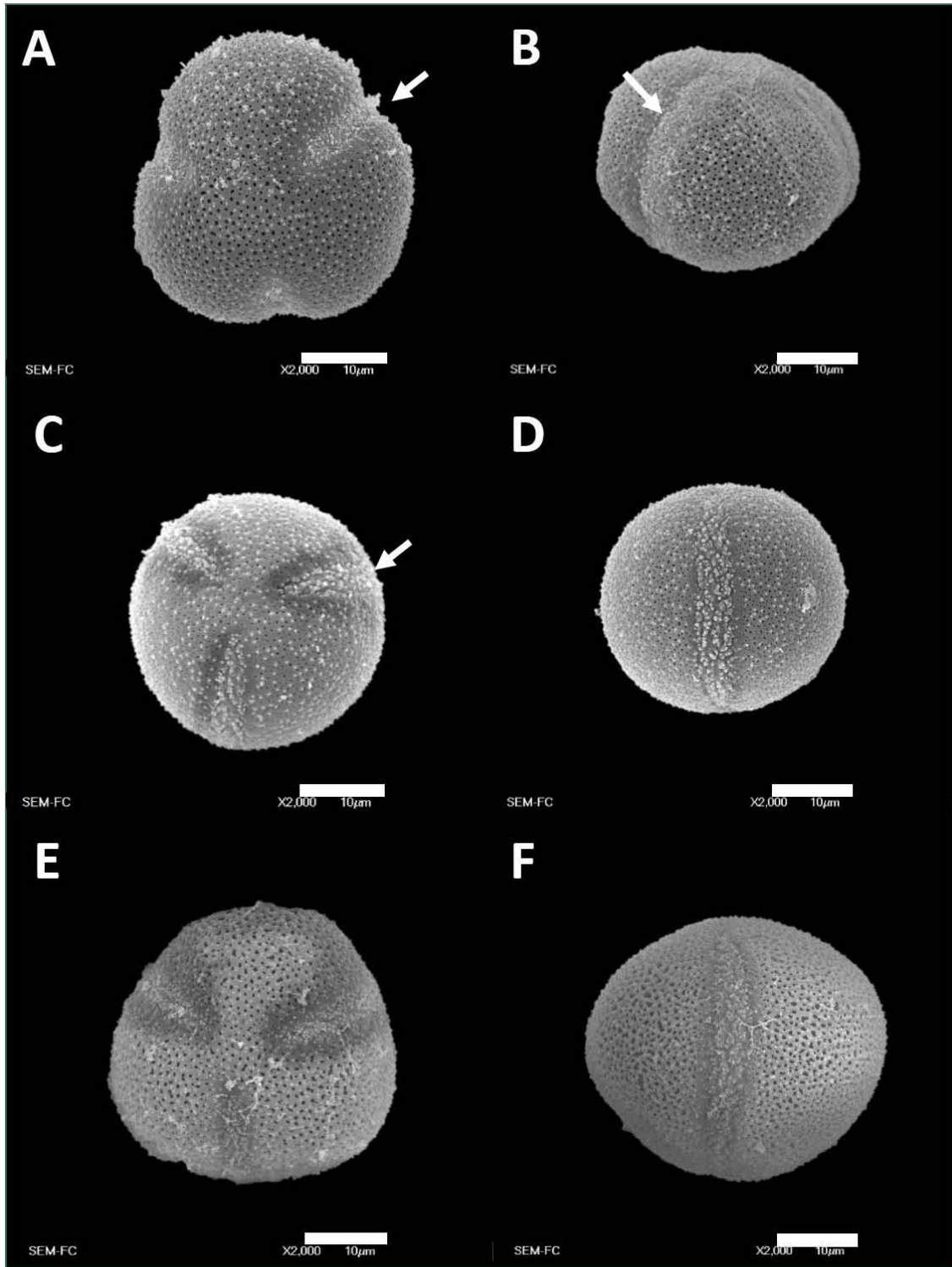


Figura 9. Granos de polen de *Strombocactus*. *S. disciformis* ssp. *disciformis* (A, B), *S. disciformis* ssp. *esperanzae* (C, D) y *S. corregidora* (E, F). A, C y E. Vista polar de los granos de polen. B, D y F. Vista ecuatorial del grano de polen. Las flechas señalan los colpos. Granos de polen tricolpados. Exina tectada, perforada y equinada, la membrana de la apertura es microequinada.

DISCUSIÓN

El desarrollo inicial del androceo de *Strombocactus* concuerda con las características generales del desarrollo que Ross (1982) y Davis (1966) describen para la familia Cactaceae, donde al inicio del desarrollo es difícil distinguir el arreglo helicoidal, pero una vez que surgen todos los primordios de estambres se nota claramente sobre la parte interna del tubo floral donde se insertan los estambres.

Hercogamia

La separación espacial entre las anteras y el estigma de una flor bisexual se conoce como hercogamia (Jackson, 1905), e interviene para evitar la autofecundación, potenciando la transferencia de polen entre plantas coespecíficas y la disminución de la deposición del mismo polen sobre el estigma de la planta (Richards 1997). Este evento de hercogamia ocurre en *Strombocactus* al inicio de la antesis, sin embargo esta distancia disminuye conforme la flor abre en días consecutivos, hasta que no existe hercogamia y las anteras terminan alcanzando la misma altura que el estigma debido a que los estambres siguen elongándose. Las observaciones en el campo fueron cualitativas, ya que A. Camacho (comunicación personal) está estudiando la biología floral en las especies de *Strombocactus* y propone que este evento podría estar relacionado con la formación de semillas por autofecundación en escenarios de escasez de polinizadores en etapas avanzadas de la antesis o cuando la carga de polen no fue suficiente. Un evento similar puede estar ocurriendo en *Ariocarpus fissuratus* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011) donde las autoras mencionan que esta especie es hercógama al inicio de la antesis.

Características embriológicas

Los caracteres embriológicos representan los acontecimientos relevantes del desarrollo para la reproducción sexual y contribuyen a la comprensión de la diversidad estructural. Esta investigación en particular sobre las entidades taxonómicas de *Strombocactus* ayuda a esclarecer las semejanzas y diferencias entre ellas. Tobe (1989) menciona que potencialmente cerca de 50 caracteres embriológicos son de utilidad para usarse en la taxonomía y son buenos indicadores de relaciones filogenéticas entre los taxa a diferentes niveles. Dentro del androceo, los caracteres mencionados por el autor incluyen: el número de esporangios (dos, cuatro o más), el tipo de desarrollo de la pared de antera (básico, dicotiledóneo, monocotiledóneo, reducido), la epidermis (persistente o no), tipo de engrosamiento del endotecio (barras, helicoidal, etc.), la capa media (número de estratos y persistencia o no), el tipo de tapete (glandular o ameboideo), el número de núcleos en las células del tapete (uno a muchos), la organización de las tétradas (tetraédrico, isobilateral, decusada, romboidal, T), el tipo de citocinesis (sucesiva o simultánea), el número de células en el grano de polen maduro (dos o tres), y los lóculos en las anteras maduras (dos, tres, cuatro).

Dentro de las características embriológicas que muestran diferencias entre los tres taxa estudiados de *Strombocactus* se encuentran las semillas. Las de *S. disciformis* ssp. *disciformis* y *S. disciformis* ssp. *esperanzae* presentan estrofiolo, mientras que las semillas de *S. corregidora* carecen de él (Arias y Sánchez-Martínez, 2010), lo cual sigue siendo una incógnita y está siendo estudiado por A. Camacho y S. Vázquez en nuestro grupo de trabajo. Asimismo, una diferencia clara

con respecto al androceo es que *S. corregidora* presenta estomas en el tejido conectivo, lo cual no fue detectado en las subespecies de *S. disciformis*. Se desconoce que función pueden presentar los estomas en las anteras de *S. corregidora*, lo cual no ha sido reportado para otras cactáceas, aunque sí se presentan en el estilo de *Epiphyllum phyllanthus* (García *et al.*, 2010) y en los nectarios de diversas especies de cactus. La presencia de estomas en anteras no ha sido mencionada para Cactaceae, pero sí en *Zea mays* (Poaceae; Tsou *et al.*, 2010) y en *Abrus precatorius* (Leguminosae; Prenner, 2013). La presencia de estomas en anteras fue estudiada por Kenda (1952) encontrando que se distribuyen en el conectivo, pero generalmente están ausentes en el filamento. También menciona que generalmente no funcionan para el intercambio gaseoso, sino para liberar agua y/o néctar, lo cual no pudo ser corroborado para *S. corregidora* en el presente estudio.

En los tres taxa de *Strombocactus* bajo estudio, el desarrollo de la pared de la antera es de tipo monocotiledóneo tal como Davis (1966) lo reporta como generalidad para la familia Cactaceae En Pereskioideae: *Pereskia portulacifolia* (Camacho, 2009) y *Pereskia lychnidiflora* (Jiménez-Durán *et al.*, 2014); en Opuntioideae: *Opuntia tomentosa* (Flores 2002), *Opuntia stenopetala* (Orozco, 2002; Flores-Rentería *et al.*, 2013), *Consolea spinosissima*, *C. millspaughii*, *C. nashii*, *C. moniliformis*, *C. picardeae*, *C. rubescens* (Strittmatter *et al.*, 2006), *Opuntia robusta* (Silva, 2007); en Cactoideae: *Pachycereus pringlei* y *P. militaris* (Núñez, 2004), *Mammillaria haageana* (Parada, 2004), *M. dioica* (Sánchez, 2007), *Neobuxbaumia mezcalensis* (Gómez, 2010). Llama la atención que en *Pterocactus*

australis, *P. araucanus*, *P. hickenii* y *P. valentini* se describe que el desarrollo de la pared de la antera es tipo dicotiledóneo, ya que la capa media y el endotecio se originan de la capa parietal secundaria externa (Gotelli *et al.*, 2009), siendo el único reporte en Cactaceae donde el patrón del desarrollo de la antera es diferente. Lo cual debería investigarse, ya que los autores no muestran evidencias claras de las divisiones celulares. El desarrollo de la pared de antera tipo monocotiledóneo no es exclusivo de monocotiledóneas, ya que se encuentra en otras familias de dicotiledóneas como Amaranthaceae, Chenopodiaceae y Portulacaceae, todas pertenecientes al orden Caryophyllales (Davis, 1966).

Asimismo, para Cactaceae (Johri *et al.*, 1992) mencionan que la antera joven está constituida por la epidermis, endotecio, capa media y tapete secretor. En la antera madura sólo persisten la epidermis y el endotecio con engrosamientos fibrosos en forma de barra, lo cual implica que es una generalidad constante para Cactaceae, como ha sido reportado para *Pachycereus militaris*, *P. fulviceps*, *P. gaumeri*, *P. pringlei* y *Myrtillocactus geometrizans* (Núñez-Mariel *et al.*, 2001, Núñez, 2004), *Pereskia lychnidiflora* (Jiménez, 2002), *Mammillaria dioica* (Sánchez, 2007), *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Gómez, 2010), *Epiphyllum phyllanthus* (García *et al.*, 2010), en las flores masculinas de *Consolea spinosissima*, *C. millspaughii*, *C. nashii*, *C. moniliformis*, *C. picardeae*, *C. rubescens* (Strittmatter *et al.*, 2006), *Opuntia stenopetala* (Orozco, 2002; Orozco-Arroyo *et al.*, 2012), *O. robusta* (Silva, 2007), *P. portulacifolia* (Camacho, 2009), *Echinocereus coccineus* y *E. polyacanthus* (Hernández, 2011). La presencia de drusas en el tejido conectivo de la antera de los tres taxa de *Strombocactus* también se ha reportado en *Pachycereus militaris*

(Núñez-Mariel *et al.*, 2001; Nuñez, 2004), *Pereskia lychnidiflora* (Jiménez *et al.*, 2014), *Opuntia robusta* (Silva, 2007) y en las flores bisexuales de *Mammillaria dioica* (Sánchez, 2007), *M. san-angelensis* y *M. haageana* (Parada, 2004), *Echinocereus coccineus*, *E. polyacanthus* (Hernández, 2011) y *Neobuxbaumia mezcalensis* (Gómez, 2010).

En los tres taxa de *Strombocactus* la meiosis es de tipo simultáneo, una condición general para Cactaceae (Johri *et al.*, 1992). Las tétradas observadas en los tres taxa de *Strombocactus* son del tipo tetraédricas y rara vez isobilaterales. El tipo tetraédrico coincide con otras especies de cactáceas estudiadas como en *Pereskia lychnidiflora* (Jiménez, 2002; Jiménez *et al.*, 2014), *Mammillaria dioica* (Sánchez, 2007), *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Gómez, 2010) y en flores masculinas de *Consolea spinosissima*, *C. millspaughii*, *C. nashii*, *C. moniliformis*, *C. picardeae*, *C. rubescens* (Strittmatter *et al.*, 2006), *Opuntia stenopetala* (Orozco, 2002), *O. robusta* (Silva, 2007), *Echinocereus coccineus* (Hernández, 2011). Mientras que el tipo isobilateral presente en *Strombocactus* se ha reportado también para *P. portulacifolia* (Camacho, 2009), quien observó que en su mayoría las tétradas son tetraédricas y en menor cantidad se presentan tétradas isobilaterales. Dentro de algunas cactáceas Johri *et al.* (1992) menciona que también se presentan tétradas del tipo decusada, sin precisar la especie.

Con respecto a las aperturas de los granos de polen en Cactaceae es el aspecto mejor estudiado, Leuenberger (1976) estudió cerca de 600 especies de casi todos los géneros. En general se reportan aperturas de dos tipos paraa la familia, colpos y poros. Los colpos son característicos de la subfamilia Pereskioideae

(pantocolpados, de 4-17 colpos redondeados), Maihuenioideae (tricolpados, los colpos son alargados de polo a polo) y Cactoideae (tricolpados, los colpos son alargados). En el caso de la subfamilia Opuntioideae, las aperturas son poros (generalmente pericolpados). Dado que *Strombocactus* pertenece a la subfamilia Cactoideae, las aberturas observadas en los granos de polen de los tres taxa de *Strombocactus* son tres colpos alargados, similares a los que se reportan para otros géneros de la subfamilia, como *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani*, en ambos la exina es tectada, microequinada y perforada (Merino, 2011), en *N. mezcalaensis* los granos de polen son tricolpados, pero la exina es espinulada (Gómez, 2010). El grano de polen en *M. dioica* es globoso, con exina reticulada y generalmente tricolpado, aunque se observaron algunos granos de polen tetracolpados (Sánchez, 2007); para *Mammillaria san-angelensis* y *M. haageana* Parada (2004) reportó granos pericolpados, en *Pereskia lychnidiflora* Jiménez (2002) reporta que el grano llega a ser tricolpado, tetracolpado y pentacolpado, tectado y con perforaciones y espínulas que lo cubren por completo, en las flores masculinas de *P. portulacifolia* los granos son pericolpados, con 12 colpos cortos, con membrana microequinada (Camacho, 2009). En la flor masculina de *Opuntia robusta* los granos de polen maduros son poliporados y la exina es subtectada y reticulada (Silva, 2007).

Los granos de polen en los tres taxa de *Strombocactus* se liberan en etapa tricelular, esto mismo se ha observado en la mayoría de las especies de cactáceas estudiadas hasta el momento (Johri *et al.*, 1992; Orozco, 2002; Jiménez, 2002; Strittmatter *et al.*, 2006; Sánchez, 2007, Silva, 2007; Camacho, 2009; Gómez 2010).

Sin embargo, en cuatro especies de *Pterocactus* (*P. australis*, *P. araucanus*, *P. hickenii* y *P. valentini*) Gotelli *et al.* (2009) reportan que los granos de polen son dispersados en etapa bicelular.

Las diferencias embriológicas y morfológicas florales para las especies de *Strombocactus* se irán sumando, con el apoyo de otras evidencias (como su biología reproductiva) para apoyar el reconocimiento de dos o tres entidades taxonómicas dentro del género.

CONCLUSIONES

Los tres taxa del género *Strombocactus* tienen morfología y desarrollo del androceo similar, distinguiéndose solamente por la presencia de estomas en las anteras de *S. corregidora*.

La filotaxia de los estambres es helicoidal y los filamentos se siguen elongando durante el periodo de antesis hasta alcanzar el estigma, si no ocurre entrecruza.

El desarrollo de la pared de la antera es de tipo monocotiledóneo, donde el tapete y capa media son hermanas.

La antera joven está formada por epidermis, endotecio, capa media y tapete secretor, mientras que en etapa madura sólo la epidermis y endotecio persisten.

La meiosis es de tipo simultáneo y las tétradas de microsporas son de tipo tetraédrico principalmente, pero se presentan algunas isobilaterales.

Los granos de polen son tricolpados y tricelulares al momento de la dispersión. La exina es tectada, perforada y equinada, la membrana de la apertura es microequinada.

LITERATURA CONSULTADA

- Álvarez R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: Implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 7-16.
- Anderson E. 2001. *The cactus family*. Timber Press. Portland. 776 p.
- Anderson E. y S. Skillman. 1984. A comparison of *Aztekium* and *Strombocactus* (Cactaceae). *Systematic Botany* **9**: 42-49.
- Arias S. y J. Flores. 2013. La familia Cactaceae. 492-503 pp. En: Márquez-Guzmán J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia y S. Vázquez-Santana (Eds.) *Biología de Angiospermas*. Facultad de ciencias, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. México, D. F., México.
- Arias S. y E. Sánchez-Martínez. 2010. Una nueva especie de *Strombocactus* (Cactaceae) del Río Moctezuma, Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **81**: 619-624.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews* **3**: 274-284.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez-Mejorada. 1992. Las cactáceas de México, Vol. 2, segunda edición. UNAM, México.
- Bregman R. 1988. Forms of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Botanica Neerlandica* **37**: 395-402.
- Britton N.L. y J.N. Ross. 1922. Subtribu 7. Cactaeae – in: Britton N. L. y J.N. (ed.), *The Cactaceae; descriptions and illustrations of plants of the cactus family* 3: 106–107, f. 115, 116.
- Butterworth C. A., H. Cota-Sánchez y R. S. Wallace. 2002. Molecular systematics of Tribe Cactaeae (Cactaceae: Cactoideae): a phylogeny based on *rpl16* Intron sequence variation. *Systematic Botany* **27**: 257-270.
- Buxbaum F. 1955. *Morphology of cacti*. Section 3. Fruit and seeds. Abbey Garden, Pasadena, California.

- Camacho V. A. 2009. Desarrollo de las flores masculinas de la especie dioica *Pereskia portulacifolia* (L.) DC. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 48 pp.
- Cuadrado G.A. y S. S. Garralla. 2009. Palinología de los géneros de Cactaceae *Maihuenia* (Maihuenioideae) y *Pereskia* (Pereskioideae) de Argentina. *Bonplandia* **18**(1): 5-12.
- Davis G. L. 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*. John Wiley and Sons, Inc. New York. 528 p.
- De Candolle A. P. 1828. Revue de la famille des cactées. *Mémoires du Muséum D'Histoire Naturelle* **17**: 1–119.
- Ezcurra E., L. Bourillón, A. Cant. , M. Martínez, y A. Robles. 2002. Ecological conservation. 417–444 pp. En: Case T.J., M.L. Cody, E. Ezcurra (Eds.), *A new island biogeography of the Sea of Cortez*. Oxford University Press, Oxford.
- Flores-Rentería L., G. Orozco-Arroyo, F. Cruz-García, F. García-Campusano, I. Alfaro y S. Vázquez-Santana. 2013. Programmed cell death promotes male sterility in the functional dioecious *Opuntia stenopetala* (Cactaceae). *Annals of Botany* **112**: 789-800.
- García de Almeida O., A. Sartori-Paoli y L. de Souza. 2010. Flower morpho-anatomy in *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* **81**: 65-80.
- Glass C. y S. Arias. 1996. A new subspecies of *Strombocactus* from the Sierra Gorda in the Northeastern portion of the state of Guanajuato, Mexico. *British Cactus and Succulent Journal* **14**: 198–204.
- Godínez-Álvarez, H. y P. Ortega-Baes. 2007. Mexican cactus diversity: environmental correlates and conservation priorities. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**: 81- 87.
- Gómez S. S. 2010. Embriología de la especie androdioica *Neobuxbaumia Mezcalensis* (Bravo) Backberg (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 56 p.

- Gotelli M. M., A. Scambato, B. Galati y R. Kiesling. 2009. Pollen development and morphology in four species of *Pterocactus* (Cactaceae). *Annales Botanici Fennici* **46**(5): 409-415.
- Guzmán U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Hernández C. R. 2011. Estudio comparativo de la sexualidad floral de *Echinocereus coccineus* y *Echinocereus polyacanthus* (Cactoideae: Cactaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 78 p.
- Hernández H. M. y A. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* **26**: 33-52.
- Hernández H., C. Gómez–Hinostrosa y B. Goettsch. 2004. Checklist of Chihuahuan Desert Cactaceae. *Harvard Papers in Botany* **9**: 51–68.
- Hernández-Hernández T., H. Hernández, J. De-Nova, R. Puente, L. Eguiarte, y S. Magallón. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* **98**: 44–61.
- Hernández–Oria J., R. Chávez–Martínez y E. Sánchez–Martínez. 2007. Factores de riesgo en las Cactaceae amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto chihuahuense, México. *Interciencia* **32**: 728–734.
- Hunt D. 1992. CITES Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens, Kew. Surrey.
- Jackson, B.D. 1905. *A glossary of botanic terms, with their derivation and accent*. 2da. Edición. Duckworth and Company, London.
- Jiménez K. 2002. Embriología de *Pereskia lychnidiflora* (De Candolle, 1928) Cactaceae. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 65 p.
- Jiménez K., S. Arias-Montes, A. Cortés-Palomec y J. Márquez-Guzmán. 2014. Embriology and seed development in *Pereskia lychnidiflora* (Cactaceae). *Haseltonia* **19**: 3-12.
- Johri B.M., K.B. Ambegaokar, y P.S. Srivasta. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Springer-Berlag. Berlin.

- Kenda, G. 1952. Stomata and antheren. *Phyton* 4:83-96.
- Leuenberger, B. E. 1976. Pollen Morphology of Cactaceae. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 38(4):79-94.
- López-Curto, M.L., J. Márquez-Guzmán y G. Murguía-Sánchez. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 178 p.
- Maheshwari P. 1950. *An introduction to the embryology of angiosperms*. McGraw-Hill, New York. 453 p.
- Márquez G. J. 2013. Desarrollo del Androceo. 78-89. En: Márquez-Guzmán J. M., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia y S. Vázquez-Santana (Eds.). *Biología de Angiospermas*. Facultad de ciencias, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Ciudad Universitaria, México, D. F, México.
- Martínez P. C. 2014. Evolución de caracteres florales y reproductivos en el género *Ariocarpus* (Cactaceae): especies raras en peligro de extinción. Tesis de Doctorado. Ciencias Biológicas. UNAM. México, D.F. 131 p.
- Martínez-Peralta C. y M. Mandujano. 2011. Reproductive biology of a living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal of Torrey Botanical Society* **138**: 145-155.
- Merino D. G. 2011. Microsporogénesis, microgametogénesis y análisis palinológico de un híbrido natural (*Neobuxbaumia tetetzo* X *Cephalocereus columna-trajani*) y de sus especies parentales. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 70 p.
- Nelson C. 1997. Dr. Thomas Coulter's cacti from Zimapán, Hidalgo, México. *Bradleya* **15**: 48–64.
- 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. 178 p.

- Núñez-Mariel C., E.M. Engleman y J. Márquez-Guzmán. 2001. Embriología de *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **68**: 5-13.
- Orozco, A. G. 2002. Sistema reproductivo de *Opuntia stenopetala* Engelmann (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 82 p.
- Orozco-Arroyo G., S. Vázquez-Santana, A. Camacho, J. G. Dubrovsky y F. Cruz-García. 2012. Inception of maleness: auxin contribution to flower masculinization in the dioecious cactus *Opuntia stenopetala*. *Planta* **236**: 225-238.
- Parada D. 2004. Estudio comparativo de las estructuras reproductoras de *Mammillaria san-angelensis* Sánchez-Mejorada y *Mammillaria haageana* Pfeiffer (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. D.F. 84 p.
- Prenner G. 2013. Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilionoideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilionoideae. *South African Journal of Botany* **89**: 210–218.
- Richards A. J. 1997. *Plant breeding systems*, 2nd ed. George Allen y Unwin, London.
- Ross R. 1982. Initiation of stamens, carpels, and receptacle in the Cactaceae. *American Journal of Botany* **69** (3): 369-379.
- Sánchez C. D. 2007. Embriología de *Mammillaria dioica* K. Brandegees (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 52 p.
- Sánchez–Martínez E., R. J. Chávez–Martínez, J. G. Hernández–Oria y M. M. Hernández–Martínez. 2006. Especies de cactáceas prioritarias para la conservación en la zona árida queretano-hidalguense. Consejo de Ciencia y Tecnología del estado de Querétaro, Querétaro. 98 p.
- Scheinvar L. 2004. Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica, 390 p.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-ECOL-2010. Diario Oficial de la Federación. 2ª Sección. México, D.F.

- Silva J. 2007. Embriología de *Opuntia robusta* Wendland (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. D.F. 54 p.
- 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.
- Tobe H. 1989. The embryology of angiosperms: Its broad application to the systematic and evolutionary study. *The Botanical Magazine, Tokyo* **102**: 351-367.
- Tsou C., P.Cheng y D.B. Walden. 2010. Stomata on maize anthers. *Maize Genetics Cooperation Newsletter* **84**: 1-3.
- Vázquez-Sánchez M., T. Terrazas, S. Arias y H. Ochoterena. 2013. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe Cacteeae (Cactaceae). *Systematics and Biodiversity* **11**(1): 103-116.