



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN  
ECOSISTEMAS

ECOFISIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ALGUNAS  
CACTÁCEAS COLUMNARES DE LA TRIBU PACHYCEREEAE

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

WHALEEHA ABRIL GUDIÑO GONZÁLEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER

COMITÉ TUTOR: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ  
DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2012

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la Beca de doctorado otorgada durante el periodo 2008-2011, la Dirección General del Personal Académico, UNAM (PAPIIT IN224910) y Fondos institucionales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM por la beca otorgada para la conclusión de esta tesis.

A la Dirección General del Personal Académico, UNAM (PAPIIT IN221407 y IN224910) y Fondos institucionales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM por el financiamiento para llevar a cabo el trabajo de campo y laboratorio.

A los Drs. Alejandro Casas y Alfonso Valiente-Banuet miembros de mi comité tutorial.

A los Drs. Salvador Arias, Judith Marquéz y Alma Orozco miembros de mi comité de examen.

A mi tutor el Dr. Erick de la Barrera.

## ÍNDICE

1. RESUMEN

2. ABSTRACT

3. INTRODUCCIÓN

4. CAPITULO I

4.1. Fenología reproductiva y tolerancia a temperaturas altas en *Stenocereus queretaroensis*.

5. CAPITULO II

5.1. Climate and microenvironmental parameters affecting anthesis and nectar secretion for *Polaskia chende* and *P. chichiipe*, endemic columnar cacti from the Tehuacán Valley, Puebla.

6. CAPITULO III

6.1. Forma y función de los nectarios.

6.2. Structural implications by nectar secretion of the floral nectaries of three columnar cacti.

7. CONCLUSIONES

8. DISCUSIÓN

---

6

8

34

50

63

87

107

113

## Resumen

La fenología se refiere a los cambios morfológicos y fisiológicos que experimentan las plantas y los animales durante su ciclo de vida y que son influenciados por factores ambientales. Mientras que la fenología reproductiva se centra específicamente en el periodo durante el cual ocurre la reproducción. Para el caso de las plantas, la temperatura y la duración del día han sido identificados como los factores más importantes. La antesis es un proceso de gran importancia ecológica ya que permite el acceso de los polinizadores para llevar a cabo la fecundación permitiendo el posterior desarrollo del fruto. Está regulada por factores internos y externos, por lo que los cambios ambientales pueden tener repercusiones en la antesis. Algunos investigadores sugieren que el desfase que se da en los picos de floración de las distintas especies, es una respuesta evolutiva a la competencia por polinizadores, pero la coexistencia entre las especies que comparten afinidad en hábitat y polinizadores dependen de las diferencias entre ellas.

En *Stenocereus queretaroensis* se evaluó el efecto del aumento en la temperatura del aire sobre el tejido floral, para de esta forma poder determinar cual es la tolerancia térmica de estas estructuras. La antesis de *S. queretaroensis* es nocturna, la flores abren a las 20:00 h y cierran a las 12:00 h. La producción de néctar fue continua y la producción máxima fue a las 23:00 (500  $\mu$ l). La producción total de néctar fue  $1,929.2 \pm 34.4 \mu$ l la concentración promedio de azúcar fue de  $20.3 \pm 1.2$  ° Brix. La tolerancia térmica de las flores de *S. queretaroensis* varia dependiendo del tejido floral, siendo los pétalos en los botones los que presentan una menor tolerancia  $25^{\circ}\text{C}$  y el ovario en la flor en la tesis la mayor  $40^{\circ}\text{C}$ . El ovario en esta especie esta cubierto por tejido suculento lo que explica la mayor tolerancia. La evocación floral puede ser inducida por períodos de bajas temperaturas y la longitud del día.

Los escenarios de cambio climático estiman un aumento de  $1.12^{\circ}\text{C}$  de la temperatura mínima en el año 2020 de  $2.16^{\circ}\text{C}$  para el 2050, y de  $3.24^{\circ}\text{C}$  para el 2080. También se estima una disminución

en la precipitación media anual de 15.23, 18.34 y 23.62% para los años 2020, 2050 y 2080, respectivamente. La producción de néctar de *P. chende* fluctuó durante todo el día mientras en *P. chichipe* la producción fue constante. La concentración de azúcares fue de  $33 \pm 1.2$  y  $27.6 \pm 2.2^\circ$  Brix respectivamente. Las dos especies consideradas en este estudio tienen flores diurnas de invierno. En tales casos, la evocación floral puede ser inducida por períodos de bajas temperaturas. Por lo tanto, si los inviernos son cada vez menos fríos, es posible que el desarrollo reproductivo pueda ser reducido debido a una acumulación insuficiente de unidades de frío o incluso que se provoque un desfase entre la antesis y la llegada de los polinizadores. Bajo el supuesto de un inminente aumento de las temperaturas de invierno y descenso de las precipitaciones, la comprensión del costoso proceso de reproducción contribuirá a la evaluación de la vulnerabilidad de estas especies.

Para avanzar en la comprensión actual de los mecanismos de secreción de néctar en las cactáceas columnares, se determinó para las flores de *Polaskia chende*, *P. chichipe*, y *Stenocereus quevedonis* todas pertenecientes a la tribu de Pachycereeae, la posición, forma y morfología de los nectarios. Esta última especie presentó la mayor el área de secreción de néctar conformada por estomas situados alrededor de la base de los filamentos ( $1.7 \text{ mm}^2$ ). Los poros presentes en *P. chichipe* ( $0.30 \text{ mm}^2$ ) tuvieron la segunda mayor área de secreción, mientras que las fisuras cuticulares en *P. chende* ( $0.8 \text{ mm}^2$ ) presentó la menor superficie de las tres especies consideradas. Por lo menos para estas tres especies, la superficie disponible para la secreción de néctar parece determinar el volumen del néctar secretado. La relación encontrada entre el tamaño de la cámara nectarial, el volumen total de néctar secretado, y el tamaño de las estructuras secretoras en *P. chende*, *P. chichipe* y *S. quevedonis* sugiere que las limitaciones de la estructura contribuyen en el volumen de néctar secretado. Sin embargo, la información sobre la estructura del nectario y micromorfología en cactáceas sigue siendo escasa.

## ABSTRACT

Phenology refers to the morphological and physiological changes experienced by plants and animals during their life cycle and are influenced by environmental factors. While reproductive phenology specifically focuses on the period during which reproduction occurs. For the case of plants, the temperature and duration of the day have been identified as the most important factors. Phenological variation between plant species is an important mechanism for maintaining species coexistence.

Anthesis is a process of great ecological importance because it enables access of pollinators to carry out fertilization allowing further development of the fruit. Is regulated by internal and external factors, so that environmental changes may impact anthesis. Some researchers suggest that the gap that occurs at peak flowering of different species is an evolutionary response to competition for pollinators, but enter the coexistence of species that share habitat affinity and pollinator-dependent differences between them.

*Stenocereus queretaroensis* evaluated the effect of increased air temperature on the floral tissue, thus able to determine which is the thermal tolerance of these structures. The anthesis of *S. queretaroensis* is nocturnal, the flowers open at 20:00 and close at 12:00. The nectar production was continuous and peak production was at 23:00 (500 ul). The total production of  $1,929.2 \pm 34.4$  nectar was ul average sugar concentration was  $20.3 \pm 1.2$  ° Brix. The thermal tolerance of the flowers of *S. queretaroensis* varies depending on the floral tissue, with the petals on the buttons that have a lower tolerance  $25$  ° C and the ovary in the flower in the thesis most  $40$  ° C. The ovary in this species is covered with succulent tissue which explains the greater tolerance. The floral evocation can be induced by periods of low temperatures and day length. Therefore, if winters are becoming less cold, it may reproductive development can be reduced due to an insufficient accumulation of chill units.

Climate change scenarios estimate an increase of 1.12 ° C minimum temperature in 2020 of 2.16 ° C by 2050 and of 3.24 ° C by 2080. Also estimated a decrease in average annual rainfall of 15.23, 18.34 and 23.62% for the years 2020, 2050 and 2080, respectively. The nectar of *P. chende* fluctuated throughout the day, *P. chichipe* production was constant. The sugar concentration was  $33 \pm 1.2$  and  $27.6 \pm 2.2$  ° Brix, respectively. The two species considered in this study have flowers winter day. In such cases, the floral evocation can be induced by periods of low temperatures. Therefore, if the winters are becoming less cold, it is possible that the reproductive development can be reduced due to insufficient accumulation of chill units or even as to cause a lag between anthesis and the arrival of pollinators. Under the assumption of an imminent rise in winter temperatures and decreased precipitation, understanding the costly process of reproduction contribute to the assessment of the vulnerability of these species.

To advance the current understanding of the mechanisms of nectar secretion in columnar cacti, was determined for *Polaskia chende*, *P. chichipe*, and *Stenocereus quevedonis* all belonging to the tribe of Pachycereae, position, shape and morphology of the nectaries. The latter species showed the highest secretion area formed by stomata nectar located around the base of the filaments (1.7 mm<sup>2</sup>). The pores present in *P. chichipe* (0.30 mm<sup>2</sup>) had the second largest drainage area, while the cuticular cracks in *P. chende* (0.8 mm<sup>2</sup>) presented the lower surface of the three species considered. At least for these three species, the area available for secretion of nectar seems to determine the volume of nectar secreted. The relationship among the size of the chamber nectarial, the total volume of nectar secreted, and the size of the secretory structures in *P. chende*, *P. chichipe* and *S. quevedonis* suggests that the limitations of the structure contribute to the volume of nectar secreted. However, information on the structure and micromorphology in cactus nectary remains weak.



# **INTRODUCCIÓN**

## **1. Las cactáceas y sus características**

## **2. Biología reproductiva**

### **2.1 Floración**

#### **2.1.1 Antesis**

#### **2.1.2 Factores exógenos**

#### **2.1.3 Factores endógenos**

### **2.2 Reproducción**

#### **2.2.1 Néctar**

#### **2.2.2 Nectarios**

## **3. Aspectos fisiológicos y ecológicos de las flores**

### **3.1 Capítulos de la tesis**

### **3.2 Implicaciones**

## Introducción general

La familia Cactaceae comprende cerca de 122 géneros y aproximadamente entre 1,600 y 2,000 especies (Gibson y Nobel 1986). Las cactáceas son plantas de lento crecimiento, que presentan una amplia gama de formas del tallo, de lo simple a lo ramificado, de globosos a columnar, y algunos son esencialmente subterráneos. Se caracterizan por la presencia de areolas que se desarrollan en la axila de los tubérculos, pero en muchas especies se desplazan hacia el ápice, como en el peyote; son más o menos redondeadas y producen nuevos tallos, espinas, gloquidas, tricomas, flores y frutos (Booke 1980; Gibson y Nobel 1986; Bravo-Hollis y Scheinvar 1999; Wallace y Gibson 2002; Anderson 2008). Las hojas de las cactáceas, se encuentran muy modificadas (Bailey 1968). Sólo en los géneros más primitivos, como *Pereskia*, *quiabentia* y *Pereskiopsis* (Gibson y Nobel 1986).

Las flores son sésiles y solitarias de simetría radial, actinomorfas más raramente de simetría bilateral zigomorfas, ovario ínfero, solo algunas *Pereskias* pps. Presentan ovario supero ( Bravo-Hollis 1978; Gibson y Nobel 1986). Pueden ser grandes como *Selenicereus rubineus*, 40 cm o pequeñas como *Rhipsalis floccosa*, 0.5 cm de diámetro (Buxbaum 1950; Boke 1964; Anderson 2008; Ramírez y Berry 1995). Las flores de antesis diurna presentan colores variados como el rojo, pasando por todas las tonalidades de rosa, amarillo, naranja, mientras que las flores nocturnas son de color blanco o rosa pálido (del Castillo 1999; Pimienta-Barrios y del Castillo 2002). El color de las flores está claramente asociado la tipo de polinizador, sin embargo solo el color no es concluyente, ya que también se tiene que tomar en cuenta la forma de la flor, el tipo y cantidad de néctar producido. (Grant et al. 1979; Valiente-Banuet et al. 1996; Valiente-Banuet et al. 1997; Fleming y Holland 1998; Fleming et al. 2001; Molina-Freaner et al. 2004; Ibarra-Cerdeña et al. 2005; Valiente-Banuet et al. 2005).

Los fruto son carnosos en general presentan diversos colores amarillos, verdes, rojos o purpúras muy intensas, en épocas de fructificación atraen a las aves y mamíferos que se alimenta de ellas. Algunos frutos como las tuna, pitayas, y pitahayas tiene una gran importancia comercial (Nassar

*et al.* 1997; Pimienta-Barrios y Nobel 1994; Casas *et al.* 1999 a,b; Otero-Arnaiz *et al.* 2003; Nobel y de la Barrera 2004a; Carmona y Casas 2005). La Semilla son generalmente pequeñas de 1 a 2 milímetros de longitud, pero en las especies más primitivas como en las de *Nyctocereus*, llega a medir hasta medio centímetro. Tienen formas diversas: globosas, discoideas, reniformes, ovoides y son de colores que varían del negro al crema, pasando por tonalidades pardas, castañas o con tintes rojizos. Están integradas por el embrión, las cubiertas protectoras y a veces, restos de sustancias nutritivas (Rojas-Aréchiga y Orozco-Segovia 1997; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 1998; Rojas-Aréchiga *et al.* 2001; Olvera-Carrillo *et al.* 2003; Wolf y Martínez-del Río 2003; Guillen *et al.* 2011).

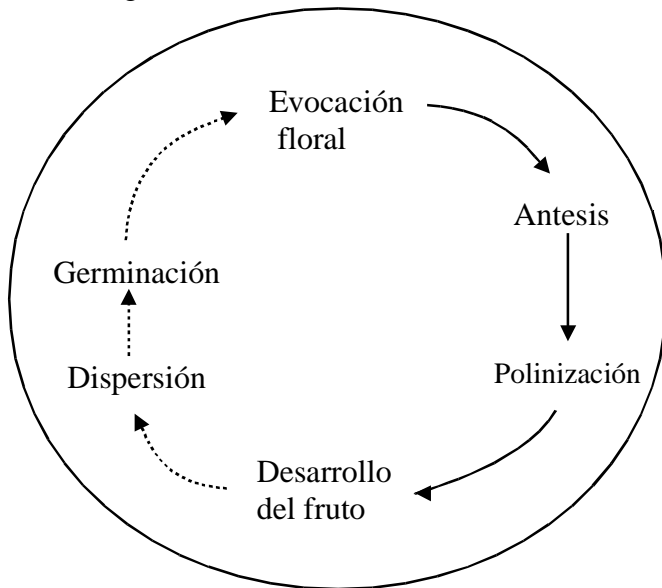
Las cactáceas tienen una distribución estrictamente americana (Gibson y Nobel 1986; Barthlott y Hunt 1993; Bravo-Hollis y Scheinvar 1999; Wallace y Gibson 2002), con excepción del género *Rhipsalis* cuya presencia en las zonas boscosas de Sri Lanka, el sur de India, así como en las zonas tropicales de África y Madagascar (Barthlott 1983) ha sido un tema polémico. En el continente Americano se distribuyen desde el norte de Canadá (Speirs 1982) hasta el sur de Argentina (Kiesling 1988). Ecológicamente su distribución se concentra tanto en las zonas áridas y semiáridas, así como zonas tropicales y subtropicales subhúmedas (Bravo-Hollis y Scheinvar 1999; Anderson 2008).

En términos de asignación de recursos, las plantas invierten cantidades considerables de agua y carbono en su reproducción (Heim *et al.* 1979; Galen *et al.* 1999; Southwick 1984; Taiz y Zeiger 2002; De la Barrera y Nobel 2004b). Este gasto es especialmente importante en las cactáceas, ya que sus flores son masivas (la flor llega a representar un tercio del peso final del fruto), además de vivir en ambientes áridos donde el agua es un factor limitante para la supervivencia (Gibson y Nobel 1990; De la Barrera y Nobel 2004a).

## **2. Biología reproductiva**

### *2.1 Floración*

La iniciación y desarrollo floral poseen factores endógenos, exógenos y/o autónomos, que a su vez son regulados por diversos genes (Soltis *et al.* 2002; Jack 2004; Corbesier y Coupland 2006; Erwin 2007; Turck 2008; Fig. 1). La floración está caracterizada en cuatro procesos secuenciales: (1) inducción y



translocación del estímulo floral; (2) la evocación floral del meristemo; (3) iniciación floral; y (4) la diferenciación o morfogénesis floral (Evans 1971; Taiz y Zeiger 2002; García de Cortázar y Nobel 1992).

La inducción floral se inicia con la transición del meristemo vegetativo a un

meristemo floral y se caracteriza por cambios dinámicos y complejos que ocurren en el meristemo apical (Michaels y Amasino 2000; Taiz y Zeiger 2002; Larcher 2003; De la Barrera y Nobel 2004b; Jaeger *et al.* 2006; Tomas 2006; Fig 2). Estos cambios ocurren después de la formación consecutiva de un cierto número de primordios foliares, cuando el balance carbono/proteína de la planta es favorable o por factores ambientales (vernalización; García de Cortázar y Nobel 1992; Nobel y Castañeda 1998; Larcher 2003; Angenent *et al.* 2005). Por ejemplo, en *Opuntia ficus-indica* los cladodios sólo producen flores cuando su peso seco excede un umbral relacionado con su área superficial (García de Cortázar y Nobel 1992), mientras que para *Pachycereus pringlei* la inducción floral depende de la acumulación de carbohidratos en las areolas (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000). Proença y Gibbs (1994) propusieron que factores ambientales como la humedad del aire también están relacionado con los procesos de la floración en de especies de plantas tropicales.

### 2.1.1 Antesis

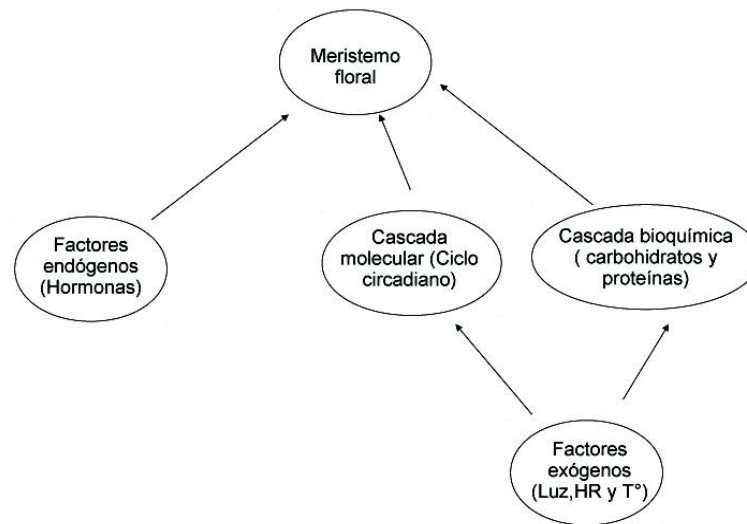


Figura 2. Modelo de las interacciones entre factores endógenos (hormonas) y factores exógenos (fotoperíodo que prenden las cascadas moleculares o bioquímicas que mandan la señal para conferir la identidad floral al meristemo

La antesis o apertura floral, es de gran importancia ecológica, ya que marca el inicio del período de atracción de los polinizadores para llevar a cabo la fertilización y posterior desarrollo de los frutos (Ollerton y Lack 1998; van Doorn y van Meeteren 2003; Fleming 2006; Fig. 1). La antesis puede estar regulada por factores externos luz, temperatura o por factores internos como la regulación hormonal, la expansión de la pared celular y el metabolismo de carbohidratos (Ichimura y Suto 1998; Bielecki *et al.*;2000a; Taiz y Zeiger 2002; van Doorn y van Meeteren 2003; van Dijk y Hautekéete 2007).

La luz y la temperatura son los principales factores que están determinando la antesis (Ichimura y Suto 1998; Bielecki *et al.*;2000a; Bielecki *et al.* 2000b; van Doorn y van Meeteren 2003; Tomas 2006) (citas). Sin embargo, hay otros factores como el metabolismo de carbohidratos, la expansión celular, la regulación hormonal y en menor medida las relaciones hídricas que influyen en la antesis (Bielecki *et al.* 2000b; van Doorn y van Meeteren 2003; Tomas 2006). En la mayoría de las especies estudiadas, los movimientos de los pétalos son debido a una diferencia en la tasa de crecimiento de los

tejidos, e g. *Anemone sp.*, *Calendula sp.*, *Colchium autumnale*, *Doronicum sp.*, *Gentiana sp.*, *Helleborus niger* (van Doorn y van Meeteren 2003), y *Taraxacum albidum* (Tanaka *et al.* 1987; van Doorn y van Meeteren 2003). En *Ipomoea* (variedad *Pharbitis*), la apertura y el cierre flor se deben a los movimientos de la nervadura central en lugar del pétalo.

Dependiendo de la especie, la antesis puede estar relacionada con el desarrollo del tejido adyacente a la flor, como ocurre en varias especies de *Iridaceae*, en las cuales se requiere del crecimiento del pedicelo para que ocurra la antesis. La abscisión del tejido adyacente a los pétalos también resulta en la antesis floral. Otras características que también juegan un papel importante en la antesis son la muerte celular en un área específica del pétalo, los cambios de turgencia de las células durante el ciclo día-noche (van Droorn y Vojinovic 1996; van Doorn y van Meeteren 2003). Estas características no son mutuamente excluyentes ya que pueden ocurrir dos al mismo tiempo en la misma flor (van Doorn y van Meeteren 2003).

La antesis de la flor puede ocurrir debido a una combinación entre la captación de los azúcares y la degradación de diversos polisacáridos. En la mayoría de las especies, la movilización de los carbohidratos almacenados y/o la importación de sacarosa, se encuentran involucradas en la antesis floral. Las células jóvenes de pétalos de muchas especies contienen una considerable cantidad de almidón que poco antes de la apertura, es rápidamente convertida en glucosa y fructosa (Ho y Nichols, 1977; Hammond, 1982; van Doorn y van Meeteren 2003).

### 2.1.2 Factores exógenos

Luz: Además de la variación lumínica existente entre la mañana y tarde, en donde se producen distintos colores asociados a la temperatura (Percy 1999; Öpik y Rolfe 2005), la luz es un factor muy complejo y dinámico que varía en cantidad, calidad (color) y dirección en una escala de tiempo de segundos a meses. Estas variables ambientales están relacionadas con el cambio de las estaciones, así como la

disponibilidad de nuevos hábitats (vg., perturbación; Everham III 1996; Pearcy 1999). La luz tiene un doble efecto en la biología de las plantas (Lin 2000; Jaeger *et al.* 2006; Thomas 2006; Kilkenny y Galloway 2008). Por un lado, desencadena diversas funciones fisiológicas, debido a que la luz es captada por diversos pigmentos fotoreceptores como el fitocromo, criptocromo y carotenoides. Por otro lado, el flujo de fotones para la fotosíntesis (FFF, longitud de onda de 400-700 nm) proporciona la energía necesaria para llevar a cabo la fotosíntesis.

De los factores ambientales mediados por la luz, el fotoperiodo es de los más importantes, regulando tanto la iniciación floral como la detención del crecimiento vegetativo (Salisbury y Ross 1994; Bernier *et al.* 1993; Khokhar *et al.* 2007). De hecho, las plantas se clasifican en tres grupos de acuerdo a su respuesta a la longitud del día: (1) plantas de día corto, (2) plantas de día largo y (3) plantas de día neutro (Salisbury y Ross 1994; Lambers *et al.* 2000). En general, las plantas están bien adaptadas a los cambios de luz (vg., diurnos/nocturnos, estacionales), siempre y cuando la heterogeneidad no sea tan drástica como para mostrar una pauta más o menos predecible a largo plazo. Cuando los cambios lumínicos se suman a la acción de otros factores ambientales, como temperaturas muy bajas o muy altas ocasionales, sequías prolongadas o deficiencia de nutrientes, se pueden poner a prueba todos los mecanismos de defensa e incluso acabar con la vida de las plantas (Taiz y Zeiger 2002; Manrique 2003; Nobel 2005; Öpik y Rolfe 2005; Baquedano y Castillo 2006).

Fotoreceptores: Como parte de los pigmentos fotosintéticos, el fitocromo se expresa de forma diferencial en tejidos jóvenes, encontrándose en mayores concentraciones en las zonas de rápido crecimiento (vg., meristemas apicales; Salisbury y Ross 1994; Nobel 2005; Öpik y Rolfe 2005). El fitocromo regula la fotomorfogénesis, incluyendo la elongación del tallo, la expansión foliar y la formación de ciertos pigmentos. Las dos formas del fitocromo son: (1) Pr: absorbe en el espectro del rojo (estable e inactiva); (2) Pfr: absorbe en el rojo lejano (lábil y activo) (Taiz y Zeiger 2002; Nobel

2005; Öpik y Rolfe 2005; Fig 2). Las respuestas inducidas por el fitocromo se clasifican según la cantidad de luz que es necesaria para que se lleven a cabo (Nobel 2005; Öpik y Rolfe 2005).

Las respuestas de muy bajo flujo (VLFR, por sus siglas en inglés), requieren de una cantidad muy pequeña de luz roja para llevarse a cabo. Algunos ejemplos son la estimulación del crecimiento del epicótilo en plantas etioladas o la inducción de la germinación de semillas, como *Arabidopsis*. Una vez inducidas, las respuestas a muy bajo flujo no son fotorreversibles. Las respuestas más conocidas del fitocromo son las respuestas de bajo flujo (LFR). Estas respuestas, reversibles son las responsables de estimular procesos como la germinación en plantas y el movimiento foliar, y pueden ser reversibles dependiendo del estado estacionario del rojo (Lin 2000; Taiz y Zeiger 2002; Nobel 2005; Öpik y Rolfe 2005). Las respuestas de alta irradiancia (HIR) son respuestas irreversibles y proporcionales a la intensidad de luz (se requiere siempre una alta intensidad para inducir las, de ahí que se llamen respuestas de irradiancia y no de flujo). Entre las HIR existen la síntesis de antocianina, la inducción de la floración en algunas especies o la expansión de los cotiledones. En plantas etioladas, las HIR se inducen en altas irradiancias (tanto en el rojo, el rojo lejano y ultravioleta-A). En plantas verdes las HIR sólo se inducen a irradiancias en el rojo (Taiz y Zeiger 2002; Nobel 2005; Öpik y Rolfe 2005).

Los criptocromos son receptores de luz azul (320-400 nm) y radiación ultravioleta A (400-520 nm). En *Arabidopsis* se han identificado dos tipos de criptocromos: 1 (cry1) y 2 (cry2). Algunos de los procesos dirigidos por este tipo de fotorreceptores son el fototropismo y la inhibición del crecimiento longitudinal del hipocótilo y otros órganos en presencia de luz (Salisbury y Ross 1994; Schoepfer y Brennicke 1999; Taiz y Zeiger 2002; Öpik y Rolfe 2005; Guevara y Jiménez 2006). Los carotenoides (carotenos y xantofilas) son derivados tetraterpénicos solubles en solventes orgánicos de color anaranjado con un máximo de absorción lumínica de 530 nm (Taiz y Zeiger 2002; Guevara y Jiménez 2006). Estos compuestos presentan una doble función: son pigmentos accesorios en la captación de la



energía lumínica y actúan como moléculas capaces de disipar la energía excedente en forma de calor, evitando daños importantes. Por ejemplo, en presencia de luz el oxígeno reacciona con la clorofila excitada originando un singlete de oxígeno que es muy reactivo pudiendo oxidar las clorofilas, los ácidos grasos polinsaturados que forman peróxidos y otros compuestos. Con luz en exceso, el oxígeno se hace tóxico y la fotosíntesis autodestructiva. En este caso los carotenoides disipan el radical peróxido y también la clorofila excitada adquiriendo el estado triplete que a su vez se disipa desprendiendo calor (Salisbury y Ross 1994; Taiz y Zeiger 2002; Manrique 2003; Guevara y Jiménez 2006; Franco *et al.* 2007). Sin embargo, los carotenoides no son muy eficientes como transductores de energía hacia los centros de radiación (Taiz y Zeiger 2002; Manrique 2003; Nobel 2005; Öpik y Rolfe 2005).

La temperatura es uno de los principales factores ambientales que determinan la distribución de las plantas (Elgene 1996; Sato *et al.* 2002; Lambers *et al.* 2005; Drennan 2009). A menudo, un cambio brusco de temperatura da lugar a cambios significativos en procesos asociados a la membrana celular y a la síntesis enzimática, por lo que se ven afectadas la capacidad fotosintética y la acumulación de biomasa de la planta (Taiz y Zeiger 2002; Lambers *et al.* 2005; Drennan 2009). Cada especie posee: (1) un rango de temperaturas óptimas a lo largo de su ciclo de vida, en las cuales las plantas crecen con una tasa máxima y se puede reproducir (*vg.*, evocación floral, antésis, producción de frutos), y (2) un rango de temperaturas mínimas y máximas en las cuales no son capaces de crecer e incluso pueden comprometer la supervivencia de las plantas (Didden-Sopfy 1982; Salisbury y Ross 1994; Seymour y Schultze-Motel 1998; Taiz y Zeiger 2002). Las temperaturas óptimas para el crecimiento y/o reproducción de las plantas varían a lo largo del día, tendiendo a ser relativamente más frías durante la noche y un poco más cálidas durante el día. A este fenómeno se le denomina termoperiodismo. Más que afectar el proceso de inducción floral, el termoperiodismo afecta la producción floral (cantidad total de flores), ya que fluctuaciones adecuadas de temperatura pueden tener como consecuencia la

presencia de un mayor número de flores por planta, así como otros efectos en el crecimiento (Guevara y Jiménez 2006).

Las plantas poseen diferentes tolerancias térmicas dependiendo del tipo de órgano (hojas, flores, frutos, etc), la edad y la posición del organismo (Sato *et al.* 2002; Nobel y De la Barrera 2003; Drennan 2009). En cuanto a la edad, órganos jóvenes son mas sensibles a las temperaturas extremas que los órganos viejos. Nobel y De la Barrera (2003) reportaron que los cladodios de *Opuntia ficus-indica* tienen un incremento en la tolerancia a temperaturas altas cuando los individuos tienen 10 años de edad. En cuanto a los órganos, la temperatura del receptáculo de las flores de *Nelumbo nucifera* siempre es mayor que la temperatura del aire y se mantiene entre los 30-36°C durante los 2-4 días en que ocurre la antesis, cuando la temperatura del aire va de 10-35°C (Seymour y Schultze-Motel 1998).

Cuando la antesis ocurre durante la mañana, existe una aparente correlación con el incremento de la temperatura y de la intensidad de la luz (Ewusie y Quaye 1977; Ichimura y Suto 1998; van Doorn y van Meeteren 2003; Warner y Erwin 2003). En especies cuya antesis ocurre en la tarde o noche, el movimiento de las partes florales está correlacionado con la intensidad lumínica, la disminución de la temperatura y pérdida de turgencia de los tejidos de la flor (van Doorn y van Meeteren 2003).

### 2.1.3 Factores endógenos

Las fitohormonas o reguladores del crecimiento son sustancias orgánicas que influyen en los procesos fisiológicos en bajas concentraciones. Los procesos influenciados consisten principalmente en el crecimiento, inducción floral y el desarrollo de frutos, aunque otros procesos, tales como el movimiento de estomas, también puede verse afectada (Davies 2010).

Diversos estudios han encontrado evidencia que indica a las auxinas son capaces de inhibir la floración (Dostal and Hosek 1937). Sin embargo la piña podría ser la excepción, ya que en este caso las auxinas inducen floración (Clark and Kerns 1942), los efectos de las auxinas en la piña, presentan una posibilidad de una relación muy diferente existente entre el crecimiento y la floración, ya que baja la

concentración de auxinas en realidad inducir la floración, mientras que sólo se oponen a altas concentraciones o prevenir la floración. Parecía lógico considerar la hormona del crecimiento como antagonista hacia el desarrollo reproductivo, favoreciendo el desarrollo vegetativo (Galston 1947).

En un estudio realizado con la cebada (Leopold y Thimman 1949), demuestran que la auxina no siempre es antagonista del desarrollo reproductiva. De hecho, promueve la floración en cebada cuando se aplica en lo suficientemente baja concentraciones. Cuando las concentraciones altas se aplican el efecto se invierte y se convierte en una inhibición. Por lo tanto, parece que la auxina no simplemente se oponen a la floración, sino que ejerce un efecto que depende de la concentración, de forma análoga a su efecto en el desarrollo vegetativo (Leopold y Thimman 1949).

## **2.2 Reproducción**

El éxito reproductivo de las plantas, como una medida de adecuación, depende de su interacción con otros organismos como los polinizadores, por lo que el néctar desempeña un papel muy importante en la fisiología reproductiva de la plantas. Además de la variación individual que presentan las flores (inicio de la antesis y la cantidad de néctar producida), que es un prerequisite en la interacción planta-polinizador ya que estas se ven influenciadas por factores bióticos (Herrera 1995a,b; Kudo 2006; Kilkenny y Galloway 2008).

Sin embargo, los factores físicos (Temperatura, HR, viento, radiación solar) ejercen tal restricción en la actividad de los polinizadores que pueden modificar el comportamiento de las flores y modificar de esta forma la calidad, cantidad y presentación de las recompensas florales, teniendo consecuencias directas en la capacidad reproductiva del individuo (Herrera 1995a, Sprengel 1973; Darwin 1862). Los factores ambientales pueden afectar la producción de néctar independientemente del tipo de plastidio presente en el parénquima nectarial (cloroplastos con o sin almidón y amiloplastos; Pacini y Nepi 2007).

## 2.2.1 Néctar

La producción del néctar tiene importantes implicaciones ecológicas, especialmente para las interacciones planta-polinizador. La concentración y la proporciones de azúcar así como aminoácidos están específicamente adaptados a los requerimientos del tipo de polinizador, por lo que el néctar muestra una gran diversidad química (Baker y Baker 1990; Cronk y Ojeda 2008). Las variaciones en la composición de azúcares y en el patrón de secreción de néctar durante la antesis floral afectan, en parte, el comportamiento de los polinizadores ante las flores (Galletto *et al.* 1994, 2000).

El néctar es un atributo medible en diferentes aspectos: composición, concentración (absoluta y relativa) y volumen. Al estar constituido por moléculas energéticamente costosas y agua, el néctar representa un costo de asignación de recursos para la planta (Salguero-Farías 1999).

Las características del néctar se deben a los azúcares presentes siendo los más comunes la sacarosa y las hexosas (glucosa y fructosa), así como también a los aminoácidos, vitaminas y minerales que se encuentran en pequeñas cantidades (Nicolson 2007). Dentro de las angiospermas, las plantas se dividen entre las que producen néctares ricos en sacarosa y las ricas en hexosas (Baker y Baker 1983; Martínez del Río y Búrquez 1986; Martínez del Río *et al.* 1998). El contenido y la concentración de los diversos componentes del néctar, corresponden directamente a los requerimientos del polinizador (Cuadro 1; Zimmerman 1988; Ornelas *et al.* 2006; de la Barrera *et al.* 2009).

Estas características, se asocian tanto al polinizador como a la forma y color de la flor (Gibson y Nobel 1984; Zimmerman 1988; Endrees 1994; Valiente-Banuet y Arizmendi 1997; Fleming 2006; Ornelas *et al.* 2006). Por ejemplo las flores diurnas de color rojo ricas en sacarosa y con baja viscosidad, son características que favorecen a la polinización por colibríes (Martínez del Río *et al.* 1992; Martínez del Río *et al.* 1998), mientras que en cactus columnares se ha evidenciado que las especies polinizadas por murciélagos presentan flores tubulares alargadas con colores crema, blanco o rosa pálido, las cuales

producen un volumen alto de néctar dominantes en hexosas (Petit y Freeman 1997; Petanidou *et al.* 2000; Nicolson 2002; Pacini *et al.* 2003). Sin embargo factores como temperatura y altitud influyen en las concentraciones y tipos de azúcares dominantes (Baker y Baker 1983; Nicolson y Fleming 2003; Pacini *et al.* 2003; de la Barrera 2009). Por ejemplo *Pachycereus pecten-aboriginum* presenta síndrome quiropterófilo en las poblaciones localizadas en las costas de Jalisco, pero se ha demostrado que en las poblaciones localizadas en las costas de Sonora la especie se comporta como una especie generalista, es decir, es polinizada por murciélagos, aves e insectos (Molina-Freaner *et al.* 2004)

### 2.2.2. Nectarios

El néctar es secretado por los nectarios los cuales presentan diversas características morfológicas, anatómicas y funcionales (Fahn 1998; Pacini *et al.* 2003; Koptur 1994; Bahadur 1996). Sin embargo los nectarios no se encuentran necesariamente asociados siempre a las flores, también pueden encontrarse en ramas, hojas y otros órganos. No solo se encuentran en angiospermas, también se presentan en algunos helechos (*Angiopteris*, *Cyathea*, *Hemitelia*, *Platyserium*, *Pteridium aquilinum*; Fahn 1988; Weberling 1992; Bahadur 1996; Pacini *et al.* 2003). Los nectarios por su posición en la planta son clasificados en florales y extraflorales y por su función en reproductivos o nupciales y no reproductivos o extranupciales (Fahn 1988, 1998; Bahadur 1996; Cuadro 2).

La importancia ecológica de los nectarios florales radica en el papel que juegan en la reproducción de las plantas. La flores sirven como atrayentes de los polinizadores y el néctar como recompensa (Gibson y Nobel 1984; Zimmerman 1988; Valiente-Banuet y Arizmendi 1997; Fleming 2006; Ornelas *et al.* 2006). El tejido nectarífero libera el néctar por tricomas, estomas modificados, poros y fisura hacia la cámara nectarial, (Fahn 1979; Petanidou *et al.* 2000; Galetto y Bernardello 2003; Pacini y Nicolson 2007; Brandenburg *et al.* 2009; Vassilyev 2010; Heil 2011; Gudiño *et al.* 2011).

En la cámara nectarial se almacena el néctar y es ahí en donde se lleva a cabo el forrajeo del néctar. Además los picos de producción pueden coincidir con la receptividad del estigma o con la apertura de las anteras dependiendo la especie y la hora del día, para de esta manera llevar a cabo la polinización cruzada (Eguiarte y Martínez del Río 1987; Otero-Arnaiz *et al.* 2003; Molina-Freaner *et al.* 2004; Valiente-Banuet *et al.* 2004; Brandenburg *et al.* 2009; Vassilyev 2010; Heil 2011). Los nectarios florales en las cactáceas se estudian fundamentalmente para entender el papel que tienen en la biología reproductiva de las plantas, así como su interacción con los polinizadores.

### **3 Aspectos fisiológicos y ecológicos de las flores**

Los cambios morfológicos y fisiológicos que experimentan las plantas durante el ciclo de vida está influenciado por factores ambientales (Schwartz 1999; Walther *et al.* 2002; Larcher 2003; Badeck *et al.* 2004). La fenología reproductiva o floral, posee una gran importancia ecológica ya que la apertura floral o antesis marca el principio del periodo para atraer a los polinizadores y llevar a cabo la fertilización para que se pueda llevar a cabo el posterior desarrollo de los frutos y depende de la compleja interacción de una serie de factores endógenos y exógenos aún no bien documentados (Bazzaz *et al.* 1979, Bullock 1986; Ollerton and Lack 1998; van Doorn and van Meeteren 2003; Fleming 2006; Kudo 2006). Por lo que la pregunta central de esta tesis es evaluar los efectos del ambiente físico en el desarrollo reproductivo de las cactáceas columnares.

Capítulo 1 describe la fenología reproductiva y la tolerancia a temperaturas altas de botones florales y flores en antesis para *Stenocereus queretaroensis* de 2009 a 2012. La evocación floral requiere condiciones específicas de temperatura y precipitación, así como de la existencia de los polinizadores para asegurar la producción de frutos. Por lo tanto, si los inviernos son cada vez menos fríos, es posible que el desarrollo reproductivo pueda ser reducido debido a una acumulación

insuficiente de unidades de frío o presentar daños severos en las flores en antesis (Gudiño y de la Barrera *en prep*).

Capítulo 2 aborda el estudio de los factores ambientales que influyen en la antesis de *Polaskia chende* y *P. chichipe* y los posibles efectos que pueden generar el calentamiento del aire y la disminución del régimen de lluvia. Por lo tanto, si los inviernos son cada vez menos fríos, es posible que el desarrollo reproductivo pueda ser reducido debido a una acumulación insuficiente de unidades de frío o incluso que se provoque un desfase entre la antesis y la llegada de los polinizadores. Con los supuestos de un inminente aumento de las temperaturas de invierno y disminución de las precipitaciones, la comprensión del costoso proceso de reproducción contribuirá a la evaluación de la vulnerabilidad de estas especies (Gudiño et al 2011).

Capítulo 3 reporta un estudio anatómico para conocer y determinar como es el tejido secretor de los nectarios, además de hacer una relación entre el tamaño de la cámara nectarial, la cantidad de néctar producido y el tipo de estructura. Para determinar si hay una relación entre la forma y la función del tejido (Gudiño et al *en prep*). Además de contribuir con un revisión bibliográfica que resultó en un capítulo de libro de fisiología de plantas CAM (Gudiño y de la barrera *en prep*). Dando como resultado un aumento en el conocimiento de las cactáceas a nivel anatómico y fisiológico.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abu-Asab M S, P M Peterson, S G Shetler, S S Orli (2001)** Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity and Conservation* 10:597-612.
- Anderson E F (2008)** The cactus family. 3ed. Timber Press. Londres. 776 p.
- Angenot G, J Stuurman, K Snowden, R Koes (2005)** Use of *Petunia* to unravel plant meristem functioning. *Trends in Plant Science* 10: 243-250.
- Badeck F, A Bondeau, K Böttcher, D Doktor, W Lucht, J Schaber, S Stich (2004)** Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162: 295-309.
- Bahadur B, S Reddi, C Aluri, J S Raju, H K Jain, N R Swamy (1998)** Nectar chemistry. *In: Nectary Biology*. B Bahadur (ed) Dattsons. Maujpur, Delhi.
- Bahadur B, N R Swamy (1998)** Staminal nectaries. *In: Nectary Biology*. B Bahadur (ed) Dattsons. Maujpur, Delhi.
- Baker H G, I Baker (1986)** The occurrence and significance of amino acids in floral nectar. *Plant Systematics and Evolution* 151: 175-186
- Baker H G, I Baker (1990)** The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. *Israel Journal of Botany* 39:157-166.
- Baquedano F J, F J Castillo (2006)** Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spender *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. *Trees* 20: 689-700
- Bazzaz F A, R W Carlson, J L Harper (1979)** Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits *Nature* 279:554-555.
- Bernardello G (2007)** A systematic survey of floral nectar. *In: Nectaries and Nectar*. SW Nicolson, M Nepi, E Pacini (eds). Springer. Netherlands. pp: 19-128
- Bernier G (1988)** The control of floral evocation and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 16:179-214.
- Bernier G, A Havelange, C Houssa, A Petitjean, and P Lejeune (1993)** Physiological Signals That Induce Flowering. *Plant Cell* 5:1147-1155
- Bialeski R, J Elgar, J Heyes (2000a)** Mechanical aspects of rapid flower opening in Asiatic Lily. *Annals of Botany* 86:1175-1183.
- Bialeski R, J Elgar, J Heyes, A Woolf (2000b)** Flower opening in Asiatic Lily is rapid process controlled by dark-light cycling. *Annals of Botany* 86:1169-1174.



- Boke N H (1963)** Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*. American Journal of Botany 50:843-858.
- Boyle T H (2007)** Flowering potted plants: Cacti *Schlumbergera truncata*, *S. x buckleyi*, *Haitiora gaertneri*. In: Flower breeding and genetics: Issues, challenges and opportunities for the 21<sup>st</sup> century. NO Anderson (ed). Springer. Dordrecht, Holanda. pp:
- Boyle T H (1995)** Flowering responses of Easter cactus at optimal and supraoptimal temperatures. HortScience 30:613-616.
- Boyle T H (1996)** Characteristics of self-incompatibility in *Schlumbergera truncata* and *S. x Buckleyi*. Sexual Plant Reproduction 9:49-53.
- Brandenbur A, A Dell'Olivo, R Bshary, C Kuhlemeier (2009)** The sweetest thing advances in nectar research. Plant Biology Current Opinion 12:486-490.
- Bronstein J L (1995)** The plant-pollinator landscape. In: Mosaic Landscapes and Ecological Processes, L Hansson, L Fahrig, G Merriam (eds). Chapman y Hall, London. pp: 256-288
- Buxbaum F (1950)** Morphology of cacti. Section II. The Flower. Abbey Garden Press. Pasadena , California. 170p.
- Casas A, J Caballero, A Valiente-Banuet (1999)**. Procesos de domesticación en cactáceas columnares de la vertiente del Pacífico sur de México. In: El pitayo en Jalisco y especies afines en México. E Pimienta-Barrios (ed). UdeG, Fundación Produce Jalisco, A.C. México. pp147-173.
- Casas A, A Valiente-Banuet, A Rojas-Martínez, P Dávila (1999)** Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. American Journal of Botany 86:534-542.
- Chapin F S, G Shaver, A Giblin, K Ndelhoffer, J Laudre (1995)** Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. Ecology 76:694-711.
- Clark H, E Kerns (1942)** Control of flowering with phytohormones. Science 95:536-537.
- Cleland E, I Chuine, A Menzel, H Money, M Schwartz (2007)** Shifting plant phenology in response to global change. Trends in Ecology and Evolution. 22: 357-365.
- Couplan G, L Corbesier, (2006)** The quest for florigen: a review of recent progress. Journal of Experimental Botany 57: 3395-3403
- Cruz M, A Casas (2002)** Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. Journal of Arid Environments 51:561-576.
- Davies P J (2010)** The Plant Hormones: Their Nature, Occurrence, and Functions. SpringerLink. Estados Unidos. 695p.

**de la Barrera E, PS Nobel (2004a)** Carbon and water relations for developing fruits of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, including effects of drought and gibberellic acid. *Journal of Experimental Botany* 55:719-729.

**de la Barrera E, PS Nobel. (2004b)** Nectar: properties, floral aspects and speculation on origin. *Trends in Plant Science* 9:65-69.

**de la Barrera E, E Pimienta-Barrios, J Schondube (2009)** Reproductive ecophysiology: *In: Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology*. E De la Barrera, WK Smith (eds). Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp:301-336.

**Didden-Zopf B, PS Nobel (1982)** High temperature tolerance and Heat acclimation of *Opuntia bigelovii*. *Oecologia* 52:176-180.

**Dostail R, M. Hosek (1937)** Über den Einfluss von Heteroauxin auf die Morphogenese bei *Circaea*. *Flora* 131: 263-286.

**Drennan P. 2009.** Temperature influences on plant species of arid and semi-arid regions with emphasis on crassulacean acid metabolism (CAM) succulents: *In: Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology*. E De la Barrera, WK Smith (eds). Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp:57-94.

**Eguiarte L, C Martínez del Río, H Arita (1987)** El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19:74-82.

**Elgene B (1996)** Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*. 7:309-320.

**Endrees P (1994)** Diversity and evolutionary biology of tropical flowers: Special differentiations associated with pollinator attraction. Cambridge University Press. Gran Bretaña. 476p.

**Evans LT (1971)** Flower Induction and the Florigen Concept. *Annual Review of Plant Physiology* 22: 365-394

**Everham E M III, R W Myster, E VanDe Ganachte (1996).** Effects of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico *American Journal of Botany* 83: 1063-1068.

**Ewusie Y, E Quaye (1977)** Diurnal periodicity in some common flowers. *New Phytol* 78:479-485.

**Fahn A (1979a)** Secretory tissues in plants. Academic Press. Londres. 302p.

**Fahn A (1979b)** Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *American Journal of Botany* 66:977-985.

- Fahn A 1988** Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist* 108:229-257.
- Fahn A 1998** Nectaries structure and nectar secretion. Pages 1-20 *in* B Bahadur, ed., *Nectary Biology*. Dattsons. Maujpur, Delhi.
- Flemig T, C Sahley, J Holland, J Nassar, J Hamrick (2001)** Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*. 71(4), 511-530.
- Fleming T (2006)** Reproductive consequences of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of plant sciences*. 167 (3):473-481.
- Fleming T, J Holland (1998)** The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia*. 114:368-375.
- Fonseca R B S, L S Funch, E L Borba (2008)**. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 237-244.
- Friis E M, P K Endress (1990)** Origen and evolution of angiosperm flowers. *Advances Botanical Reserch* 17:99-62.
- Galetto L, L M Bernardello, H R Juliani (1994)** Estructura del nectario, composición química del néctar y mecanismo de polinización en tres especies de *Siphocampylus* (Campanulaceae). *Kurtziana* 22:81-96.
- Galetto L, G Bernardello (2003)** Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant. Syst. and Evolut.* 238(1-4):69-86.
- Galetto L, G Bernardello (2004)** Floral nectarines, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of Botany* 94: 269-280.
- Galen, C (1999)** Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience* 49:631-640.
- Garcia de Cortázar V, P Nobel (1992)** Biomass and fruit production for the prickly pear cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 117:558-562.
- Gibson A C, K Horak (1978)** Systematic Anatomy and Phylogeny of Mexican Columnar Cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 999-1057.
- Gibson A C, P S Nobel (1986)** The cactus primer. Harvard University Press. Londres, Inglaterra. 286P.
- Guevara E, V Jiménez (2006)** La reproducción de las plantas: *In*: Fisiología de la Producción de los Cultivos Tropicales. E. Villalobos (ed) Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José de Costa Rica. pp: 1-34.

- Gudiño W, A Casas, A Valiente-Banuet, R Orozco-Martínez, E de la Barrera (2011)** Climate and microenvironmental parameters affecting anthesis and nectar secretion for *Polaskia chende* and *P. chichipe*, endemic columnar cacti from the Tehuacán Valley, Puebla. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 13:88-101.
- Gudiño W, A Casas, J Marquéz, E de la Barrera.** Structural implications by nectar secretion of the floral nectaries of three columnar cacti. *In press*.
- Han S S, T H Boyle (1996)** Ethylene affects postproduction quality of Easter cactus, *Jour. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121:1174-1178.
- Heil M (2011)** Nectar: generation, regulation and ecological functions, review. *Trends in plant sciences* 16:191-200.
- Herrera C (1993)** Selection on Floral Morphology and Environmental Determinants of Fecundity in a Hawk Moth-Pollinated Violet. *Ecological Monographs* 63: 251-275
- Herrera C (1995a)** Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology* 76: 218-228.
- Herrera C (1995b)** Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76:1516-1524.
- Walker A J, L C Ho (1977)** Carbon Translocation in the Tomato: Effects of Fruit Temperature on Carbon Metabolism and the Rate of Translocation. *Annals of Botany* 41:825-832
- Holland J N, TH. Fleming (1999)** Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *Ecology* 80: 2074–208
- Holland J N, D L DeAngelis, J L Bronstein (2002)** Population Dynamics and Mutualism: Functional Responses of Benefits and Costs. *The American Naturalist* 159: 231-244.
- Ibarra-Cerdeña C N, L I Iñiguez-Dávalos, V Sánchez-Cordero (2005)** Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92: 503-509
- Ichimura K, K Suto (1998)** Environmental factors controlling flower opening and closing in a *Portulaca* Hybrid. *Annals of Botany* 82: 67-70.
- Jack T (2004)** Molecular and genetics mechanisms of floral control. *The Plant Cell* 16:1-17
- Jaeger K, A Graf, P Wigge (2006)** The control of flowering in time and space. *Journal of Experimental Botany* 57:3415-3418.
- Khokhar K, P Hadley, S Pearson (2007)** Effect of photoperiod and temperature on inflorescence appearance and subsequent development towards flowering in onion raised from sets. *Scientia Horticulturae*. 112: 9-15.

- Kiesling R (1988)** Cactaceae: *In: Flora patagónica 5, dicotiledoneas dialipétalas (Oxilidaceae a Cornaceae)*. MN Correa (ed). Colección Científica de INTA 8, Argentina. pp.218-243.
- Kilkenny F, L Galloway (2008)** Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators *Oecologia*. 155:247-255.
- Kudo G (2006)** Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection: *In: Ecology and evolution of flowers*. L Harder, S Barrett (eds). Oxford University Press. Oxford. pp:139-158.
- Lambers H, S Chapin III, L Pons (2000)** Plant physiological ecology. Springer-Verlag, New York. 359p.
- Larcher W (2003)** Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer, Germany. 513p
- Lin C (2000)** Photoreceptors and regulation of flowering time. *Plant Physiology*. 123:39-50.
- Leopold A C, K V Thimann (1949)** The Effect of Auxin on Flower Initiation. *American Journal of Botany* 36:342-377.
- McIntosh M E (2002)** Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1-13.
- Manrique R E (2003)** Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la capacidad de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas* 12:1-9.
- Martínez del Río C, A Búrquez (1986)** Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica*. 18: 28-31.
- Martínez del Río C, H G Baker, I Baker (1992)** Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Cellular and Molecular Life Sciences* 48: 544-551.
- Mauseth J (1982)** Development and ultrastructure of extrafloral nectaries in *Ancistrocactus scheeri* (Cactaceae). *Botanical Gazette* 143: 273-277.
- Michaels S, R Amasino (2000)** Memories of winter: vernalization and the competence to flower. *Plant, Cell and Environment* 23:1145-1153.
- Montero-Alfaro O A (2004)** Localización e histoquímica de nectarios florales en cactáceas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Molina-Freaner F, A Rojas-Martinez, T Fleming, A Valiente-Banuet (2004)** Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments* 56:117-127.

- Nassar J, N Ramírez, O Linares (1997)** Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*. 84:919-927.
- Nepi M (2007)** Nectary structure and ultrastructure. *In: Nectaries and Nectar*. SW Nicolson, M Nepi, E Pacini (eds). Springer. Netherlands. pp: 129-166.
- Nobel P, E Pimienta-Barrios, J Zañudo, B C Ramírez (2000)** Historical aspects and net CO<sub>2</sub> uptake for cultivated Crassulacean acid metabolism plants in México. *Annals of Applied Biology* 140: 133-142
- Nobel PS (2003)** Environmental biology of agaves and cactis. Cambriges University Press. 263p.
- Nobel PS (2005)** Physicochemical and environmental plant physiology. Elsevier Academic Press. 459p.
- Nobel PS, M Castañeda (1998)** Seasonal, Light, and temperature influences on organ initiation for unrooted cladodes of the prickly pear cactus *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the American Society for Horticultural Sciences* 123:47-51.
- Ollerton J, A Lack (1998)** Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* 139:35-47.
- Öpik H, S Rolfe (2005)** The physiology of flowering plants. 4ta edición. Cambridge University Press. Cambridge.
- Otero-Arnaiz A, A Casas, C Bartolo, E Pérez-Negrón, A Valiente-Banuet (2003)** Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, central Mexico: Reproductive biology. *American Journal of Botany* 90:593-602.
- Pacini E, M Nepi (2007)** Nectar production and presentation. *In: Nectaries and Nectar*. SW Nicolson, M Nepi, E Pacini (eds). Springer. Netherlands. pp: 167-214
- Pacini E, M Nepi, J L Vesprini (2003)** Nectar biodiversity: a short review. *Plant systematics and evolution* 7: 7-21.
- Petit S (1997)** The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curacao. *Biotropica* 29: 214-223.
- Petit S (2001)** The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments* 49:521-531.
- Petanidou T (2007)** Ecological and evolutionary aspects of floral nectars in mediterranean habitats *.In: Nectaries and Nectar*. SW Nicolson, M Nepi, E Pacini (eds). Springer. Netherlands. pp: 343-376.

- Pickett C H, W D Clark (1979).** The function of extrafloral nectaries in *Opuntia acanthocarpa* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 66:618-625.
- Pimienta-Barrios E, M E González, P S Nobel (2002)** Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany* 47:77-86
- Proença C E B, P E Gibbs (2006)** Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytologist* 126: 343-354.
- Sahley C (1996)** Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus webverbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83:1329-1336.
- Santos-Gally R (2006)** Composición del néctar y actividad de la invertasa en Pachicereae (Cactaceae) y su relación con los sistemas de polinización. Tesis Maestría. Instituto de Ecología. UNAM.
- Sato S, M Peet, J Thomas (2002)** Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. Exposed to moderately elevated temperatures. *Journal of Experimental Botany* 53: 1187-1195.
- Schwartz M D (1999)** Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21<sup>st</sup> century. *International Journal Biometeorol.* 42:113-118.
- Seymour R, P Schultze- Motel (1998)** Physiological temperature regulation by flowers of the sacred lotus. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 353:935-943.
- Soltis D E, P S Soltis, V A Albert, D G Oppenheimer, C de Pamphilis, H Ma, M W Frohlich, G Theiben (2002)** Missing links: the genetic architecture of flower and floral diversification. *Trends in Plant Science* 7:22-31.
- Speirs DC (1982)** The cacti of western Canada (part 3). *National Cactus and Succulent Journal* 37:53-54.
- Taiz L, Zeiger E, (2002).** *Plant physiology*, 3<sup>a</sup> ed. Sinauer. EU. 691p.
- Tanaka O, H Wada, T Yokoyam, H Murakami (1987)** Environmental Factors Controlling Capitulum Opening and Closing of Dandelion, *Taraxacum albidum*. *Plant and Cell Physiology* 28: 727-730
- Tinoco-Ojanguren C, F Molina-Freaner (2000)** Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany* 78:1489-1494.
- Thomas B (2006)** Light signals and flowering. *Journal of Experimental Botany* 57:3387-3393.
- Valiente-Banuet A, M C Arizmendi (1997a)** Interacciones entre cactáceas y animales; polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos: *In: Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. C Valles (ed). CONABIO, SEMARNAP, UNAM, México. Pp:61-67.

- Valiente-Banuet A, MC Arizmendi, A Rojas-Martínez, L Domínguez-Canseco (1996)** Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Valiente-Banuet A, A Rojas-Martínez, MC Arizmendi, P Dávila (1997b)** Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán valley central Mexico. *American Journal of Botany* 84:452-455.
- Valiente-Banuet A, F Molina-Freaner, A Torres, MC Arizmendi, A Casas (2004)** Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91:850-855.
- Valiente-Banuet A, L Solís, P Dávila, MC Arizmendi, C Silva Pereyra, J Ortega-Ramírez, J Treviño-Carreón, S Rangel-Landa, A Casas (2005)** Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Valladares F, R W Pearcy (1999)** The geometry of light by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* 121: 171-182
- van Dijk H, N Hautekèete (2006)** Long day plants and the response to global warming: rapid evolutionary change in day length sensitivity is possible in wild beet. *Journal of Evolutionary Biology* 20:349-357.
- van Doorn WG, A Vojinovic (1996)** Petal abscission in rose flowers: effects of water potential, light intensity and light quality. *Annals of Botany* 78: 619-623.
- van Doorn WG, U van Meeteren (2003)** Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany* 54:1801-1812.
- Vassilyev AE (2010)** On the mechanisms of nectar secretion: revisited. *Annals of Botany* 105:349-354.
- Weberling F (1992)** Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press.
- Walther GR, E Post, P Covey, A Menzel, C Parmesan, TJC Beebee, JM Fromentin, O Hoegh-Guldberg, F Bairlein F (2002)** Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Warner R, Erwin J (2003)** Effect of photoperiod and daily light integral on flowering of five *Hibiscus* sp. *Scientia Horticulturae*. 97:341-351.
- Wright J, C Carrasco, O Calderon, S Paton (1999)** The el niño southern oscillation, variable fruit production and famine in a tropical forest. *Ecology* 80:1632-1647.
- Zimmerman M (1980)** Reproduction in *Polemonium*: Competition for pollinators. *Ecology* 61:497-501.



## Cuadros y figuras

### Cuadro 1. Síndromes de polinización, volumen, concentración y tipo de néctar. Tipo de néctar (S)

néctar rico en sacarosa (% de sacarosa = al 33%), (H) néctar rico en hexosas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996<sup>1</sup>; Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997<sup>2</sup>; Otero-Arnaiz y Casas, 2003<sup>3</sup>; Molina-Freaner *et al.*, 2004<sup>4</sup>; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005<sup>8</sup>; Valiente-Banuet *et al.*, 2005<sup>5</sup>; Santos-Gally, 2006<sup>7</sup>).

SÍNDROME DE POLINIZACIÓN	ESPECIES	VOLUMEN	SACAROSA (%)	FRUCTOSA (%)	GLUCOSA (%)	TIPO DE NÉCTAR
<b>Qiropterofilia</b> (murciélagos)	<i>Stenocereus</i>	0.37±0.03 ml	21.37±37			H <sup>8</sup>
	<i>queretaroensis</i>	0.74±0.26 ml	20.6±1.73			H
	<i>Pachycereus weberi</i>	1.25±0.04 ml	-2.04±1.25	52.45±0.69	49.59±0.84	H <sup>4,5 y 7</sup>
	<i>P. pecten-aboriginum</i>		9.48±1.48	55.48±1.77	52.28±1.16	H <sup>7</sup>
	<i>P. pringlei</i>		9.67±3.24	37.96±4.28	52.35±2.15	H <sup>7</sup>
	<i>P. grandis</i>	3.3 ml	9.48±1.10	44.61±0.71	45.9±0.96	H <sup>7</sup>
	<i>Stenocereus stellatus</i>	808±89.92 µl	5.29	49.35±1.69	45.34±1.43	H <sup>7</sup>
	<i>S. griseus</i>	1000±106.0 µl	23.54±4.98	40.82±1.77	35.6±3.47	H <sup>7</sup>
	<i>S. pruinosus</i>		0.55±1.93	51.94±1.28	47.50±1.08	H <sup>7</sup>
	<i>S. thurberi</i>	0.68 ml	24.9	40.39±3.07	51.04±2.52	H <sup>7</sup>
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>		8.56±2.71	45.45±2-43	49.41±2.18	H <sup>2 y 7</sup>
	<i>N. mezcalaensis</i>		5.12±1.43			H <sup>2 y 7</sup>
	<b>Melitofilia</b> (Abejas)	<i>N. macrocephala</i>		9.55±2.39	46.11±1.13	44.33±1.64
<i>Carnegiea gigantea</i>		0.30 µl	38.7			S
<i>Opuntia rastrera</i>						S <sup>7</sup>
<i>Polaskia chende</i>		10±0.01 µl	109.88±1.95	-17.87±2.43	7.99±1.32	S <sup>3 7</sup>
<b>Ornitofilia</b> (Colibris)	<i>Polaskia chichipe</i>		80.01±2.05	9.48±1.40	10.45±1.05	S <sup>7</sup>
	<i>Escontria chiotilla</i>	0.74±0.26 ml	78.14±1.79	15.18±1.12	6.67±1.21	S <sup>7</sup>
	<i>Stenocereus alamosensis</i>	94.3±59.4 µl	36.18±3.25	33.08±2.29	30.72±1.85	S <sup>7</sup>
<b>Insectos</b> (Palomilla y esfingidos)	<i>P. marginatus</i>					S
	<i>Echinocereus coccineus</i>		80.80±4.05	18.03±2.93	1.16±2.49	S <sup>7</sup>
	<i>S. gummosus</i>		60.19±5.56	19.49±2.34	20.31±3.22	S <sup>7</sup>
<b>Generalista</b> (aves, murciélagos e insectos)	<i>Lophocereus schotti</i>					
	<i>P. pecten-aboriginum</i>	0.69±0.2ml noc 0.13±0.05ml día	20.6±1.73			H y S <sup>4 y 5</sup>

**Cuadro 2. Síndromes de polinización y tipo de nectario por subfamilia** (Boke 1968<sup>1</sup>; Fahn 1979b<sup>2</sup>; Pickett y Clark, 1979<sup>3</sup>; Blom *et al.*, 1980<sup>4</sup>; Mauseth, 1982<sup>5</sup>; Elias, 1983<sup>6</sup>; Valiente-Banuet *et al.*, 1996<sup>7</sup>; Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997<sup>8</sup>; Sullender, 1998<sup>9</sup>; Cruz *et al.*, 2002<sup>10</sup>; Montero-Alfaro, 2004<sup>11</sup>; Fleming, 2006<sup>12</sup>; Gudiño *et al.*,<sup>13</sup>)

SUBFAMILIA	SÍNDROME DE POLINIZACIÓN	NECTARIO
<b><i>Pereskioideae</i></b> <i>Pereskia</i>		<b>Nectarios florales</b> <sup>1 y 2</sup> 3 e (Nectario en el receptáculo entre los estambre y el ovario <sup>1 y 2</sup> )
<b><i>Maihuenoideae</i></b> <i>Maihueania</i>		
<b><i>Opuntioideae</i></b>	Abejas y escarabajos	<b>Nectarios florales y extraflorales</b>
<i>Peresklopsis</i> <i>Opuntia</i>	Abejas	<i>O. tomentosa</i> <b>Nectarios floral</b> 2 a <sup>11</sup> (Nectarios estaminales en los filamentos según ). <i>O. acanthocarpa</i> <b>nectario extrafloral</b> <sup>3 y 5</sup>
<i>Pterocactus</i> <i>Tacinga</i>		
<b><i>Cactoideae</i></b>	Colibríes,abejas, polillas y murciélagos	
<i>Equinocereae</i> <i>Hyllocereae</i> <i>Pachycereae</i>	Colibríes Murciélagos y Polillas( nocturna) <sup>7 y 8</sup> y Abejas (diurna) <sup>10</sup> Esfíngidos	<b>Nectarios florales y extraflorales</b> <sup>5,11,12,13</sup>
<i>Cereae</i> <i>Rhipsalideae</i> <i>Notecacteae</i> <i>Browningieae</i> <i>Trichocereae</i> <i>Cacteae</i>	Abejas	<i>P. chende</i> , <i>P. chichipe</i> , <i>S. Quevedonis</i> <b>Nectarios florales</b> 3 e (Nectario en el receptáculo entre los estambre y el ovario <sup>13</sup> ).  <i>M. san angelensis</i> <b>Nectarios florales</b> 2 a <sup>11</sup> (Nectarios estaminales en los filamentos ) <i>Acistrocactus</i> , <i>Coryphantha</i> , <i>Ferocactus</i> , <i>Hamatocactus</i> y <i>Thelocactus</i> <b>Nectarios extraflorales</b>

**Fenología reproductiva y tolerancia a temperaturas altas en *Stenocereus*  
*queretaroensis***

**Reproductive phenology and tolerance to high temperatures in *Stenocereus*  
*queretaroensis***

Whaleeha Gudiño<sup>1,2</sup>, Erick de la Barrera<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán 58190, MEXICO

<sup>2</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Coyoacán, C.P. 04360. Distrito Federal, México.

\* Autor de correspondencia: erick@cieco.unam.mx; tel. +52 (443) 322-3810; fax +52 (443) 322-2719

## RESUMEN

Numerosas especies de cactáceas presentan frutos comestibles, por lo que han adquirido un papel importante dentro de la agricultura de zonas áridas y semiáridas, tanto para el comercio regional como para el internacional. Las pitayas son el tercer cultivo más importante dentro de las cactáceas después del nopal y la pitahaya. La fenología reproductiva de *Stenocereus queretaroensis* requiere condiciones específicas de temperatura y precipitación, así como de la existencia de los polinizadores para asegurar la producción de frutos. Se cuantificó la producción de botones, flores abiertas y frutos de 2010 a 2012. Y se evaluó el efecto de temperaturas altas en la integridad celular de tejidos florales. Se midió la producción de néctar y la concentración de solutos a través del tiempo durante la antesis. La temperatura letal ( $LT_{50}$ ) para el ovario en promedio fue de  $34.5 \pm 0.4$  °C no varió para los botones y las flores. Por su parte los pétalos de los botones presentan una  $LT_{50}$   $21.5 \pm 1.6$  °C y que para el caso de las flores en antesis fue 33 % mayor. El desarrollo reproductivo frecuentemente requiere de la acumulación de cierta cantidad de estas unidades de frío. El tejido de estructuras jóvenes toleran más el aumento de la temperatura, que sus contrapartes maduras.

**Palabras clave:** Antesis, Botones florales, Néctar, Permeabilidad de membrana, Temperaturas mínimas.

## ABSTRACT

Many cacti have edible fruits, so they have acquired an important role in agriculture in arid and semiarid regions, both for regional and international markets. Pitayas are the third most important cactus crop, after cactus pear and pitahaya. Reproductive phenology of *Stenocereus queretaroensis* requires specific conditions of temperature and precipitation, as well as the presence of pollinators to ensure fruit production. The production of buds, open flowers, and fruits was quantified from 2010 to 2012, was the effect of high temperatures on floral tissues. Was an evaluated nectar production and concentration of solutes were measured on through the anthesis. The lethal temperature ( $LT_{50}$ ) averaged  $34.5 \pm 0.4$  °C for the ovary and did not change between buds and flowers. In turn, petals of buds had an  $LT_{50}$  of  $21.5 \pm 1.6$  °C, which was 33% higher. Reproductive development often requires the accumulation of certain amount of cold units. The tissues of young reproductive organs were better suited to withstand higher components than their mature counterparts.

**Key words:** Anthesis, Flower buds, Membrane permeability, Minimum temperatures, Nectar,

## INTRODUCCIÓN

Las cactáceas han adquirido un papel importante para los habitantes de las zona áridas y semiáridas de México (Gibson y Nobel 1986; Nobel 1988; Bravo-Hollis y Scheinvar 1999; Pimienta-Barrios 1999; Nobel 2002), ya que varias especies de cactus producen frutos comestibles como el nopal (*Opuntia* spp.), pitahaya (*Hylocereus undatus*), el pitayo (*Stenocereus* spp.), el garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*), los chichipes y los chendes (*Polaskia chende* y *P. chichipe*). La comercialización de los frutos va desde mercados locales, hasta internacionales, como es el caso de la tuna y la pitahaya (Nassar *et al.* 1997; Pimienta-Barrios y Nobel 1994; Casas *et al.* 1999 a,b; Otero-Arnaiz *et al.* 2003; Nobel y de la Barrera 2004a; Carmona y Casas 2005). Por ejemplo, el cultivo *Opuntia ficus-indica* ocupa mas de un millón de hectáreas en más de 30 países. De *O. ficus-indica* se cosechan tanto los frutos, como la parte vegetativa (Nobel 2000). El segundo cultivo de cactus más importante es el de las pitahayas (*Hylocereus* y *Selenicereus*). Estos son cultivados en 20 países, especialmente en el sureste Asiático (Nerd *et al.* 2002; Nobel y de la Barrera 2002. Sin embargo, en las principales zonas semiáridas de nuestro país las pitayas (*Stenocereus* spp) están sujetas a algún tipo de manejo (cultivo o recolección de frutos de poblaciones naturales). Siendo Jalisco, Michoacán, Puebla y Oaxaca los estados del país en los que se han establecido plantaciones comerciales (Pimienta-Barrios y Nobel 1994; Neri-Luna *et al.* 1999).

*Stenocereus queretaroensis* con aproximadamente 1,500 ha en la porción sur del estado de Jalisco, es probablemente el cultivo más importante de cactáceas columnares (Benz *et al.* 1997;. Pimienta-Barrios y Nobel, 1994; Nobel y de la Barrera 2002; Nobel *et al.* 2002). De hecho, la popularidad de la pitaya, se ha incrementado en los últimos 15 años. En Guadalajara los productores de varias localidades del sur de Jalisco, han organizado un mercado de agricultores de temporada, donde las pitayas se venden directamente a los consumidores (Gallardo-Vásquez y de la Barrera 2007)

Muchas especies de plantas con flores producen néctar como recompensa por los animales que polinizan y la presencia de frutos carnosos estimula la dispersión de las semillas (Galen *et al.* 1999; Nobel 1977). La fuente de energía que provee el néctar a los polinizadores proviene de una secreción acuosa dulce que sirve como mediador en las interacciones de la planta con los polinizadores y los defensores (Heil 2011). El éxito reproductivo de las plantas el cual les permita asegurar descendencia depende de su interacción con otros organismos como los polinizadores, por lo que el néctar desempeña un papel muy importante en la fisiología reproductiva de la plantas (Wilbur 1976;

Southwick 1984; Eguiarte y Martínez-del Río 1987; Heil 2011).

El conocimiento de la fenología reproductiva, así como los mecanismos de secreción del néctar en especies agronómicas importantes como *Stenocereus queretaroensis*, nos dan herramientas para entender los procesos reproductivos, así como los factores a considerar en las plantaciones. Por lo que el objetivo de este trabajo determinar la fenología reproductiva de *Stenocereus queretaroensis*, así como la tolerancia a temperaturas altas del tejido floral de diferentes edades .

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Sitio de estudio y especies

Clima

Los datos de clima se obtuvieron de las estaciones meteorológicas de la ciudad de Morelia localizadas a una distancia entre 4.6 y 11.2 km del sitio de estudio (Comisión Nacional del Agua, 2010). Se caracterizaron los registros de la temperatura y precipitación de 2009 a abril de 2012, una vez concluido el estudio.

Fenología

La fenología reproductiva de *Stenocereus queretaroensis* se estudió a partir de la producción de botones, flores y frutos de 13 plantas adultas durante la temporada de crecimiento de los años 2010, 2011 y 2012. Después de que el período de floración, se visitó una vez a la semana el área de interés para verificar que no hubiera botones o flores atemporales.

El se estudió se llevo a cabo en el jardín botánico del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, (19° 42' 10" N, 101° 11' 32" O), Morelia, Michoacán, México, donde la temperatura mínima es de 9.2 °C, la máxima de 29.5 °C y la precipitación es de 732 mm (Comisión Nacional del Agua, 2012). Los individuos de *S.queretaroensis* fueron colectados en Teremendo, Michoacán en el 2008.

Fuga de electrolitos

Para la evaluación de la fuga de electrolitos se utilizaron 8 flores y 8 botones florales de diferentes individuos. Todos los individuos tienen la misma edad de trasplante y una altura aproximada. De cada flor y botón floral se tomaron dos muestras de 3 mm de diámetro (ovario y pétalos), las muestras de tejidos fueron colocados en tubos microtubos de 1.5 mly se

incubaron en una incubadora (tropicooler, Boekel Scientific, Feasterville, Pensilvania, USA) a una temperatura fija (10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 69 ° C) durante 1 h. Entre cada temperatura, las muestras de tejido se colocan en viales de vidrio con 50 ml de agua destilada y se agitan durante 25 minutos a 250 rpm. Transcurrido el tiempo de agitación se mide la conductividad eléctrica con un conductivímetro (Thermo Electron Corporation, EUA).

Antesis, secreción y concentración de néctar.

El 25 de febrero de 2011 se midió el comienzo y la duración de la antesis en botones florales que habían sido cubiertos por la tarde antes de la apertura de las flores con bolsas de organza para impedir el acceso de polinizadores. A partir de las 20:00 h, momento en el cual inicia la antesis, hasta las 6:00 h momento en el termina la producción de néctar, las flores fueron monitoreadas cada hora. Además, la solución de néctar secretado se recogió con una jeringa de insulina en el momento de cada observación para determinar su volumen y concentración medida con un refractómetro Brix50 (Reichert, Inc. Nueva York, NY).

## **RESULTADOS**

### Clima

Morelia presentó una temperatura media anual de  $19.3 \pm 0.9$  ° C y una precipitación anual de  $791 \pm 121$  mm. Las temperaturas más bajas anuales se produjeron durante diciembre y enero (Fig. 1A), con un promedio de  $6.5 \pm 0.9$  ° C, mientras que las temperaturas más altas se presentaron en mayo con un promedio de  $31.7 \pm 0.8$  ° C.

La precipitación se distribuyó estacionalmente, el 63% de las precipitaciones anuales se producen de junio a septiembre. Tiene un pico de máxima precipitación en el mes de julio ( $252 \pm 67.4$  mm). Por el contrario, durante el período más seco, entre noviembre y abril, se acumuló de sólo el 8.4 % de la precipitación anual. El mes de febrero de 2010 tuvo una precipitación atípica de  $164 \pm 5$  mm

### Fenología

La producción de botones florales de *Stenocereus queretaroensis* para los años 2010 y 2011 inicia en el mes de enero con un promedio de  $47.3 \pm 2.8$  prolongándose a mediados del mes de abril (Fig. 2A), las primeras flores en antesis se presentan a mediados de febrero y las tardías a mediados de abril, el pico de flores en antesis se presenta en marzo ( $12.7 \pm 0.2$ ; Fig. 2A). Los frutos tienen su pico a mediados de abril y los últimos frutos se pueden observar en el mes de julio. Sin embargo,



ninguno de los frutos llegó a la madurez (Fig. 2A). En 2012 el desarrollo reproductivo fue considerablemente menor que en los dos años anteriores, cuando se produjeron solo 6 botones en total y solo una flor presentó antesis (Fig. 2). El número total de botones para el 2010 fue  $142 \pm 7.7$ ; sin embargo solo el 20% pasaron al siguiente estadio reproductivo (flor en antesis). Del total de flores abiertas el 55% logro producir frutos.

En el 2011 fue  $133 \pm 5.7$ ; sin embargo solo el 23% pasaron al siguiente estadio reproductivo (flor en antesis). Del total de flores abiertas el 61% logro producir frutos. En el 2012 la producción fue de 6 botones; el 16 % pasaron al siguiente estadio reproductivo (flor en antesis), No hubo producción de frutos este año.

#### Fuga de electrolitos

La integridad de la membrana celular del ovario y de los pétalos varió dependiendo del estadio reproductivos. En el caso de los ovarios, la  $LT_{50}$  promedio de  $34.5 \pm 0.35^{\circ}\text{C}$  no varió para los botones y las flores ( $p > 0.5$ ; Fig. 3A,B). Por su parte, los pétalos de los botones presentaron una  $LT_{50}$   $21.5 \pm 1.63^{\circ}\text{C}$  y que para el caso de las flores en antesis fue 33 % mayor ( $p < 0.05$ ; Fig. 3A,B).

#### La antesis y secreción de néctar

La antesis de *S. queretaroensis* fue nocturna e inició a las 20:00 h. Las flores se cerraron a las 12:00 h del día siguiente. La producción de néctar inició a las 22:00 h y fue continua hasta las 6:00 h, teniendo un pico de máxima producción entre las 23:00 y 01:00 h (Fig.4). La producción total de néctar fue de  $1,929.2 \pm 34.4 \mu\text{l}$  por flor, con una concentración de  $20.3 \pm 1.2^{\circ}$  Brix.

## DISCUSIÓN

La temperatura en el jardín botánico fue comparable durante el tiempo que duró el estudio a las temperaturas que se han registrado en el área de distribución natural de *Stenocereus queretaroensis* (Nobel y Pimienta-Barrios 1995; Neri-Luna et al. 1999; Pimienta-Barrios et al. 2002). Por ejemplo, la temperatura mínima oscila entre  $1.6^{\circ}\text{C}$  en Zactecas y  $8^{\circ}\text{C}$  en Jalisco (Neri-Luna et al. 1999; Pimienta-Barrios et al. 2002), mientras que en Morelia fue de  $6.5^{\circ}\text{C}$ . Por su parte las temperaturas máximas apenas superan a la máxima de Morelia por un par de grados (Nobel y Pimienta-Barrios 1995; Neri-Luna et al. 1999; Pimienta-Barrios et al. 2002). La precipitación fue de junio a octubre, siendo el de mayor precipitación Autlán con

1082 mm y el de menor precipitación Zacoalco 200 mm, ambos en Jalisco (Neri-Luna et al. 1999; Pimienta-Barrios et al. 2002).

El número de botones producidos por los individuos de *S. queretaroensis* en poblaciones naturales es del doble que los que se produjeron en los individuos del jardín botánico (Pimienta-Barrios 1999). El resultado fue similar para las flores en anthesis, superando por apenas dos flores los individuos del jardín botánico a los de poblaciones naturales (Domínguez 1995; Pimienta-Barrios 1999). Sin embargo, la cantidad de frutos maduros no fue la esperada. Aunque se produjeron frutos, éstos nunca llegaron a la madurez, resultado que llama la atención sobre todo si en las poblaciones naturales la producción fue de  $73 \pm 3.2$  (Domínguez 1995; Pimienta-Barrios 1999).

El inicio de la producción de botones florales se encuentra estrechamente relacionado a las bajas temperaturas que se registraron en el invierno y esto puede ser cuantificado con el número de horas que la temperatura del aire se encuentra por de bajo de 8°C (Byrne y Bacon 1992; Snelgar et al. 2008; de la Barrera et al. 2009). El desarrollo reproductivo frecuentemente requiere de la acumulación de cierta cantidad de estas unidades de frío (Hall y McPherson 1995; Snelgar et al. 2008; de la Barrera et al 2009). Por ejemplo, en Sayulita el desarrollo de botones inicia en el mes de febrero, cuando se presentan las temperaturas mínimas más bajas, mientras que en Autlán, Santa Rosa y Zacoalco ocurren igual a lo observado en el presente trabajo (Nobel y Pimienta-Barrios 1995; Neri-Luna et al. 1999; Pimienta-Barrios et al. 2002).

Los frutos no llegaron a la madurez y esto puede deberse a que no hubo fecundación o son frutos abortivos. La producción de néctar fue nocturna, por lo que los visitantes florales que tienen los individuos durante la mañana, pueden solo estar robando el polen. Las flores son visitadas en la noche por murciélagos (*Leptonycteris* y *Glossophaga*) a si como por algunos esfingidos y durante el día por abejas y escarabajos (Lomelí 1991; Petit 1995; Valiente y Arizmendi 1997; Ibarra-Cerdeña 2005). Sin embargo, en el sitio de estudio solo se han observado murciélagos insectívoros (*Myotis velifera*) por lo que la ausencia de frutos maduros podría deberse a la falta de polinizadores (Martínez-del Río y Burquez 1986; *com pers.* Vázquez-Domínguez y Ayala-Berdon 2012;). La falta de polinizadores se puede asociar a la cercanía del centro urbano y al bajo número de individuos presentes en el jardín botánico.

La tolerancia a temperaturas altas fue menor en las estructuras jóvenes (botones), lo cual es similar a lo observado en *Opuntia ficus-indica* (Nobel y de la Barrera 2003). En ese caso los cladodios juveniles son menos resistentes a las temperaturas extremas. Las tolerancias en cuanto al tejido, fue más eficiente el ovario para resistir altas temperaturas y una posible explicación es que el ovario está constituido por tejido suculento que, a diferencia del los pétalos, tiene mucílago que le ayuda a regular la temperatura (Goldstein et al. 1991).

## AGRADECIMIENTOS

Damos las gracias al financiamiento otorgado por la Dirección General del Personal Académico, UNAM (PAPIIT IN224910) y Fondos institucionales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM. La ayuda en campo de Omar Hernández Ordóñez es gratamente apreciada. Whaleeha Gudiño agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la Beca de doctorado otorgada durante el periodo 2008-2011

## LITERATURA CITADA

- Anderson, E.F, 2008. The cactus family. 3ed. Timber Press. Londres.
- Byrne, D.H. & T.A. Bacon, 1992. Chilling accumulation: its importance and estimation. *The Texas Horticulturist* 18: (5) 8-9.
- Brandenbur, A., A. Dell'Olivo, R. Bshary & C. Kuhlemeier, 2009. The sweetest thing advances in nectar research. *Plant Biology Current Opinion* 12:486-490.
- Bravo-Hollis, E & L. Scheinvar, 1999. El interesante mundo de las cactáceas. 2da. Edición. Fondo de Cultura Económica. México.
- Carmona, A. & A. Casas, 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichi* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 60: 115-132.
- Casas, A., J. Caballero & A. Valiente-Banuet, 1999. Procesos de domesticación en cactáceas columnares de la vertiente del Pacífico sur de México. En: Pimienta-Barrios E (Ed.), *El pitayo en Jalisco y especies afines en México*. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, A.C. México. Pp147-173.
- Cruz, M & A. Casas, 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 51: 561-576.
- de la Barrera, E. & P.S. Noble, 2004. Carbon and water relations for developing fruits of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, including effects of drought and gibberellic acid. *Journal of Experimental Botany*. 55, 719-729.
- de la Barrera, E., E. Pimienta-Barrios & J. Schondube, 2009. Reproductive ecophysiology, in: De la Barrera, E., Smith, W.K. (Eds.), *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 301-336.
- Didden-Zopf, B. & P.S Nobel, 1982. High temperature tolerance and Heat acclimation of *Opuntia bigelovii*. *Oecologia*. 52, 176-180.
- Domínguez T.A., 1995. Efecto del suministro de agua en el desarrollo y esfuerzo reproductivo del pitayo (*Stenocereus queretaroensis*). Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara. México.
- Eguiarte L., C. Martínez del Río & H. Arita, 1987. El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19, 74-82.

- Flemig, T., C. Sahley, J. Holland, J. Nassar & J. Hamrick, 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*. 71(4), 511-530.
- Fleming, T. 2006. Reproductive consequences of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of plant sciences*. 167 (3):473-481.
- Fleming, T. & J Holland, 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia*. 114: 368-375.
- Galen, C., 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience*. 49(8), 631-640.
- Gallardo-Vásquez J.C. & E. de la Barrera, 2007. Environmental and ontogenetic influences on growth, photosynthesis, and survival for young pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) seedling. *JPACD* 9:118-135.
- Gibson, A.C. & P.S. Nobel, 1990. *The cactus primer*. Harvard University Press. Londres, Inglaterra.
- Goldstein G, J.L. Andrade & P.S. Nobel, 1991. Differences in water relations parameters for the chlorenchyma and parenchyma of *Opuntia ficus-indica* under wet versus dry conditions. *Aust J Plant Physiol* 18: 95-107
- Heil, M., 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions, review. *Trends in plant sciences* 16: 191-200.
- Herrera, C., 1995b. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76 (5): 1516-1524.
- Ibarra-Cerdeña, C.N., L.I. Iñiguez-Dávalos & V. Sánchez-Cordero, 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany*. 92(3): 503-509.
- Lomelí-Mijes E. 1991. Demografía reproductiva y fenología floral en pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38: 13-20
- Martínez del Río, C. & A. Búrquez, 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica*. 18: 28-31.
- Nerd, A., N. Tel-Zur & Y. Mizrahi, 2002. Fruits of vine and columnar cacti. in: P.S. Nobel (Ed.), *Cacti: biology and uses*. University of California Press. Barkeley, California pp. 185-197.
- Neri-Luna, C., E. Pimienta-Barrios & M.C. Arriaga-Ruiz, 1999. Importancia reproductiva y ecológica de las poblaciones silvestres de pitaya (*Stenocereus queretaroensis*(Weber) Buxbaum). In: Pimienta-Barrios E (Ed.), *El pitayo en Jalisco y especies afines en México*. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, A.C. México. Pp175-187.
- Nobel, P.S., 1988. *Environmental biology of agave and cacti*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Nobel, P.S., 2005. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Elsevier Academic Press.
- Nobel, P.S. & M. Castañeda, 1998. Seasonal, Light, and temperature influences on organ initiation for unrooted cladodes of the prickly pear cactus *Opuntia ficus-indica*. *J. Amer. Soc. Hort.* 123(1), 47-51.
- Nobel, P., E. Pimienta-Barrios, J. Zañudo & B.C. Ramírez, 2000. Historical aspects and net CO<sub>2</sub> uptake for cultivated Crassulacean acid metabolism plants in México. *Annals of Applied Biology* 140: 133-142

- Nobel, P.S., E. De la Barrera, D.W. Beilman, J.H. Doherty & B.R. Zutta, 2002. Temperature limitations for cultivating edible cacti in California. *Madroño* 49: 228-236.
- Nobel, P.S. & E. de la Barrera, 2002. High temperatures and net CO<sub>2</sub> uptake growth, and stem damage for hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Biotropica* 34: 225-23.
- Nobel, P.S. & E. de la Barrera, 2004. CO<sub>2</sub> uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology* 144: 1-8.
- Petit, S., 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*. 49, 521-531.
- Pimienta-Barrios, E., & P.S. Nobel, 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp. Cactaceae) an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48: 76-93.
- Pimienta-Barrios, E., & P.S. Nobel, 1995. reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) an their relationships with soluble sugars and irrigation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120(6): 1082-1086.
- Pimienta-Barrios, E., & P.S. Nobel, 1998. Vegetative, reproductive and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). *Economic Botany* 52(3): 391-401.
- Southwick, E.E., 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65, 1175-1179.
- Valiente-Banuet, A. & M.C. Arizmendi, 1997. Interacciones entre cactáceas y animales; polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. En: *Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. México. CONABIO, SEMARNAP, UNAM, CVS.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez & L. Domínguez-Canseco, 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12:103-119.
- Wilbur H.M., 1976. Life history evolution in seven milk-weeds of the genus *Asclepias*. *Journal of Ecology* 64: 223- 240.

## Leyendas de figuras

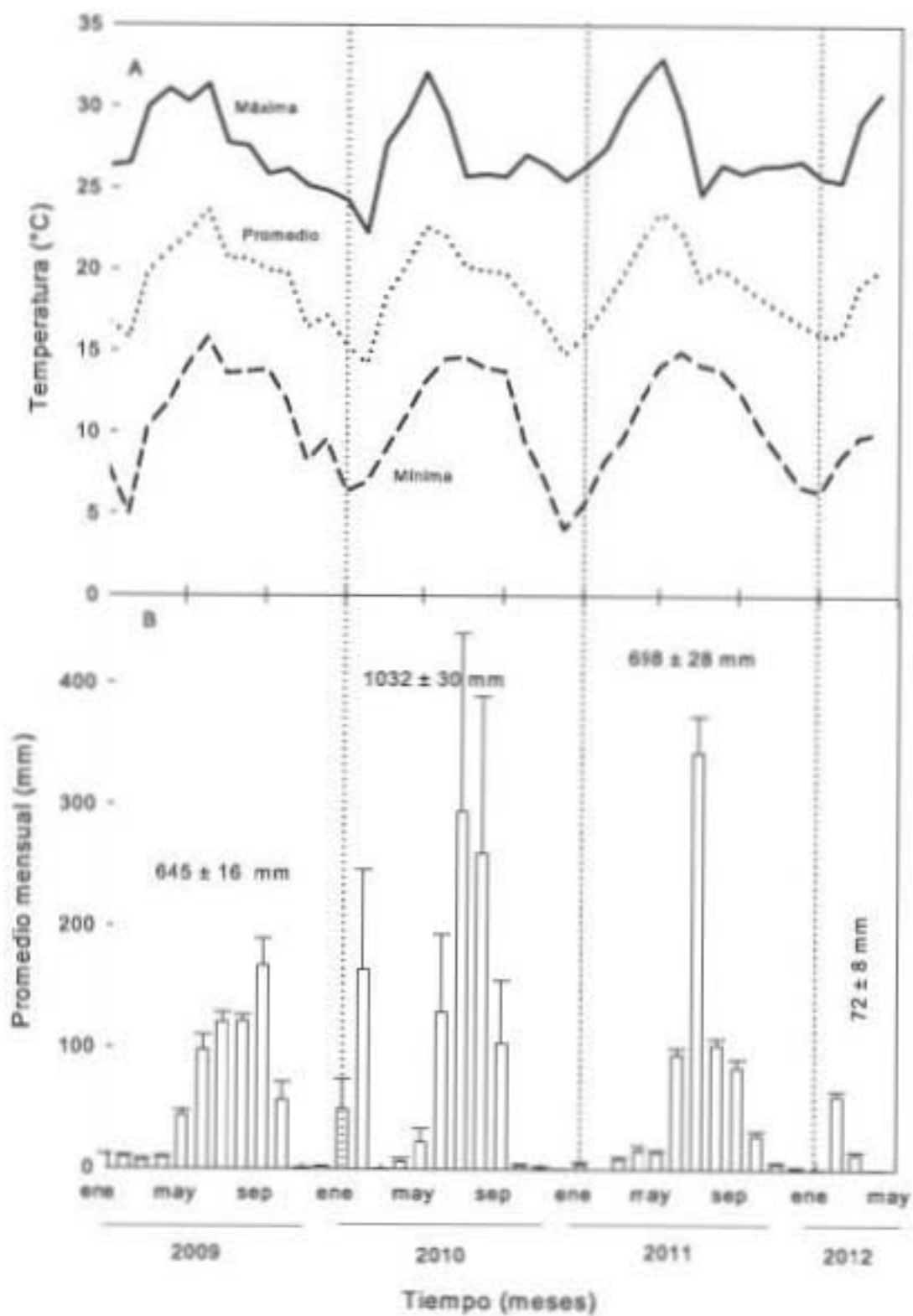
**Figura 1.** Temperatura máxima (—), promedio (···), mínima (--) y total de lluvia en Morelia, Michoacán. Para las temperaturas no se muestran los errores, ya que no pasan de  $\pm 1.8$ , lo cual no representa un error significativo (A). Para la lluvia se presenta la lluvia (B) los datos promedio  $\pm$  error estandar (n = 4).

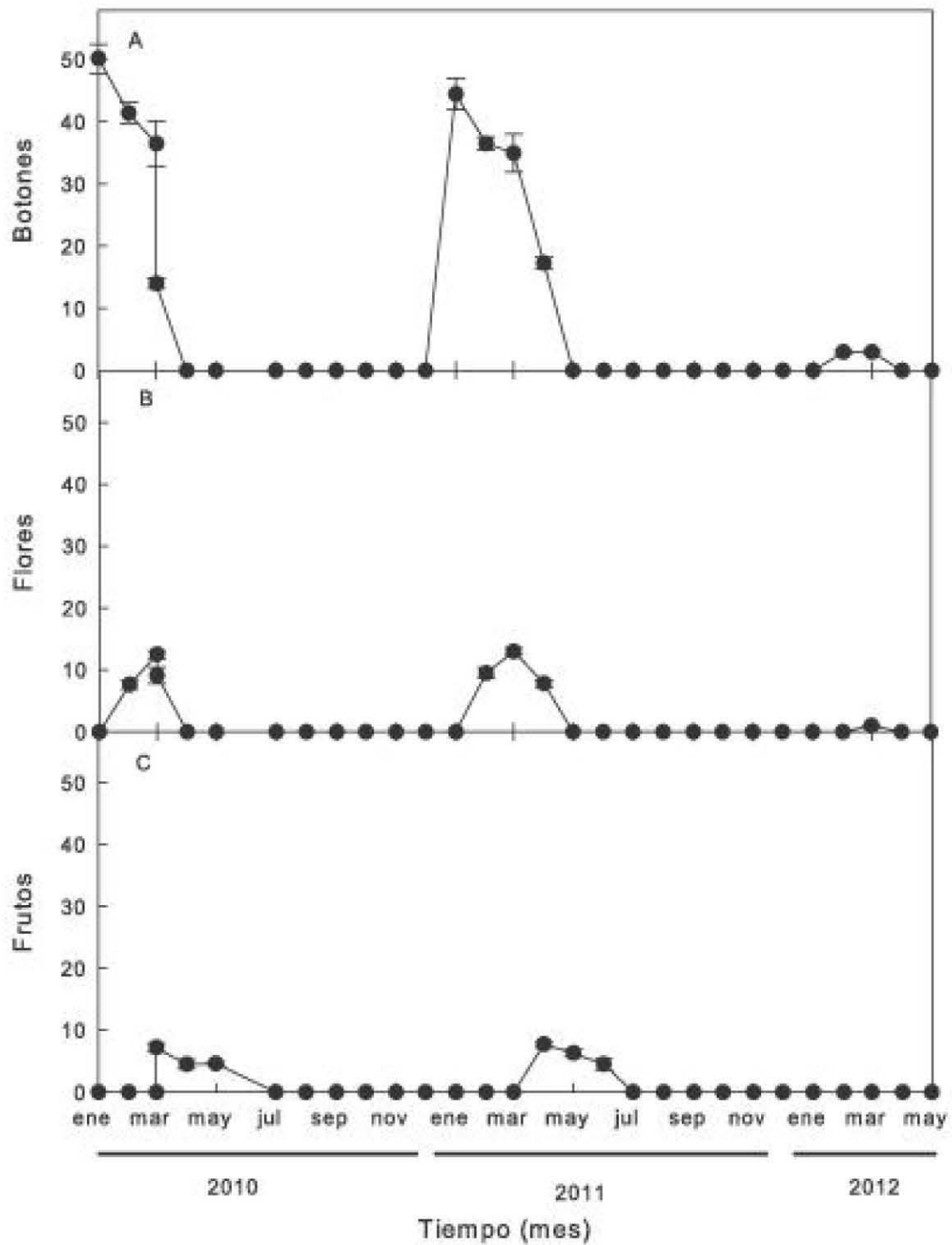
**Figura 2.** Fenología reproductiva de *Stenocereus queretaroensis* para los años 2010, 2011, 2012. Se presentan los datos promedio  $\pm$  error estandar (n = 11). Botones (A), flores (B), Frutos (C)

**Figure 3.** Integridad de la membrana celular en botones (A) y flores abiertas (B) de *Stenocereus queretaroensis*. Se consideraron por separado las tolerancias de los tejidos del ovario (○) y los pétalos ( ). Se presentan los datos promedio  $\pm$  error estandar (n = 8).

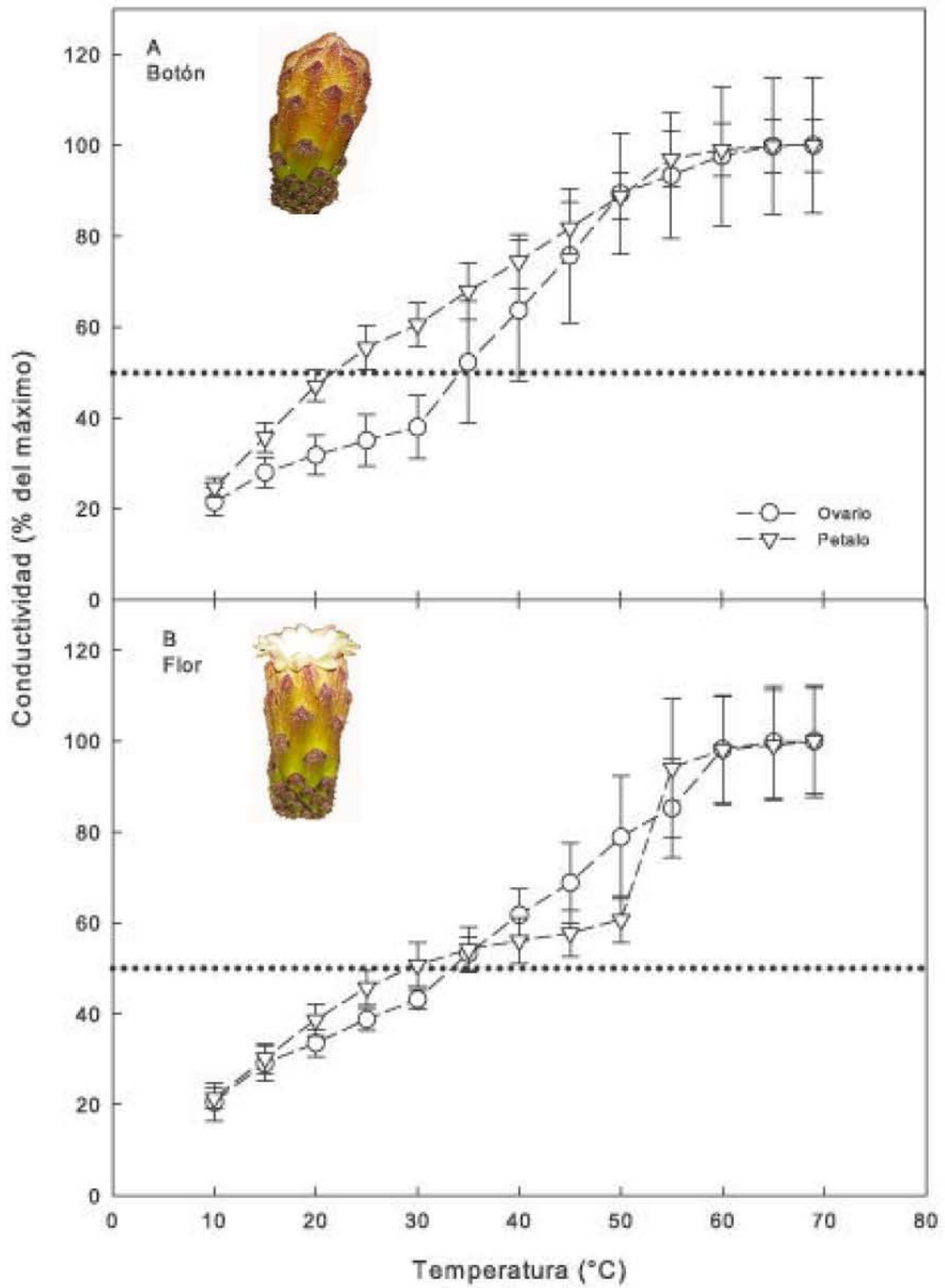


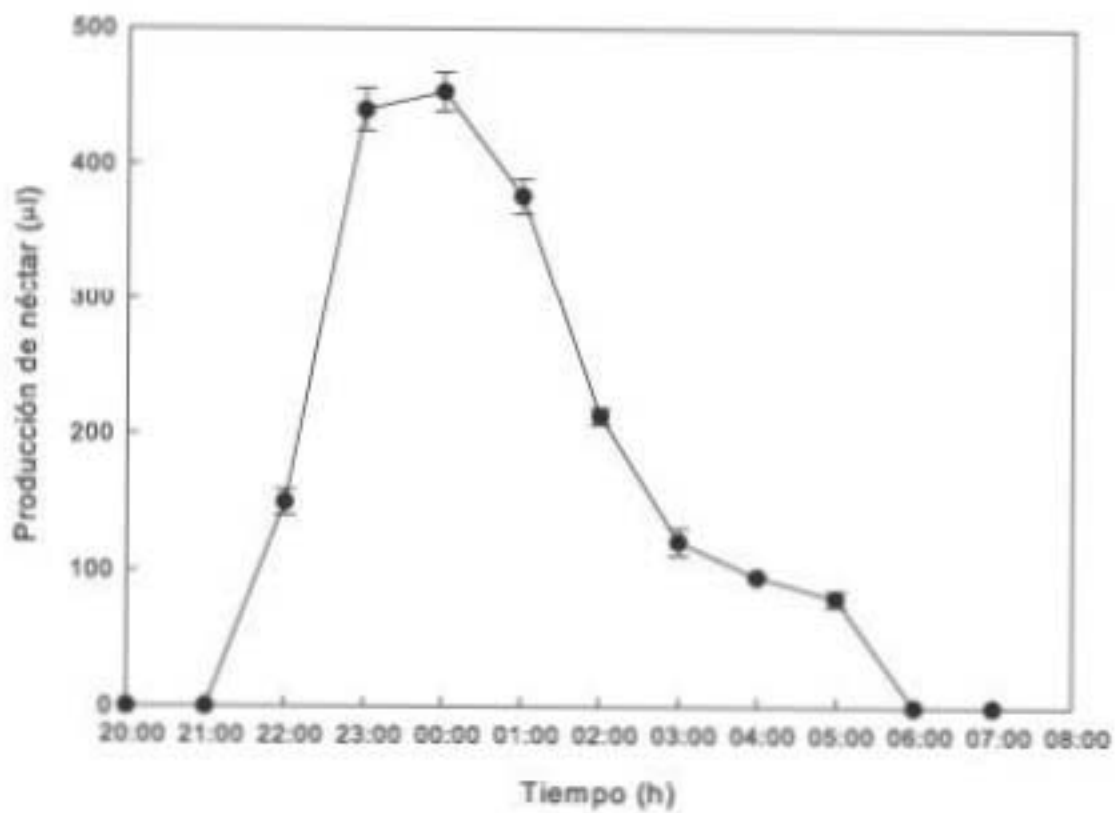
**Figure 4.** Producción de néctar para *Stenocereus queretaroensis*. Se presentan los datos promedio  $\pm$  error estandar (n = 15).













# Climate and microenvironmental parameters affecting anthesis and nectar secretion for *Polaskia chende* and *P. chichipe*, endemic columnar cacti from the Tehuacán Valley, Puebla

Whaleeha Gudiño<sup>1,2</sup>, Alejandro Casas<sup>1</sup>, Alfonso Valiente-Banuet<sup>3</sup>, Rodrigo Orozco-Martínez<sup>1,2</sup>, and Erick de la Barrera<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán CP 8190. México.

<sup>2</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, México, D.F. CP 04510. México.

<sup>3</sup>Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, México, D.F. CP 04510. México.

\*Author for correspondence: erick@cieco.unam.mx

Received 26th October, 2010; Accepted 31th December, 2011

## Abstract

Anthesis is a process of paramount ecological importance because it allows access of pollinators to floral structures enabling fertilization and an eventual fruit development. Anthesis is regulated by endogenous and exogenous factors, so changes in the environment can have effects on this process. In the present study, the climate of Acatepec, Puebla was obtained for determining possible climate change scenarios. Also, some microenvironmental factors were measured simultaneously with observations of anthesis and nectar secretion for the columnar cacti *Polaskia chende* and *P. chichipe* in order to shed some light on our understanding of the environmental control of anthesis for these species. Climate change scenarios estimated an increase in January minimum temperature of 1.12 °C for the year 2020, 2.16 °C for the year 2050, and 3.24 °C for the year 2080. A decrease in annual mean precipitation was also estimated; in particular, reductions of 15.23, 18.34, and 23.62 % were respectively estimated for the same years. Nectar production for *P. chende* fluctuated throughout the day while for *P. chichipe* the production was constant. Sugar concentrations were  $33.0 \pm 1.2$  and  $27.6 \pm 2.2$  °Brix, respectively. Both species had diurnal anthesis and their flowering occurred in the winter. In this case, floral evocation can be induced by periods of low temperatures. Therefore, if, as it is expected, winters are increasingly warmer, reproductive development for these species could be reduced owing to an insufficient accumulation of chill units or a decoupling between anthesis and pollinator activity may occur (Cleland *et al.*, 2007). Under a scenario of imminent increase in winter temperatures and a reduction in rainfall, a better understanding of the costly process of reproduction can contribute to an assessment of vulnerability of these species.

**Key words:** climate change, drought, energy balance, photosynthetic photon flux, temperature.

## Resumen

La antesis es un proceso de gran importancia ecológica ya que permite el acceso de los polinizadores para llevar a cabo la fecundación permitiendo el posterior desarrollo del fruto. Está regulada por factores internos y externos, por lo que los cambios ambientales pueden tener repercusiones en la antesis. En este estudio se obtuvo la climatología de Acatepec, Puebla, para determinar posibles escenarios de cambio climático. Asimismo, se determinaron algunos factores microambientales de manera simultánea con el seguimiento de la antesis y la secreción de néctar en las cactáceas columnares *Polaskia chende* y *P. chichipe*, a fin de avanzar en el entendimiento del control de la antesis en estas especies. Los escenarios de cambio climático estimaron un aumento de 1.12 °C de la temperatura mínima en el año 2020 de 2.16 °C para el 2050, y de 3.24 °C para el 2080. También se estimó una disminución en la precipitación media anual de 15.23, 18.34 y 23.62 % para los años 2020, 2050 y 2080, respectivamente. La producción de néctar de *P. chende* fluctuó durante todo el día; mientras que la producción de *P. chichipe* fue constante. La concentración de azúcares fue de  $33 \pm 1.2$  y  $27.6 \pm 2.2$  °Brix, respectivamente. Las dos especies consideradas en este estudio presentaron flores diurnas de invierno. En tales casos, la evocación floral puede ser inducida por períodos de bajas temperaturas. Por lo tanto, si los inviernos son cada vez menos fríos, es posible que el desarrollo reproductivo pueda ser reducido debido a una acumulación insuficiente de unidades de frío o incluso que se provoque un desfase entre la antesis y la llegada de los polinizadores. Con los supuestos de un

inminente aumento de las temperaturas de invierno y disminución de las precipitaciones, la comprensión del costoso proceso de reproducción contribuirá a la evaluación de la vulnerabilidad de estas especies.

*Palabras clave:* balance de energía, cambio climático, flujo de fotones para fotosíntesis, temperatura, sequía.

## Introduction

Anthesis is a process of great ecological significance as it allows access of pollinators to plant reproductive structures for carrying out fertilization and enabling subsequent fruit development (Ollerton and Lack, 1998; van Doorn and van Meeteren, 2003; Fleming, 2006). Anthesis is regulated by internal factors such as hormonal regulation that leads to the expansion of the cell wall and the metabolism of carbohydrates in response to external factors such as light and temperature (Ichimura and Suto, 1998; Bielecki *et al.*, 2000; Taiz and Zeiger, 2002; van Doorn and van Meeteren, 2003; Jaeger *et al.*, 2006; van Dijk and Hautekèete, 2007).

Previous studies with the columnar cacti *Polaskia chende* and *P. chichipe*, endemic to the Tehuacán Valley, Mexico (Cruz and Casas, 2002; Otero–Arnaiz *et al.*, 2003), suggest that these species may be interesting for studying environmental factors controlling anthesis. Flowering for these sympatric species occurs throughout the winter and the beginning of the spring. However, their reproductive patterns are different. *P. chende* has a gradual increase in flower production that peaks in winter, whereas *P. chichipe* has two flowering peaks, one in winter and the other in spring (Cruz and Casas, 2002; Otero–Arnaiz *et al.*, 2003). East–facing flowers of a given individual plant of both species open earlier than their west–facing counterparts. For both species, anthesis occurs well after dawn, 8:00 h for *P. chende* in winter and 9:00 h for *P. chichipe* in winter and spring; therefore, increasing temperature or photosynthetic photon flux have been suggested as plausible environmental cues that trigger anthesis (Cruz and Casas, 2002; Otero–Arnaiz *et al.*, 2003).

The Tehuacán Valley is an arid zone in which an astounding diversity of columnar cacti has evolved (Valiente–Banuet *et al.*, 1996; Valiente–Banuet and Arizmendi, 1997; Valiente–Banuet *et al.*, 1997; Valiente–Banuet *et al.*, 2004). As it is the case for most arid regions, a very marked seasonality determines plant phenology. In particular, low temperatures during winter induce flowering when milder temperatures occur toward the spring (Byrne and Bacon, 1992), while the water accumulation in succulent stems of plants during the summer allows the development of their massive flowers and fruits during the dry spring of the following year (Gibson and Nobel, 1986; de la Barrera *et al.*, 2009).

Climate change has affected the ecological dynamics of many species and is expected to impose natural selection on various ecologically important traits. Droughts and other anticipated changes in precipitation may be particularly relevant selective factors, especially in arid regions (Franks *et al.*, 2007). The effects of global warming in the 20th century, caused by human activity, have been marked by a rise in the average surface temperature (Houghton *et al.*, 1995; Abu–Asab *et al.*, 2001). It has been shown that climate change can pose a threat to biodiversity at high–latitudes due to a shortening of low temperatures or by a reduction in precipitation in more tropical regions, but the possible effects of climate change in tropical arid environments has seldom been investigated (Bowers, 2007; Téllez–Valdés and Dávila–Aranda, 2003).

In this study, anthesis and nectar secretion of the columnar cacti *P. chende* and *P. chichipe* were investigated for sympatric populations from San Luis Atlotitlán, Puebla, Mexico. The plants were simultaneously monitored in the field, with the prevailing air temperature, relative humidity, and the incident photosynthetic photon flux, in order to identify possible environmental cues that trigger flower opening and nectar secretion. In addition, inter–annual variations of climate at the study site were used to simulate possible climate change scenarios, in order to assess the vulnerability of Tehuacán plants species to such human–caused climatic perturbation.

## Materials and methods

### Field site and species

From 26 February to 5 March 2010, anthesis was studied for wild populations of the columnar cacti *Polaskia chende* and *P. chichipe* at San Luis Atlotitlán (18° 10' 43" N; 97° 26', 38" W), Puebla, Mexico, within the Tehuacán–Cuicatlán Biosphere Reserve, where the mean annual temperature is 18 °C and precipitation averages is 546 mm (García, 1981). The Tehuacán Valley has an astounding diversity of cacti. In addition, most of its nearly twenty species of columnar cacti are consumed by humans and eight of them are cultivated (MacNeish, 1967; Casas *et al.*, 1999; Casas *et al.*, 2001; Casas and Barbera, 2002). The species considered this study constitute the sole two members of an endemic genus from Tehuacán–Cuicatlán.

### Climate for San Luis Atlotitlán

Climate data for San Luis Atolotitlán were obtained from the nearest weather station (Comisión Nacional del Agua, 2010) located in Acatepec (18° 15' 24" N, 97° 35' 15" W), Puebla, at a distance of 18 km from the study site. Climate records from 1954 to 2008 were used to determine the baseline climate. The precipitation was estimated for 49 years (1954–2008), whereas the temperature baseline was estimated for 30 years (1974–2008).

The Regional Analysis Tool, developed by the Pacific Climate Impacts Consortium of the University of Victoria (2010), was used to generate climate change scenarios for the study site. In particular, scenarios were generated utilizing the Canadian Climatic Change Model for an A2 emissions scenario, projecting the mean air temperature and precipitation anomalies for three future times (2020, 2050, and 2080).

### **Air and plant temperatures**

Air temperature, photosynthetic photon flux (PPF, solar radiation with wavelengths between 400 and 700 nm), and relative humidity were measured in the field at 15 minute intervals with a HOBO weather station (Onset Computer Corporation Bourne, MA). Tissue temperature for plant structures (stem, flower bud, flower anthesis) were measured every hour with type T thermocouples and read with a digital thermometer (HH-25KC, Omega Engineering, Inc. Stamford, Ct). The thermocouples were inserted at a depth of 5 mm on north-facing stems.

### **Anthesis and nectar secretion and concentration**

The onset and duration of anthesis was observed for flower buds that had been covered the night before flower opening with translucent cloth bags for preventing the access of pollinators to flowers. An east-facing and a west facing bud were selected from each of eight individuals for each species. Starting at 5:00 h, approximately 1.5 hours before dawn, the flowers were monitored every two hours. The time of the onset of anthesis, of full opening, and of flower closing was recorded throughout the day. In addition, the secreted nectar solution was collected with a micropipette at the time of each observation to determine its volume and concentration measured with a Brix50 Refractometer (Reichert, Inc. New York, N.Y).

### **Laboratory observations with detached stems**

North-facing apical stems of both species bearing multiple flower buds were collected at San Luis Atolotitlán and transported to a laboratory at the Centro de Investigaciones en Ecosistemas of the Universidad Nacional Autónoma de México (CIEco, UNAM) for careful observation of anthesis and nectar production. Plant apical stems were exposed during the day to direct sunlight ( $19.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ; air temperature ranged from 18 to 25.7 °C) and enclosed in a growth chamber (air temperature of 23 °C) at night to avoid floral exposure to light. In general, a photoperiod of 10/14 day/night hours was used to mimic the day length observed at the field site. In the morning, when the apical stems were exposed to light, the time and duration of anthesis, as well as nectar secretion and concentration were recorded as described above for plants in the field.

## **Results**

### **Climate**

Acatepec had an average annual temperature of  $16.4 \pm 0.14^\circ\text{C}$  and annual precipitation of  $558 \pm 13.49 \text{ mm}$ . The lowest annual temperatures occurred during December and January (Figure 1), averaging  $13.6 \pm 0.12^\circ \text{C}$ , whereas the highest temperatures occurred in May with an average of  $19.2 \pm 0.98^\circ \text{C}$ .

Precipitation was seasonally distributed (Figure 1), with 45 % of the annual rainfall occurring from June to September, which represents two peaks of maximum precipitation. In contrast, the driest period occurred from November to March accumulating only 4.6 % of the annual precipitation.

Historical records showed significant changes in the annual rainfall regime in contrast with a relative stability in the temperature (Figure 2). During the period from 1955 to 1981 the average annual precipitation was 639.53 mm, but in 1982 the annual precipitation was only 128.6 mm. After this year, all annual precipitations have remained below the historical average.

The average annual minimum air temperature was  $6.22 \pm 0.22$  °C over 26 years (Figure 2A). The year with the lowest average minimum temperature in January was 1996 with a temperature of 4.32 °C. However, the climate change scenarios estimated an increase of 1.12°C for this month in the year 2020 of 2.16 °C the year 2050, and of 3.24 for 2080 (Figure 2A).

Climate change scenarios also estimated a decrease in the average annual precipitation of 15.23, 18.34 and 23.62 % for the years 2020, 2050, and 2080 respectively (Figure 2B).

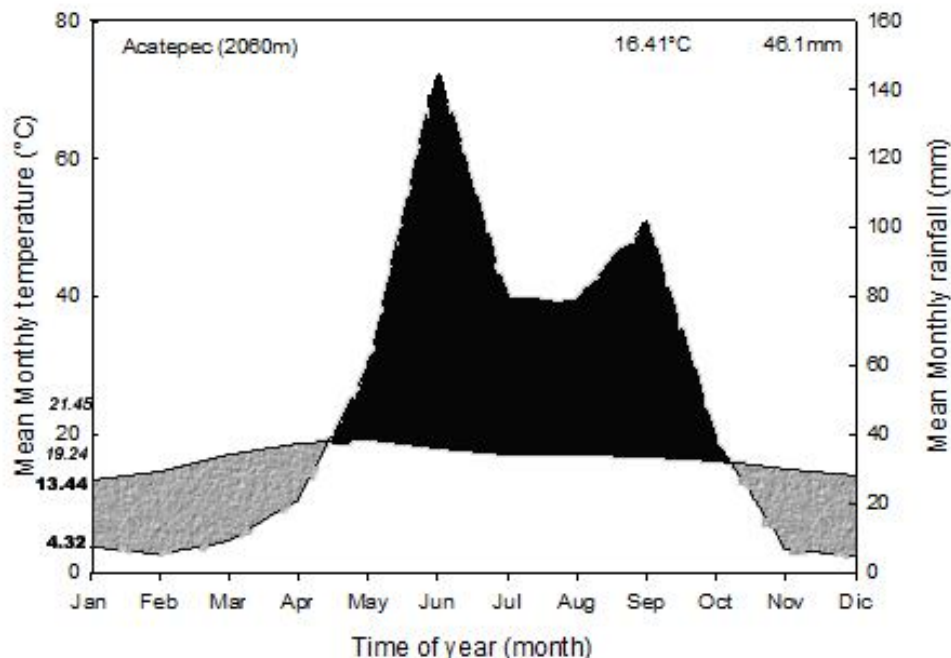


Figure 1. Climate for Acatepec, Puebla, at 18 km from the study site.

The solid line indicates the monthly mean air temperature and the dashed line indicates the average precipitation for each month. The black polygon formed where the precipitation line is higher than the temperature line indicates the time of the year with water surplus, while the regions with the gray shading represent the times of relative drought. The temperatures in bold-face on the ordinate indicate the average temperature of the coldest month and the absolute lowest monthly temperature, respectively. Similarly, the temperatures in italics indicate the corresponding high temperatures.

### Air and plant temperatures

At the time of measurement, the air temperature ranged from 8.5 °C at 6:00 h to 23.3 °C at 15:00. At such times the relative humidity extremes were also recorded, ranging from 22% to 85% (Figure 3A). The photosynthetic flux density peaked at 12:00 h when it amounted to  $1866 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . During a day length of 13 h a net photon flux of  $20.45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  was recorded (Figure 3B).

The tissue temperature of the various organs of *Polaskia chende* gradually increased throughout the day, presenting the highest temperatures at 15:00 h (Figure 4A). A similar pattern was observed for *P. chichipe* whose highest tissue temperature was also recorded at 15:00 h (Figure 4B). For both species, the structure that presented the highest temperature was the stem, where as flower buds and flowers at anthesis had similar temperatures.

### Anthesis and nectar secretion and concentration in the field

The anthesis of *P. chende* and *P. chichipe* was diurnal. However the flowers of *P. chichipe* opened very early in the morning, approximately at 5:00 h. Nectar production of *P. chende* fluctuated throughout the day (Figure 5A). Before anthesis, only a small amount of nectar could be measured ( $9.42 \pm 0.58 \mu\text{L day}^{-1}$ ), and it increased substantially at 11:00 h. The average solute concentration of the nectar solution was  $33 \pm 1.2$  °Brix. In turn, nectar production for *P. chichipe* was

continuous and the maximum production occurred between 13:00–15:00 h (Figure 5B). The average solute concentration of the nectar solution was  $27.6 \pm 2.2$  °Brix.

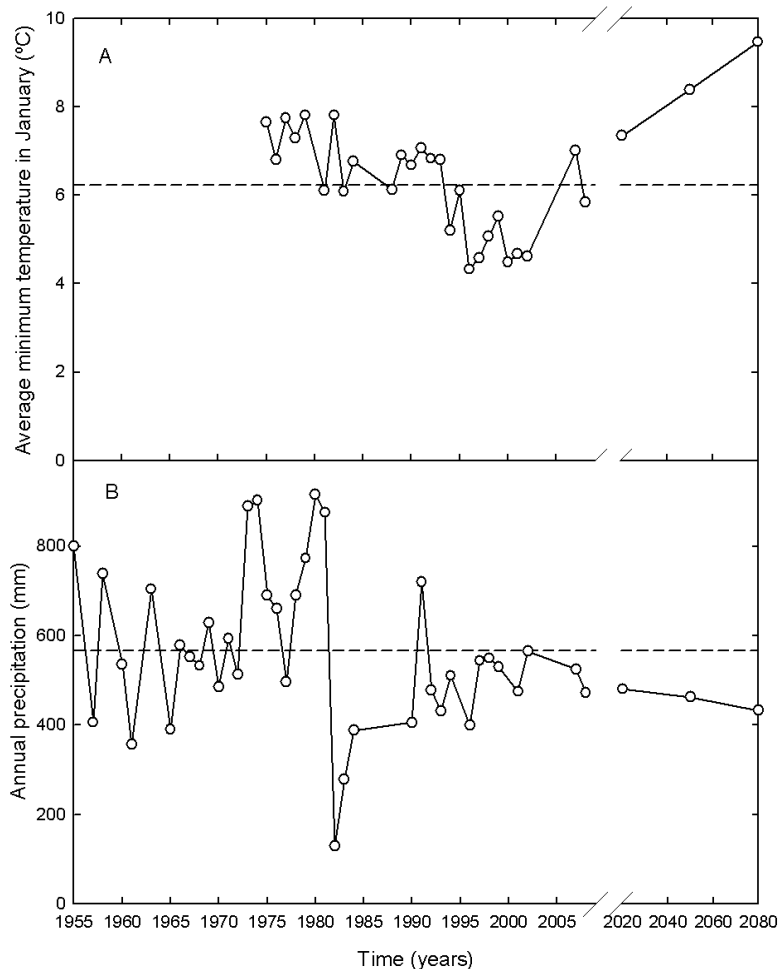


Figure 2. Average minimum temperature in January (A) and cumulative annual precipitation (B) at Acatepec, Puebla.

Temperatures are shown from 1975 to 2008 and precipitation spans from 1955 to 2008. For each panel the horizontal line indicates the historical averages of  $13.63 \pm 0.58$  °C and  $566.9 \pm 28.2$  mm. The projected temperature and precipitation scenarios for the years 2020, 2050, and 2080 are shown after the break for each panel.

### Laboratory observations with detached stems

Similar to plants in the field, flowers of *P. chichipe* were diurnal, their anthesis was triggered after  $192.14 \pm 32.5$  (n=7) minutes of exposure to sunlight. For *P. chende* only two flowers were viable that required an average to 3 00 minutes of sunlight to trigger anthesis.



The very small number of flowers of *P. chende* prevented the measurement of nectar secretion, while for *P. chichipe* nectar secretion, which amounted to  $12.8 \pm 0.7 \mu\text{l day}^{-1}$ , was similar to that of flowers in the field (Fig. 5B). In this case a sugar concentration of  $25.9 \pm 2.2^\circ\text{Brix}$  of the nectar solution was also similar to that measured in the field.

## Discussion

Despite a relatively stable temperature throughout the year, the rather pronounced seasonality of precipitation in the Tehuacán Valley, along with its soil particularities, explains why a high richness of cactus species can be found in this arid region of south-central Mexico (Arias *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 2001; Davila *et al.*, 2002; Valiente-Banuet *et al.*, 2009). For these plants, a very large water storage capacity allows survival even under prolonged droughts, as it occurs for *Polaskia chende* and *P. chichipe* from San Luis Atlotitlán, where the annual precipitation is just below the upper threshold for semiarid zones (Wilsie, 1962; Food and Agriculture Organization, 1993). In turn, such a water capacitance can enable the presence of other associated species of plants and animals, as is the case for the pollinators of these species at a time of the year when drought is at its peak (Gibson and Nobel, 1986; Cruz and Casas, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003; de la Barrera *et al.*, 2009).

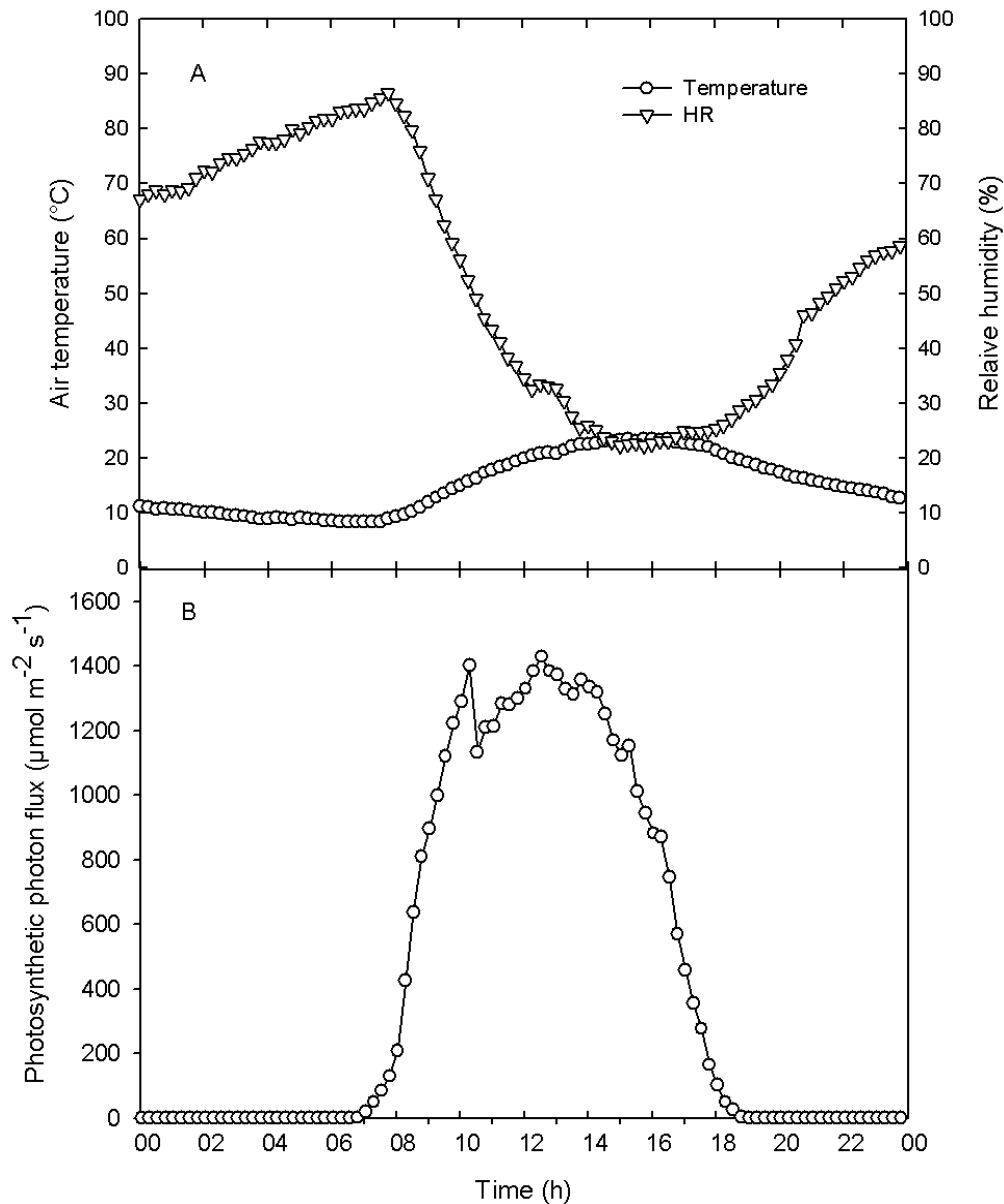


Figure 3. Environmental conditions at Cerro el Tocoín, San Luis Atlotitlán, Puebla, where the prevailing air temperature, relative humidity (A), and photosynthetic photon flux (B) were recorded. Data shown are instantaneous measurements.

Both species considered in this study have winter flowering that extends into the early spring, as is the case for other fruit bearing trees (Cruz and Casas, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003; de la Barrera *et al.*, 2009). In such cases, floral evocation can be induced by periods of low air temperature, i.e., by the accumulation of so called chill units at temperatures between 0 and 14 °C, and eventually triggered by warm spring temperatures (Byrne and Bacon, 1992; Larcher, 2002). If winters are increasingly mild as projected by climate change scenarios, tree reproductive development can be reduced, or even inhibited, due to an insufficient accumulation of chill units, a phenomenon that has already been observed for some plants from high latitudes of the northern hemisphere (Abu-Asab *et al.*, 2001; Cotton, 2003; Primack *et al.*, 2004; Bowers, 2007). Indeed, the temperature increase projected for the study site would lead to the reduction of the potentially available chill units.

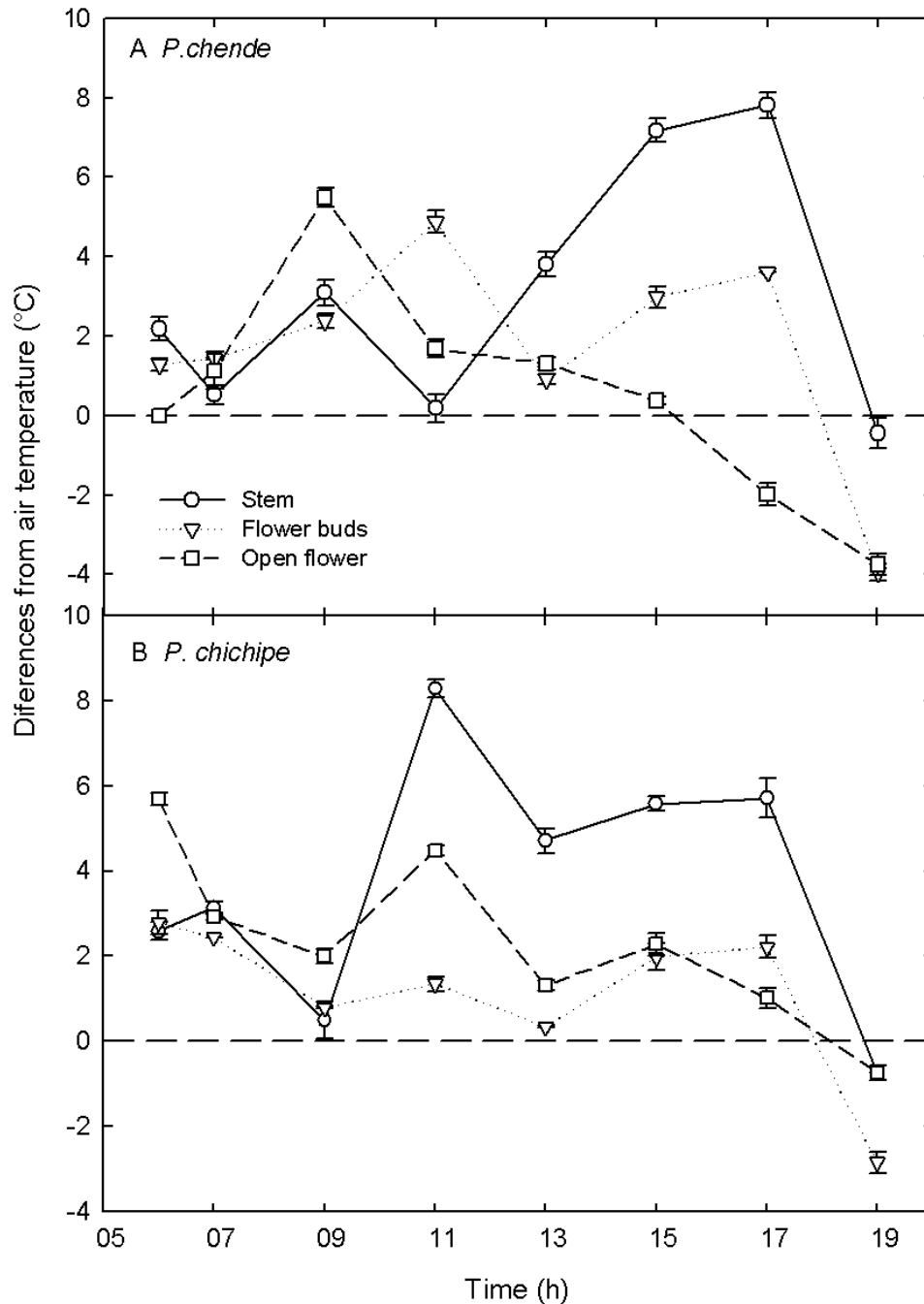


Figure 4. Temperature differences between the air and the stems, flower buds, and open flowers for *Polaskia chende* (A) and *P. chichipe* (B). Data are shown as mean  $\pm$  standard error (n = 15).

The inter-annual variation of precipitation had a relatively large oscillation around the average, even exceeding 900 mm year<sup>-1</sup> in extremely wet years. A severe drought in 1982, when only 23 % of the average precipitation was recorded coincided with an El Niño event that spanned from April 1981 to July 1982 (National Weather Service, 2010). After this event, the annual precipitation has reached or exceeded the historical average only twice, including during the 1992–1993 and 2002–2003 El Niño events. For the other 13 years with sufficient data, the annual precipitation did not reach the historical average. The possible causes for this reduction in the amplitude of the inter-annual variation in rainfall are beyond the scope of this manuscript and should be investigated. However, it is noteworthy that the mean annual rainfall has decreased by 14.4 % over the last 28 years.

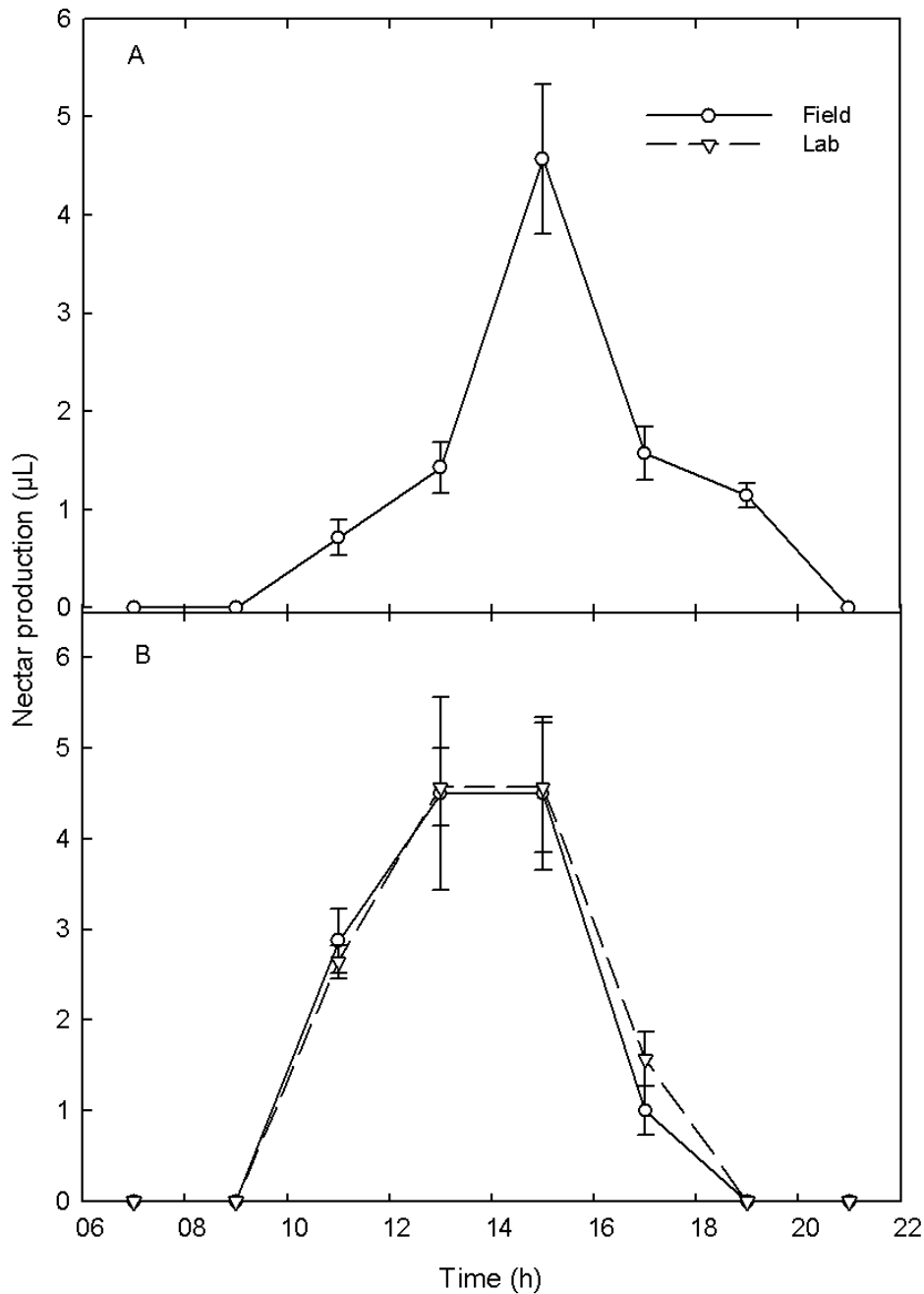


Figure 5. Nectar production for *P. chende* (A) in the field and *P. chichipe* (B) in field and the laboratory. Data are shown as mean  $\pm$  standard error ( $n = 30$ ).

The variation of 14.8 °C in temperature and of 63 % in relative humidity throughout the day resulted in an amplitude of the vapor pressure deficit (VPD, the difference in vapor pressure between the plant, which is assumed to be at saturation, and the air) of 2.3 kPa, ranging from 0.2 kPa at 6:00 h to 2.5 kPa at 15:00 h (Lambers *et al.*, 1998; Nobel, 2009). It has been well documented, especially for the massive flowers of cacti, that flowering is a process that is water costly and that anthesis, in particular, requires a substantial input of water to the floral structures in order to enable the anatomical and physiological changes involved, such as cell elongation and nectar secretion (de la Barrera and Nobel, 2004ab; de la Barrera *et al.*, 2009). The fact that both anthesis and pollinator activity peaks coincide with the time of highest temperature (Cruz and Casas, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003) suggests that the plants are indeed relying on an elevated VPD to mobilize the stored water for conducting their reproductive cycle.

Both *P. chende* and *P. chichipe* produce large amounts of flowers whose development requires, in addition to large volumes of water, a substantial translocation of photosynthates. While the photosynthetic metabolism of these species has not been studied, it is most plausible that they display the Crassulacean Acid Metabolism (Gibson and Nobel, 1986), for which the amount of carbon fixed during at night is directly related to the total photosynthetic photon flux intercepted by the plants during the previous day (Gibson and Nobel, 1986). The carbon fixation that resulted from the  $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  that these plants received at the time of measurement requires further investigation under controlled environmental conditions.

Stems, flower buds, and open flowers of both species tended to have a tissue temperature higher than that of the surrounding air. This reflects the high water content of their succulent tissues. Not surprisingly, the stems were able to accumulate greater amounts of heat during the day, their temperatures reaching  $8 \text{ }^{\circ}\text{C}$  above air temperature. With respect to floral buds and open flowers a contrasting pattern was observed between the species considered. For *P. chende*, floral buds can measure  $2.75 \pm 0.06 \text{ cm}$  and weigh  $4.75 \pm 0.09 \text{ g}$ , whereas their longer corollas can reach  $5.9 \pm 0.06 \text{ cm}$  (unpublished observations). In this case, bud temperature peaked at  $4.49 \text{ }^{\circ}\text{C}$  above air temperature at 11:00 h and remained warm throughout the day, while the flower temperature peaked at  $5.45 \text{ }^{\circ}\text{C}$  at 9:00 h and then decreased its temperature, suggesting that the latent heat lost through transpiration was enough to reduce the organ's temperature even reaching  $4.49 \text{ }^{\circ}\text{C}$  below air temperature. On the other hand, the smaller floral buds of *P. chichipe* can measure  $1.75 \pm 0.50 \text{ cm}$  and weigh  $1.4 \pm 0.04 \text{ g}$ , while their corollas measure a mere  $1.50 \pm 0.14 \text{ cm}$  (unpublished observations). For this species, bud and flower temperatures were similar throughout the day, suggesting that their transpiration rates are lower. The water and energy balances for these species should be investigated, considering the decreasing annual precipitation at San Luis Atolotitlan, in order to determine whether stored water will continue to be sufficient to support plant reproduction (de la Barrera and Nobel, 2004a; de la Barrera *et al.*, 2009).

This study confirmed that anthesis for both species considered was diurnal. However, the onset of flower opening occurred earlier than previously reported. In particular, the anthesis of *P. chende* started 1.5 h before 8:00h (Cruz and Casas, 2002) and the anthesis of *P. chichipe* occurred 4 hours before 9:00 h (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). However, the time of the maximum rate of nectar secretion coincided with previous observations for both species, at the time of the highest vapor pressure difference as stated above (Cruz and Casas, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003).

Observations of flower opening on detached stems confirmed that such stem segments are an adequate model for studying cactus physiology, as has been the case for *O. ficus-indica*, *Hylocereus undatus*, and *Stenocereus queretaroensis* (Nobel and Castañeda, 1998; Nobel and de la Barrera, 2002; Nobel and Pimienta, 1995). The flowers transported to the laboratory were insufficient to conduct proper experiments; and at least for the case of *P. chende*, such manipulation did not significantly affect the floral performance of either species. Therefore, a future experiment under controlled environmental conditions will consider the specific effects of temperature and photosynthetic photon flux on anthesis of these columnar cacti.

Anthesis is a process of paramount importance in plant reproduction, as it enables pollinator access to the reproductive structures. Considering that flowering is a process of great water expenditure (de la Barrera and Nobel, 2004a; de la Barrera *et al.*, 2009), understanding its particularities is important, especially in semiarid environments such as San Luis Atolotitlán where the fruits of *Polaskia chende* and *P. chichipe* are either cultivated or collected from the field. Both air temperature and light seemed to contribute to the onset of anthesis and nectar production. While it seemed that the higher vapor pressure deficit that occurs during the daytime is a driver of nectar secretion, the mechanisms by which light and temperature mediate anthesis need further investigation. Under an impending scenario of increasing winter temperatures and decreasing rainfall, understanding the use of water for the costly process of reproduction, and the possible impacts of a reduced accumulation of chill units on the triggering and the timing of reproductive development will contribute to the assessment of the vulnerability for these species.

## Acknowledgments

We thank funding by UNAM's Dirección General del Personal Académico (PAPIIT IN221407 and IN224910) and institutional funds of Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. Field assistance by Edgar Pérez Negrón, Susana Guillén Rodríguez, and Omar Hernández Ordoñez is gratefully appreciated. W.G. thanks Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for a Graduate Fellowship (165069).

## References

Abu-Asab M.S, Peterson P.M, Shetler S.G, and Orli S.S. 2001. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC area. *Biodiversity and Conservation* 10: 597–612.

- Arias M.S, Gama L.S, and Guzman L.U. 1997. Flora del Valle de Tehuacán–Cuicatlán. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bielecki R., Elgar J., and Heyes J. 2000. Mechanical aspects of rapid flower opening in Asiatic lily. *Annals of Botany* 86: 1175–1183.
- Bowers E.J. 2007. Has climatic warming altered spring flowering date of Sonoran desert. *The Southwestern Naturalist* 52: 347–355
- Byrne D.H, and Bacon T.A. 1992. Chilling estimation; its importance and estimation. *Texas Horticulturist* 18: 8–9.
- Casas A, and Barbera G. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. In Nobel PS (ed.) *Cacti: Biology and Uses*. California University Press. California, EEUU.
- Casas A, Valiente–Banuet A, Viveros J, Caballero J, Cortés L, Dávila P, Lira R y Rodríguez I. 2001. Plant resources of the Tehuacán–Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 51: 279–292.
- Casas A, Valiente–Banuet A, Rojas–Martínez y Dávila P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86:534–542.
- Cleland E, Chuine I, Menzel A, Money H, and Schwartz M. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 357–365.
- Cotton P.A. 2003. Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 12219–12222.
- Cruz M.,and Casas A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561–576.
- Dávila P.A., Arizmendi M., Valiente–Banuet A., Medina R., and Villaseñor J.L. 2002. Biological diversity in the Tehuacán–Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421–442.
- de la Barrera E., and Nobel P.S. 2004a. Nectar: properties, floral aspects and speculation on origin. *Trends in Plant Science* 9: 65–69.
- de la Barrera E., and Nobel P.S. 2004b. Carbon and water relations for developing fruits of *Opuntia ficus–indica* (L.) Miller, including effects of drought and gibberellic acid. *Journal of Experimental Botany* 55: 719–729.
- de la Barrera E., Pimienta–Barrios E., and Schondube J.E. 2009. Reproductive ecophysiology. pp. 301–335. *In:* de la Barrera E. and Smith W.K. (Eds.) *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel*, Universidad Nacional Autónoma de México.

Fleming T. 2006. Reproductive consequences of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of Plant Sciences* 167: 473–481.

Food and Agriculture Organization. 1993. Papel del ganado doméstico en el control de la desertificación. Available online at <http://www.fao.org/docrep/x5320s/x5320s04.htm>. September 10th, 2010.

Franks S.J, Sim S., and Weis A.E. 2007. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 1278–1282.

García E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana), Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Gibson A.C., and Nobel P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Londres, Inglaterra.

Houghton J.T., Meira Filho L.G., Bruce J., Lewe H., Callander B.A., Haites E., Harris N., and Maskell K. (Eds.). 1995. *Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios*. Cambridge University Press.

Ichimura K., and Suto K. 1998. Environmental factors controlling flower opening and closing in a *Portulaca* Hybrid. *Annals of Botany* 82: 67–70.

Jaeger E.K, Graf A., and Wigge A.P. 2006. The control of flowering in time and space. *Journal of Experimental Botany* 57: 3415–3418.

MacNeish R.S. 1967. A summary of the subsistence. pp. 290–331. *In*: Byers D.S. (Ed.) *The prehistory of the Tehuacan Valley*. University of Texas Press. Austin, TX, USA.

Lambers H., Chapin III S., and Pons L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer–Verlang, New York, USA.

Larcher W. 2002. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*, 4th ed. Springer.

National Weather Service. 2010. Cold and Warm Episodes by Season. Available online at [http://cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml](http://cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml). September 10th, 2010.

Nobel P.S. 2009. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Elsevier Academic Press.

Nobel P.S., and Pimienta E. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO<sub>2</sub> uptake and seasonal variations in sugar content. *Environmental and Experimental Botany* 35: 17–24.

Nobel P.S., and Castañeda M. 1998. Seasonal, Light, and temperature influences on organ initiation for unrooted cladodes of the prickly pear cactus *Opuntia ficus-indica*. *J. Amer. Soc. Hort.* 123: 47–51.

Nobel P.S., and de la Barrera E. 2002 High temperatures and net CO<sub>2</sub> uptake, growth, and stem damage for the memiephytic cactus *Hylocereus undatus*. *Biotropica* 34: 225–231.

Ollerton J., and Lack A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* 139: 35–47

Otero–Arnaiz A., Casas, Bartola C., Pérez–Negrón E., and Valiente–Banuet A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) *American Journal of Botany*. 90: 593–602.

Pacific Climate Impacts Consortium. 2010. PCIC Regional Analysis Tool. Available online at [www.pacificclimate.org](http://www.pacificclimate.org). September 10th, 2010.

Primack D., Imbres C., Primack R.B., Miller–Rushing A. J, and del Trendici P. 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering in response to warming in Boston. *American Journal of Botany* 91: 1260–1264.

Taiz L., and Zeiger E. 2002. *Plant physiology*, 3<sup>a</sup> ed. Sinauer.

Téllez–Valdés O., and Dávila–Aranda P. 2003. Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacán–Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Conservation Biology* 17: 846–853.

Valiente–Banuet A., and Arizmendi M.C. 1997. Interacciones entre cactáceas y animales; polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. *In: Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. México. CONABIO, SEMARNAP, UNAM, CVS.

Valiente–Banuet A., Arizmendi M.C., Rojas–Martínez A., and Domínguez–Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar–feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103–119.

Valiente–Banuet A., Rojas–Martínez A., del Coro M., and Dávila P. 1997 Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán valley central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452–455.

Valiente–Banuet A., Molina–Frenaner F., Torres A., and del Coro Ma, Casas A. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten–aboriginum*. *American Journal of Botany* 91: 850–855.

Valiente–Banuet A., Solís L., Dávila P., Arizmendi M.C., Silva Pereyra C., Ortega–Ramírez J., Treviño Carreón J., Rangel–Landa S., and Casas A. 2005. *Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán–Cuicatlán*. Universidad Nacional Autónoma de México.

van Dijk H., and Hautekéete N. 2006. Long day plants and the response to global warming: rapid evolutionary change in day length sensitivity is possible in wild beet. *Journal Compilation. European Society for Evolutionary Biology* 20: 349–357.

van Doorn W.G., and van Meeteren U. 2003. Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany* 54: 1801–1812.

Wilsie C.P. 1962. *Crop Adaptation and Distribution*. W. H. Freeman and Co. San Francisco, California, U.S.A.



## Forma y función de los nectarios

Whaleeha Gudiño<sup>a,b</sup> y Erick de la Barrera<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán 58190, México.

<sup>b</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Coyoacán, C.P. 04360. Distrito Federal, México.

\* Author for correspondence: erick@cieco.unam.mx; tel. +52 (443) 322-3810; fax +52 (443) 322-2719

**1. Introducción**

**2. Nectarios**

- 1. Nectarios florales y extraflorales**
- 2. Estructura y ultraestructura de nectarios**
- 3. Variabilidad de nectarios**

**3. Producción y química del néctar**

- 1. Mecanismos de producción y secreción**
- 2. Dinámicas de producción**
- 3. Composición química del néctar**

**4. Función fisiológica y ecológica de los nectarios y el néctar**

- 1. Función fisiológica de los nectarios**
- 2. Función ecológica de los nectarios**
- 3. El néctar y la polinización**
- 4. Influencia del ambiente en la producción del néctar**

**5. Conclusiones**

**6. Perspectivas**

## 1. INTRODUCCIÓN

La producción del néctar tiene importantes implicaciones ecológicas, especialmente para las interacciones planta-polinizador. La concentración y la proporciones de azúcar, aminoácidos están específicamente adaptados a los requerimientos del tipo de polinizador, por lo que el néctar muestra una gran diversidad química (Baker & Baker 1990; Cronk & Ojeda 2008). Las variaciones en la composición de azúcares y en el patrón de secreción de néctar durante la antesis floral afectan, en parte, el comportamiento de los polinizadores ante las flores (Galletto et al. 1994; 2000).

La fuente de energía que provee el néctar a los polinizadores proviene de una secreción acuosa dulce que sirve como mediador en las interacciones de la planta con los polinizadores y los defensores (Heil 2011). El éxito reproductivo de las plantas el cual les permita asegurar descendencia depende de su interacción con otros organismos como los polinizadores, por lo que el néctar desempeña un papel muy importante en la fisiología reproductiva de la plantas (Wilbur 1976; Southwick 1984; Eguiarte & Martínez-del Rio 1987; Heill 2011).

## 2. NECTARIOS

### 2.1 *Nectarios florales y extraflorales*

Los nectarios florales (NF) y extraflorales (NEF) tienen considerables diferencias tanto a niveles anatómicos como morfológicos, así como en la procedencia y composición del néctar producido (Bently & Elias 1983; Koptur 1994; Bahadur 1996; Fahn 1998; Pacini et al. 2003; Cuadro 1). La distinción entre los nectarios florales y extraflorales es topográfica, pero esta clasificación es artificial. Sin embargo en el género *Euphorbia* esta distinción no es tan fácil de realizar, ya que el nectario extrafloral esta muy cerca de las flores y este se encuentra directamente relacionado con la polinización (Proctor et al. 1996).

Los nectarios extraflorales (NEF) difieren de los nectarios florales en posición y función. Pueden situarse en cualquier estructura vegetativa, pero más frecuentemente se localizan en la mitad

superior del peciolo o cerca de la base de las hojas. También pueden estar asociados a inflorescencias, flores o brácteas, como ocurre en las familias Bignoniaceae y Malvaceae (Elías 1983). Existen muchas clasificaciones de nectarios extraflorales, la más completa es la de Zimmermann de 1932, quien combinó la estructura y la posición reconociendo seis tipos de NEF. En particular denominó NEF elevados a aquellos que están elevados por encima del órgano en el que se insertan y NEF planos a aquellos que no sobresalen del órgano en el que se encuentran, pudiendo estar la superficie glandular al mismo nivel, ligeramente hundida o elevada pero sin formar una estructura propia. Elías (1983) adicionó una séptima categoría denominada NEF embebidos, para los de *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) que se caracterizan porque la glándula está totalmente incluida en el mesófilo de la hoja.

Por su parte, los nectarios florales son estructuras especializadas en la secreción de néctar que están directamente asociadas con la polinización, existiendo numerosos trabajos con respecto a su anatomía (Razem & Davies 1999; Nepi 2007; Galarda, Penneys, & Michelangeli 2008; Kam & Carter 2009; Lattar et al., 2009) y morfología (Buxbaum 1950; Keeler & Kaul 1984; Fahn, 1979; Fahn 1988; Cawoy, Kinet & Jacquemart 2008).

Los nectarios florales no están necesariamente asociados a una sola parte de la flor, pueden encontrarse en sépalos, pétalos, estambres, receptáculo, ovario y estilo. Los nectarios pueden presentarse en diferentes regiones de estos órganos (Fahn 1979; Chaturvedi & Bahadur 1985; Schmid 1988d; Weberling 1992; Endress 1994; Bernardello 2007; Heill 2011). En la superficie externa o interna de los sépalos (*Thunbergia*, Acanthaceae, Malvaceae), en la superficie interna de los pétalos (*Gloriosa*, Liliaceae, *Halesia*, Styracaceae, Triuridaceae; Schmid 1988; ), en el carpelo, en los que se encuentran los nectarios del ovario y se presentan en la superficie del ovario (*Limnocharis*) o hundidos en el ovario (nectarios septales de monocotiledóneas como en *Chamaedorea elegans*; Schmid 1985; Rudall 2002). Los nectarios estilares pueden presentarse en la base del estilo (en especies de

Umbelliferae y Compositae), o en el estigma (como en Arum). Los nectarios estaminales pueden estar presentes en los filamentos (como en *Laurus*, *Dianthus*, *Polaskias*; Fahn 1979; Gudiño , de la Barrera & Márquez en prep), o en las anteras (como en algunas especies de Mimosaceae, Lauraceae y Pedaliaceae; Faegri y Pijl 1980; Hufford & Endress 1989; Bahadur & Swamy 1998).

Buxbaum 1950, propone la existencia de tres patrones generales en la posición de los nectarios:

1) Nectarios en surcos, 2) Nectarios en forma de disco, y 3) Nectarios tipo cámara.

Basado en la tendencia acrocentripétala de la posición del nectario en la flor Fahn (1979) propone una clasificación topográfica general de los nectarios considerado tanto la forma y posición de los nectarios en la flor como caracteres taxonómicos y filogenéticos:

1. Nectarios perigonales
  - a. En tépalos (sépalos o pétalos)
  - b. En espinas
  - c. En pétalos reducidos y modificados
2. Nectarios estaminales
  - a. En los filamentos
  - b. Anteras transformadas
  - c. Apéndices conectivos
3. Nectarios en receptáculos
  - a. Entre los sépalos y los pétalos
  - b. Entre los sépalos y los estambres
  - c. Disco entre los tépalos y el ovario
  - d. Entre la base de los estambres
  - e. Entre los estambres y el ovario
  - f. En una cavidad tubular
4. Nectarios como disco alrededor de la base del ovario
5. Nectarios en el ovario
  - a. En toda la superficie del ovario
  - b. Carpelos transformados a nectarios
  - c. Nectario septal. Nectario localizado en el septo del ovario (el tejido glandular pertenece a la superficie de los carpelos. Los nectarios septales se encuentran restringidos a monocotiledóneas.
6. Nectarios estilares
  - a. En la base del estilo
7. Nectarios en el estigma
8. Varios nectarios en una flor. En algunas especies, los nectarios pueden presentarse en la misma flor en más de un solo órgano.
9. nectarios de disco sobre el ovario ínfero

## 2.2 Estructura

Al tejido que constituye el nectario se le denomina tejido nectarífero. Este tejido está constituido por una epidermis con o sin tricomas y un tejido parenquimatoso especializado. El parénquima está compuesto por células pequeñas con paredes delgadas, núcleo relativamente grande, citoplasma denso, con pequeños plastidios que pueden contener almidón que es usado durante la producción del néctar. Dichas células pueden realizar fotosíntesis y ser capaces de generar y proveer materiales base para la producción del néctar o bien este tejido puede ser de reserva, almacenar principalmente almidón.

Con respecto a la vascularización, los nectarios pueden estar inervados sólo por trazas de floema, por trazas de floema y xilema, o con predominio de xilema (Frey-Wyssling 1955), o bien, no estar vascularizados. Se piensa que el néctar proviene directamente de la solución del floema, se traslada a las células del tejido nectarífero vía simplasto, donde el retículo endoplásmico y el aparato de Golgi participan, así como la enzima invertasa en la membrana celular (Rudall 2007). Estos mecanismos no son comprendidos del todo (Nicolson 1998). Además, la hidrólisis de la sacarosa aumenta la concentración osmótica del néctar y hace que entre más agua al nectario afectando el volumen (Nicolson 1998).

### **3. PRODUCCIÓN Y QUÍMICA DEL NÉCTAR**

#### ***1. Mecanismos de producción y secreción***

En las flores, una característica importante es la relación entre el tejido secretor y los haces vasculares, ya que se encuentran directamente relacionada con la concentración de azúcares en el néctar (Fahn 1979; Fahn 1988; Weberling 1992; Endress 1994; Rudall 2007). La cercanía del haz vascular al tejido secretor favorece el suministro de sustancias base para la síntesis del néctar, convirtiendo de alguna manera a los haces vasculares en parte del tejido secretor (Fahn 1979; Fahn 1988; Weberling 1992; Endress 1994). Debido a la anatomía *Pereskia lycinidiflora* los haces vasculares solo pasan cerca del tejido secretor sin estar en contacto directo con él. A diferencia del arreglo que presentan *Opuntia tomentosa* y *Mammillaria san-angelensis* en las cuales el tejido secretor se extiende hasta rodear a los haces vasculares, además de que presentan una mayor cantidad de floema, lo cual indica que la concentración de azúcares se incrementa (Alfaro-Montero 2004).

El tejido nectarífero libera el néctar ya sea, por tricomas, estomas modificados o por fracturas en la epidérmis (Fahn 1979, Petanidou et al. 2000). La hidrólisis de la sacarosa produce una solución rica en hexosas con una osmolaridad de casi el doble de la original, lo que provoca que se introduzca

agua hacia la solución, produciendo de esta manera soluciones más acuosas y menos concentradas (Nicolson 1998; Jackson & Nicolson 2002; Nicolson 2002). Cuando la actividad de la invertasa en el tejido nectarial es óptima cambia la composición de los azúcares en el néctar y esto tiene un efecto en el volumen y concentración.

de la Barrera y Nobel (2004) propusieron dos mecanismos que explican los posibles orígenes del néctar, la hipótesis del “floema con fugas” y la hipótesis o de la “excreción de azúcar”. Estos mecanismos consideran distintas implicaciones del hecho de que la solución del floema es la principal, y a veces única, fuente de agua para las flores y otros órganos en desarrollo (Bondada et al. 2005; Chapotin et al. 2003; Nobel & de la Barrera 2000; Prichard et al. 2000). El mecanismo de la excreción de azúcar, es compatible con una secreción dinámica del néctar y no debe interpretarse como un proceso pasivo e inevitable por el que la planta pierde carbohidratos y agua.

## ***2. Dinámicas de secreción***

El néctar es secretado con ritmos particulares y en algunos casos puede ser reabsorbido a lo largo de la vida de la flor, ya que los patrones de secreción, cesación y reabsorción cuando la hay, definen las dinámicas de producción del néctar (Martínez-del Río & Búrquez 1986; Nicolson 2007; Pacini & Nepi 2007). La naturaleza exhibe distintos patrones de secreción de néctar. Las plantas pueden secretar néctar en forma continúa desde la anthesis hasta la senescencia de la flor, reponerlo luego de cada visita de un polinizador, o bien interrumpir su secreción luego de una extracción (Galletto & Bernardello 1992, 1993, 1995, 2004; Bernardello et al. 1994; Galletto et al. 1994, 2000; Torres & Galletto 1998).

El néctar puede ser liberado del nectario directamente al exterior por diferentes vías y algunas están relacionadas con la anatomía del tejido nectarífero. Las formas más comunes de liberación del néctar puede ser por medio de estomas en la epidermis, tricomas, por una cutícula permeable y/o mediante poros en la cutícula (Fig 1; Fahn 1979, Endress 1994, Galletto & Bernardello 2005). Después

de la ruptura de la cutícula debido a la presión del néctar, la secreción es en general holocrina o granulocrina. Algunas flores que producen una gran cantidad de néctar presentan compartimentos especiales para almacenarlo. Estas estructuras se encuentran en la base del tubo floral en flores simpétalas (pétalos soldados entre si por lo menos en la base). La misma característica de almacén se produce en pétalos libres que presentan dobleces o curvaturas en las orillas (*Quassia amara*, *Simaroubaceae*, o *Malvaviscus arboreus*, *Malvaceae*; Fahn 1988; Fahn 1979; Weberling 1992; Endress 1994). La secreción, cesación y reabsorción del néctar junto con parámetros ambientales, son responsables de la cantidad de néctar encontrada en la flor en cierto momento (Martínez-del Río & Búrquez 1986; Galetto & Bernardello 2005).

En algunas especies la producción de néctar es un proceso dinámico que responde a la remoción que hacen los polinizadores. Por ejemplo, en el género *Penstemon* (*Scrophulariaceae*) las flores producen más néctar como respuesta a la “ordeña” (Castellanos et al. 2002; Cruz & Casas 2002; Otero-Arnaiz et al. 2003). En otras especies, la remoción de néctar no estimula la actividad de los nectarios para el “rellenado” de la flor, tal es el caso de la cactácea columnar *Stenocereus queretaroensis* y de otras especies polinizadas por murciélagos (Ibarra-Cerdeña et al. 2005; de la Barrera et al. 2009).

### **3.3 Composición química de néctar**

Desde el punto de vista químico, el néctar consiste principalmente de sacarosa, con la adición de pequeñas cantidades de polisacáridos, aminoácidos, vitaminas, lípidos e iones inorgánicos disueltos en agua (Fahn 1949; van der Pij 1971; Endress 1994). Los dos componentes principales del néctar son los carbohidratos y agua, por lo general acompañados por aminoácidos en baja concentración.

Dependiendo de la estructura del nectario el agua puede provenir del xilema y el floema o solo del floema. El contenido de agua es el que determina la viscosidad del néctar y este a su vez depende del microclima floral (Pacini & Nicolson 2007). La sacarosa y sus dos monosacáridos constituyentes



(fructosa y glucosa) son los azúcares característicos de la mayoría de los néctares estudiados hasta el momento, raramente se han hallado otros carbohidratos, como maltosa, melibiosa, rafinosa y galactosa (Galletto & Bernardello 2003; Pacini & Nicolson 2007). La proporción relativa de los azúcares en el néctar es diferente según los géneros y las especies de plantas, y estaría determinada genéticamente. En algunas especies estos porcentajes se mantienen constantes a lo largo de la vida de la flor; en otros, se pueden modificar, por diversos factores (e.j. Temperatura, HR o el de la invertasa etc; Nicolson 1998; Nicolson 2002; Pacini & Nicolson 2007).

Los aminoácidos son los más abundantes en el néctar después de los azúcares, e incluye aminoácidos esenciales y no esenciales (Paetanidou et al. 2006). Los aminoácidos en el néctar también intervienen en la preferencia de los insectos (Gardener & Gillman 2002) y en su nutrición. Las proteínas tienen funciones homeostáticas y de regulación (Pacini & Nicolson 2007).

Los iones provienen de xilema y/o floema. La información de las concentraciones de iones en el néctar floral es escasa y los beneficios nutricionales en los polinizadores dependen de otros recursos alimenticios (Bahadur et al. 1998; Pacini & Nicolson 2007; Brandenburg 2009). Los antioxidantes como el ascorbato están implicados en la homeostasis del néctar (Carter & Thornburg 2004). Los lípidos son un recurso que aporta gran energía, pero por lo general sólo se producen en pequeñas cantidades en el néctar. En algunas flores los aceites son secretados por estructuras especializadas llamadas elaioforos o por tricomas glandulares, los cuales que se ofrecen los aceites como recompensa en lugar del néctar (Bahadur et al. 1998; Pacini & Nicolson 2007; Brandenburg 2009).

## **4. FUNCIÓN FISIOLÓGICA Y ECOLÓGICA DE LOS NECTARIOS Y EL NÉCTAR**

### ***4.1 Función fisiológica de los nectarios***

Durante la etapa reproductiva, la energía que se utiliza para la producción de flores produce una reducción de la energía de la misma magnitud que en otros, tales como la producción de hojas y brotes,

el crecimiento de la raíz, y el mantenimiento (Barbour *et al.* 1976). Sin embargo, el costo del néctar floral se ha descuidado incluso de la asignación de la energía en el esfuerzo reproductivo (e.j., Harper & Ogden 1970; Hickman 1975; Hickman & Pitelka 1975; Smith & Evenson 1978; Thompson & Stewart 1981, Abrahamson & Caswell 1982; Armstrong 1982, Chaplin & Walker 1982; Schaeffer *et al.* 1982).

En los tratamientos de la porción de la energía total gastada en la reproducción, por lo general sólo la biomasa o el contenido energético del tejido reproductivo es el que considera. Para aquellas plantas que producen néctar, dicha producción se incrementó (Southwick 1984). El contenido energético del néctar de *Asclepias syriaca* L., se calcula y se expresa como un porcentaje de la vida diaria y total de la producción fotosintética neta (Southwick 1984). La formación del nectario y la secreción del néctar tienen una alta demanda energética. Southwick (1984) y Pyke (1991) cuantificaron la energía necesaria para la producción de néctar y demostraron que más del 30% de la fotosíntesis diaria es usada por el nectario para la producción del néctar.

El parénquima nectarial puede tener amiloplastos o cloroplastos, que contienen sólo algunos gránulos de almidón que pueden ser grandes y/o pequeños, muy probablemente implicados en la fotosíntesis. Este es el sitio donde el pre-néctar se transforma en néctar y posteriormente es secretado hacia la cámara nectarífera. El parénquima subnectario también puede contener cloroplastos o amiloplastos (Pacini *et al.* 2003). Una ventaja de tener parénquima nectarial con cloroplastos es que sigue funcionando aun cuando la secreción de néctar a finalizado (nectario persistente), transportando fotosintatos a otras partes de la flor o fruto (Pacini & Nepi 2007).

#### ***4.2 Función ecológica de los nectarios***

La importancia ecológica tanto de los nectarios florales extranupciales como de los extraflorales es mantener una comunidad que protege a la planta de la herbivoría, estableciendo un mutualismo entre la

planta y el insecto predador, generalmente los mutualistas son las hormigas (Bentley 1976; Stephenson 1982). Reduciendo de esta forma la depredación sobre los botones florales y la oviposición en el ovario, además de disminuir los ladrones de néctar, pudiendo conservar la recompensa para los polinizadores legítimos (Rivera 2000). Los nectarios extraflorales son más comunes en ambientes tropicales que en ambientes templados, en donde el forrajeo por hormigas es más intenso, lo cual incrementa las ventajas de los nectarios extraflorales (Morellato & Oliveira 1991).

La importancia ecológica de los nectarios florales radica en el papel que juegan en la reproducción de las plantas. Las flores sirven como atrayentes de los polinizadores y el néctar como recompensa (Gibson & Nobel 1984; Zimmerman 1988; Valiente-Banuet & Arizmendi 1997; Fleming 2006; Ornelas et al. 2006). El tejido nectarífero libera el néctar por tricomas o estomas modificados hacia la cámara nectarial, o bien por las células del parénquima hacia los espacios intercelulares y después hacia la cámara nectarial (Fahn 1979; Petanidou et al. 2000; Galetto & Bernardello 2003; Pacini & Nicolson 2007; Brandenburg et al. 2009; Vassilyev 2010; Heil 2011).

En la cámara nectarial se almacena el néctar y es ahí en donde se lleva a cabo el forrajeo del néctar. Además los picos de producción pueden coincidir con la receptividad del estigma o con la apertura de las anteras dependiendo la especie y la hora del día, para de esta manera llevar a cabo la polinización cruzada (Eguiarte & Martínez-del Río 1987; Otero-Arnaiz et al. 2003; Molina-Freaner et al. 2004; Valiente-Banuet et al. 2004; Brandenburg et al. 2009; Vassilyev 2010; Heil 2011). Los factores ambientales pueden afectar la producción de néctar independientemente del tipo de plastidio presente en el parénquima nectarial (cloroplastos con o sin almidón y amiloplastos; Pacini & Nepi 2007).

#### ***4.3 El néctar y la polinización***

El néctar juega un papel muy importante en la polinización, ya que es una recompensa energética para los encargados del transporte de los gametos. Las propiedades alimenticias del néctar se

deben principalmente a los azúcares presentes, así como a los aminoácidos y vitaminas. Las características del néctar se asocian tanto al polinizador como a la forma y color de la flor (Gibson y Nobel 1984; Zimmerman 1988; Valiente-Banuet y Arizmendi 1997; Fleming 2006; Ornelas et al. 2006). Por ejemplo las flores diurnas de color rojo ricas en sacarosa y con baja viscosidad, son características que favorecen a la polinización por colibríes (Martínez del Río et al.1992; Martínez del Río et al.1998), mientras que en cactus columnares se ha evidenciado que las especies polinizadas por murciélagos presentan flores tubulares alargadas con colores crema, blanco o rosa pálido, las cuales producen un volumen alto de néctar dominantes en hexosas (Cuadro 3; Petit y Freeman 1997; Petanidou et al. 2000; Nicolson 2002; Pacini et al. 2003).

Los síndromes de polinización ocurren debido a características particulares de la flor, tales como el color, forma, aroma, tipo y cantidad del néctar producido (Zimmerman 1988). Sin embargo factores como temperatura y altitud influyen en las concentraciones y tipos de azúcares dominantes (Baker y Baker 1986; Nicolson y Fleming 2003; Pacini et al.2003; de la Barrera 2009). Por ejemplo *Pachycereus pecten-aboriginum* presenta síndrome quiropterófilo en las poblaciones localizadas en las costas de Jalisco, pero se ha demostrado que en las poblaciones localizadas en las costas de Sonora la especie se comporta como una especie generalista, es decir, es polinizada por murciélagos, aves e insectos (Cuadro 2; Molina-Freaner et al. 2004; Valiente-Banuet et al. 2004).

#### ***4.4 Influencia del ambiente en la producción de néctar***

Condiciones ambientales como humedad relativa, temperatura y viento, entre otras, pueden influir en la concentración. También el volumen de néctar producido por las flores es muy variable. Se conocen especies que secretan menos de 0.005 ml y otras que superan los 20 ml por flor (Valiente-Banuet et al. 1996; Valiente-Banuet et al. 1997; Otero-Arnaiz et al. 2003; Molina-Freaner et al. 2004; Ibarra-Cerdeña et al. 2005; Valiente-Banuet et al. 2005; Santos-Gally 2006; Gudiño et al. 2011). Esta

variación depende de la estructura de la flor, de la posición de esta en la planta y de las condiciones ambientales pasadas y al momento de la toma de datos.

Se predice un aumento en la temperatura de entre 1 y 4.5 °C, un aumento de los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera y cambios en los regímenes de lluvia como resultado del cambio climático (Houghton et al. 1995; Abu-Asab et al. 2001; Cleland et al. 2007; IPCC 2007; Saenz-Romero 2010). Lo que podría afectar en general al ecosistema completo y en particular a las plantas, teniendo profundos efectos en los tiempos de floración de las especies y en las interacciones planta-polinizador, provocando desfase entre la antesis y la llegada de los polinizadores (Rathcke 1985; Bernier 1988; Partanen et al. 1998; Melillo 1999; Abu-Asab et al. 2001).

## 5. CONCLUSIONES

El conocimiento de todos estos parámetros es fundamental para comprender la biología reproductiva de las plantas, así como las complejas interacciones planta-animal (Pacini & Nepi 2007). Sin embargo, entender la forma en la que el néctar sale de la célula no es tan claro (Bentley 1977; Nepi & Pacini 1993; Fahn 1998; Galen 1999; Pacini et al. 2003; Davies & Turner 2004). Tampoco esta muy claro cual es el costo de producir néctar floral. Southwick (1984) encontró que el néctar secretado por *Asclepia syriaca* equivale entre el 4 y el 37% de la fotosíntesis diaria acumulada durante el periodo de floración. El también encontró que el néctar producido por la alfalfa contiene por lo menos dos veces mas energía que el total de semillas producidas.

Otro punto importante para examinar es, que pasa con el néctar durante el envejecimiento de la flor, es importante para entender que pasa con el néctar que no es forrajeado. Algunas plantas parece que reabsorben el néctar que no es consumido (Sousa & Rodrigues 1998; Nepi et al. 2001) y después utilizarlo en el desarrollo de óvulos (Lovett Doust & Eaton 1982; Lovett Doust & Lovett Doust 1990). Un nectario ideal podría tener una regulación homeostática que regulara la oferta del néctar, a través del suministro de reservorios de néctar una vez que esta ha

sido removido o el reajuste de la concentración de azúcar (Castellanos et al. 2002). Además, falta mucho por conocer acerca de los factores ambientales y genéticos que afectan la fisiología de la secreción del néctar.

## **6. PERSPECTIVAS**

El éxito reproductivo de las plantas el cual les permita asegurar descendencia depende de su interacción con otros organismos como los polinizadores, por lo que el néctar desempeña un papel muy importante en la fisiología reproductiva de la plantas. Por lo que para entender los mecanismos de secreción del néctar y contribuir al conocimiento de la anatomía floral, se estudiarán las estructuras florales de algunas especies en particular.

Para poder entender la relación que hay entre la forma y la función de los nectarios, hacen falta estudios que ayuden a determinar la posición y forma de los nectarios. Además de entender la relación entre la cantidad de néctar, el tejido vascular en flores y la estructura secretora del néctar, para de esta forma determinar quien suministra el agua (xilema y/o floema) y poder evaluar los costos reproductivos.

## BIBLIOGRAFÍA

- 1) Abu-Asab M.S., Peterson P M., Shetler S.G. & Orli S.S. (2001) Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity and Conservation* 10, 597-612.
- 2) Alward R.D., Detling J.K. & Milchunas D.G. (1999) Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science* 283, 229-231.
- 3) Badeck F., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J. & Stich S. (2004) Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* 162, 295-309.
- 4) Bahadur B. & Swamy N.R. (1998) Staminal nectaries. En *Nectary Biology* (ed B. Bahadur), pp.. Dattsons, Delhi.
- 5) Bahadur B., Reddi S., Aluri C., Raju J.S., Jain H.K. & Swamy N.R. (1998) Nectar chemistry. En *Nectary Biology* (ed B. Bahadur), pp.. Dattsons, Delhi.
- 6) Baker H.G. & Baker I. (1986) The occurrence and significance of amino acids in floral nectar. *Plant Systematics and Evolution* 151, 175-186.
- 7) Baker H.G. & Baker I. (1990) The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. *Israel Journal of Botany* 39, 157-166.
- 8) Bentley B.L. (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 408-427.
- 9) Bernardello G. (2007) A systematic survey of floral nectaries. En *Nectaries and nectar* (eds S.W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini), pp.129-166. Springer, Dordrecht.
- 10) Bernier G. (1988) The control of floral evotation and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecula Biology* 16, 347-214.
- 11) Blande M. & Lenz F. (1989) Fruit photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 12, 31-46.
- 12) Bower J.E. (2007) Has climatic warming altered spring flowering date of Sonoran desert shrubs? *The Southwestern Naturalist* 52, 347-355.
- 13) Brandenbur A., Dell'Olivo A., Bshary R. & Kuhlmeier C. (2009) The sweetest thing advances in nectar research. *Plant Biology Current Opinion* 12, 486-490.
- 14) Bronstein J.L. (1995) The plant-pollinator landscape. En *Mosaic Landscapes and Ecological Processes* (eds L. Hansson, L. Fahrig, G. Merriam), pp.. Chapman y Hall, London.
- 15) Buxbaum F. (1950) Morphology of cacti. Section II. The Flower. Abbey Garden Press. Pasadena , California.

- 16) Cawoy V., Kinet J.M. & Jacquetmart A.L. (2008) Morphology of nectaries and biology of nectar production in the Distylous species *Fagopyrum esculentum*. *Annals of Botany* 102, 675-684.
- 17) Cereceda P., Larraín H., Osses P., Farías M. & I. Egaña I. (2008) The climate of the coast and fog zone in the Tarapacá, Atacama Desert, Chile. *Atmospheric Research* 87, 301-311.
- 18) Chapin F.S., Shaver G., Giblin A., Ndelhoffer K. & Laudre J. (1995) Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76, 694-711.
- 19) Clai-Maczukajtys D. & Bory G. (1998) Physiological function of extra-floral nectaries. En *Nectary Biology* (ed B. Bahadur), pp.. Dattsons, Delhi.
- 20) Cleland E., Chuine I., Menzel A., Money H. & Schwartz M. (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 357-365.
- 21) De la Barrera E. & Nobel P. (2004) Nectar: Properties, floral aspects, and speculations on origin. *Trends in Plant Sciences* 9, 65-69.
- 22) De la Barrera E., Pimienta-Barrios E. & Schondube J. (2009) Reproductive ecophysiology. En *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology* (eds E. de la Barrera & W.K. Smith), pp. 301-336. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- 23) Eguiarte L., Martínez del Río C. & Arita H. (1987) El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19, 74-82.
- 24) Elias T.S. (1983) Extrafloral nectaries: their structure and distribution. En: *The Biology of nectaries* (eds B.L. Bentley, T.S. Elias ), pp 174- 203. Columbia University Press, Nueva York
- 25) Endress P. (1994) Diversity and evolutionary biology of tropical flowers: Special differentiations associated with pollinator attraction. Cambridge University Press. Gran Bretaña.
- 26) Endress P.K. (2001) The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers. *International Journal of Plant Sciences* 162, 1111–1140.
- 27) Faegri K. & Pijl L.V. (1980) The principles of pollination ecology. Pergamon Press. London
- 28) Fahn A. (1979) Secretory tissues in plants. Academic Press. Londres.
- 29) Fahn A. (1988) Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist* 108, 229-257.



- 30) Fahn A. (1998) Nectaries structure and nectar secretion. En *Nectary Biology* (ed B. Bahadur), pp. Dattsons, Delhi.
- 31) Fleming T. 2006. Reproductive consequences of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of plant sciences* 167, 473-481.
- 32) Frey-Wyssling A. (1955) The phloem supply to the nectaries. *Acta Botanica Neerlandica* 4, 358-369.
- 33) Galarda V.I., Penneys D.S. & Michelangeli F.A. (2008) Comparative anatomy and morphology of nectar-producing melastomatacea. *Annals of Botany* 102, 899-909.
- 34) Galetto L, & Bernardello G. (2003) Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant. Syst. and Evolut.* 238, 69-86.
- 35) Galetto L, y Bernardello G. (2004) Floral nectarines, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of Botany* 94, 269-280.
- 36) Galetto L, y Bernardello G. (2005) Nectar. En *Rewards in flowers. Practical Pollination Biology* (eds A. Dafni, P.G. Kevan & B.C. Husband), pp.261- 313. Cambridge, Ontario.
- 37) Galetto L. & Bernardello G. (1995) Characteristics of nectar secretion by *Lycium cestroides*, *L. ciliatum* (Solanaceae) and their hybrid. *Plant Species Biol* 11, 157-163.
- 38) Galetto L. & Bernardelo G. (2000) Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Systematics and Evolution* 238, 69-86.
- 39) Galetto L., Bernardello L.M. & Juliani H.R. (1994) Estructura del nectario, composición química del néctar y mecanismo de polinización en tres especies de *Siphocampylus* (Campanulaceae). *Kurtziana* 22, 81-96.
- 40) Gibson A.C. & Nobel P.S. (1986 ) *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Londres, Inglaterra.
- 41) Gudiño W., Casas A., Valiente-Banuet A., Orozco-Martínez R. & de la Barrera E. (2011) Climate and microenvironmental parameters affecting anthesis and nectar secretion for *Polaskia chende* and *P. chichipe*, endemic columnar cacti from the Tehuacán Valley, Puebla. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 13:88-101.
- 42) Gudiño W., Marquéz J. & de la Barrera E. Structural implications by nectar secretion of the floral nectaries of three columnar cacti. *In press*.

- 43) Heil M. (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions, review. *Trends in plant sciences* 16, 191-200.
- 44) Houghton J.T., Meira Filho L.G., Bruce J., Lewe H., Callander B.A., Haites E., Harris N. & Maskell K. (1995) *Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios*. Cambridge University Press.
- 45) Hufford L.D. & Endress P.K. (1989) The diversity of anther structures and dehiscence patterns among Hammamelidae. *Botanical Journal Linnaean Society* 99, 301-346.
- 46) Ibarra-Cerdeña C.N., Iñiguez-Dávalos L.I. & Sánchez-Cordero V. (2005) Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92, 503-509.
- 47) Keeler K.H. & Kaul R.B. (1984) Distribution of defense nectaries in *Ipomea* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany* 71, 1364-1372.
- 48) Keler K.H. & Kaul R. (1984) Distribution of Defense Nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany* 71, 1364-1372.
- 49) Koptur S. (1994) Floral and Extrafloral nectars of Costa Rica *Inga* trees: a comparison of their constituents and composition. *Biotropica* 26, 276-284.
- 50) Kram B.W. & Carter C.J. (2009) *Arabidopsis thaliana* as a model for functional nectary analysis. *Sex Plant Reproduction* 22, 235-246.
- 51) Lattar E., Solis S.M., Avanza M. & Ferrucci M.S. (2009) Estudios morfo-anatómicos en nectarios florales y extraflorales de *Triumfetta rhomboidea* (Malvaceae, Grewioideae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 44, 33-41.
- 52) Martínez-del Río C. & Búrquez A. (1986) Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica* 18, 28-31.
- 53) Molina-Freaner F., Rojas-Martínez M., Fleming T.H. & Valiente-Banuet A. (2004) Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-wetern México. *Journal of Arid Environments* 56, 117-127.
- 54) Montero-Alfaro O. A. (2004) Localización e histoquímica de nectarios florales en cactáceas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- 55) Nepi M. (2007) Nectary structure and ultrastructure. En *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology* (eds E. de la Barrera & W.K. Smith), pp. 301-336. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- 56) Nepi M. & Pacini E. (1993) Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. *Annals of Botany* 72, 527-536.
- 57) Nepi M. & Pacini E. (2003) Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. *Annals of Botany* 72, 527-536.
- 58) Nepi M., Pacini E. & Willemse T.M. (1996) Nectary biology of *Cucurbita pepo*: ecophysiological aspects. *Acta Botanica of Netherlands* 45,41-54.
- 59) Nobel P.S. & De la Barrera E. (2000) Carbon and water balances for young fruits of playopuntias. *Physiologia Plantarum* 109, 160-166.
- 60) Otero-Arnaiz A., Casas, Bartola C., Pérez-Negrón E. & Valiente-Banuet A. (2003) Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 90, 593-602.
- 61) Pacini E. & Nepi M. (2007) Nectar production and presentation. In: *Nectaries and Nectar* (eds S.W. Nicolson, M. Nepi, E. Pacini), pp: 167-214. Springer, Netherlands.
- 62) Pacini E., Nepi M. & Vesprini J.L. (2003) Nectar biodiversity: a short review. *Plant systematics and evolution* 7, 7-21.
- 63) Petanidou T. (2007) Ecological and evolutionary aspects of floral nectars in mediterranean habitats. In: *Nectaries and Nectar* (eds S.W. Nicolson, M. Nepi, E. Pacini), pp. 343-376.
- 64) Pickett C.H. & Clark W.D. (1979) The function of extrafloral nectarines in *Opuntia acanthocarpa* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 66, 618-625.
- 65) Proctor M., Yeo P. & Lack A. (1996) The natural history of pollination. Harper-Collins, Londres.
- 66) Razem F.A. & Davis A.R. (1999) Anatomical and ultrastructural changes of the floral nectary of *Pisum sativum* L. during flower development. *Protoplasma* 206, 57-72.
- 67) Rivera G.L. (2000) Nectarios extranupciales florales en especies de Bignoniaceae de Argentina. *Darwiniana* 31, 1-10.
- 68) Rosa M.M. & Scatena V.L. (2007) Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their nectariferous structures. *Annals of Botany* 99, 13-139.
- 69) Saenz-Romero C., Rehfeldt G.E., Crookston N.L., Pierre D., St-Amant R., Bealieu J. & Richardson B. (2010). Contemporary and projected spline climate surfaces for Mexico and their use in understanding climate-plant relationships. *Climatic Change* 102, 595-623.

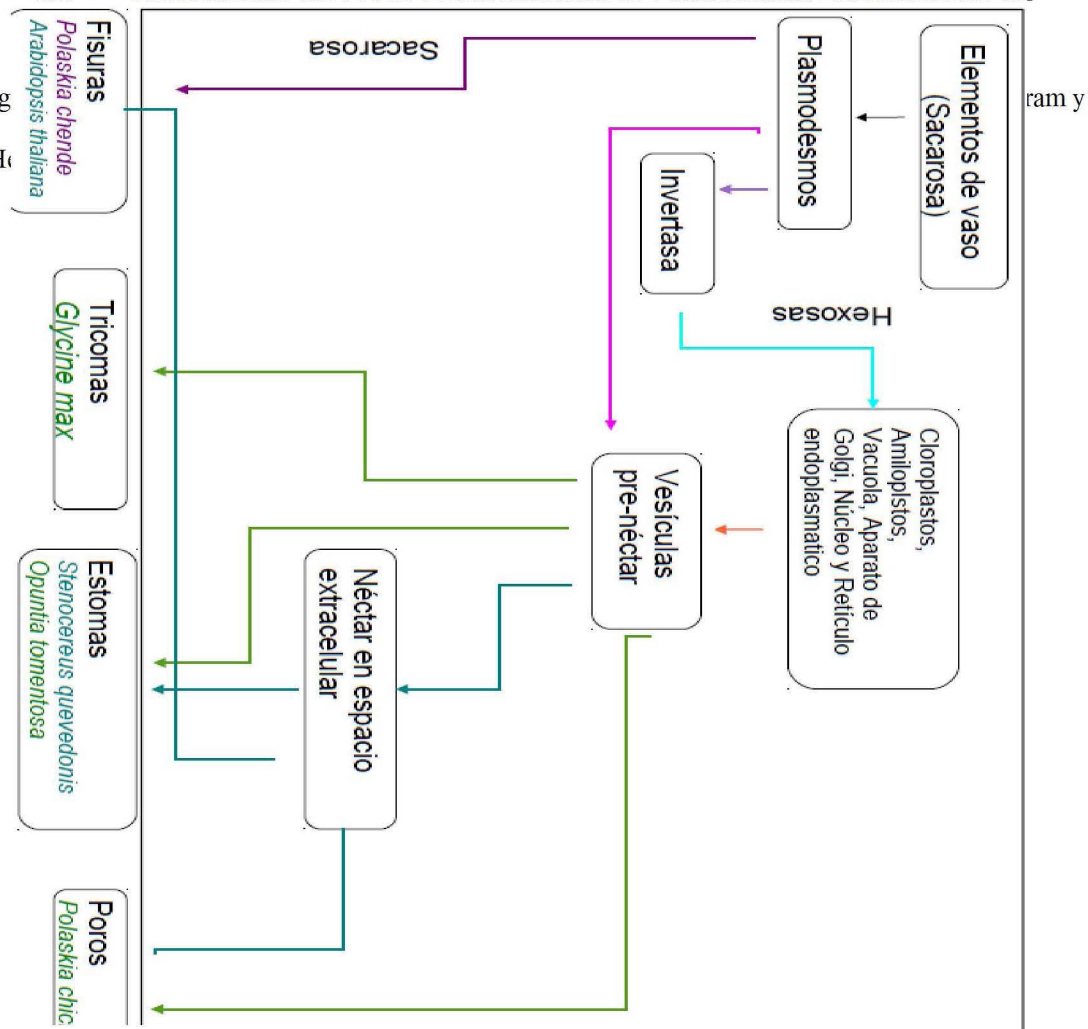
- 70) Santos-Gally R. (2006) Composición del néctar y actividad de la invertasa en Pachicereae (Cactaceae) y su relación con los sistemas de polinización. Tesis Maestría. Instituto de Ecología. UNAM.
- 71) Schmid R. (1988) Reproductive versus extra-reproductive nectaires: Historical perspective and terminological recommendations. *Botanical reviews* 54, 179-232.
- 72) Southwick E.E. (1984) Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65, 1175-1779.
- 73) Southwick E.E. (1984) Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65, 1175-1779.
- 74) Stephenson A.G. (1982) The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology* 63, 663-669.
- 75) Subramanian R.B. & Inamdar J.A. (1998) Ultrastructure and secretion of calycina extra-floral nectaires in *kigelia pinnata* DC. En *Nectary Biology* (ed B Bahadur), pp.. Dattsons, Delhi.
- 76) Torres C. & Galetto L. (1998) Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects, and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Societi* 127, 207-223.
- 77) Valiente-Banuet A. & Arizmendi C.M. (1997) Interacciones entre cactáceas y animales; polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. En: *Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. México. CONABIO, SEMARNAP, UNAM, CVS.
- 78) Valiente-Banuet A., Arizmendi MC., Rojas-Martínez A. & Domínguez-Canseco L. (1996) Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12, 103-119.
- 79) Valiente-Banuet A., Molina-Freaner F., Torres A., Arizmendi C.M., Casas A. (2004) Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91, 850-855.
- 80) Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Arizmendi C.M. & Dávila P. (1997) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central México. *American Journal of Botany* 84, 452-455.
- 81) Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Arizmendi C.M. & Dávila P. (1997) Pollintaion biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y

*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán valley central Mexico. *American Journal of Botany* 84, 452-455.

- 82) Valiente-Banuet A., Solís L., Dávila P., Arizmendi M.C., Silva Pereyra C., Ortega-Ramírez L., Treviño-Carreón J., Rangel-Landa S. & Casas A. (2005) Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán–Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- 83) Vassilyev A.E. (2010) On the mechanisms of nectar secretion: revisited. *Annals of Botany* 105, 349-354.
- 84) Weberling F. (1992) Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press.
- 85) Wilbur H.M. (1976) Life history evolution in seven milk-weeds of the genus *Asclepias*. *Journal of Ecology* 64, 223- 240.
- 86) Wist T.J. & Davis A.R. (2006) Floral nectar production and nectary anatomy and ultrastructure of *Echinacea purpurea* (Asteraceae). *Annals of Botany* 97, 177-193.
- 87) Young A.M., Schaller M. & Strand M. (1984) Floral nectaries and trichomes in relation to pollination in some species of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae). *Amer. J. Bot.* 71, 466-480.

88) Zimmerman M. (1987) Renroduction in *Polemonium*: Competition for

Figura 1. Diagrama de Carter 2009; H...



**Cuadro 1.** Tipo de tejido secretor, cantidad de azúcar (mg) y reabsorción del néctar asociado a la especie (Harder & Barret 1992<sup>1</sup>; Nepi et al. 1996<sup>2</sup>; Vesprini et al. 1999<sup>3</sup>; Lopes et al. 2002<sup>4</sup>; Galetto & Bernardello 2004<sup>5</sup>; Montero-Alfaro 2004<sup>6</sup>; Wist & Davis 2006<sup>7</sup>; Sousa & Rodrigues 2008<sup>8</sup>; Gudiño et al. en pres<sup>9</sup>)

<b>Especie</b>	<b>Tejido secretor</b>	<b>Azúcar (mg)</b>	<b>Reabsorción de néctar</b>
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Fisuras y estomas	-	-
<i>Cucurbita pepo</i> <sup>2</sup>	Estoma <sup>2</sup>	-	Si
<i>Echinacea purpurea</i>	Estomas	38.7 <sup>7</sup>	-
<i>Helleborus foetidus</i>	Fisuras	607.81 mg/ml <sup>3</sup>	No
<i>H. bocconei</i>	Fisuras	275.18 mg/ml <sup>3</sup>	No
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Estomas <sup>8</sup>	-	Si
<i>Ipomea alba</i>	Estomas	19.5 <sup>5</sup>	-
<i>Ipomea cairica</i>	Estomas	4.6 <sup>5</sup>	-
<i>Ipomea hieronymi</i>	Estomas	3.4 <sup>5</sup>	-
<i>Ipomea indica</i>	Estomas	5.2 <sup>5</sup>	-
<i>Ipomea purpurea</i>	Estomas <sup>4</sup>	1.4 <sup>5</sup>	-
<i>Ipomea rubriflora</i>	Tricomas	0.9 <sup>5</sup>	-
<i>Lundia cordata</i>	Poros <sup>6</sup>	5.4 <sup>4</sup>	No
<i>Mammillaria san-angelensis</i>		-	-
<i>Opuntia tomentosa</i>	Estomas <sup>6</sup>	-	-
<i>Pereskia ichnidiiflora</i>	Poros <sup>6</sup>	-	-
<i>Polaskia chende</i>	Fisuras	-	-
<i>Polaskia chichipe</i>	Poros	0.95 <sup>9</sup>	-
<i>Stenocereus quevedonis</i>	Estomas	1.23 <sup>9</sup>	Si
<i>Pontederia cordat</i>	-	16.21 <sup>9</sup>	-
		0.04 ± 0.012 <sup>1</sup>	-

**Cuadro 2.** Síndromes de polinización y tipo de nectario por subfamilia en cactaceas (Boke 1963<sup>1</sup>; Fahn 1979<sup>2</sup>; Pickett & Clark 1979<sup>3</sup>; Blom & Clark 1980<sup>4</sup>; Mauseth 1982<sup>5</sup>; Elias 1983<sup>6</sup>; Valiente-Banuet et al. 1996<sup>7</sup>; Valiente-Banuet & Arizmedi 1997<sup>8</sup>; Sullender 1998<sup>9</sup>; Montero-Alfaro 2004<sup>10</sup>; Fleming 2006<sup>11</sup>; Gudiño et al<sup>12</sup>)

SUBFAMILIA	SÍNDROME DE POLINIZACIÓN	NECTARIO
<i>Pereskioideae</i> <i>Pereskia</i>		<b>Nectarios florales</b> <sup>1 y 2</sup> 3 e (Nectario en el receptáculo entre los estambre y el ovario <sup>1 y 2</sup> )
<i>Maihuenoideae</i> <i>Maihueania</i>		
<i>Opuntioideae</i>	Abejas y escarabajos	<b>Nectarios florales y extraflorales</b>
<i>Pereskiopsis</i> <i>Opuntia</i>	Abejas	<i>O. tomentosa</i> <b>Nectarios floral</b> 2 a <sup>10</sup> (Nectarios estaminales en los filamentos según ).
<i>Pterocactus</i> <i>Tacinga</i>		<i>O. acanthocarpa</i> <b>nectario extrafloral</b> <sup>3 y 5</sup>
<i>Cactoideae</i>	Colibríes,abejas, polillas y murciélagos	
<i>Equinocereae</i> <i>Hylocereae</i> <i>Pachycereae</i>	Colibríes Murciélagos y Polillas( nocturna) <sup>7 y 8</sup> y Abejas (diurna) Esfíngidos	<b>Nectarios florales y extraflorales</b> <sup>5,10,11,12</sup>
<i>Cereae</i> <i>Rhipsalideae</i> <i>Notocactaeae</i> <i>Browningieae</i> <i>Trichocereae</i> <i>Cacteae</i>	Abejas	<i>P. chende</i> , <i>P. chichi</i> , <i>S. Quevedonis</i> <b>Nectarios florales</b> 3 e (Nectario en el receptáculo entre los estambre y el ovario <sup>12</sup> ).
		<i>M. san angelensis</i> <b>Nectarios florales</b> 2 a <sup>10</sup> (Nectarios estaminales en los filamentos ) <i>Acistrocactus</i> , <i>Coryphantha</i> , <i>Ferocactus</i> , <i>Hamatocactus</i> y <i>Thelocactus</i> <b>Nectarios extraflorales</b>

**Cuadro 3.** Síndromes de polinización, volumen, concentración y tipo de néctar. Tipo de néctar (S) néctar rico en sacarosa (% de sacarosa = al 33%), (H) néctar rico en hexosas (Valiente-Banuet et al. 1996<sup>1</sup>; Valiente-Banuet et al. 1997<sup>2</sup>; Otero-Arnaiz et al. 2003<sup>3</sup>; Galetto & Bernardello 2004<sup>4</sup>; Molina-Freaner et al. 2004<sup>5</sup>; Ibarra-Cerdeña et al. 2005<sup>6</sup>; Valiente-Banuet et al. 2005<sup>7</sup>; Santos-Gally 2006<sup>8</sup>).

SÍNDROME DE POLINIZACIÓN	ESPECIES	VOLUMEN	SACAROSA (%)	FRUCTOS A (%)	GLUCOSA (%)	TIPO DE NÉCTAR
<b>Qiropterofilia</b> (murciélagos)	<i>Stenocereus</i>	0.37 ± 0.03 ml	21.37 ± 37			H <sup>8</sup>
	<i>queretaroensis</i>	0.74 ± 0.26 ml	20.6 ± 1.73			H
	<i>Pachycereus weberi</i>	1.25 ± 0.04 ml	-2.04 ± 1.25	52.45 ± 0.69	49.59 ± 0.84	H <sup>5 y 6</sup>
	<i>P. pecten-aboriginum</i>		9.48 ± 1.48	55.48 ± 1.77	52.28 ± 1.16	H <sup>8</sup>
	<i>P. pringlei</i>		9.67 ± 3.24	37.96 ± 4.28	52.35 ± 2.15	H <sup>8</sup>
	<i>P. grandis</i>	3.3 ml	9.48 ± 1.10	44.61 ± 0.71	45.9 ± 0.96	H <sup>8</sup>
	<i>Stenocereus stellatus</i>	808 ± 89.92 µl	5.29	49.35 ± 1.69	45.34 ± 1.43	H <sup>8</sup>
	<i>S. griseus</i>	1000 ± 106.0 µl	23.54 ± 4.98	40.82 ± 1.77	35.6 ± 3.47	H <sup>8</sup>
	<i>S. pruinosus</i>		0.55 ± 1.93	51.94 ± 1.28	47.50 ± 1.08	H <sup>8</sup>
	<i>S. thurberi</i>	0.68 ml	24.9	40.39 ± 3.07	51.04 ± 2.52	H <sup>8</sup>
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>		8.56 ± 2.71	45.45 ± 2-43	49.41 ± 2.18	H <sup>2 y 7</sup>
	<i>N.mezcalaensis</i>		5.12 ± 1.43			H <sup>2 y 7</sup>
	<i>N. macrocephala</i>		9.55 ± 2.39	46.11 ± 1.13	44.33 ± 1.64	H <sup>7</sup>
<i>Carnegiea gigantea</i>						
<b>Melitofilia</b> (Abejas)			10.45 ± 15.5	31.81 ± 749	57.71 ± 10.3	S <sup>4</sup>
	<i>Ipomea cairica</i>	50.12 µl	53.60 ± 2.58	19.45 ± 1.46	26.94 ± 1.14	S <sup>4</sup>
	<i>I. indica</i>		62.72 ± 3.28	13.31 ± 3.21	23.96 ± 0.07	S <sup>4</sup>
	<i>I. hieronymi</i>	2.42 µl	64.52 ± 1.76	18.42 ± 4.14	17.05 ± 5.89	S <sup>4</sup>
	<i>I. rubriflora</i>	0.30 µl	68.57 ± 6.77	11.32 ± 3.52	20.10 ± 5.31	S <sup>4</sup>
	<i>I. Purpurea</i>		38.7	-17.87±2.43	7.99 ± 1.32	S
	<i>Opuntia rastrera</i>	9 ± 0.01 µl				S <sup>7</sup>
	<i>Polaskia chende</i>	10 ± 0.01 µl				S <sup>3, 8</sup>
	<i>Polaskia chichipe</i>	0.74 ± 0.26 ml	109.88 ± 1.95			S <sup>8</sup>
<i>Escontria chiotilla</i>						
<b>Ornitofilia</b> (Colibris)			80.01 ± 2.05	9.48 ± 1.40	10.45 ± 1.05	S <sup>8</sup>
	<i>Stenocereus alamosensis</i>	94.3 ± 59.4 µl	78.14 ± 1.79	15.18 ± 1.12	6.67 ± 1.21	S <sup>8</sup>
	<i>P. marginatus</i>		36.18 ± 3.25	33.08 ± 2.29	30.72 ± 1.85	S
<i>Echinocereus coccineus</i>						
<b>Insectos</b> (Palomilla y esfingidos)			80.80 ± 4.05	18.03 ± 2.93	1.16 ± 2.49	S <sup>8</sup>
	<i>S. gummosus</i>		60.19 ± 5.56	19.49 ± 2.34	20.31 ± 3.22	S <sup>8</sup>
	<i>Lophocereus schotti</i>		77.55 ± 12.7	14.33 ± 5.84	8.13 ± 7.17	S <sup>4</sup>
<i>Ipomea alba</i>						
<b>Generalista</b> (aves, murciélagos e insectos)		0.69 ± 0.2ml noc	20.6 ± 1.73			H y S <sup>5 y 6</sup>
	<i>P. pecten-aboriginum</i>	0.13 ± 0.05ml día				



# Structural implications by nectar secretion of the floral nectaries of three columnar cacti

Whaleeha Gudiño<sup>1,2</sup>, Judith Márquez<sup>3</sup> and Erick de la Barrera<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta, Morelia, Michoacán 58190. Tel (443) 322-3810; correo-e: whaleeha@cieco.unam.mx; [erick@cieco.unam.mx](mailto:erick@cieco.unam.mx).

<sup>2</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

<sup>3</sup>Laboratorio de Desarrollo en Plantas, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Cd Universitaria, México, D.F, 04510. Tel (55) 5622-4909; correo-e: [jmg@fciencias.unam.mx](mailto:jmg@fciencias.unam.mx).

## Abstract

Mexico is considered a center of diversity and domestication of columnar cacti, especially those from the tribe Pachycereae, many of which produce edible fruits. To advance the current understanding of the mechanisms of nectar secretion in columnar cacti, the floral anatomy of three species from semiarid regions of Mexico was studied. In particular, the position, shape, and micromorphology of the nectaries was determined for flowers of the *Polaskia chende*, *P. chichipe*, and of *Stenocereus quevedonis*, all belonging to the tribe Pachycereae. The flowers were bisexual and had different secreting structures. The latter species had the largest nectar secretion area conformed by stomates located around the base of the filaments (1.7 mm<sup>2</sup>). The pores of *P. chichipe* (0.30 mm<sup>2</sup>) had the second largest secretion area, while the cuticular fissures of *P. chende* (0.8 mm<sup>2</sup>) had the smallest area among the three species considered. At least for these three species, the surface available for nectar secretion seems to determine the volume of nectar secretion. The relation found here between nectarial chamber size, total nectar volume secreted, and the size of the secretory structures in *P. chende*, *P. chichipe*, and *S. quevedonis* suggests that structure constraints contribute to the volume of nectar secretion. However, information about the nectary structural and micromorphology in the Cactacea remains scant.

*Key words:* nectarial chamber, nectar volume, pores, stomata, fissures, floral morphology.

## Introduction

The production of nectar by plants has received great attention over the past 200 years due to the central role that it plays in pollination, the plant-animal interaction partially responsible for the high diversity of flowering plant species (Brandenburg et al., 2009; de la Barrera et al., 2009; Kram and Carter, 2009; Heil, 2011). Anatomical studies on certain plants species have shed light on the structural and functional traits of nectaries, including the accumulation of nectar in the secretory tissue, although the actual mechanisms of nectar unloading remain unclear (Wist and Davis, 2006; Pacini and Nepi, 2007; Brandenburg et al., 2009; Kram and Carter, 2009; Vassilyev, 2010; Heil, 2011). In general, nectaries are characterized by specialized epidermis and parenchyma that synthesize, accumulate, and release the nectar solution (Fahn, 1979a).

It has been well established that the position of nectaries within a flower determines the nature of plant-pollinator interactions (Nepi and Pacini, 1993). For instance, in *Macfadyena dentata*, *Dolichandra cynanchoides* y *Parabignonia chodatii* present extraxillary nectaries on the calyx, which have no relation to pollination (Rivera, 2000). While floral nectaries on *Echinacea purpurea* and *Hymenocallis stigonocarpa* are located in a position directly related to pollination (Wist and Davies, 2006; Sousa and Rodriguez, 2008). For cultivated and other plants of anthropological interest, nectar production has repercussions in crop yield, considering that the plant's resource investment in reproduction is substantial. For instance, 20% of the dry mass during the growth of *Medicago sativa* is allocated to nectar production, and this investment amounts to 35% for *Asclepias syriaca* (Southwick, 1984; Harder and Barrett, 1992; Vezza et al., 2006).

Mexico has a long history of plant domestication, including various species from arid and semiarid regions. For example, in the Tehuacán Valley alone, Davila et al. (1993), as well as Arias et al. (1997) identified nearly 81 cactus species, all of them offering actual or potential edible products (Casas and Valiente-Banuet, 1995). Additionally, this country is considered a center of diversity and domestication of columnar cacti, especially those from the tribe Pachycereeae (Smith, 1976; Gibson and Orak, 1978; Gibson and Nobel, 1986; Valiente-Banuet et al., 1996; Casas et al., 1999; Lira et al., 2009). An understanding of the reproductive biology for this species is of great botanical and economic interest. Certain characteristics of cactus reproductive biology have been studied, such as *Myrtillocactus schenkii*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Polaskia chende*, and *P. chichipe* (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997, 2004, 2005; Valiente-Banuet and Arizmendi, 1997; Petit, 2001; McIntosh, 2002; Otero-Arnaiz et al., 2003; Molina-Freaner et al., 2004; Fleming, 2006; Reyes-Agüero et al., 2006; Ortiz et al., 2010). However, to our knowledge, the nectary anatomy of columnar

cacti has not been studied and only a couple of studies have considered derived species in this family (Buxbaum, 1950; Boke, 1963; Fahn, 1979b; Montero-Alfaro, 2004).

To advance the current understanding of the mechanisms of nectar secretion in columnar cacti the floral anatomy of three species from semiarid regions of Mexico was studied. In particular, the position, shape, and micromorphology of the nectaries was determined for flowers of the sympatric and congeneric *Polaskia chende* and *P. chichipe*, and of *Stenocereus quevedonis*, all belonging to the tribe Pachycereae. Also, in order to gain insight on the mechanism of nectar secretion for these species, histochemical tests were conducted.

### **Materials and methods**

Flowers of *Polaskia chende* and *P. chichipe* were collected from a population located in San Luis Atolotitlán (18°10'43" N, 97°26'38" W), Puebla, within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve. This is a semi-arid region spanning 10,000 km<sup>2</sup>, with an average annual rainfall of 400 mm and an annual mean temperature of 21 °C (Dávila et al., 1993, 2002). From a similar latitude, flowers of *Stenocereus quevedonis* were collected from a population located in La Pitirera (18°18'45.34" N, 101°52'37.76" W), Michoacán, within in the Zicuirán-Infiernillo Biosphere Reserve. Also a semi-arid region with an extension of 2,651 km<sup>2</sup>, Zicuirán-Infiernillo has an average annual rainfall of 500 mm, with an annual mean temperature of 28°C (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas 2006)

The flowers, which were collected at the time of anthesis, were fixed and stored in an aqueous solution of ethanol (96% by volumen), formaldehyde, and acetic acid (35:50:10:5; López et al., 1998; Johansen, 1940), and later examined with a stereo-microscope (Olympus SZX12, Tokyo Japan) in order to locate the position of the nectaries, which were dissected to conduct the anatomical studies described below. Such plant material was dehydrated in a graded ethanol series (30, 50, 70, 85, 96, and 100%) for 2 hours in each step and finally in xylol for 40 minutes, before being embedded in paraplast. Serial 9 µm thick, longitudinal and transverse sections were obtained with a microtome (American optical, Buffalo, NY), which were either stained with safranin-fast-green, or exposed to periodic acid-Schiff's reagent (PAS reaction) or lugol solution for histochemical reaction. The stained tissue samples were then observed under a light microscope (Westover scientific, Micron 1.07, Mill Creek, USA).

For micromorphological observations of the nectar secreting structures, tissue samples were also dehydrated in an ethanol series as described above, except that the absolute ethanol step was repeated thrice before placing the samples in a

critical-point drier (Tousimis AutoSamdri 815 series A, Rockville, USA ). The samples were then coated with gold and examined using a scanning electron microscope (Jeol JSM6360LV, Tokyo, Japan).

## Results

### Floral morphology and location of nectaries

The flowers of *Polaskia chende* were bisexual with an inferior ovary (Fig. 1A; Table 1). They presented a pale pink perianth. They also displayed a large number of anthers while the style had two or six stigmas. Anther filaments emerge from the area where the receptacle differentiates from the ovary, where the secretory tissue also was located. The receptacle and the base of the anther filaments fuse to form a nectarial chamber (Table 1), which extends around the style, forming a secretory ring.

The flowers of *P. chichipe* were the smallest among the species considered here. These were bisexual with an inferior ovary (Fig. 1B; Table 1). For this species the internal tepals were yellowish-white and the external tepals were yellowish-green. They also displayed a large number of anthers while the style had ten or twelve stigmatic lobes. For this species, a ring of secretory tissue was formed where the receptacle and the base of the anthers fuse form a nectarial chamber (Table 1).

The flowers of *S. quevedonis* were the largest among the species considered here and were also bisexual with an inferior ovary (Fig. 1C; Table 1). They presented pale pink perianth. They also displayed a large number of anthers while the style differs in eighth or twelve stigmas. For this species, a ring of secretory tissue was also formed where the receptacle and the base of the anthers fuse form a nectarial chamber (Table 1).

### Nectary structure

The secretory tissue that forms the nectary in *P. chende* was conformed by a distinct epidermis and subepidermal tissue that extended near the vascular tissue (Fig. 2A). The epidermis was composed of a layer of cubical cells, while the subepidermal tissue consisted of a variable number of layers of parenchyma cells without a specific arrangement (Table 2). Secretory tissue cells were small with a large nucleus, a clear nucleolus, and dense cytoplasm.

The secretory tissue for *P. chichipe* was formed by a distinct epidermis and subepidermal tissue that extended near the vascular tissue (Fig. 2D). The epidermis was composed of a layer of cubical cells while the subepidermal tissue consisted of a variable numbers of layers of parenchyma cells under specific arrangements. Secretory tissue cells were small

with a large nucleus, a distinguishable nucleolus, and dense cytoplasm (Table 2).

The secretory tissue that forms the nectary in *S. quevedonis* was formed by a distinct epidermis and subepidermal tissue that extended near the vascular tissue (Fig. 2G). The epidermis was composed of a layer of cubical cells while the subepidermal tissue consisted of variable numbers of layers of parenchyma cells without specific arrangements (Table 2). Secretory tissue cells were small with a large nucleus, a clear nucleolus, and dense cytoplasm (Table 2). An important characteristic for this species was a large number of calcium oxalate crystals in the form of druses that were present in the secretory tissue, which were absent from the nectaries of *P. chende* and *P. chichipe*.

### Histochemistry

In addition to staining the insoluble polysaccharids of the cell walls, the periodic acid-Schiff reaction (PAS) stained the cytoplasm contents of the secretory tissues (Fig. 2C,F,I). In addition, the lugol stain also revealed a greater accumulation of starch within cells of the secretory tissue than for rest of the floral tissues for all three species (Fig. 2B, E, H). However, the frequency of starch containing cells varied among species, being the lowest for *P. chende* and the highest for *S. quevedonis* (Table 2).

### Micromorphology

The nectaries of *P. chende* were divided into two strata. A secretory layer where cells had a larger volume and the base of the filaments of the anthers where the cells had a smaller volume and rough appearance (Fig. 3A). Along the two strata, fissures occurred in the cuticle of the cells, with a greater number of fissures in the first layer (Fig. 3B-C). For this species fissures also the cuticle contain a nectar secretory surface of  $0.084 \text{ mm}^2$  (Table 3).

The nectaries of *P. chichipe* are present at the base of the filaments of the anthers where the cells had a smaller volume and differential layout (Fig. 3D). The secretory tissue consists of pores that are only located at the base of the filaments of the anthers from the area where the receptacle differentiates from the ovary (Fig. 3E-F). For this species, pores presented a 12% greater area than the fissures of *P. chende* of  $0.936 \text{ mm}^2$  (Table 3).

The structure through which nectar is extruded to the nectariferous chamber in *S. quevedonis* occurred at the base of the filaments of the anthers where the cells have a smaller volume (Fig. 3G). The secretory structures appeared to be stomata (Fig. 3H-I). For this species, stomata presented a 23% greater area than the fissures of *P. chende* of  $1.976 \text{ mm}^2$  (Table 3).

## Discussion

Floral morphology for the three species considered here was consistent with the general morphology of flowers in the Cactaceae (Gibson and Nobel, 1990). In particular, the three species had bisexual flowers that presented an inferior ovary and numerous stamens, located at the apices of their succulent photosynthetic stems. Another common reproductive feature of cacti is that flower development is asynchronous (Trujillo, 1982; Pimienta-Barrios, 1990; Pimienta-Barrios et al., 2002). The asynchronous patterns of flower and fruit production may be especially advantageous during adverse environmental conditions (Pimienta-Barrios and Nobel, 1995). The massive flowers of the Cactacea are able to conduct net CO<sub>2</sub> uptake and have water relations similar to those of a stem during early stages of their development (de la Barrera et al., 2009), implying that the sugars for nectar production are derived from both substances previously stored and from substances newly photosynthesized (Fahn, 1979a; Werk et al., 1983; Southwick, 1984; Nepi et al., 1996). Such a double carbon input for fruit development is important considering that the three species sustain a very abundant fruit production per branch of up to 14 for *P. chende* (Cruz and Casas 2002) and up to 9 for *P. chichipe*, and  $6.95 \pm 0.53$  for *S. quevedonis* (Unpublished observations).

With respect to nectar secretion a positive relation between floral length and the volume of the nectar solution produced has been documented (Galleto and Bernardello, 2004). Such a pattern has appeared to occur for the species considered here. The short flowers of *P. chichipe* can produce  $12.87 \pm 0.78 \mu\text{l day}^{-1}$  of nectar (Gudiño et al., 2011). The production of nectar solution is minor for the large flowers of *P. chende* ( $9.42 \pm 0.58 \mu\text{l day}^{-1}$ ),

Floral morphology and the time of anthesis were also consistent with particular pollination syndromes. The diurnal anthesis and the colored petals of *P. chende* and *P. chichipe* found here, in addition to their sucrose-rich nectar (Gudiño et al., 2011; Cruz and Casas, 2002; Otero-Arnaiz et al., 2003; Santos-Gally, 2006) suggest pollination by bees, which was confirmed in the field (unpublished observations) and also occurs for *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, and *M. schenkii* (Casas et al., 1999; Valiente-Banuet and Godínez-Alvarez 2002; Santos-Gally, 2006; Oaxaca-Villa et al., 2006; de la Barrera et al., 2009; Ortiz et al., 2010). In turn, the observed nocturnal anthesis of the white-petaled flowers of *S. quevedonis*, coupled with a hexose rich nectar suggest that this species is pollinated by bats (Gibson and Horak, 1978; Valiente-Banuet et al., 1996; Valiente-Banuet and Arizmendi, 1997; Valiente-Banuet et al., 1997; Molina-Freaner et al., 2004)

For the flowers of the three species that were considered here, the nectar secretory tissue was found at the base of the anther filaments, between the androecium and gynoecium forming a conspicuous ring. Such a pattern is known as a disk, which is most prevalent among the middle and upper levels in the evolution of dicots (Fahn, 1979a,b; Chaturvedi and Bahadur, 1985; Weberling, 1992; Nepi et al., 2001; Pacini et al., 2003; Cawoy et al., 2008). Both the floral position of the nectaries and field observations of pollinator activity confirm that for these species the nectaries are involved in plant reproduction (Gudiño et al., 2011). The confirmation of such a reproductive function is important considering that not all floral nectaries are involved in pollination, as there are species in the Bignoniaceae from Argentina whose floral nectaries play a protective role against herbivores (Rivera 2000).

The nectaries of the three species were easily distinguishable from the surrounding parenchyma. In particular, multiple cell layers of thickened cell wall and a conspicuous nucleus were observed. These anatomical characteristics of nectary cells are also found for *Blakea chlorantha*, *B. fuchsoides*, *Cucurbita pepo*, *Huilaea calytrata*, *H. ecuadorensis*, *Ipomea alba*, *I. cairica*, *I. hieronymi*, *I. indica*, *I. purpurea*, *I. rubriflora*, *Mammillaria san-angelensis*, *Opuntia tomentosa*, and *Pereskia ichnidiiflora*, whose nectary cell walls are thicker than for the rest of the floral tissues (Fahn 1979a; Durkee 1983; Nepi et al., 1996; Montero-Alfaro, 2004; Galetto and Bernardello, 2004; Stpiczynska et al., 2005; Galarda et al., 2008). Whether these thickened cell walls are able to withstand the very high hydrostatic pressures resulting of water displacement in response to solute accumulation remains to be investigated. However, hydrostatic pressures measured inside of storage cells can exceed 2 MPa, while the normal turgor pressure for a cactus cell is in the order of 0.15 MPa (Goldstein et al., 1991; Fisher and Cash-Clark, 2000). Concerning the conspicuously enlarged nuclei of the nectary tissue, a basic observation in cell biology is that a cell nucleus is only visible when it is undergoing intense activity, generally related to mitosis (Karp, 1990; Alberts et al., 1996; Lodish et al., 2006).

An anatomical characteristic that determines nectary function is the vicinity to vascular tissue, which even is diagnostic in certain nectary classifications and is also directly related to sugar concentration of the nectar solution (Frey-Wyssling, 1955; Fahn, 1979a,1988; Weberling, 1992; Endress, 1994; Rudall, 2007; Cawoy et al., 2008). For the three species considered here, nectaries were highly vascularized, similar to the case of two other cacti, with the notable exception of *Pereskia ichnidiiflora* whose nectaries are not vascularized (Montero-Alfaro, 2004). Solutes are delivered to the nectary tissue where they are stored as different polysaccharides, as it was found here for the cells containing starch that were stained with lugol and for the cells that had other insoluble polysaccharides that were stained with the Schiff reaction.



It has been proposed that nectar secretion for plants from arid regions occurs via stomate-like structures whose frequency increases with aridity (Petanidou, 2007). Here, only the flowers of *S. quevedonis* had stomates connecting the nectaries to the nectariferous chamber. The flowers of this species, however, also had the largest nectar secretion area. The pores of *P. chichipe* had the second largest secretion area, while the cuticular fractures of *P. chende* had the smallest area. At least for these three species, the surface available for nectar secretion seems to determine the volume of nectar secretion. For instance the nectarial chamber of *P. chichipe* with an area of 0.30 mm<sup>2</sup> yields 13 µl day<sup>-1</sup> and *P. chende* 0.8 mm<sup>2</sup> yields 9 µl day<sup>-1</sup>, while the much larger nectarial chamber of *S. quevedonis* with 1.7 mm<sup>2</sup> yields 2 ml day<sup>-1</sup> (Gudiño et al., 2011). The relation found here between nectarial chamber size, total nectar volume secreted and the size of the secretory structures in *P. chende*, *P. chichipe*, and *S. quevedonis* suggests that structural constraints contribute to the volume of nectar secretion. However, information about the nectary structural and micromorphological in the Cactacea remains scant (Buxbaum, 1950; Boke, 1963; Fahn, 1979b; Montero-Alfaro, 2004). The influences of environmental factors on nectar production remains understudied. For instance, annual rainfall is 100 mm greater in Michoacán, where *S. quevedonis* occurs than in the area of distribution of both species of *Polaskia*. However, considering that all three species are succulent and that their stems can store water for many months to maintain the physiological functions of the plant, it is unlikely that precipitation is a more important factor than the anatomical restrictions to nectar secretion.

Based on the anatomical and micromorphological evidence gathered in the present work, nectar secretion for *P. chende* considered here may occur in two steps. First, the nectar solution is produced by the secretory organ and accumulates in the intercellular air spaces. The second step, a hydrostatic pressure may cause the formation of fissures along the cuticle that allow leakage into the nectariferous chamber. For *P. chichipe*, the nectar solution is released directly to the nectariferous chamber through pores. Finally, for *S. quevedonis*, stomates release the nectar solution into the nectariferous chamber. Montero-Alfaro (2004) described the nectar secretion for *Mammillaria san-angelensis*, *Opuntia tomentosa*, and *Pereskia lychnidiflora*. For the three species stomates release the nectar solution into the nectariferous chamber. In female and male flowers of *Cucurbita pepo* the nectar secretion occurs through stomates (Nepi et al., 1996), however, the possibility that nectar permeates the epidermis without a cuticle cannot be excluded. Nepi et al. (1996) also observed nectar release through a cuticle fissures in *Cucurbita pepo*.

In conclusion increasing our knowledge about the anatomical, histochemical, and micromorphological characteristics of cactus nectaries is fundamental for understanding the reproductive biology of these plants, and has potential economic repercussions. Here a relation between nectary structure and the volume of nectar solution produced

was identified. Further studies should consider the mechanism of nectar solution unloading for the cell, as well as the environmental control of nectar production.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank funding by UNAM's Dirección General del Personal Académico (PAPIIT IN221407 and IN224910) and institutional funds of Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. Field assistance by Edgar Pérez Negrón.

Laboratory assistance by Monica Karina Pérez Pacheco and Yolanda Ornelas de Uribe Laboratorio de Microscopía Electrónica, ICML, UNAM is gratefully appreciated. W.G. thanks Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for a Graduate Studies Fellowship and the program of the Posgrado en ciencias biológicas, UNAM.

## References

- Alberts, B.D., Bray, J., Lewis, M., Raff, M., Roberts, K., Watson, J.D., 1996. *Biología molecular de la célula*. 3era ed. Ediciones Omega S.A., Barcelona, España.
- Ambreos, B., Espinosa-Matías, S., Vázquez-Santana, S., Vergara-Silva, F., Martínez, E., Márquez-Guzmán, J., Álvarez-Bulylla, E., 2006. Comparative developmental series of the Mexican triurids support a euanthial interpretation for the unusual reproductive axes of *Lacandonia schismatica* (Triuridaceae). *American Journal of Botany* 93,15-35.
- Arias, S., Gama, S., Guzmán, L.U., 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Cactaceae AL Juss. Facículo 14. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bahadur, B., Chaturvedi, A., Swamy, N.R., 1986. Nectar types in Indian plants. *Proceedings: Plant Sciences* 96,41-48.
- Bentley, B.L., 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8,408-427.
- Boke, N.H., 1963. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*. *American Journal of Botany* 50,843-858.
- Brandenburg, A., Dell'Olivo, A., Bshary, R., Kuhlemeier, C., 2009. The sweetest thing advances in nectar research. *Plant Biology Current Opinion* 12,486-490.

Buxbaum, F., 1950. Morphology of cacti. Section II. The Flower. Abbey Garden Press. Pasadena , California.

Casas, A., Valiente-Banuet, A., 1995. Etnias, recursos genéticos y desarrollo sustentable en zonas Áridas y semiáridas de México. In: Anaya, G.M., Díaz, C.S.F., (Eds.), IV Curso Sobre Desertificación y Desarrollo Sustentable en América Latina y el Caribe. UNEP-FAD Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas, México, pp 37-66

Carmona, A., Casas, A., 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. Journal of Arid Environments 60,115-132.

Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Dávila, P., 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. American Journal of Botany 86,534-542.

Cawoy, V., Kinet, J.M., Jacquemart, A.L., 2008. Morphology of nectaries and biology of nectar production in the Distylous species *Fagopyrum esculentum*. Annals of Botany 102,675-684.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 2006. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento de la *Reserva de la Biosfera Zicuirán Infiernillo*, México, D.F.

Cruz, M., Casas, A., 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. Journal of Arid Environments 51,561-576.

Dávila, P., Villaseñor, J.L., Medina, R.L., Ramírez, A., Salina, A., Sánchez, J., Tenorio, P., 1993. Listados Florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, Universidad

Dávila, P.A., Arizmendi, M.C., Valiente-Banuet, A., Medina, R., Villaseñor, J.L., 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. Biodiversity and Conservation 11,421-442.

de la Barrera, E., Pimienta-Barrios, E., Schondube, J., 2009. Reproductive ecophysiology. In: de la Barrera, E., Smit, W.K., (Eds.), Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 301-336

de la Barrera, E., Nobel, P.S., 2004a. Nectar: properties, floral aspects and speculation on origin. Trends in Plant Science 9, 65-69.

de la Barrera, E., Noble, P.S., 2004b. Carbon and water relations for developing fruits of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, including effects of drought and gibberellic acid. Journal of Experimental Botany 55, 719-729.

Durkee, L.T., 1983. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries. In: Bentley, B., Elias, T, (Eds.), The biology of nectaries. Columbia University Press, New. York, pp 1-29

- Endrees, P., 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers: Special differentiations associated with pollinator attraction. Cambridge University Press. Gran Bretaña.
- Fahn, A., 1979a. Secretory tissues in plants. Academic Press. Londres.
- Fahn, A., 1979b. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. American Journal of Botany 66, 977-985.
- Fahn, A., 1988. Secretory tissues in vascular plants. New Phytologist 108, 229-257.
- Fahn, A., 1998. Nectaries structure and nectar secretion. In: Bahadur, B., (Ed.), Nectary Biology. Dattsons. Maujpur, Delhi, pp 1-20
- Fleming, T., 2006. Reproductive consequences of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. International Journal of plant sciences 167, 473-481.
- Frey-Wyssling, A., 1955. The phloem supply to the nectaries. Acta botanica neerlandica 4, 358-69.
- Fisher, D.B., Cash-Clark, C.E., 2000. Sieve Tube Unloading and Post-Phloem Transport of Fluorescent Tracers and Proteins Injected into Sieve Tubes via Severed Aphid Stylets. Plant Physiology 23, 125-137
- Galarda, V.I., Penneys, D.S., Michelangeli, F.A., 2008. Comparative anatomy and morphology of nectar-producing melastomataceae. Annals of Botany 102, 899-909.
- Galetto, L., Bernardello, G., 2004. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. Annals of Botany 94, 269-280.
- Gibson, A.C., Horak, K., 1978. Systematic Anatomy and Phylogeny of Mexican Columnar Cacti. Annals of the Missouri Botanical Garden 65, 999-1057.
- Gibson, A.C., Nobel, P.S., 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. Londres, Inglaterra.
- Goldstein G, PS Nobel 1991 Changes in osmotic pressure and mucilage during low-temperature acclimation of *Opuntia ficus-indica*. Plant Physiology 97, 954-961.
- Gudiño, W., Casas, A., Valiente-Banuet, A., Orozco-Martínez, R., de la Barrera, E., 2011. Climate and microenvironmental parameters affecting anthesis and nectar secretion for *Polaskia chende* and *P. chichipe*, endemic columnar cacti from the Tehuacán Valley, Puebla. Journal of the Professional Association for Cactus Development 13, 88-101.
- Harder, L.D., Barrett, S.C.H., 1992., The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). Functional Ecology 6, 226-233.
- Heil, M., 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions, review. Trends in plant sciences 16, 191-200

- Ibarra-Cerdeña, C.N., Iñiguez-Dávalos, L.I., Sánchez-Cordero, V., 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92, 503-509.
- Johansen, D.A., 1940. *Plant microtechnique*. McGraw.Hill. Nueva York.
- Koptur S 1994 Floral and Extrafloral nectars of Costa Rica *Inga* trees: a comparison of their constituents and composition. *Biotropica* 26:276-284.
- Kram, B.W., Carter, J.C., 2009. *Arabidopsis thaliana* as a model for funtional nectary analysis. *Sex Plant Reprod* 22, 235-246.
- Kudo, G., 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. Pages 139-158 *in* L Harder, S Barrett eds. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press. Oxford.
- Lira, R., Casas, A., Rosas, R., Paredes, M., Pérez-Negrón, E., Rangel-Landa, S., Solís, S., Torres, I., Dávila, P., 2009. Traditional knowledge and useful plant richness in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Economic Botany* 63, 271-287.
- Lodish, H., Berk, A., Zipursky, S.L., Matsudaira, P., Baltimore, D., Darnell, J., 2006. *Molecular Cell Biology*. New York W. H. Freeman and Company.
- López-Curto Ma, J Márquez-Guzmán, G Murguía-Sanchez 2005 Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Libro de laboratorio. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- McIntosh, M., 2002. Flowering phenology and reproductive output in tow sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*. 159, 1-13.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martinez, A., fleming, T., Valiente-Banuet, A., 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in nort-western México. *Journal of Arid Environments* 56, 117-127.
- Montero-Alfaro, O.A., 2004. Localización e histoquímica de nectarios florales en cactáceas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Nepi, M., 2007. Nectary structure and ultraestructure. In: Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E., (Eds.), *Nectaries and Nectar*. Springer. Netherlands, pp 129-166
- Nepi, M., Pacini, E., 1993. Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. *Annals of Botany* 72, 527-536
- Nepi, M., Pacini, E., 2001. Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. *Annals of Botany* 72, 527-536.
- Nepi, M., Pacini, E., Willemse, T.M., 1996. Nectary biology of *Cucurbita pepo*: ecophysiological aspects. *Acta Botanica of Netherlands* 45, 41-54.

- Oaxca-Villa, B., Casas, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural management population of *Escotria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53, 277-287.
- Ortíz, F., Stoner, K.E., Pérez-Negrón, E., Casas, A., 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed population of the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 74, 897-904.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartola, C., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A., 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 90, 593-602.
- Pacini, E., Nepi, M., 2007. Nectar production and presentation. In: Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E., (Eds.), *Nectaries and Nectar*. Springer. Netherlands, pp 167-214
- Pacini, E., Nepi, M., Vesprini, J.L., 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant systematics and evolution* 7, 7-21.
- Petanidou, T., 2007. Ecological and evolutionary aspects of floral nectars in mediterranean habitats. In: Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E., (Eds.), *Nectaries and Nectar*. Springer. Netherlands, pp 343-376
- Petit, S., 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments* 49, 521-531.
- Pimienta-Barrios, E., 1990. *El nopal tunero*. Universidad de Guadalajara. Mexico.
- Pimienta-Barrios, E., Nobel, P.S., 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugar and irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Sciences* 120, 1082-1086.
- Pimienta-Barrios, E., González, M.E., Nobel, P.S., 2002. Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany* 47, 77-86
- Rivera, G.L., 2000. Nectarios extranupciales florales en especies de Bignoniaceae de Argentina. *Darwiniana* 38, 1-10.
- Reyes-Agüero, J.A., Aguirre, J.R., Valiente-Banuet, A., 2006, Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 64, 549-585.
- Santos-Gally, R., 2006. Composición del néctar y actividad de la invertasa en Pachicereae (Cactaceae) y su relación con los sistemas de polinización. Tesis Maestría. Instituto de Ecología. UNAM.
- Smith, C.E., 1967. Plant remains. In: Byers, D.S., (Ed.), *The Prehistory of the Tehuacán Valley. Environment and Subsistence*, vol. 1. University of Texas Press, Austin, Texas, pp 220-225.
- Sousa, P.A., Rodrigues, M.S., 2008. The floral nectary of *Hymenea stigonocarpa* (Fabaceae, Caesalpinioideae): structural aspects during floral development. *Annals of Botany* 101, 125-133.

- Southwick, E.E., 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65, 1175-1779.
- Stpiczńska, M., Davies, K.L., Gregg, A., 2005. Comparative account of nectary structure in *Hexisea imbricata* (Lindl.) Rchb.f. (Orchidaceae). *Annals of Botany* 95, 749-756.
- Trujillo, A.S., 1982. Estudios sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* LK& O. en el estado de San Luis Potosi. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. Iztacala.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., 1997. Interacciones entre cactáceas y animales; polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. Pages 61 *In* JA Zavala-Hurtado ed. Cactáceas: Suculentas Mexicanas: VCS Publicaciones, CONABIO, SEMARNAP, UNAM. México, DF.
- Valiente-Banuet, A., Godínez-Alvarez, H., 2002. Population and community ecology. *In* P. Nobel ed. *Cacti*. 91-108. Universiti of California Press. USA.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.D., Rojas-Martínez, A., Domínguez-Canseco, L., 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12, 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, M., Arizmendi, M.C., Dávila, P., 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán valley central Mexico. *American Journal of Botany* 84, 452-455.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores, N., Arizmendi, M.C., Villaseñor, J.L., Ortega, J., 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67, 25-74.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres, A., Arizmendi, M.C., Casas, A., 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91, 850-855.
- Valiente-Banuet, A., Solís, L., Dávila, P., Arizmendi, M.C., Pereyra, C., Ortega-Ramírez, J., Treviño-Carreón, J., Rangel-Landa, S., Casas, A., 2005. Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Vassilyev, A.E., 2010. On the mechanisms of nectar secretion: revisited. *Annals of Botany* 105, 349-354.
- Weberling, F., 1992. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press.
- Werk, K.S., J, Ehlenringer, I.N., Forseth, Cook, C.S., 1983. Photosynthetic characteristics of Sonora Desert winter annual. *Oecologia* 59, 101-105
- Wist, T.J., Davis, A.R., 2006. Floral nectar production and nectary anatomy and ultrastructure of *Echinacea purpurea* (Asteraceae). *Annals of Botany* 97, 177-193.

Wist, T.J., Davis, A.R., 2008. Floral structure and dynamics of nectar production in *Echinacea pallida* var. *angustifolia* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences* 169, 708-722.



Table 1. Floral morphology characteristics for three columnar cacti. Data are presented as mean  $\pm$  1.s.e. (n= 50 flowers from different individuals). For each column different letters indicate a statistical difference ( $p < 0.05$ ) from a tukey test following a one way ANOVA.

Species	Floral length (cm)	Nectary chamber (mm)
<i>Polaskia chende</i>	5.3 $\pm$ 0.06	0.4 $\pm$ 0.01 * 0.2 $\pm$ 0.007
<i>Polaskia chichipe</i>	2.4 $\pm$ 0.05	0.5 $\pm$ 0.005 * 0.6 $\pm$ 0.01
<i>Stenocereus quevedonis</i>	7.5 $\pm$ 0.06	1.3 $\pm$ 0.02 * 0.9 $\pm$ 0.02

Table 2. Nectary anatomical characteristics for three columnar cacti. Data are presented as mean  $\pm$  1.s.e. (n= 5 flowers from different individuals). For each column different letters indicate a statistical differences ( $p < 0.05$ ) from a tukey test following a one way ANOVA.

Species	Number of cell layers of the nectary	Cell wall thickness of the secretory tissue ( $\mu\text{m}$ )	Nucleus diameter of secretory cells ( $\mu\text{m}$ )	Percentage of starch storing cells	Percentage of polysaccharids storing cells
<i>Polaskia chende</i>	$7 \pm 0.19^a$	$1.04 \pm 0.02^a$	$3.1 \pm 0.08^a$	$49 \pm 0.43^a$	$11.5 \pm 0.84^a$
<i>Polaskia chichipe</i>	$11 \pm 0.17^{ab}$	$0.94 \pm 0.03^b$	$1.9 \pm 0.08^b$	$74 \pm 1.07^{ab}$	$10.8 \pm 0.53^a$
<i>Stenocereus quevedonis</i>	$18 \pm 0.34^b$	$1.2 \pm 0.03^{ab}$	$2.36 \pm 0.13^c$	$91 \pm 0.48^b$	$12.6 \pm 0.94^a$

Table 3. Frequency and size of the secreting structures for three columnar cacti. Data are shown as mean  $\pm$  1. s.e. (n=2 fields or view for each one of 5 flowers for 0.1mm<sup>2</sup> per flower). For each column different letters indicate a statistical differences (p< 0.05).

Species	Secretary structure	Fissures, pores, or estomata of frequency	Mayors lenght (10 <sup>3</sup> mm)	Minor lenght (10 <sup>3</sup> mm)	Structure Area (10 <sup>5</sup> mm <sup>2</sup> )	Secreting Area (mm <sup>2</sup> )
<i>Polaskia chende</i>	Fissures	37.7mm <sup>-2</sup>	0.0025 $\pm$ 0.15 <sup>a</sup>	0.00089 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	0.0022 $\pm$ 0.19 <sup>a</sup>	0.0836
<i>Polaskia chichipe</i>	Pores	7.5 mm <sup>-2</sup>	0.0112 $\pm$ 0.22 <sup>b</sup>	0.0111 $\pm$ 0.30 <sup>b</sup>	0.0117 $\pm$ 0.48 <sup>b</sup>	0.0936
<i>Stenocereus quevedonis</i>	Stomates	10.4mm <sup>-2</sup>	0.024 $\pm$ 0.61 <sup>c</sup>	0.0096 $\pm$ 0.13 <sup>b</sup>	0.1796 $\pm$ 4.54 <sup>c</sup>	1.9756

## Figure legends

Figure 1. Floral anatomy for *Polaskia chende* (A), *Polaskia chichipe* (B), and *Stenocereus quevedonis* (C). For these three bisexual flowers, reproductive structures are labeled, in particular, nectariferous chamber (NC), ovary (O), stamens (S), and style (Y).

Figure 2. Nectary sections for *P. chende* (A,B,C), *P. chichipe* (D,E,F), and *S. quevedonis* (G,H,I). The structural features of the nectaries were identified with a safranine-fast-green stain (A,D,G). Stored carbohydrates in the secretory tissue were identified with lugol (for starch; B,E,H) and with the PAS reaction (other insoluble polysaccharides; C,F,I). Structural features are nectariferous chamber (NC), insoluble polysaccharides (PS), stamens (S), nectar secretory tissue (ST), starch (T), style (Y), and vascular elements (V).

Figure 3. Micromorphological characteristics of the nectary secretory tissue in flowers of three columnar cacti. For *P. chende* (A,B,C) nectar is released through cuticle fractures (F), *Polaskia chichipe* (D,E,F) presents secretory pores (P), and *S. quevedonis* (G,H,I) has stomates (S). The light-colored debris observed in the micrographs is solidified nectar. Other structural features identified for reference are the base of the filaments (BF), the nectariferous chamber (NC), nectar secretory tissue (ST), and the style (Y).

## DISCUSIÓN

Los cambios morfológicos y fisiológicos que experimentan las plantas durante el ciclo de vida esta influenciado por factores ambientales (Schwartz 1999; Walter et al. 2002; Larcher 2003; Badeck et al. 2004). La fenología reproductiva de las cactáceas ha sido abordada desde el punto de vista de procesos

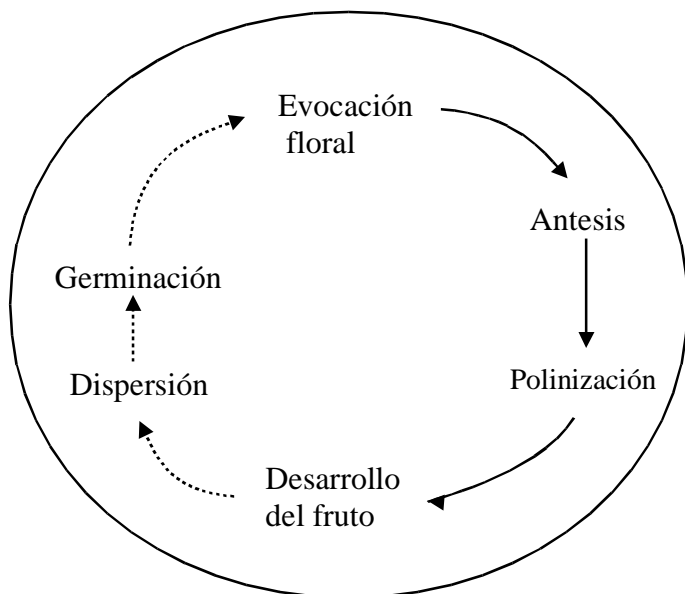


Figura 1. Desarrollo reproductivo en plantas (Capítulo 1)

ecológicos, como la polinización por murciélagos, polillas, abejas y aves, además para evaluar los aportes energéticos del polen y/o el néctar para sus consumidores (Sahley, 1996; Nassar et al. 1997; Valiente et al. 1996;1997a,b; Fleming y Holland, 1998; Rojas et al. 1999; Holland et al. 1999; 2002; de la Barrera et al., 2009), la dispersión y

germinación de las semillas (Rojas-

Aréchiga y Orozco-Segovia 1997; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 1998; Rojas-Aréchiga et al. 2001; Olvera-Carrillo et al. 2003; Wolf y Martínez-del Río 2003; Guillen et al. 2011). Otros aspectos por los cuales han sido estudiadas son las cuestiones socioeconómicas, ya que varias especies tienen valor cultural y comercial a nivel regional o a nivel internacional (Nobel y Castañeda 2000; Cruz y Casas, 2002; Otero-Arnaiz y Casas, 2003).

El conocimiento fisiológico era muy limitado cuando hablamos de evocación y antesis floral, por ejemplo, en la familia Cactaceae en particular, sólo se han reportado los tiempos de antesis para opuntias y algunas cactáceas columnares, esto es debido a su interés agronómico y ecológico, particularmente la relación planta-polinizador que se tiene en ellas (Baker et al. 1986; Herrera 1993; Scott et al. 1993; Valiente-Banuet et al. 1996; Petit 2001; McIntosh 2002; Otero-Arnaiz y Casas 2003; Molina-Freaner et al. 2004; Valiente-Banuet et al. 2004, 2005; Fleming 2006; Santos-Gally 2006;

Fonseca et al.2008). En esta tesis se avanza en entender lo estrechamente relacionados que están los factores ambientales con la antesis, así como en conocer, entender y proponer nuevos avances en la comprensión de la secreción del néctar desde el punto de vista fisiológico y no como un proceso ecológico.

La antesis es un proceso de suma importancia en la reproducción de las plantas, ya que permite el acceso de los polinizadores a las estructuras reproductivas. Teniendo en cuenta que la floración es un proceso de gran gasto de agua (de la Barrera y Nobel 2004a; De la Barrera et al. 2009), la comprensión de sus particularidades es importante, sobre todo en ambientes semiáridos como la de San Luis Atolotitlán donde los frutos de *Polaskia chende* y *P. chichipe* se cultivan o son recolectados en el campo de poblaciones naturales. Tanto la temperatura del aire y la luz pueden estar contribuyendo a la evocación, antesis y a la producción de néctar. En un escenario inminente de aumento de las temperaturas invernales y disminución de las precipitaciones, la comprensión del uso del agua para el costoso proceso de reproducción, y el posible impacto de una menor acumulación de unidades frías en el disparo y el tiempo de desarrollo reproductivo, contribuirá a la evaluación de la vulnerabilidad de estas especies (Capítulo 2).

Nuestros aportes en el aumento del conocimiento acerca de las características anatómicas, histoquímicas, y micromorfológicas de nectarios en cactáceas es fundamental para comprender la biología de la reproducción de estas plantas, ya que además de confirmar los procesos ecológicos, también se identificó una relación entre la estructura nectario y el volumen del néctar producido (Capítulo 3).

Basado en la evidencia anatómica y micromorfológica se reunieron en el presente trabajo, la secreción de néctar para *P. chende* considerado aquí puede ocurrir en dos etapas. En primer lugar, la solución néctar es producido por el órgano secretor y se acumula en los espacios intercelulares. El segundo paso, una presión hidrostática puede causar la formación de fisuras a lo largo de la cutícula y de esta forma permitir fugas de néctar que se acumula en la cámara de nectarífera. Para *P. chichipe*, la solución de néctar se libera directamente a la cámara de nectarífera a través de los poros. Por último, para *S. quevedonis*, los estomas liberan la solución de néctar en la cámara de nectarífera. Montero-Alfaro (2004) describió la secreción de néctar para *Mammillaria san-angelensis*, *Opuntia tomentosa* y *Pereskia lychnidiflora*. Para las tres especies la forma en la que se libera el néctar hacia la cámara de nectarífera es a través de estomas. En las flores femeninas y masculinas de *Cucurbita pepo* la secreción de néctar también es a través de los estomas (Nepi et al. 1996), sin embargo, también se observó la liberación del néctar a través de fisuras en la cutícula *Cucurbita pepo* (Nepi et al. 1996).

Como resultado del estudio de los nectarios se modificaron los modelos de secreción de néctar descritas por Kram y Clay (2009) y Heil (2011), integrando el propuesto por de la Barrera y Nobel (2004). Con el cual se abre una nueva ventana de investigación.

El estudio del control ambiental de la reproducción de las plantas puede proveer importantes datos para entender las relaciones entre la productividad primaria y las interacciones con otros organismos (Wright et al. 1999; Cleland et al. 2007). Ya que, la regularidad del desarrollo en respuesta al ambiente depende de variables intrínsecas de los organismos (v.g., genética y plasticidad fenotípica) que pueden reflejar adaptaciones específicas a ambientes bióticos y abióticos particulares (Lambers et al. 2000; de la Barrera et al. 2009).

El control ambiental de la reproducción también es importante desde el punto de vista económico ya que para la industria floral es de gran importancia conocer el tiempo de vida de la flor en botón y anthesis, así como los factores exógenos y endógenos que afectan a las flores. Por todo lo anterior sería de gran utilidad el aumento de estudios de ecofisiología reproductiva en particular de las cactáceas, ya que muchas de ellas son de gran interés por sus frutos o plantas de ornato (Capítulo 1).

El aumento en el conocimiento ecofisiológico del control ambiental de la reproducción ayudará a la elaboración de una metodología para anticipar el efecto de las alteraciones que probablemente se producirán con el cambio climático sobre la fenología de las plantas, en particular de las cactáceas. Este tipo de investigación es de gran importancia debido a que el conocimiento es mínimo y este se concentra en zonas templadas de Europa y Norteamérica (Chapin et al. 1995; Abu-Asab et al. 2001; Walther 2002; Badeck 2004). Además de considerar los mecanismos de secreción de néctar como un factor importante que en muchos casos está determinando la reproducción exitosa de las especies. Además de tomar en cuenta la influencia de los factores ambientales en la producción de néctar permanece poco estudiado.

Para futuras investigaciones se debe seguir aumentando el conocimiento de la ecofisiología reproductiva, evaluando el costo fotosintético de producir flores en cactáceas, además de evaluar si la fenología reproductiva se adaptará a los aumentos de temperatura previstos. También de trabajar con isotopos estables para marcar el agua con la que se regaran las plantas, para de esta manera confirmar si la presión hidrostática del floema es la que esta ocasionando las fisuras en la cutícula de la cámara nectarial o es solo un adelgazamiento de cutícula lo que esta permitiendo esta forma de secreción. Se medirá la producción y concentración de néctar en un gradiente de temperatura y humedad relativa para identificar si los factores ambientales son una determinante real en la producción de néctar. Además de aumentar el número de trabajos descriptivos de las estructuras secretoras y evaluar sus implicaciones fisiológicas. Todo lo anterior nos puede acercar un poco más para responder preguntas más complejas. Las flores producen néctar por la presión selectiva que ejercen los polinizadores sobre ellas, si esto es totalmente cierto ¿por qué las flores siguen produciendo néctar, si no está sirviendo para atraer polinizadores como en el caso de *Stenocereus queretaroensis* ? ¿El néctar y el tejido secretor son caracteres heredado?

## **BIBLIOGRAFÍA**

- De la Barrera, E., Noble, P.S., 2004a. Carbon and water relations for developing fruits of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, including effects of drought and gibberellic acid. *Journal of Experimental Botany*. 55, 719-729.
- De la Barrera E y Nobel PS. 2004b. Nectar: properties, floral aspects and speculation on origin. *Trends in Plant Science*. 9: 65-69.
- De la Barrera, E., Pimienta-Barrios, E., Schondube, J., 2009. Reproductive ecophysiology, in: De la Barrera, E., Smith, W.K. (Eds.), *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 301-336.
- Didden-Zopf, B., Nobel, P.S., 1982. High temperature tolerance and Heat acclimation of *Opuntia bigelovii*. *Oecologia*. 52, 176-180.



- Drennan P. 2009. Temperature influences on plant species of arid and semi-arid regions with emphasis on crassulacean acid metabolism (CAM) succulents. En: De la Barrera E. y Smith W.K. (eds) Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology. UNAM. México.
- Dostail R, Hosek M. 1937. Über den Einfluss von Heteroauxin auf die Morphogenese bei *Circaea*. *Flora* 131: 263-286.
- Elgene, B., 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*. 7, 309-320.
- Endress P. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers: Special differentiations associated with pollinator attraction. Cambridge University Press. Gran Bretaña.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon, Londres. 291 p.
- Fleming, T.H., R.A. Nuñez & L.S.L. da Silveira. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- Fleming, T.H., S. Maurice & J.L. Hamrick. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evol. Ecol.* 12: 279-289.
- Gibson, A.C. & P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University, Boston,
- Grant, V. & K.A. Grant. 1979. The pollination spectrum in the southwestern America cactus flora. *Plant Syst. Evol.* 133: 29-37.
- Michaels S, Amasino R. 2000. Memories of winter: vernalization and the competence to flower. *Plant, Cell and Environment*. 23, 1145-1153.
- Montero-Alfaro OA. 2004. Localización e histoquímica de nectarios florales en cactáceas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Nassar J, Ramírez N, Linares O . 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*. 84(8), 919-927.
- Nobel PS. 2005. Physicochemical and environmental plant physiology. Elsevier Academic Press.
- Nobel PS, Castañeda M. 1998. Seasonal, Light, and temperature influences on organ initiation for unrooted cladodes of the prickly pear cactus *Opuntia ficus-indica*. *J. Amer. Soc. Hort.* 123(1), 47-51.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2002. Plant physiology, 3ª ed. Sinauer. EU.
- Tinoco-Ojanguren, C., Molina-Freaner, F., 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*. 78, 1489-1494.
- Tomas, B., 2006. Light signals and flowering. *Journal of Experimental Botany*. 57(13), 3387-3393.
- Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Arizmendi MC y Dávila P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán valley central Mexico. *American Journal of Botany*. 84(4): 452-455.

Valiente-Banuet A y Arizmendi MC. 1997. Interacciones entre cactáceas y animales; polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. En: Suculentas Mexicanas: Cactáceas. México. CONABIO, SEMARNAP, UNAM, CVS.

Valiente-Banuet A, Arizmendi MC, Rojas-Martínez A, Domínguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12:103-119.

Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres, A., Del Coro, Ma., Casas, A., 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany*. 91(6), 850-855.

## CONCLUSIONES

- La fenología reproductiva es la etapa más costosa de la vida de las plantas.
- La inducción de un meristemo vegetativo a uno floral esta mediado por factores internos (hormonas, carbohidratos, proteínas, genéticos) y externos (luz, temperatura y humedad).
- El control ambiental de la reproducción también es importante desde el punto de vista económico ya que para la industria floral es de gran importancia conocer el tiempo de vida de la flor en botón y antesis, así como los factores exógenos y endógenos que afectan a las flores.
- Los nectarios florales en las cactáceas se estudian fundamentalmente para entender el papel que tienen en la biología reproductiva de las plantas, así como su interacción con los polinizadores.
- Los picos de producción de néctar pueden coincidir con la receptividad del estigma o con la apertura de las anteras.
- El néctar puede tener distinta vías de secreción, dependiendo del tipo de tejido secretor y del tipo de azúcar, incluso si el néctar se reabsorbe o no.