



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FRUTICULTURA

**BIOLOGÍA FLORAL Y
ESTRUCTURA VEGETATIVA DE LA
PITAHAYA (*Hylocereus undatus*
Haworth).**

NOMBRE DEL SUSTENTANTE

CARLOS ALBERTO ZÚÑIGA RIZO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2016

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Carlos Alberto Zuñiga Rizo, Alumno de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Eduardo García Villanueva, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis

Biología Floral y Estructura vegetativa de la Pitahaya (Hylocereus undatus Haworth).

y de los producto de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 29 de julio de 2016

Carlos Z.

Firma

Eduardo García Villanueva

Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

El presente anteproyecto de tesis titulada: **BIOLOGÍA FLORAL Y ESTRUCTURA VEGETATIVA DE LA PITAHAYA (*Hylocereus undatus* Haworth).**

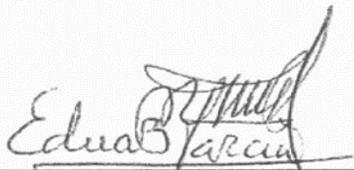
Realizada por el alumno: **Carlos Alberto Zuñiga Rizo.**

Bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
FRUTICULTURA

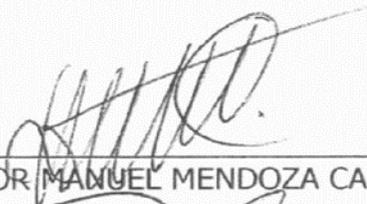
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



DR. EDUARDO GARCÍA VILLANUEVA

ASESOR



DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA CASTILLO

ASESOR



M. C. ALFONSO MURATALLA LÚA

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Septiembre de 2016

Biología Floral y Estructura Vegetativa de la Pitahaya (*Hylocereus undatus* Haworth)

Carlos Alberto Zúñiga Rizo, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2016

Resumen

La pitahaya (*Hylocereus spp*), es una cactácea que en los últimos 10 años ha tenido relevancia económica en algunos estados de México, como Yucatán, Quintana Roo, Tabasco, Oaxaca y Puebla; en los primeros por su interés comercial y en Puebla y Oaxaca porque representa la opción o alternativa de producirse en condiciones adversas de clima y suelo. El objetivo de este estudio fue ampliar la información actual de la anatomía y morfología, y complementar la información fisiológica y genética. Para la descripción estructural de la pitahaya solferina se tomaron muestras de tejido del esporofito vegetativo (raíz, tallo y yema) y reproductivo (flor, fruto y semilla) y se llevó a cabo la técnica convencional para cortes histológicos incluidos en parafina. Se realizó un experimento de germinación de semillas, las cuales fueron sometidas a diferentes temperaturas (temperatura ambiental, 10, 20, 30 y 40 °C); así como un experimento de enraizamiento de esquejes de un año y de dos años, los cuales se sometieron a diferentes dosis del regulador de crecimiento AIB (0, 0.025, 0.050 y 0.10 g/L). A realizar los cortes histológicos se concluye que la pitayaha presenta una estructura anatómica e histológica del esporofito vegetativo acorde para sobrevivir en el medio árido y semiárido, también se puede concluir que desarrolló un mecanismo donde le permite florecer y fructificar en periodos donde la temperatura y la humedad son óptimas, y finalmente que esta especie presenta una estructura gametofítica femenina y masculina similar a la existente en la mayoría de las angiospermas. De acuerdo con los resultados en los experimentos de propagación se concluye que esta especie no presenta ningún tipo de problema específico al realizar la propagación sexual y la asexual, ya que se logró con éxito y en corto tiempo.

Palabras claves: *Hylocereus undatus*, propagación sexual, propagación asexual, anatomía, estructura esporofítica, estructura gametofítica.

Floral Biology and Vegetative Structure of Dragon Fruit (*Hylocereus undatus* Haworth)

Carlos Alberto Zúñiga Rizo, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2016

Abstract

The dragon fruit (*Hylocereus* spp) is a cactus that in the last 10 years has had economic significance in some states of Mexico, Yucatan, Quintana Roo, Tabasco, Oaxaca and Puebla; in the first for its commercial interests and in Puebla and Oaxaca because it represents the alternative option or result in adverse weather and soil conditions. The aim of this study was to expand the current information of the anatomy and morphology, and complement the physiological and genetic information. For the structural description of the solferina pitahaya vegetative tissue samples esporofito (root, stem and bud) and reproductive (flower, fruit and seed) were taken and carried out the conventional technique for paraffin-embedded tissue sections. An experiment was performed seed germination, which were subjected to different temperatures (room temperature, 10, 20, 30 and 40 °C); and an experiment rooting cuttings a year and two years, which were subjected to different doses of the growth regulator AIB (0, 0.025, 0.050 and 0.10 g / L). To make histological sections it is concluded that the pitayaha presents an anatomical and histological structure of vegetative esporofito according to survive in the arid and semi-arid environment, also it can be concluded that developed a mechanism which allows it to flourish and bear fruit in periods where the temperature and humidity are optimal, and finally that this species has a female gametophytic structure similar to that existing in most angiosperms male. According to the results in propagation experiments it concludes that this species does not present any specific problem making sexual and asexual propagation as it was successfully achieved in a short time.

Keywords: *Hylocereus undatus*, sexual propagation, asexual propagation, anatomy, esporofítica structure, gametophytic structure.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado para realizar esta investigación durante mi estancia de Maestría. Al pueblo de México que mediante sus impuestos hacen posible el otorgamiento de becas para realizar estudios de postgrado.

Al Colegio de Postgraduados campus Montecillo y al Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Fruticultura por darme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría.

A mi consejero particular el Dr. Eduardo García Villanueva por su apoyo incondicional, por transmitirme parte de su conocimiento y sabiduría durante todo este tiempo. Así como a los integrantes de mi consejo particular, el Dr. Víctor Manuel Mendoza Castillo y el M.C. Alfonso Muratalla Lúa, por sus conocimientos aportados en este trabajo.

Al laboratorio de Anatomía e Histoquímica Vegetal y a la Unidad de Cámaras de Ambiente Controlado, bajo responsabilidad del Departamento de Campos Experimentales del Colegio de Postgraduados por haber facilitado los materiales necesarios para realizar este trabajo.

A mis amigos con los cuales compartí la mayor parte del tiempo de esta etapa de mi vida: Enhe, Dani, Zacarías, Martín, a todos mis compañeros de generación y demás compañeros de clases y de pasillo que gracias a ellos mi estancia fue placentera durante dos años. Especialmente a la persona que me aguantó y soportó durante la época más dura de este proceso, ella sabe quién es.

A mis maestros y profesores la Dra. Ana Lilia Viguera y el Dr. Liberato Portillo Martínez que gracias a sus enseñanzas y apoyo incondicional fue posible el inicio y terminación de esta etapa.

Al divino y a María por iluminar mi camino y colmarme de paciencia durante este largo y extenuante camino en esta etapa de mi vida.

DEDICATORIA

A MIS PADRES:

José Fernando Zúñiga Flores y Mara Guadalupe Rizo Vázquez por su cariño y apoyo constante, mi inspiración y ejemplo a seguir durante el resto de mi vida.

A mis hermanos:

Pepe, Adrián, Lupita y Hugo por su apoyo y cariño durante mi estancia de maestría.

A mis profesores:

La Dra. Ana Lilia Viguera y el Dr. Liberato Portillo Martínez por apoyar e incentivar para mejorar mi formación profesional.

A mi *alma matter*: la Universidad de Guadalajara (UDG) por su respaldo y enseñanzas.

A mis amigos por su amistad, cariño y apoyo durante todo este proceso.

A mi estado, Jalisco una motivación más para seguir con mi formación profesional.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN.....	v
ABSTRACT.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
DEDICATORIA.....	iv
CONTENIDO.....	v
LISTA DE CUADROS.....	xi
LISTA DE FIGURAS.....	xii
1. Introducción.....	1
2. Antecedentes.....	4
2.1. Importancia de la cactáceas.....	4
2.2. Origen y distribución de la pitahaya.....	5
2.3. Posición taxonómica.....	6
2.3.1. Las cactáceas.....	6
2.3.2. La pitahaya.....	6
2.4. Usos de la pitahaya.....	7
2.5. Morfología de la pitahaya.....	10
2.5.1. Raíces.....	10
2.5.2. Tallos.....	10

2.5.3.	Hojas.....	11
2.5.4.	Flores.....	12
2.5.5.	Frutos.....	12
2.5.6.	Semillas.....	13
2.6.	Anatomía.....	15
2.6.1.	Anatomía de plantas dicotiledóneas.....	15
2.6.1.1.	Raíz.....	15
2.6.1.2.	Tallo.....	17
2.6.1.3.	Ápice vegetativo.....	19
2.6.2.	Anatomía de las cactáceas.....	19
2.6.2.1.	Raíz.....	19
2.6.2.2.	Tallo.....	20
2.6.2.2.1.	Ápice vegetativo	24
2.6.2.2.2.	Xilema secundario.....	24
2.7.	Biología floral.....	28
2.7.1.	Inducción, iniciación y diferenciación floral.....	28
2.7.2.	Microsporogénesis y microgametofitogénesis.....	30
2.7.3.	Megasporogénesis y megagametofitogénesis.....	31
2.7.4.	Floración en cactáceas.....	32
2.7.5.	Floración en <i>Hylocereus</i> spp.....	33

2.7.6.	Polinización en cactáceas.....	34
2.7.7.	Polinización en <i>Hylocereus</i> spp.....	34
2.7.8.	Fecundación.....	36
2.7.9.	Endospermogénesis.....	36
2.7.10.	Embriogénesis.....	36
2.7.11.	Formación de la semilla.....	37
2.8.	Sistemas de propagación.....	39
2.8.1.	Sistemas de propagación convencionales.....	40
2.8.1.1.	Propagación sexual.....	40
2.8.1.2.	Propagación asexual.....	42
2.8.2.	Propagación de cactáceas.....	43
2.9.	Manejo agronómico.....	44
2.9.1.	Cultivo.....	44
2.9.2.	Plagas y enfermedades.....	47
2.9.3.	Cosecha.....	50
2.9.4.	Poscosecha.....	51
2.10.	Microtécnica vegetal.....	52
2.10.1.	Colecta y subdivisión.....	52
2.10.2.	Fijación.....	53
2.10.3.	Deshidratación gradual.....	53

2.10.4. Inclusión.....	54
2.10.5. Corte.....	54
2.10.6. Tinción.....	54
2.10.7. Microfotografía.....	55
3. Objetivos e hipótesis.....	57
3.1. Objetivos generales.....	57
3.2. Objetivos específicos.....	57
3.3. Hipótesis.....	57
4. Materiales y métodos.....	59
4.1. Ubicación de la investigación.....	59
4.2. Material vegetativo.....	59
4.3. Metodología.....	59
4.3.1. Anatomía e histología vegetativa y reproductiva.....	59
4.3.1.1. Obtención de cortes con material incluido en parafina.....	59
4.3.1.1.1. Colecta y fijación en FAA...59	
4.3.1.1.2. Deshidratación gradual en etanol.....	61
4.3.1.1.3. Inclusión en parafina.....	62
4.3.1.1.4. Corte con el micrótopo rotatorio.....	62

4.3.1.1.5.	Tinción.....	64
4.3.1.2.	Observación y análisis de los cortes.....	65
4.3.1.3.	Toma de microfotografías para registro de resultados.....	65
4.3.2.	Experimentos de propagación.....	67
4.3.2.1.	Experimento de germinación de semillas.....	67
4.3.2.2.	Experimento de enraizamiento de esquejes.....	70
5.	Resultados y discusión.....	73
5.1.1.	Anatomía e histología vegetativa y reproductiva.....	73
5.1.1.1.	Descripción anatómica e histológica del esporofito vegetativo.....	73
5.1.1.1.1.	Raíces adventicias.....	73
5.1.1.1.2.	Tallos.....	79
5.1.1.1.3.	Yemas.....	86
5.1.1.2.	Descripción anatómica e histológica del esporofito reproductivo.....	89
5.1.1.2.1.	Botones florales.....	89
5.1.1.2.2.	Flores.....	102
5.1.1.2.3.	Frutos.....	104

5.1.1.3.	Ontogenia de la pulpa.....	108
5.1.2.	Experimentos de propagación.....	110
5.1.2.1.	Experimento de germinación de semillas.....	110
5.1.2.2.	Experimento de enraizamiento de esquejes.....	115
6.	Conclusión.....	118
7.	Literatura citada.....	120
8.	Anexo.....	144

LISTA DE CUADROS

Cuadro	Páginas
1. Formas de uso e industrialización de la pitahaya.....	9
2. Plagas de la pitahaya.....	47
3. Enfermedades de la pitahaya.....	49
4. Material colectado y fijado en FAA del esporofito vegetativo.....	60
5. Material colectado y fijado en FAA del esporofito reproductivo.....	61
6. Tratamientos para el experimento de germinación de semillas de pitahaya.....	68
7. Cronograma de evaluación del experimento de germinación de semillas de pitahaya.....	70
8. Tratamientos del experimento de enraizamiento de esquejes de pitahaya.....	71
9. Porcentaje de germinación por tratamiento a los siete días después de la siembra.....	111
10. Análisis de comparación de medias de Tukey para la temperatura (T).....	112
11. Porcentaje de germinación y número de semillas no viables por tratamiento a los 14 días después de la siembra.....	113
12. Análisis de comparación de medias de Tukey para el factor dosis (D).....	116
13. Análisis de varianza del experimento de germinación de semillas de pitahaya.....	146
14. Análisis de varianza del experimento de enraizamiento de esquejes de pitahaya.....	146

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1. Morfología de la pitahaya.....	14
2. Anatomía de las cactáceas.....	26
3. Biología floral de las angiospermas.....	38
4. Anatomía e histología vegetativa y reproductiva.....	66
5. Material utilizado para el experimento de germinación de semillas.....	69
6. Material utilizado para el experimento de enraizamiento de esquejes.....	72
7. Esporofito vegetativo de la pitahaya.....	74
8. Cortes longitudinales del ápice de una raíz adventicia.....	75
9. Corte longitudinal de una raíz adventicia.....	76
10. Cortes transversales de una raíz adventicia.....	77
11. Esquema de un corte transversal de una raíz lateral con crecimiento secundaria..	78
12. Cortes transversales de un tallo de un año.....	81
13. Apariencia macroscópica de los tallos colectados y muestreados con diferentes edad de crecimiento a partir de su emergencia.....	83
14. Cortes transversales de un tallo de dos años.....	84
15. Arreglo anatómico interno de los diferentes tipo de tallos que puede presentar la pitahaya.....	86
16. Cortes transversales de una yema de un año.....	87

17. Cortes transversales de yema de dos años.....	88
18. Corte longitudinal de un botón floral en estado 1 (35 días de preantesis).....	90
19. Cortes longitudinales de un botón floral en estado 2 (30 días de preantesis).....	92
20. Cortes longitudinales de un botón floral en estado 3 (25 días de preantesis).....	93
21. Cortes longitudinales de un botón floral en estado 4 (20 días de preantesis).....	95
22. Cortes transversales de un botón floral en estado 5 (15 días de preantesis).....	97
23. Cortes transversales de un botón floral en estado 6 (10 días de preantesis).....	99
24. Cortes transversales de un botón floral en estado 7 (5 días de preantesis).....	101
25. Cortes transversales de una flor en estado de antesis (día cero).....	103
26. Cortes transversales de un fruto en estado 1 (15 días de postantesis).....	105
27. Cortes transversales de un fruto en estado 2 (30 días de postantesis).....	107
28. Cortes transversales de los lóculos de tres estados de botones florales y de una flor en estado de antesis.....	109
29. Semillas germinadas y no germinadas al segundo día de haber realizado la siembra.....	111
30. Plántulas de semillas germinadas a los 7 días después de haber realizado la siembra.....	112
31. Plántulas de semillas germinadas a los 14 días después de haber realizado la siembra.....	113
32. Raíces producidas a los 45 días después de haber realizado la siembra de los esquejes.....	116

33. Morfología observada en la pitahaya.....	144
34. Cortes transversales de una raíz adventicia lateral primaria y una raíz lateral secundaria.....	145

1. Introducción

La pitahaya es nativa de los bosques caducifolios tropicales de México, las Antillas, América Central y norte de América del Sur (Valiente-Banuet *et al.*, 2007). Desde el punto de vista ecológico, cultural y económico el género *Hylocereus* es considerado como uno de los grupos de cactáceas más importante del continente americano. Las frutas son ricas en antioxidantes, los cuales pueden ayudar a prevenir o retrasar el daño oxidativo de lípidos, proteínas y ácidos nucleicos (Norziah *et al.*, 2008).

En México el 62.8 % de la superficie del territorio nacional son zonas áridas, esto hace que prácticamente sea indispensable el riego para desarrollar la agricultura (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978), por otra parte y de acuerdo con Meráz-Alvarado *et al.* (2003), la pitahaya tiene un alto potencial productivo, por su alta tolerancia al estrés ambiental que va desde sequía, temperaturas extremosas y suelos pobres en nutrientes y materia orgánica (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012), puede ser cultivada en zonas no aptas para otros cultivos agrícolas, como en suelos calcáreos, salinos y pedregosos. Tiene una amplia gama de manifestación agroecológica (Lim, 2012) y según Hernández-Soto (2014) el cultivo de la pitahaya es una alternativa económica en la región de Santa Ana Teloxtoc en Tehuacán, Puebla. La importancia y el potencial productivo de las pitahayas, también radica en que presenta una alta variabilidad genética, una amplia distribución, una alta rentabilidad y por ser considerada una fruta exótica debido a su llamativo aspecto con gran demanda en los mercados locales e internacionales (Castillo-Martínez *et al.*, 2003) como, Europa, Estados Unidos y Japón (Castillo-Martínez *et al.*, 2005).

La demanda de la pitahaya (*Hylocereus undatus* Haworth) en México es creciente y la producción actual sólo satisface los mercados locales y muy incipientemente algunos regionales (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012). La producción actual es obtenida en huertos familiares con superficies pequeñas. Se estima que en el país existen 100 ha cultivadas, superficie en la que se obtienen aproximadamente 300 t·año⁻¹, que equivalen a 3 t·ha⁻¹. La mitad de la superficie y del volumen de producción corresponden a la península de Yucatán (Castillo-Martínez *et al.*, 2003). Actualmente se cultiva comercialmente en Israel, Tailandia, Filipinas, Japón, Taiwán, Sri Lanka, el

sur de China, Malasia, Indonesia y el norte de Australia (Lim, 2012). Jaya (2010), reportó que Indonesia puede desempeñar un papel importante en el mercado internacional de la pitahaya en el futuro, ya que las zonas de este país cumplen con los requisitos ecológicos para el crecimiento y producción de estos frutos.

Actualmente existe la tendencia de consumo de alimentos nutraceuticos o funcionales porque previenen algunas enfermedades degenerativas y contribuyen a mantener la buena salud de quien lo consume, lo que ha generado gran interés por estudiar el contenido de sustancias con actividad antioxidante en frutos de pitahaya (Ramírez-Ramos *et al.*, 2015; Stintzing *et al.*, 2002). En cuanto el contenido de sustancias antioxidantes Wybraniec *et al.*, (2001) y Esquivel *et al.* (2007), reportaron la presencia de betacianinas en la pulpa de los frutos de la especie *Hylocereus polyrhizus*. Por otro lado Vargas *et al.* (2013), demostraron la presencia de antocianinas en la cáscara de la especie *Hylocereus undatus*. Liaotrakoon *et al.* (2013), encontraron compuestos bioactivos tales como flavonoides, fenoles, polifenoles, carotenoides y fitoalbuminas en el fruto de la pitahaya y según Song *et al.* (2016), reportaron que estos compuestos bioactivos naturales ayudan en la prevención del desarrollo de la obesidad, la diabetes y otras enfermedades metabólicas. Por otro lado Ariffin *et al.* (2009), reportaron la presencia de ácidos grasos, de ácido linoleico y de ácido oleico, mientras que Lim *et al.* (2010), demostraron que el aceite de semillas de pitahaya tiene un alto nivel de lípidos funcionales y que pueden ser utilizadas como una fuente de aceite esencial. Lee *et al.*, (2013) y García-Cruz *et al.* (2013), reportaron la actividad antioxidante y reológica, respectivamente, del polvo de la fruta pues detectaron la presencia de ácido ascórbico, compuestos fenólicos, 2,2'-azinobis (3-etilbenzotiazolina-6-H₂SO₄) y finalmente la presencia de betacianinas. Por otra parte, Nurmahani *et al.* (2012), reportaron que los extractos de cáscara del fruto presentan una potente actividad antibacterial. Liaotrakoon *et al.* (2013a), reportaron la presencia de polisacáridos en la pulpa y la cáscara del fruto, mientras que Wichienchot *et al.* (2010), encontraron que estos compuestos presentan propiedades probióticas. Rodríguez-Díaz *et al.* (1995), extrajeron colorantes naturales de la cáscara del fruto por la presencia de pigmentos como las betacianinas y las betaxantinas.

La pitahaya es más rica en calcio, fósforo, potasio y vitamina C, comparada con la manzana, la naranja y la piña. Es una fuente de agua, calorías, ácido ascórbico, fósforo y carbohidratos. Cada 100 g de pitahaya contienen 89.4 mg de agua, 36 mg calorías, 25 mg de ácido ascórbico, 19 mg de fósforo y 9.2 g de carbohidratos, no obstante es deficiente en hierro y vitamina A, pero presenta un alto contenido de sodio y potasio (Castillo-Martínez, 2006; Meráz-Alvarado *et al.*, 2003).

La gran importancia ecológica y económica que *Hylocereus* ha adquirido en años recientes, hace evidente la urgente definición de estrategias, que involucren aspectos biológicos (botánicos), ecológicos, tecnológicos y socioeconómicos, para nuestro país (Ortiz-Hernández, 2000). El rendimiento de este cultivo puede verse disminuido por el ataque microorganismos tales como bacterias, hongos y virus, así como por el ataque de insectos, esto puede producir pérdidas económicas de hasta el 44 % (Valencia-Botín *et al.*, 2013).

2. Antecedentes

2.1. Importancia de las cactáceas

Mesoamérica, la región culturalmente definida desde el centro de México hasta el noroeste de Costa Rica, es uno de los más importantes centros de domesticación de plantas en el mundo (Casas y Barbera, 2002). Estudios etnobotánicos realizados en esta región indicaron que los cactus han sido domesticados por culturas precolombinas (Valiente-Banuet *et al.*, 2007), ya que encontraron fósiles coprolíticos con más de 9000 años de antigüedad en cavernas de México que presentaron fragmentos de agaves y cactus (Nobel, 1998). Los arqueólogos han revelado que varias especies de *Opuntia*, así como varios cactus columnares y en forma de barril se encontraban entre el recurso vegetal más importante utilizado por los seres humanos en la prehistoria de Mesoamérica. Algunos etnobotánicos también han documentado que decenas de especies de cactus son actualmente utilizados por los pueblos indígenas de esta área, lo que indica que varias especies de *Opuntia* y cactus columnares están en etapas avanzadas de la domesticación (Casas y Barbera, 2002). La recolección de frutos de muchas especies de cactus, puede modificar su abundancia y su estructura poblacional (Nobel, 1998).

Debido a su morfología inusual del tallo y sus atractivas flores, los cactus se hicieron muy populares en los jardines y hogares europeos a partir del siglo XVI. De hecho, coleccionistas, aficionados y paisajistas han ejercido una gran influencia en la comercialización de cientos de especies de cactus en Canadá, los Estados Unidos, México, Gran Bretaña, Bélgica, Holanda, Francia, Alemania, Suiza, República Checa, Japón, Taiwán, Nueva Zelanda, Australia, Zimbabue, Sudáfrica y muchos otros países (Nobel, 1988).

Varias especies de cactus son cada vez más importantes en el mundo como fuente de frutas, hortalizas y forrajes (Esquivel y Araya-Quesada, 2012). Las cactáceas son consideradas como plantas con tallos suculentos, adaptados a ambientes áridos y semiáridos; de las 1600 especies conocidas aproximadamente el 7% son epífitas, muchas de las cuales viven en regiones húmedas (Ortiz-Hernández, 2000), y han sido motivo de atención en nuestro país desde tiempos remotos pues jugaron un papel importante, principalmente como alimento y medicinal, adquiriendo

tanta importancia que algunas de ellas llegaron a ser deificadas, como en el caso del nopal (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). De las numerosas especies de cactáceas las de mayor importancia económica por sus frutos pertenecen a los géneros *Opuntia*, *Stenocereus* e *Hylocereus* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978); sin embargo, existen otros cactus epifitos, columnares y globosos cuyos frutos tienen una importancia regional, como los de los géneros *Ferocactus* y *Echinocactus* (Esquive y Araya-Quesada, 2012).

Otro aspecto importante es por el contenido de betalainas que son pigmentos nitrogenados solubles en agua que comúnmente se encuentran en las vacuolas y se dividen en betacianinas y betaxantinas (Wybranec and Mizrahi, 2002). El efecto positivo de las betalainas contra los trastornos relacionados con el estrés humano se debe a su potencial para inhibir la oxidación y peroxidación lipídica. Han sido observados efectos anti-inflamatorios, anti radicales, actividad antioxidante y también se ha descrito el efecto inhibitorio de la betalaina en el crecimiento de las células del melanoma (Dong *et al.*, 2014; Esquivel y Araya-Quesada, 2012).

Los cactus también son importantes ya que en lugares áridos se utilizan para fijar el suelo y prevenir la erosión de las lluvias que normalmente se producen de forma intensa en algunas épocas del año (Nobel, 1998). También son importantes según lo reportado por Mizrahi *et al.* (2002), ya que las plantas de esta familia pueden aminorar el aumento de CO₂ en la atmósfera que aumenta la temperatura y la sequía, también pueden disminuir la pérdida de fertilidad natural de los suelos, así como el cambio de tierras fértiles en zonas desérticas. Por lo tanto Mizrahi *et al.* (2007), sugiere establecer este tipo de plantas como nuevos cultivos para las zonas donde el agua es un factor limitante para la producción agrícola como ocurre en Israel y otros países áridos.

2.2. Origen y distribución de la pitahaya

Según Rodríguez (1996), la pitahaya es originaria de la Martinica o de Colombia. Su distribución es en regiones húmedas y cálidas situadas entre latitudes de 10° S y 25° N (Grimaldo-Juárez *et al.*, 2001). Se encuentra desde el nivel mar hasta los 3,500 m y a temperaturas promedio de 13 a 28.5 °C (Cáliz de Dios, 2004). Se distribuye en Costa Rica, Guatemala, Venezuela, Panamá, Uruguay, Brasil, Colombia, Nicaragua y México (Rodríguez, 1996). En México se

encuentra de forma silvestre en los estados de Campeche, Chiapas, Colima, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Cálix de Dios, 2004), donde se han identificado diversas especies, tales como, *Hylocereus undatus*, *H. purpusii*, *H. ocamponis*, *H. guatemalensis*, *H. stenopterus*, *H. napoleonis*, *H. speciosus*, *H. calcaratus*, *H. escuintlensis* en regiones tropicales y subtropicales. Los países con mayor número de especies son: México, 12; Colombia, 8; Guatemala y Panamá, 6; Costa Rica, 5; Venezuela, 4; y Nicaragua, Cuba, República Dominicana y Martinica, 3 (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). La distribución de la pitahaya en el mundo se realizó después de la conquista, primeramente pasó a formar parte de colecciones privadas y fundaciones, principalmente en Inglaterra, Francia, España y China, y posteriormente se cultivó de forma comercial (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012).

2.3. Posición taxonómica

2.3.1. Las cactáceas

Las cactáceas son plantas dicotiledóneas que pertenece a la subclase *Caryophillydae* (Esquivel y Araya-Quesada, 2012) y la familia *Cactaceae* comprende a tres subfamilias que son las siguientes: *Pereskioideae*, *Opuntioideae* y *Cereoideae* y estas subfamilias compuestas por unos 143 géneros, que a su vez comprenden más de 1500 especies (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978).

La subfamilia *Cereoideae* incluye gran cantidad de géneros distribuidos en toda América, con hábitos muy variados (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Una característica que diferencia entre la subfamilia *Pereskioideae* y la subfamilia *Cereoideae*, es que las especies de esta última subfamilia presentan una corteza exterior que consiste en un hipodermis pluriestratificada, aunque también se encuentra en los miembros de la subfamilia *Opuntioideae* (Wallas y Gibson, 2002).

2.3.2. La pitahaya

Reino: Plantae (Whittater, 1969)

División: Magnoliophyta (Cronquist, Takhtajan & Zimmermann, 1966)

Clase: *Magnoliopsidae* (Cronquist, Takhtajan & Zimmermann, 1966)

Subclase: *Caryophyllidae* (Takhtajan, 1966)

Orden: *Cactales* (Britton and Rose, 1919)

Familia: *Cactaceae* (Lindley, 1836)

Subfamilia: *Cereoideae* (Schumann, 1898)

Tribu: *Hylocereae* (Buxbaum, 1958)

Subtribu: *Hylocereinae* (Buxbaum, 1958)

Género: *Hylocereus* (Berger, 1909)

Especie: *H. undatus* (Haworth, 1918)

Nombre común: pitahaya (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Britton y Rose, 1963; Cronquist, 1981).

Existen hasta 27 especies del género *Hylocereus*, de las cuales sólo 19 tienen descripciones taxonómicas y, de éstas, tres son consideradas como sinonimias, de tal forma que, de acuerdo con publicaciones válidas para la taxonomía de cactáceas, a la fecha hay 16 especies formalmente descritas, de estas 16 especies del género 12 se encuentran en México (Rodríguez, 2000a).

La pitahaya (*Hylocereus sp.*) se encuentra ampliamente distribuida en la selva tropical y subtropical de México y representa un recurso fitogenético con potencial frutícola, ornamental y medicinal (Bárcenas-Abogado, *et al.*, 2002).

2.4. Usos de la pitahaya

Esta planta se ha aprovechado desde épocas remotas, a través de la recolección de sus frutos para el consumo, o del uso de tallos o flores para la preparación de remedios caseros (Rodríguez, 1993) (cuadro 1).

Las plantas de pitahayas y las partes que la forman se destinan a diferentes usos: ornamentales, barreras protectoras, medicinales y alimenticios, que incluso pueden compatibilizarse con su función productiva (Rodríguez, 2000) (cuadro 1).

Actualmente el uso más común es como fruta fresca y por su alto contenido nutritivo es una alternativa alimenticia de alta calidad (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012), la pulpa procesada puede ser utilizada para la elaboración de refrescos, jarabes, mermeladas, helados y gelatinas (Esquivel y Araya-Quesada, 2012). Dentro de su uso potencial, en Nicaragua y algunos lugares de México se destacan el consumo de tallos tiernos, de sabor similar al del nopal verdura, por lo que pueden cocinarse o formar parte de una ensalada (Meráz-Alvarado *et al.*, 2003). Los tallos también tienen un alto valor como forraje para el ganado mayor (ovinos, bovinos, caprinos, etcétera) y también es bien aceptado por las aves (Castillo-Martínez, 2006) (cuadro 1).

Entre los usos más conocidos está el de planta de ornato, que fue el primer uso que le dieron los países europeos; actualmente, en los países del sureste asiático y Australia se comercializa como planta de ornato. En este último, las flores se utilizan para arreglos florales (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012). La pitahaya también se utiliza como portainjerto de varias cactáceas ornamentales y de especies raras o carentes de clorofila (Castillo-Martínez, 2006) (cuadro 1).

A la pitahaya también se le ha dado un uso medicinal, ya que el consumo de los frutos en ayunas es eficaz para el tratamiento de la gastritis y para la regulación del sistema digestivo (Castillo-Martínez, 2006), debido a la gran cantidad de mucopolisacárido que contiene. Por otra parte las semillas contienen captina, la cual funciona como un tónico cardíaco utilizado en problemas cardiovasculares (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012) (cuadro 1). De las flores se puede preparar una infusión y administrar oralmente para el tratamiento y control de algunas enfermedades del corazón, ya que por su contenido de captina, regula la presión arterial (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012; Ortiz-Hernández *et al.*, 2012). Las especies rojas son ricas en betalainas, por lo que aumenta su interés en el comercio de productos antioxidantes y colorantes naturales para alimentos, los cuales pueden ser usados en la industria de los alimentos y farmacéutica (Castillo-Martínez, 2006; del Ángel-Pérez *et al.*, 2012) (cuadro 1).

Cuadro 1. Formas de uso e industrialización de la pitahaya.

Parte	Usos	Industrialización
Planta	Ornamental	Jardinería y arquitectura del paisaje
	Cercos vivos	
Tallos	Alimentación humana	Guisos
	Alimentación animal	Forraje
	Medicinal	Medicamentos
	Cosmetológico	Champús y jabones
Flores	Ornamental	
	Medicinal	Medicamentos (cardiotónicos)
	Cosmetológico	Esencias
Frutos	Ornamental	
	Alimentación humana	Pulpa congelada
		Jugos
		Jarabes
		Licores
Salsas		
	Liofilizados	
Alimentación animal	Forrajes	
Medicinal	Medicamentos (por ejemplo la captina)	
Industrial	Colorantes	
Cáscara	Industria	Colorantes
		Pectinas

Modificado de: Castillo-Martínez, 2006; Esquivel y Araya-Quesada, 2012; Ortiz-Hernández y Carrillo-Salazar, 2012.

2.5. Morfología de la pitahaya

Es una planta perenne de rápido desarrollo (Gunasena *et al.*, 2007; Mizrahi y Nerd, 1999) y dependiendo de las condiciones en que se encuentre, esta planta, puede presentar diversos hábitos de crecimiento: es decir, normalmente se le considera como epífita sobre la copa de los árboles (figura 1A), pero posteriormente pueden dirigir sus raíces al suelo y convertirse en hemiepífita. También tienen hábitos de crecimiento rupestre al crecer sobre rocas o peñascos (Ortiz-Hernández, 1999).

2.5.1. Raíces

Como cactácea, las raíces de la pitahaya poseen características de tipo xerofítico pues se han tenido que adaptar a condiciones adversas (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012). Presenta dos tipos de raíces; la primaria que se encuentra en la plántula germinada, se origina en la radícula y con el tiempo deja de desarrollarse y se atrofia (Rodríguez, 1996) y las adventicias que se desarrollan principalmente a partir del tallo dentro del suelo (figura 1B). Las raíces adventicias crecen siguiendo el nivel del suelo a una profundidad de 5 a 25 cm y su área de desarrollo es de aproximadamente 30 cm de diámetro entorno al tallo, son largas, delgadas y ramificadas (raíces laterales) y se distribuyen superficialmente en el suelo (Rodríguez, 1997). Las raíces laterales de primer orden se producen después de una prolongada sequía y cumplen funciones de sostén y fijación de la planta a su tutor y al mismo tiempo la de absorber sustancias nutritivas y agua del ambiente con sales disueltas. El color de las raíces es café claro y su longitud puede ser de varios metros (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012).

2.5.2. Tallos

Los tallos forman básicamente el cuerpo de la planta (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012), estos tallos son largos, flexuosos y delgados, con tres costillas, a veces dos o cuatro. Los bordes de las costillas son ondulados y fibrosos dependiendo de la edad de la planta (figura 1C). Estos tallos son llamados filocladodios, trepan los árboles son muy largos y ramificados, de 3 a 7 cm de diámetro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978), son suculentos o carnosos, en la parte central muestran un cilindro lignificado en donde se encuentran los haces vasculares rodeando a la médula (cilindro

vascular central), de aproximadamente 1 cm de diámetro (Britton y Rose, 1963). Los tallos están divididos en segmentos de 40 a 150 cm de largo, son de color verde claro brillante en etapas iniciales y verde oscuro opaco en etapas avanzadas o en estado adulto y sobre el margen de la costilla presentan un borde muy delgado de color rojizo (Rodríguez, 1997). El tallo puede alcanzar hasta seis metros o más, dependiendo de las condiciones de crecimiento. En cuanto a los estomas Grimaldo-Juárez (2001), reportó que esta especie presenta estomas paracíticos los cuales, están hundidos en la epidermis y los tejidos del tallo contienen un volumen considerable de parénquima, sin embargo no presentan un estrato de cera. El tallo cumple las funciones fotosintéticas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978).

Posee el metabolismo MAC, que le permite sintetizar ácido málico, ya que abre sus estomas durante la noche para fijar CO₂, cuando la temperatura es menor y la humedad relativa es mayor que durante el día y por lo tanto, al abrir sus estomas pierden menos agua (Andrade *et al.*, 2006). También esto le permite presentar una eficiencia en el uso del agua muy por encima de otras plantas cultivadas (Nobel, 1988). Presentan una eficiencia de uso de agua dos a cinco veces mayor que las plantas C₃ y C₄ bajo condiciones ambientales similares (Andrade *et al.*, 2006).

2.5.3. Hojas

La base de las hojas es carnosa y poco prominente, el peciolo no se forma y el limbo es reducido, adquiriendo formas cónicas o cilíndricas y persisten en forma de espinas cuando los tejidos se esclerifican (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978).

Las areolas corresponden a la región del tallo donde se encuentran las yemas son redondeadas y con tricomas muy finos de color blanco. Se desarrollan en las ondulaciones de las costillas del tallo, y presentan algunas espinas cortas, las areolas se ubican a distancias de 3 a 4 cm una de la otra, presentan de 1 a 3 espinas de 2 a 4 mm de longitud (Martínez, 2013; Rodríguez, 1997), la mayoría de espinas son de color amarillento a café claro (figura 1D). Generalmente el número de espinas aumenta conforme madura el tallo, aunque en etapas muy viejas el tallo es desprovisto de espinas y yemas debido a que el haz vascular se engrosa tanto que el tejido succulento desaparece (Castillo-Martínez *et al.*, 1996). Estas areolas son muy importantes porque

presentan yemas vegetativas y reproductivas, es decir dan origen a las ramas vegetativas y a las flores de la pitahaya (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978).

2.5.4. Flores

Las flores de la pitahaya son solitarias, sésiles, infundibuliformes, hermafroditas, alógamas o autógamas, de simetría radial, grandes (de 20 a 40 cm de longitud y hasta 25 cm en su diámetro mayor), muy vistosas, abren en la noche y solamente en una ocasión lo que dificulta el manejo en la polinización y es aromática (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012; Rodríguez, 1993). Los pétalos y sépalos no están perfectamente diferenciados, por lo que en conjunto se les conoce como perianto de tépalos, los externos son largos, delgados y de color verde (Britton y Rose, 1963) y Potrero-Andrade (2003), reportó que presenta de 41 a 56 tépalos, excepto el último verticilo que se encuentra antes de los tépalos internos que es de color amarillo, mientras que los tépalos internos son menos numerosos pueden presentar de 19 a 23, los cuales son más anchos y casi siempre blancos (figura 1F), sin embargo pueden ser amarillos o rosados. La flor presenta numerosos estambres, anteras amarillas y esto protegido por brácteas completamente verdes o verdes con orillas rojas (figura 1E). Los estambres están completamente erectos y el estilo adopta una posición de reposo con sus lóbulos hacia las anteras, para facilitar la autopolinización (Rodríguez, 1993). El ovario es ínfero, cubierto de un pericarpelo con escamas triangulares o con espinas en el caso de *Selenicereus*. Tiene un sólo lóculo el ovario, con una cámara nectarial, El estilo es grande y tubular de 20 cm de longitud y 0.5 cm de diámetro (Rodríguez, 1993). El estigma presenta 24 lóbulos delgados de color verde cremoso, son largos y granulosos, que pueden presentar divisiones, cuando la flor abre (Le Bellec *et al.*, 2006). En el ovario se observa una gran cantidad de óvulos, cuya placentación es parietal. El óvulo es campilótropo, bitégmico y crasinucelado (Engleman, 1960).

2.5.5. Fruto

Es una baya globosa que suele reventar en la madurez, debido a la presión interna del desarrollo de las semillas, es de forma ovoide a casi esférica, mide de 8 a 15 cm de largo y de 6 a 10 cm de diámetro, su cáscara es de color rosado intenso a rojizo (figura 1G y 1H). El fruto esta

cubierto con escamas foliáceas o brácteas distribuidas helicoidalmente; es de pulpa dulce y abundante, de color blanco o con varias tonalidades de rojo (Ortiz-Hernández, 2000). Se menciona que la parte comestible del fruto es el "mesocarpio", el cual tiene una textura mucilaginoso con muchas semillas pequeñas (figura 1H). El peso del fruto varía de 350 a 700 g. En promedio está constituido por 70% de pulpa y 30% cáscara. Los frutos se desarrollan del ovario y del "receptáculo" que lo rodea. La pitahaya de pulpa blanca, es poco dulce, pues tiene 10.6 ° Brix (Castillo-Martínez *et al.*, 2003) (figura 1H).

2.5.6. Semillas

Las semillas son numerosas, pequeñas de 1 a 2 mm de diámetro (Ortiz-Hernández, 2000), Potrero-Andrade (2003) reportó que son de forma acuminada en la parte micropilar y anchas en la región calazal, obovadas, con el hilo subbasal, la testa reticulada (Cáliz de Dios, 2004) y con funículo largo el cual une a la semilla con la pared interna del fruto (placenta), en la madurez, se observan las semillas distribuidas en toda la "pulpa" (Ortiz-Hernández, 2000). La testa es negra, brillante y lisa y se dice que están rodeadas por una sustancia pegajosa (Castillo-Martínez *et al.*, 1996) (figura 1I). Su número cromosómico somático básico es $n= 11$ puesto que la planta es diploide ($2n= 2x= 22$) (Cáliz de Dios, 2004; Grimaldo-Juárez *et al.*, 2001; Tel-Zur *et al.*, 2004).

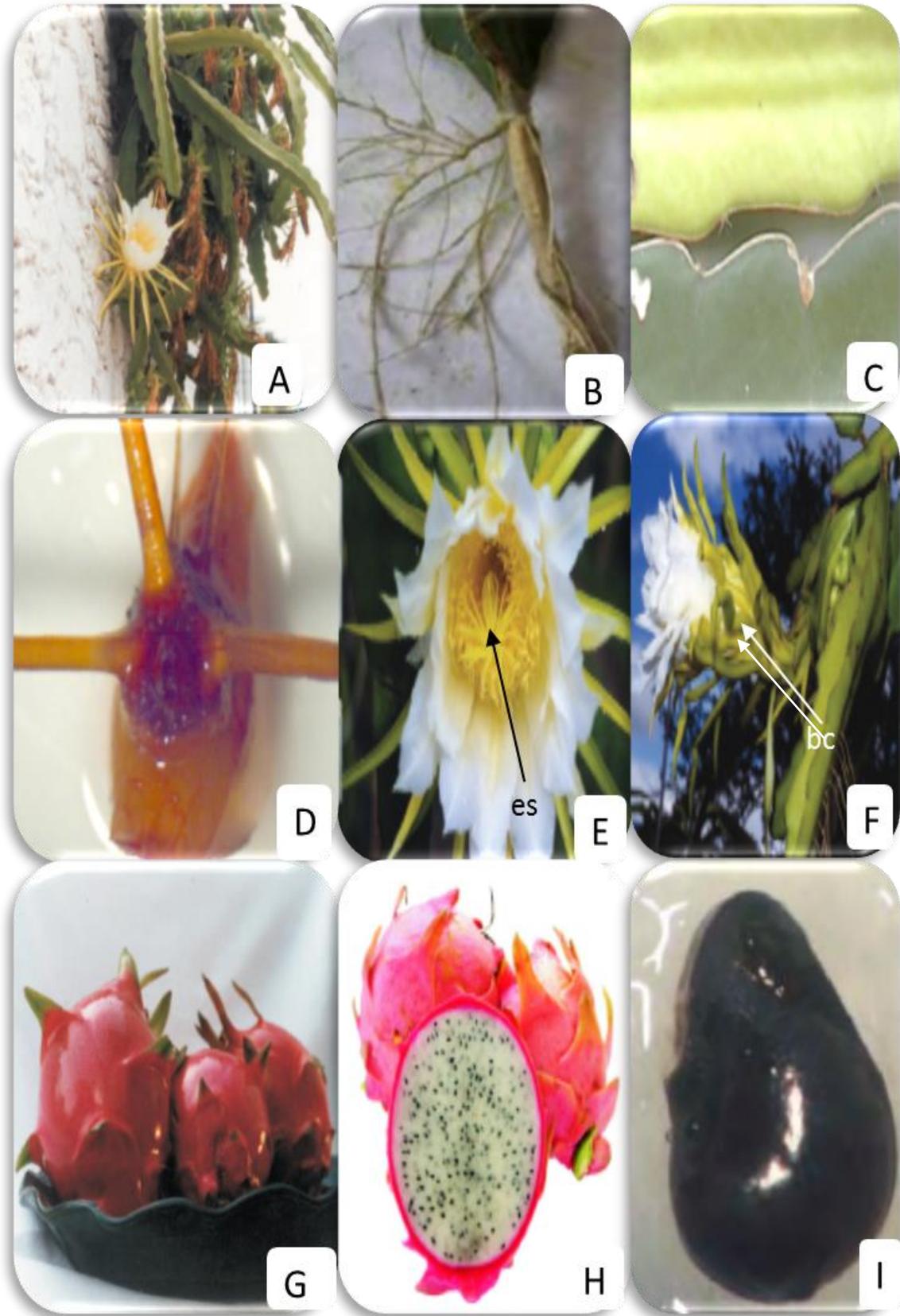


Figura 1. Morfología de la pitahaya. A, planta de pitahaya creciendo y floreciendo sobre un árbol (tomado de SAGARPA, 2000). B, sistema radical adventicio proveniente del haz vascular (tomado de Suárez-Román, 2011). C, tallos con tres costillas y los márgenes ondulados de color rojizo (tomado de García-Aguilar, 2007). D, areola con 5 espinas con su yema axilar (tomado de García-Aguilar, 2007). E y F, flor en anthesis (tomado de Ortiz-Hernández *et al.*, 2012): E, vista de frente: se observan las bracteas verdes, los tépalos blancos, las anteras y el largo estilo con su estigma (es); F, vista lateral: se observan las bracteas (bc) presentes en el tubo y en el pericarpelo que encierra al ovario. G, fruto que presenta los restos de los pétalos de la flor, con escamas de color rojo con las puntas verdes en la cáscara (tomado de SAGARPA, 2000). H, fruto de pulpa blanca cortado longitudinalmente donde se puede observar la cicatriz de los tépalos, la cáscara de color roja, la pulpa blanca y las semillas negras (tomado de Le Bellec *et al.*, 2006). I, vista general de una semilla de pitahaya (tomado de Suárez-Román, 2011).

2.6. Anatomía

2.6.1. Anatomía de plantas dicotiledóneas

2.6.1.1. Raíz

El meristemo apical de la raíz y del tallo produce las células y tejidos del cuerpo primario de la planta, tales como la epidermis, la corteza y los tejidos vasculares primarios y por lo tanto dan lugar a un crecimiento de elongación o extensión de los órganos (Chaffey, 2013). Mientras que el crecimiento secundario (sinónimo de engrosamiento secundario) es promovido por los dos meristemas secundarios situados lateralmente; el cámbium (que forma el tejido vascular secundario) y el felógeno (que origina al corcho y a la felodermis). El crecimiento secundario da por resultado un aumento de la circunferencia del órgano (Chaffey, 2002). El resultado de la actividad meristemática del cámbium y del felógeno de los meristemas secundarios forman el cuerpo secundario de la planta que consta de xilema secundario, floema secundario y peridermis (súber o corcho y felodermis), respectivamente (Evert y Eichhorn, 2006). Los términos primario y secundario indican el orden en el que se producen estas dos formas de crecimiento, una ocurre antes y la otra después (Chaffey, 2002).

Los tejidos meristemáticos de las raíces se caracterizan con base al origen, la posición y forma de desarrollo (Macleod, 1991). El meristemo apical de la raíz presenta una posición súbapical, quedando cubierta por estratos protectores correspondientes a la cofia (Gallagher, 2013). Este meristemo apical consta comúnmente de cuatro grupos de células iniciales, un grupo

para formar el cilindro vascular central, el segundo grupo para formar la corteza, el tercer grupo de iniciales formará la caliptra o cofia y el cuarto y último grupo conforman las iniciales de la rizodermis (Byrne, 1974).

La caliptra se localiza en la punta más extrema de las raíces. Es un tejido vegetal único, que se deriva de las células meristemáticas, ya sea de forma independiente o al mismo tiempo que la rizodermis (Sievers *et al.*, 2002). Las funciones de la caliptra son la de protección de las células del meristemo apical de la raíz del efecto abrasivo del suelo durante su penetración y crecimiento, participa en la secreción de mucílago y es responsable de la regulación de la curvatura de las raíces ocasionado por el geotropismo positivo (Scott, 1977).

La rizodermis es el estrato más externo de células que rodean a la raíz (Scott, 1977) y estructuralmente son alargadas, están muy juntas y muchas de ellas forman pelos radicales (que son tricomas unicelulares, uniseriados y no ramificados). Estos pelos radicales tienen una función en la absorción de agua con sales minerales disueltas (Byrne, 1974). También constituyen un sitio de secreción de materiales de la raíz hacia la rizosfera, como compuestos alelopáticos, los cuales tienen la función de inhibir el desarrollo y crecimiento de organismos patógenos o competidores (Meyer y Peterson, 2013).

El término general hipodermis hace referencia a uno o más estratos de células situado junto a la epidermis de muchos órganos y se componen de células que difieren de las del interior subyacente (Peterson, 1989). En las raíces, una hipodermis es la parte más externa de la corteza, por lo tanto, la exodermis es un tipo de hipodermis en el que las células suelen presentar banda de Caspari (Meyer y Peterson, 2013). Estas bandas contienen más lignina y suberina que el resto de células con pared primaria (Scott, 1977).

La endodermis forma una vaina de un estrato celular de espesor que rodea al tejido vascular (Scott, 1977); presenta una banda de Caspari. Prácticamente todas las raíces de las plantas vasculares presentan la banda de Caspari en su endodermis (Peterson, 1989).

El periciclo anteriormente era considerado como un tejido homogéneo, sin embargo, actualmente cada vez hay más indicios de que el periciclo consiste en sustratos de diferentes poblaciones celulares, por lo tanto, no todas las células del periciclo pueden estar preparadas para la iniciación de raíces secundarias o laterales (Jansen *et al.*, 2013). El periciclo se encarga de mediar el movimiento de materiales que pasan de la corteza al cilindro vascular central y también puede participar en la formación del cámbium vascular y del corcho (Byrne, 1974).

El cilindro vascular central (delimitado por el periciclo), consta de xilema y floema primarios con restos de procámbium entre ellos (Byrne, 1974). El xilema primario suele estar en el centro de la raíz en forma de una estrella y suele estar formando arcos hacia la parte exterior de los haces de floema primario o en el caso de muchas especies leñosas, crecen juntos formando un anillo de crecimiento (Woods, 1991). Este tejido vascular le da soporte al sistema radical y funciona como una red conductora permitiendo el transporte de agua, sales minerales y mensajes químicos entre los órganos (Bishopp *et al.*, 2013). Es un tejido heterogéneo ya que se compone de células residuales de procámbium y sus derivadas indiferenciadas; éste es el tejido meristemático responsable del crecimiento radical secundario (Woods, 1991).

2.6.1.2. Tallo

En un tallo con crecimiento primario se distinguen tres sistemas de tejidos: el dérmico, el fundamental y el vascular (Evert, 2007). La disposición y estructura de los tejidos es como sigue, del exterior hacia interior: la epidermis, hipodermis, la corteza, los haces vasculares y la médula (Cutler *et al.*, 2008). Mientras que en los tallos que presentan crecimiento secundario el cámbium se origina en forma de cilindro situado entre el floema y xilema primarios con la participación del parénquima interfascicular, produciendo xilema secundario hacia el interior del eje y floema secundario hacia el parénquima cortical (Evert y Eichhorn, 2006). El aumento en espesor del tallo debido a la formación del xilema y el floema secundario ocasionan que la corteza y la epidermis se rasguen, propiciando la formación de felógeno, el cual produce hacia la médula un estrato celular denominado felodermis, mientras que hacia la epidermis se forma el súber o corcho de la misma manera que el crecimiento secundario de la raíz (Fahn, 1990).

La epidermis es el estrato de células más externo del cuerpo de la planta, la cual se deriva de la túnica del meristemo apical del tallo (Mauseth, 1988). Está constituida por diferentes tipos de células como son las células epidérmicas normales, células estomáticas, células oclusivas y distintos tipos de tricomas y está revestida por una sustancia muy resistente de naturaleza lipídica denominada cutina (Fahn, 1990). Las funciones normales de la epidermis son: limitación de la transpiración, protección mecánica, intercambio gaseoso a través de los estomas y almacenaje de agua y productos metabólicos (Evert, 2008). Los tallos y raíces poseen un estrato epidérmico único antes de sufrir un engrosamiento secundario (Fahn, 1990).

La hipodermis esta formada por uno o más estratos de células situados por debajo de la epidermis (Cutler *et al.*, 2008). Se origina mediante la división periclinal de las células derivadas del estrato interior de la túnica o de células más externas del cuerpo del meristemo apical que desarrollan características especiales, por lo tanto, pueden ser morfológica y fisiológicamente distintas a las células derivadas del tejido fundamental más profundo o corteza (Mauseth, 1988).

La corteza comprende la región entre la hipodermis y el estrato más externo del tejido vascular. Esta región contiene típicamente mucho parénquima con espacios intercelulares relativamente grandes, algunas células pueden contener cloroplastos, almidón, taninos y cristales (Evert y Eichhorn, 2006).

Hacia el interior se encuentra el sistema vascular del tallo y consta de un cilindro continuo o discontinuo que envuelve a la médula, es decir, a la porción central del tallo. En este cilindro pueden distinguirse dos tipos de tejido vascular: floema, que es normalmente externo, y el xilema, normalmente interno (Fahn, 1990).

La médula es un cuerpo más o menos cilíndrico de tejido situado en el centro del eje y rodeado por el tejido vascular. La médula está formada por un tejido bastante uniforme, de parénquima, en el que a menudo las células se disponen de manera laxa (Fahn, 1990). Pueden contener cloroplastos o bien amiloplastos y en diversas plantas puede contener esclereidas, células de tanino o células con cristales (Cluter *et al.*, 2008).

2.6.1.3. Ápice vegetativo

El meristemo apical se localiza en el ápice del tallo y junto con el tejido meristemático derivado de este formarán el cuerpo principal de la planta. El tallo con sus nudos, entrenudos, hojas, yemas axilares, brotes laterales y estructuras reproductivas son el resultado de la actividad de los meristemos apicales de las ramas. Dependiendo del tipo de estructuras producidas por el meristemo apical se distinguen entre vegetativas y reproductivas o florales (Evert, 2008). En muchas dicotiledóneas el ápice es estrecho y alargado, y la zona distal apenas se eleva por encima de los primordios de las hojas o incluso luce hendido (Evert, 2007). La actividad del meristemo apical se relaciona con el origen de las hojas. En las angiospermas el meristemo apical de la primera yema se diferencia en el embrión antes o después de la aparición del o los cotiledones (Fahn, 1990). El meristemo apical consiste en ciertas células, las iniciales, que son la fuente de todas las células del cuerpo de la planta y de las células derivadas de las iniciales, que están en división activamente, sin embargo, por su posición y planos de división darán lugar a diferentes tejidos meristemáticos más diferenciados que formarán a los sistemas de tejidos fundamental y vascular (Evert, 2008). Estas iniciales presentan una organización denominada túnica-cuerpo, donde la túnica consiste en uno o dos estratos de células los cuales se llaman dermatógeno y subdermatógeno, respectivamente; mientras que el cuerpo consiste de células madres, que puede ser o no estratificado y sus células derivadas formarán la médula (hecha de tejido fundamental), el tejido vascular primario (xilema y floema) y la mayoría de la corteza (constituida especialmente de tejido fundamental) (Evert y Eichhorn, 2006).

2.6.2. Anatomía de las cactáceas

2.6.2.1. Raíz

Una adaptación importante de las cactáceas para sobrevivir en el medio árido es la facilidad de absorción rápida de agua como la gran longitud que adquieren algunas de sus raíces, y el almacenamiento de agua en las enormes raíces tuberosas de algunas especies (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). La raíz de las cactáceas presentan una caliptra o cofia similar al resto de las plantas dicotiledóneas (Gibson y Nobel, 1986). La raíz presenta una rizodermis que generalmente consta de un estrato de células, los pelos radicales los cuales se forman mediante

proyecciones de las paredes celulares, aumentando la superficie disponible para la absorción de agua y nutrientes (Nobel, 1988). Pueden ocurrir asociaciones con micorrizas donde las hifas de las micorrizas penetran en la corteza de la raíz justo debajo de la epidermis lo que aumenta el área de absorción de agua y nutrientes del sistema radical. La corteza consiste de células de parénquima con grandes espacios intercelulares, lo que facilita el movimiento de agua y nutrientes desde la rizodermis hasta la endodermis que es un estrato de células con paredes celulares con suberina y sin espacios intercelulares, lo que impide el paso de agua y nutrientes que se transportan vía simplástica (Nobel, 1994). La región interior de la raíz se denomina estela que contiene el tejido vascular, el cual se organiza en un xilema en forma de estrella entre cuyos brazos se encuentran paquetes de floema. (Nobel, 1988). Al formarse las raíces secundarias se producen también raíces adventicias en el tallo o incluso a partir de las hojas durante la época de lluvias (Gibson y Nobel, 1986) (figura 2A).

2.6.2.2. Tallo

Las características anatómicas y morfológicas de especies de la familia Cactaceae están acordes con los ambientes áridos y semiáridos, estas modificaciones morfológicas van desde tallos columnares como en *Cephalocereus* hasta tallos globosos como el género *Mammillaria* pasando por los aplanados (cladodios) y los profundamente acostillados como en *Hylocereus* (Loza-Cornejo *et al.*, 2003).

La epidermis proporciona importantes caracteres taxonómicos para ayudar a distinguir entre géneros estrechamente relacionados (Terrazas y Mauseth, 2002). La epidermis presenta una gruesa cutícula impermeable, su estructura cambia con el tiempo ya que las células epidérmicas presentan diferentes características en las siguientes tres regiones: las cercanas al meristemo apical del tallo, las de la región media y las que se encuentran en las proximidades de la raíz. La epidermis es un estrato uniseriado de células cuadrangulares o rectangulares en sección transversal (Terrazas y Arias, 2003) (figura 2B).

La pared periclinal externa de la epidermis está cubierta por un estrato de secreciones serosas, la cual recibe el nombre de cutícula (figura 2B), esta cutícula es hidrófoba y contiene

quitina y una mezcla de ácidos grasos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978), los cuales se producen en el protoplasma y luego migran a través de la membrana plasmática y la pared celular y tiene como función proteger al tejido fotosintético y reducir la pérdida de agua (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003)

Las únicas aberturas físicas en la epidermis para el intercambio de gases con el aire circundante son los estomas; la abertura de cada estoma está regulada por las dos células oclusivas (Terrazas y Arias, 2003). Los estomas en las cactáceas están más o menos hundidos y su número parece que es más escaso en relación con el de las especies no xerófilas; el hundimiento determina la formación de espacios aéreos que se saturan de vapor de agua, lo que permite que la transpiración disminuya (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978) (figura 2C).

La hipodermis se produce generalmente debajo de la epidermis y por lo general se compone de más de un estrato de células en las plantas suculentas, y está compuesta de un tipo de células de colénquima, cuya función en la planta es proporcionar un soporte mecánico (Loza-Cornejo *et al.*, 2003). La hipodermis está formada por un número variable de hileras de células que presentan contornos irregulares que se caracterizan por que sus paredes celulares comúnmente están engrosadas y contienen altas concentraciones de peptina y hemicelulosa, pero no de lignina. La peptina (siendo hidrofílica) retiene el agua, con lo cual llena las paredes y hace a los tallos duros y flexibles, por lo que estos pueden extenderse y contraerse al perder agua, sin sufrir daño (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012) (figura 2D).

El tejido fundamental, corteza y médula llevan a cabo al menos dos funciones importantes relativas a la adaptación a la aridez como son: la fotosíntesis y el almacenamiento del agua. (Terrazas y Mauseth, 2002).

Justo debajo de la hipodermis se encuentra el clorénquima el cual se caracteriza por múltiples estratos de células dispuestas en empalizada (Herrera-Cárdenas *et al.*, 2000) (figura 2D). El clorénquima es verde intenso y es aquí donde se realiza la fotosíntesis, la luz atraviesa la epidermis y llega al clorénquima, donde es absorbida por la clorofila y los carotenos presentes en los cloroplastos. Las células del clorénquima son prismáticas, grandes alargadas radialmente, de

paredes delgadas y con abundantes cloroplastos generalmente de dos a ocho veces más largo que ancho (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978).

En la corteza los estratos más externos de esta región contienen cloroplastos escasos y presumiblemente llevan a cabo la fotosíntesis, pero el contenido de clorofila es progresivamente menor y se hace ausente en los estratos más internos. Estas paredes son finas y no lignificadas y son más flexibles que las paredes de las células en empalizada, lo que permite fácilmente los cambios de volumen de la célula cuando se produce una sequía y la tasa de ingreso de agua cae por debajo de la tasa de pérdida (García-Aguilar *et al.*, 2009). La mayor parte del agua en los tallos de cactus está en la corteza interior. Las células tienen grandes vacuolas y pueden perder cuatro veces más agua de la que se pierden de las células más pequeñas del clorénquima (Nobel, 1994).

El tejido fundamental también incluye células especializadas que participan en la secreción, como son las células de mucilago (figura 2D) y los laticíferos. Además, las células de este tejido pueden producir alcaloides, hormonas entre otros productos químicos (Terrazas y Mauseth, 2002).

Una diferencia de muchas cactáceas en relación con otras dicotiledóneas es la presencia de una médula radialmente gruesa en el centro del tallo (figura 2E). Este tejido forma una columna central cuyo diámetro varía con la edad y de acuerdo con las características de los diferentes géneros (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Esta médula está al centro, rodeada por los haces vasculares y generalmente ocupa una pequeña fracción del volumen del tallo, a excepción de las especies del subgénero *Platyopuntia*. Las células de la médula son generalmente de paredes delgadas, isodiamétricas y están vivas; actúan como tejido de reserva, a menudo contienen granos de almidón y pueden almacenar una gran variedad de aleloquímicos (Terrazas *et al.*, 2005).

Los haces corticales están presentes en todas direcciones y cambian de dirección con frecuencia. Estos haces contienen xilema y floema tanto primario como secundario (García-Aguilar *et al.*, 2009) (figura 2F). Los haces corticales parecen estar implicados en tres procesos: (1) el transporte de fotosintatos desde el exterior, hacia la corteza de empalizada clorofílica de la estela, (2) el transporte de azúcares hacia y desde las células de almacenamiento de la corteza interior no

fotosintética y (3) el transporte de agua en toda la corteza (Nobel, 1999). Mauseth y Sajeva (1992) concluyeron que los haces corticales han surgido de forma independiente en los cactus. Estos haces corticales están ausentes en la subfamilia Pereskioideae y Opuntioideae y generalmente están presentes en toda la corteza en los miembros de la subfamilia Cactoideae (Mauseth, 1999).

Los haces medulares, que son similares en tamaño a los haces corticales, se inician cerca del meristemo apical y pueden tener xilema y floema secundario, y sólo se han observado en la subfamilia Cactoideae (Terrazas y Mauseth, 2002) (figura 2G). Estos haces medulares están interconectados con los haces de la estela y en varios casos la atraviesan, hasta interconectarse con los haces corticales (Loza-Cornejo y Terrazas, 1996). La función de estos haces medulares es distribuir el agua y el almidón hacia y desde la amplia médula que presentan estas cactáceas. Aunque los haces medulares parecen ser relativamente ausentes en esta familia, pueden tener su origen filogénico en las primeras etapas de la evolución de las cactáceas (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2005).

El tejido vascular participa en el movimiento de las sustancias en las plantas y está altamente especializado en los cactus. Los haces vasculares más grandes forman parte de la estela que se encuentra entre la corteza interior y la médula. El xilema y el floema primario (figuras 2H y 2I) se desarrollan durante las etapas iniciales del crecimiento y posteriormente aparecen el tejido secundario (Terrazas y Mauseth, 2002).

Los vasos son estrechos, por lo general van de 10 a 60 μm de diámetro, están muertos en la madurez y consisten en tubos de pared primaria y secundaria (Nobel, 1999). Los elementos del vaso tienen placas con perforaciones simples, el xilema primario también presenta traqueidas sin perforaciones por lo que juegan un papel importante en la rápida conducción del agua entre las células adyacentes (Grego-Valencia *et al.*, 2015). En las cactáceas columnares de gran tamaño los haces vasculares dan a la planta adulta resistencia estructural para soportar su peso, resistir la flexión y el pandeo producido por los vientos sobre los grandes tallos suculentos (Terrazas y Mauseth, 2002).

El floema primario y secundario en la familia de las cactáceas varía entre especies, pero en general se compone de elementos del tubo criboso, células acompañantes y parénquima axial y radial. En la mayoría de los cactus con tallos alargados, los haces vasculares jóvenes de la estela pueden tener un estrato de fibras floemáticas que presentan paredes gruesas lignificadas, estas fibras suelen ser septadas y nucleadas (Terrazas *et al.*, 2005). Mientras que el floema secundario (figura 2I) se acumula, siendo el más viejo el floema más periférico el cual se colapsa y muere, mientras que el floema más joven y que está presente junto al cámbium vascular no se colapsa y presenta células vivas funcionales. En algunas especies, las células del parénquima floemático se pueden diferenciar en esclereidas (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998). En otras especies, generalmente aquellas con tallos globosos cortos no desarrollan fibras en el floema primario y tampoco presentan esclereidas asociadas al floema secundario o colapsado (Loza-Cornejo y Terrazas, 1996). Los rayos del floema presentan células vivas parenquimáticas con paredes delgadas y pueden formar abundantes células de mucílago y drusas. Estos rayos se conectan con los del xilema secundario (figura 2I) y pueden contribuir a la distribución de productos fotosintéticos y otras moléculas orgánicas (Terrazas y Mauseth, 2002).

2.6.2.2.1. Ápice vegetativo

Las regiones apicales de los cactus con forma de barril y los columnares presentan características morfológicas que afectan directamente la temperatura del tejido meristemático lo cual influye en su distribución geográfica (Nobel, 1988), sin embargo Boke (1980), reportó que el meristemo de las cactáceas es el típico de todas las angiospermas (figura 2K).

2.6.2.2.2. Xilema secundario

Diversos tipos de madera se producen en las cactáceas. Se pueden clasificar de acuerdo con el tipo de matriz que tienen (fibrosa, parenquimatosa y traqueidas de banda ancha) o de acuerdo con la uniformidad del desarrollo de la madera (monomórfica o polimórfica) (figura 2J) (Terrazas y Mauseth, 2002).

La madera fibrosa se encuentra en todos los cactus que son demasiados grandes para mantenerse a sí mismos por la turgencia de presión (Mauseth y Landrum, 1997). Los vasos en la

madera fibrosa son generalmente más anchos y menos frecuentes que en los otros tipos de madera. Típicamente las fibras constituyen más de la mitad del volumen de la madera (Terrazas y Loza-Cornejo, 2003).

La madera parenquimatosa tiene una matriz de células de parénquima con paredes celulares primarias delgadas. Esta madera es demasiado blanda para proporcionar un apoyo significativo al tallo por lo que se encuentra en cactus cuyos tallos son procumbentes, globosos, cilíndricos o están inmersos en el suelo o bien son trepadoras (Nobel, 1999). Dentro de la matriz parenquimática, los vasos son más pequeños en diámetro que en la madera fibrosa (figura 2J), pero tienen una tendencia a formar grandes grupos de hasta 100 vasos y por lo tanto son más frecuentes que en la madera fibrosa. Este tipo de madera tiende a formarse en pequeñas cantidades (Mauseth, 1993).

La madera de traqueidas de banda ancha parece ser altamente adaptable para las plantas en hábitats xerófilos (figura 2L). Por lo general contienen vasos, pero en algunas especies existe sólo como un componente de la madera temprana. Dichos vasos tienen el mismo diámetro que los vasos de la madera parenquimatosa, pero son mucho menos frecuentes (Terrazas y Loza-Cornejo, 2003) (figura 2J). La madera de los cactus de cualquier tipo casi nunca tiene anillos de crecimiento anual. Sin embargo los anillos de crecimiento anual están restringidos a la madera de traqueidas de banda ancha presentes en cactus pequeños de América del norte (*Ferocactus*, *Echinocactus*), pero no están presentes en los cactus de América del sur. Los anillos de crecimiento se deben a la combinación de los vasos de la madera temprana con la madera tardía y tienen una alta influencia ambiental sobre todo con la temperatura y la humedad (figura 2L) (Terrazas y Arias, 2003).

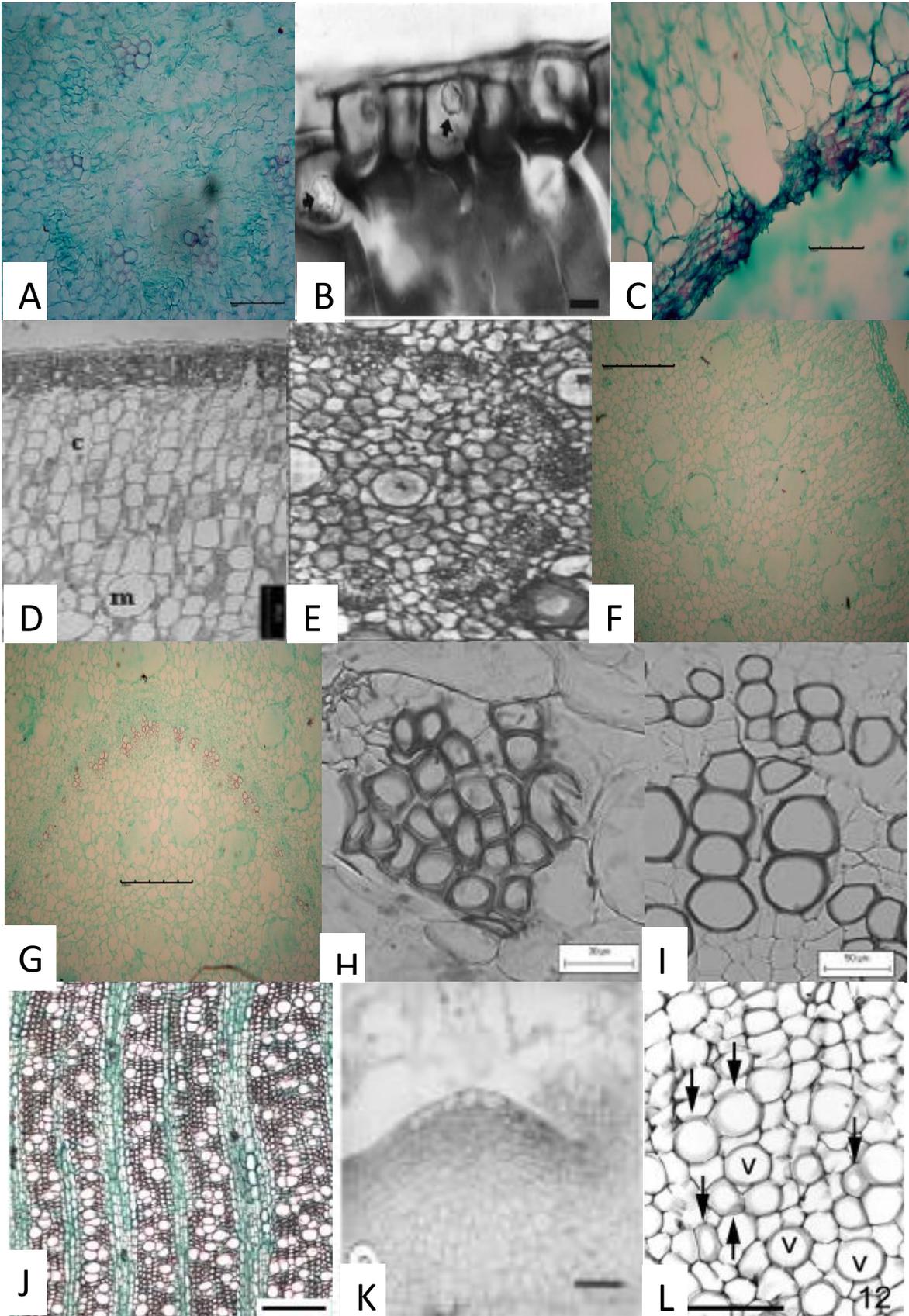


Figura 2. Anatomía de las cactáceas: A, corte transversal de la raíz adventicia de *Hylocereus undatus*, se observa los haces vasculares y la región central. Escala= 50 μm . B, corte transversal de células epidérmicas en *Stenocereus beneckeii*, presentan cutícula y cuerpos de sílice (flechas). Escala= 10 μm (tomado de Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). C, corte transversal del tallo de la especie *Hylocereus undatus*, se observa la presencia de un estoma. Escala= 100 μm . D, corte transversal de la especie *Stenocereus zopilotensis*, se observa la hipodermis, la corteza y células de mucílago. Escala = 300 μm (tomado de Terrazas *et al.*, 2005). E, corte transversal del tallo de la especie *Neoevansia zopilotensis*, estela. Escala= 100 μm (tomado de Herrera-Cárdenas *et al.*, 2000). F y G, cortes transversales de un tallo de *Hylocereus undatus*: F, haces corticales. Escala= 500 μm ; G, haces medulares. Escala= 500 μm . H y I, cortes transversales de una rama vegetativa de la especie *Cephalocereus senilis*: H, haz vascular cortical colateral de una rama vegetativa. Escala= 30 μm ; I, vasos embebidos en la matriz de parénquima en el tejido vegetativo opuesto al cefalio. Escala= 50 μm (tomado de Vázquez-Sánchez *et al.*, 2005). J, corte transversal de la madera dimorfa en *Echinocactus grusonii*, vasos en la matriz de fibras cerca del cámbium vascular. Escala= 300 μm (tomado de Grego-Valencia *et al.*, 2015). K, meristemo apical de *Stenocereus queretaroensis*. Escala= 50 μm (tomado de Loza-Cornejo *et al.*, 2003). L, vista general de la región vascular del tallo de *Weberbauerocereus albus* una madera fibrosa mostrando las traqueidas de banda ancha (fechas). Escala= 100 μm ; V= vasos (tomado de Mauseth, 2004).

Varias especies de cactus presentan madera dimórfica o trimórfica, lo que significa que en etapa juvenil producen un tipo de madera muy diferente al tipo de madera que producen conforme van madurando (Terrazas y Loza-Cornejo, 2003). Un dimorfismo común es aquel en el que una planta produce madera de traqueidas de banda ancha cuando la planta es joven pero cuando la planta se vuelve más alta y pesada se produce la madera fibrosa. La madera de traqueidas de banda ancha se producirá cerca del centro del tallo mientras que la madera fibrosa se producirá hacia el cámbium vascular (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998) (figuras 2J). Un segundo tipo más común ocurre en los cactus hemiepífitos (como *Hylocereus* spp) con tallos alargados donde a menudo tienen madera fibrosa en el centro y corteza parenquimatosa cerca del cámbium vascular, lo que refleja la forma de crecimiento de estos cactus. El tercer tipo más común de dimorfismo se presenta en el género *Melocactus* donde cuando la planta es joven y no puede florecer produce madera fibrosa, sin embargo una vez que alcanza la etapa adulta y es capaz para florecer presenta madera parenquimatosa en el cefalio, que es la región donde se encuentran las yemas reproductivas (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1995).

2.7. Biología floral

Las cactáceas han desarrollado evolutivamente características anatómicas típicas, determinadas por la influencia del ambiente seco y por las diversas modalidades de la polinización zoófila. Muchas de las flores de las cactáceas se caracterizan por tener unos tubos más o menos alargados, de varias formas, los cuales suelen tener areolas en la región de los nudos del pericarpelo o bien pueden estar cubiertas por brácteas o estar ausentes (Walter, 2010).

Las características embriológicas de la familia de las Cactáceas son las siguientes: en la región masculina (1) hay un tapete en la antera con células multinucleadas, (2) ocurre la citocinesis meiótica simultáneamente en las células madre de las microsporas, (3) los granos de polen de la especie *Mammillaria carnea* son tricolpados (Johri *et al.*, 2014), mientras que en la región femenina de las especies *Mammillaria rhodantha* y *M. compressa* presentan un (4) óvulo bitégmico, crasinucelado con un espacio entre los tegumentos en la región calazal, (5) micrópilo formado por la punta hinchada del tegumento interno, (6) la nucela es curva (Hernández-García y García-Villanueva, 1991), (7) saco embrionario del tipo de Polygonum con antípodas efímeras, (8) el endospermo es de tipo nuclear, (9) ocurre una desorganización ocasional de embriones cigóticos, (10) aparece una poliembrionia adventicia nucelar y del suspensor, y (11) la semilla presenta perispermo (derivado de la nucela) albuminoso con semillas ariladas en la especie *Mammillaria carnea* (Johri *et al.*, 2014).

2.7.1. Inducción, iniciación y diferenciación floral

La inducción floral se controla por factores externos, como la duración del día (fotoperíodo) y la temperatura (termoperíodo) (Evert and Eichhorn. 2006). Muchas plantas requieren una exposición a temperaturas bajas para acelerar la floración. En una planta lista para florecer el efecto del fotoperíodo resulta de la síntesis de un estímulo floral, el cual se forma en las hojas incluyendo los cotiledones, y se transporta a los meristemas apicales provocando cambios para la formación de las flores (iniciación) (Greyson, 1994). Los cambios celulares aparentes provocados en las yemas durante la inducción son: 1) primero un aumento en la síntesis de ARN, relacionada con el aumento de proteínas y ribosomas, 2) la sustitución de la vacuolas grandes por numerosas

vacuolas pequeñas, 3) aumento en el número de mitocondrias, 4) aumento en el tamaño del núcleo celular, 5) debido al incremento de la cromatina dispersa, 6) después de la etapa de inducción se estimula la síntesis de ADN y un aumento en la actividad mitótica (Fahn, 1990). Cuando el meristemo apical entra en la etapa reproductiva sufre cambios morfológicos más o menos conspicuos. Estos cambios están relacionados con el aplanamiento del domo meristemático y con reorganización de sus tres conjuntos de iniciales pasando de los tres grupos: a, b y c, a dos: el manto meristemático y el corazón parenquimático. Enseguida ocurre la producción de apéndices laterales después de que el crecimiento indeterminado de la etapa vegetativa cesa (Evert, 2008). Durante el periodo de iniciación de los apéndices ocurren cambios en la dimensión y estructura celular del ápice floral (Greyson, 1994). El meristemo apical crece hacia arriba y se ensancha antes de que se formen los primeros primordios de antófilos, de donde se formaran los primordios de los hipsófilos (en el caso de inflorescencia) o de las partes florales como estructuras laterales en un espiral o una serie de ciclos (Evert, 2008). El pedicelo y el receptáculo empiezan a alargarse en el momento de la iniciación de los sépalos (en el caso de flores), y hay un aumento de la actividad mitótica en todas las regiones del ápice, después comienza la iniciación de los pétalos, luego de los estambres y finalmente la iniciación del gineceo (Bhojwani and Bhatnagar, 2000). Los sépalos y pétalos o tépalos se originan de las divisiones periclinales en uno o varios estratos subsuperficiales del meristemo apical (manto meristemático), estos presentan crecimiento apical de corta duración seguido por un crecimiento intercalar que es el responsable del aumento de la anchura de los primordios del perianto (Evert and Eichhorn, 2006). Los estambres tienen un origen más profundo en el manto que las partes del perianto (sépalos y pétalos), por lo tanto son estructuras axiales que después de su crecimiento se someten a un crecimiento apical de corta duración seguido de un crecimiento intercalar, mientras que el filamento se aplana mostrando un crecimiento marginal que da como resultado la estructura características de las anteras lobuladas (Greyson, 1994). El carpelo se origina igualmente del manto meristemático y tiene un crecimiento apical y marginal formando la estructura típica del gineceo (Evert and Eichhorn. 2006) (figura 3A).

2.7.2. Microsporogénesis y microgametofitogénesis

En general, en las angiospermas, la microsporófila o estambre, lleva en su interior los microsporangios o sacos de polen, cuya función es producir las microsporas y luego se diferencian los granos de polen uninucleados como consecuencia final de la meiosis (Evert, 2008). La antera típica es tetrasporangiada con dos microsporangios por lóbulo, y cada microsporangio consiste de: epidermis, que es el estrato mas exterior de células de la antera, enseguida se diferencia el endotecio, que es el estrato de células situado inmediatamente debajo de la epidermis que es la responsable de la dehiscencia de la antera; y luego se localizan dos o tres estratos parenquimáticos que son ricos en reservas; el estrato de células mas interno es el denominado tapete que rodea al tejido esporógeno (Bhojwani and Bhatnagar, 2000; Johri, *et al.*, 2014) (figura 3B).

En un estambre típico, cada uno de los cuatro microsporangios se origina por la división periclinal de un grupo de células iniciales situadas en las esquinas de la antera joven, estas divisiones periclinales forman un estrato parietal primario subepidermal y un tejido esporogénico primario (Johri, *et al.*, 2014). El tejido esporógeno se origina de las células del tapete para diferenciarse finalmente en células madres de las microsporas. La meiosis en las células madre de la microspora o microsporocito resulta en la formación de las microsporas uninucleadas mediante la meiosis (Evert, 2008). Cuatro microsporas se encuentran formando una tétrada. Las microsporas se liberan de la tétrada formando los granos de polen que pueden ser bicelulares o tricelulares al momento de la polinización y con un citoplasma sumamente denso (Bhojwani and Bhatnagar, 2000) (figura 3C). La primera división mitótica del núcleo del grano de polen es asimétrica dando lugar a dos células: una, en posición central que corresponde a la célula vegetativa o del tubo polínico y la segunda en posición excéntrica, que corresponde a la célula generativa (Ortiz-Hernández, 2000) (figura 3D).

Después de la primera división mitótica de la microspora, la célula generativa sigue creciendo, aumenta el tamaño y su número de organelos, la vacuola desaparece gradualmente y el contenido de ARN y proteínas aumenta drásticamente. Sin embargo, la célula vegetativa

permanece detenida en la fase G₁ del ciclo celular. Mientras tanto la célula generativa empieza a separarse de la pared del polen y toma una forma esférica, la cual es sometida a diferentes cambios de forma durante el desarrollo del polen (Bhojwani and Bhatnagar, 2000) (figura 3D). La formación de las células espermáticas (gametos) se da por la división mitótica de la célula generativa, la cual origina dos células, y esto puede tener lugar después de la liberación del polen de las anteras, mientras el polen se encuentra aún en la antera o bien al llegar al estigma y germinar para formar al tubo polínico todo esto, en general en las angiospermas (Evert, 2007) (figura 3D).

2.7.3. Megasporogénesis y megagametifitogénesis

Los óvulos o megasporangios tegumentados de las angiospermas comúnmente consisten de las siguientes partes principales; la nucela o megasporangio, que se encuentra en parte central del óvulo y que encierra a la célula madre de las megasporas; uno o dos tegumentos encierran a la nucela; el funículo que es el tejido de conexión del óvulo con la placenta. La región donde se unen la nucela, los tegumentos se denomina cálaza. La región de la nucela donde se encuentra libre de los tegumentos se denomina micrópilo (Evert, 2008). Los óvulos se originan a partir del tejido meristemático del margen del carpelo (placenta), se encuentra en la parte interna del ovario. Los óvulos se forman como pequeñas protuberancias agrupadas en dos hileras verticales a lo largo de los márgenes carpelares del ovario (Tiagi, 1970).

En el parénquima del tejido nucelar, se diferencia una célula subepidérmica en la región micropilar, esta célula es la arqueosporial que posteriormente sufre una división mitótica periclinal produciendo una célula parietal, adyacente a la protodermis y una más interna denominada célula madre de la megaspora (Ortiz-Hernández, 2000). La protodermis y la célula parietal sufren divisiones anti y periclinales lo que deja a la célula madre de la megaspora hundida en el tejido nucelar. En esta etapa empiezan a formarse los tegumentos internos y el externo (en ese orden) (Bhojwani and Bhatnagar, 2000).

La célula madre de la megaspora o megasporocito sufre la división meiótica formando cuatro células haploides denominadas megasporas, de estas cuatro esporas sólo una persiste y es

funcional, y es la que ocupa la posición calazal (Johri et al., 2014). La megaspora funcional aumenta de tamaño y sufre una serie de tres divisiones mitóticas que tienen como resultado la formación del saco embrionario o gametofito femenino el cual consta de ocho núcleos y siete células (Evert, 2008).

Mientras que la gametogénesis consta de la organización y diferenciación del aparato ovocelular del saco embrionario en su región micropilar, que consiste de dos sinérgidas y la ovocélula (Evert, 2007).

Los dos núcleos polares (uno calazal y el otro micropilar) formarán parte de la célula central al fusionarse.

Por otra parte; tres de los núcleos en posición calazal darán origen a las antípodas (Bhojwani and Bhatnagar, 2000).

En un saco embrionario normal o común todos los núcleos a excepción de la célula central, son haploides. La célula central por lo general es gametofiticamente diploide (García-Villanueva comp. pers., 2016) (figura 3E).

2.7.4. Floración en cactáceas

Las flores de las cactáceas pueden tener apertura diurna, vespertina o nocturna, son generalmente blancas, de gran tamaño, aromáticas y provistas de nectarios. Se cree que las flores nocturnas son una respuesta evolutiva para resistir condiciones ambientales adversas, como altas temperaturas y baja humedad (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). En la familia cactácea existe gran variación del número de periodos o flujos de floración, ya que algunas especies pueden presentar desde uno hasta varios en un sólo año los cuales pueden ser compactos o dispersos tanto en el tiempo, como en su sitio o posición en la planta (Pimienta-Barrios y Castillo-Martínez, 2002) (figura 3F).

2.7.5. Floración en *Hylocereus* spp.

Gunasena *et al.* (2007), han reportado que la floración es inducida por días largos por lo tanto esta especie responde al fotoperiodo. Según lo reportado por Jiang *et al.* (2012) al someter a la pitahaya a periodos cortos de luz en verano se inhibe la floración y se promueve el crecimiento vegetativo.

La floración es efímera y nocturna (Backeberg, 1976), la apertura floral inicia aproximadamente a las seis de la tarde y dos o tres horas después están completamente abiertas, finalizando entre 3 y 8 horas después de la salida del sol (Castillo-Martínez y Ortiz-Hernandez, 1994). El tiempo y la duración de la apertura floral varían con la temperatura y la humedad ambiental (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012). Dependiendo de las condiciones de la región, cada año pueden registrarse de tres a seis ciclos de desarrollo de flores y frutos (Castillo-Martínez *et al.*, 1996). Osuna-Enciso *et al.* (2016), reportaron entre cinco y siete flujos de floración durante un año en la región del valle de Culiacán, Sinaloa, sin embargo, Martínez (2011), reportó para la región de Tepoztlán, Morelos que los flujos varían de 4 a 11. Los flujos se sobreponen y cada uno comprende tres fases: a) la emergencia de botones florales que ocurre en un intervalo de 2 a 3 días (Bárceñas-Abogado *et al.*, 2002), y su desarrollo hasta la floración: de 10 a 31 días; b) la antesis, donde cada flor separa sus sépalos sólo una vez en la noche exponiendo el estigma y las anteras al agente polinizador, y toda la planta puede florecer en un intervalo de tres a cinco días y c) de la antesis a la maduración fisiológica del fruto que puede durar de 27 a 39 días (Castillo-Martínez *et al.*, 1996)

La floración es estacional ocurre entre mayo y noviembre. La primera floración es en abril o mayo y la segunda en junio-agosto (SAGARPA, 2000); sin embargo, Osuna-Enciso *et al.* (2016), reportaron el inicio de la floración en junio y concluyó en septiembre y octubre. Según lo reportado por Martínez (2011), para la región de Tepoztlán, Morelos, el periodo de brotación de yemas hasta antesis está entre 17 y 23 días, por otro lado, Marques *et al.* (2011), reportaron que este periodo es de entre 19 y 21 días para la región de Lavras, Mato Grosso, Brasil y finalmente Gunasena *et al.*, (2007) y Pushpakumara *et al.* (2005), observaron un periodo de entre 25 y 35 días.

Se ha reportado en México, una duración aproximada de 125 días desde la floración hasta la recolección de frutos (SAGARPA, 2000). Nerd *et al.* (2002), observó que en Israel, las temperaturas por arriba de los 34-38 °C en verano pueden afectar la floración y la fructificación.

2.7.6. Polinización en cactáceas

La polinización consta de dos procesos: (1), la transferencia de los granos de polen maduros de las anteras al estigma receptivo y (2), la formación y desarrollo del tubo polínico a través del estilo hasta llegar al micrópilo y penetrar en el tejido nucelar e introducirse al saco embrionario por una sinérgida que presenta el aparto filiforme, la cual degenera en la mayoría de los casos (Evert, 2007) (figura 3G).

El transporte del polen lo pueden realizar diferentes agentes que son llamados vectores de polinización. Estos últimos pueden ser tanto bióticos, (aves, insectos, murciélagos, etc.); como abióticos (agua o viento) (Bhojwani and Bhatnagar, 2000).

Weiss *et al.*, (1994), reportaron que en las cactáceas y en específico en la pitahaya, hay tendencias de especialización de características que evitan la endogamia promoviendo que se lleve a cabo la polinización cruzada, lo cual garantiza la variabilidad genética en la progenie. La mayoría de las cactáceas dependen en gran medida de polinizadores bióticos y estos están relacionados con la morfología floral, incluyendo estructuras funcionales tales como estigma, estambres, polen, forma y tamaño de la flor, apertura floral, cantidad de néctar y presencia o ausencia de aroma, entre otros (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012).

2.7.7. Polinización en *Hylocereus* spp.

En *Hylocereus undatus* puede ocurrir la autogamia, por la dehiscencia de las anteras poco antes o durante la anthesis, las cuales liberan el polen en la noche antes de la apertura completa de la flor y esto ocasiona la autofecundación que será exitosa sólo en las especies autocompatibles (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012). Sin embargo, durante las dos primeras horas de la mañana es muy intensa la actividad de las abejas (*Aphis* y *Ashmeadiella*) así como de los abejorros (*Bombus* sp.) a quienes se les atribuye una actividad polinizadora mas o menos efectiva en este genero de

cactáceas (Ortiz-Hernández, 2000). Sin embargo, también Gunasena *et al.* (2007), menciona que al finalizar la noche se presentan pequeñas mariposas nocturnas sobre el estigma con una posible polinización efectiva escasa.

La parte basal de una flor no polinizada se vuelve amarillenta y la flor completa cae a los 4-6 días después de la antesis, mientras que la parte inferior de una flor polinizada se mantiene verdosa e incrementa enormemente su tamaño, lo que indica que el fruto ha cuajado, prendido, asentado o amarrado (Le Bellec *et al.*, 2006).

Weiss *et al.* (1994), reportaron que existe una baja efectividad de polinización en este género, la cual puede deberse a varios factores, puesto que el estigma se encuentra receptivo y la capacidad de germinar del polen se mantiene alta durante la antesis.

Los clones de *H. undatus* y *H. polyrhizus* son auto-incompatibles, pero son compatibles con los clones de las otras especies del género *Hylocereus*, por lo tanto, las dos especies compatibles se cultivan juntos para asegurar la fecundación doble, el desarrollo de las semillas e inducir el cuajado (Metz *et al.*, 2000). Weiss *et al.* (1994) reportaron que *H. undatus* no puede producir frutos por autopolinización y sin embargo puede producir frutos con un número reducido de semillas mediante autopolinización manual (50-79% de fruto amarrado) en comparación con las frutas producidas por polinización cruzada (100% de amarre).

La incompatibilidad es una barrera genética en la fase progámica que toma lugar entre el polen y el estigma o durante el desarrollo de los tubos polínicos en el estilo, esto ocurre en los clones de *Hylocereus costaricensis* y *H. polyrhizus* (Valiente-Banuet *et al.*, 2007), sin embargo, según lo reportado por Martínez (2013) en *Hylocereus undatus* ocurre la hercogamia (diferencias en tamaños del estilo y del filamento), y según lo reportado por Dinh-Ha and Chung-Ruey (2014) y por Valiente-Banuet *et al.* (2007), esto se debe a diferencias morfológicas en la posición de las anteras y el estigma lo que impide la autopolinización es decir, el estilo es mas largo que los filamentos de las anteras.

2.7.8. Fecundación

Una de las características sobresalientes de las angiospermas es la participación de los dos gametos masculinos en dos singamias: donde el núcleo de un gameto masculino o célula espermática se fusiona con el núcleo de la ovocélula para formar un cigoto diploide, del que se originará el embrión; y el núcleo del otro gameto masculino se fusiona con los dos núcleos polares para formar el núcleo endospermico primario, del que se originará el endospermo generalmente triploide (Evert, 2007) (figura 3H).

2.7.9. Endospermogénesis

Después de la fecundación se producen varios cambios en la estructura fina de la célula central que son indicativos del aumento en la actividad metabólica y la síntesis de proteínas para la diferenciación de la célula endospermica primaria. El núcleo endospermico primario se localiza, hacia la cálaza de la célula central, y se somete a un período de divisiones rápidas, casi inmediatamente después de la triple singamia para seguir con la formación del endospermo (Bhojwani and Bhatnagar, 2000). El endospermo es el nutrimento más común para los embriones de las angiospermas durante los primeros estados de su desarrollo (de cigoto a embrión globular (Evert, 2007). Dependiendo de su tipo de desarrollo puede ser nuclear, celular o helobial, siendo el primero el más común. A medida que se desarrolla el embrión va consumiendo la mayor parte del endospermo (Johri *et al.*, 2014). Cuando el endospermo persiste en semillas maduras, este es rico en sustancias de reserva como carbohidratos, proteínas y lípidos las cuales son utilizadas durante la germinación, y para el crecimiento de la plántula (Bhojwani and Bhatnagar, 2000) (figura 3I).

2.7.10. Embriogénesis

En general, en todas las plantas con flor, el cigoto se divide transversalmente dando por resultado dos células, una pequeña célula apical hacia el interior del saco embrionario, la cual forma el embrión y una grande (célula basal), se localiza hacia el micrópilo que tiene una función vegetativa formando al suspensor que ancla al embrión en el micrópilo y transporta nutrientes al embrión. A toda la estructura se le llama proembrión mientras dure el suspensor presente (Evert, 2008). En el proembrión de dos células, la célula apical se divide ya sea transversalmente o

verticalmente para formar un proembrión lineal o en forma de T (Johri *et al.*, 2014), posteriormente, se forma un proembrion globular, luego se empieza a diferenciar la plúmula y los dos cotiledones uno a cada lado de ella formando un embrión en estado de corazón; finalmente aparece el eje hipocotilo-radícula, dando como resultado un embrión en estado de torpedo (Mauseth, 1988). Y finalmente aparece el embrión maduro en el cual la plúmula se encuentra entre la base de los cotiledones. Por otro lado el suspensor degenera conforme avanza el desarrollo del embrión hasta finalmente desaparecer cuando el embrión está maduro (Bhojwani and Bhatnagar, 2000) (figura 3J).

2.7.11. Formación de la semilla

Una semilla se define como un óvulo desarrollado (después de las dos fecundaciones) maduro, que posee una planta embrionaria protegida por dos derivados tegumentarios: testa y tegmen que contiene sustancias de reserva en la madurez (algunas veces ausente) (Bhojwani and Bhatnagar, 2000). Mientras ocurre la megasporogénesis, los tegumentos cubren la nucela. Durante la megagametofitogénesis, las células de la epidermis externa del tegumento externo empiezan a aumentar de volumen, mientras que en las células de la epidermis interna del tegumento interno se inicia el depósito de taninos en la zona micropilar (Ortiz-Hernández, 2000), los tegumentos aumentan paulatinamente tanto de volumen como en el número de estratos celulares (tres en promedio) abultando el extremo micropilar del óvulo (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012).

Después de la fecundación, el óvulo junto con las estructuras dentro de éste, comienzan a convertirse en semilla (Mauseth, 1988). Los tegumentos externo e interno sufren modificaciones estructurales y se denominan testa y tegmen, respectivamente. Que en su conjunto constituyen la cubierta seminal (Johri *et al.*, 2014). En la cubierta seminal la exotesta deriva de la epidermis externa del tegumento externo la que forma la parte dura (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012). El arilo si está presente puede crecer parcial o completamente sobre la semilla. La nucela normalmente es consumida durante el desarrollo del embrión, pero si persiste como en las centrospermales, se llama perispermo (Johri *et al.*, 2014).

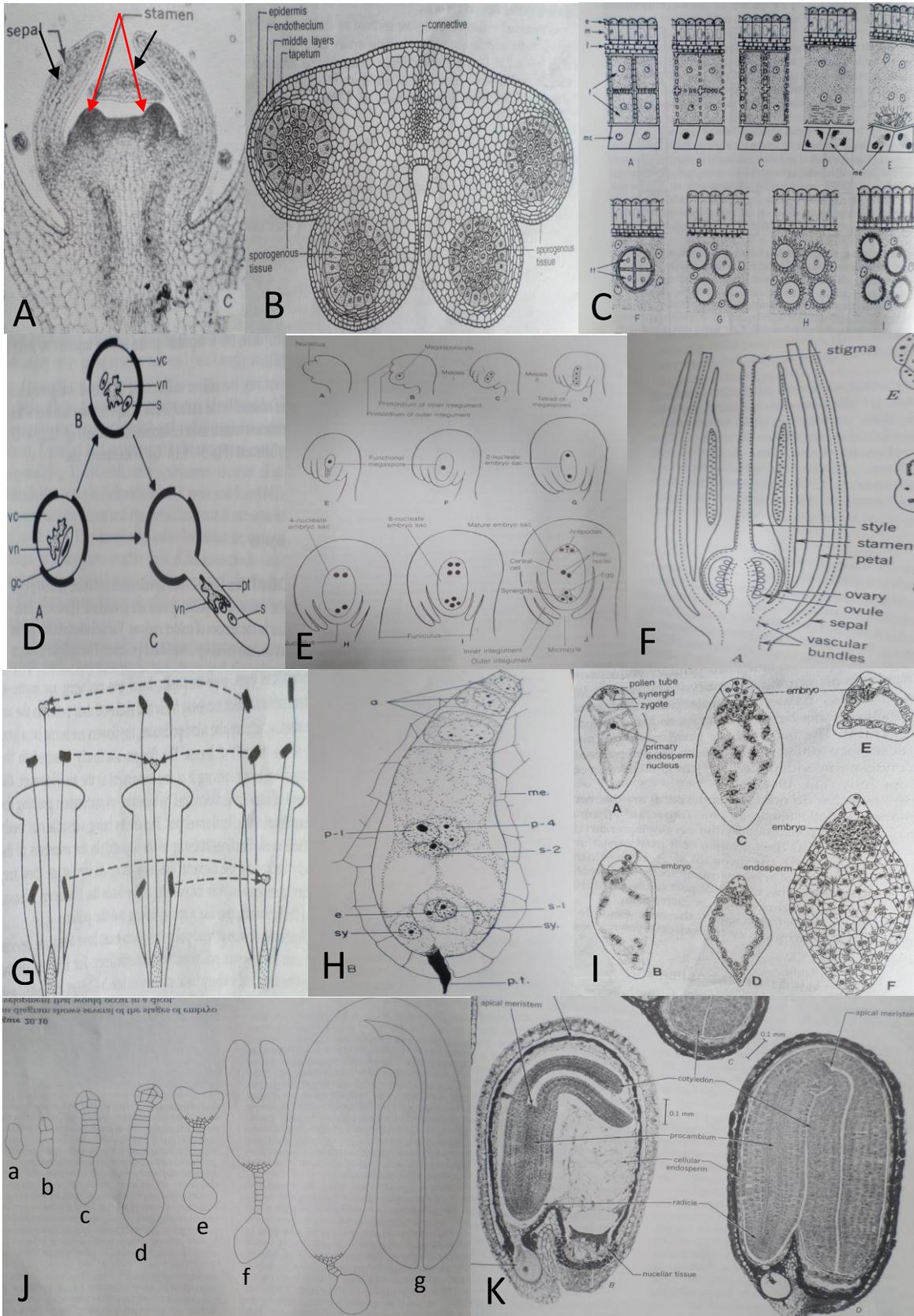


Figura 3. Biología floral de las angiospermas: A, iniciación y diferenciación floral: sépalos (flechas negras) y primordios de estambres (flechas rojas) (tomado de Evert, 2008). B, sección transversal de una antera: la epidermis (e), el endotecio (m), la lamina media (l), el tapete (t), el tejido esporogeno y el haz vascular (tomado de Bhojwani and Bhatnagar, 2000). C, microsporogénesis: meiosis (me) de la célula madre de la microspora (mc), tétrada de microsporas (tt) (tomado de Johri *et al.*, 2014). D, microgametogénesis: (A), grano de polen bicelular: célula vegetativa (vc), núcleo vegetativo (vn) y célula generativa (gc); (B), tricolulares: dos células espermáticas (s), núcleo vegetativo (vn) y (C), formación del tubo polínico (pt) (tomado de Johri *et al.*, 2014). E, desarrollo del óvulo en angiospermas: (A-F) megasporogénesis: (A) nucela, (B) primordios de los tegumento, megasporocito, (C), meiosis I (D), meiosis II, tétrada megasporas, (E y F), megaspora funcional; (G-I) megagametogénesis: (G), saco embrionario binucleado, (H), tetranucleado, (I), octanucleado; (J) megagametogénesis: saco maduro (tomado de Evert, 2007); F, corte longitudinal de una flor de tomate: sépalos, pétalos, estambres, estigma, estilo, ovario, ovulo y haces vasculares (tomado de Evert, 2006). G, polinización cruzada en angiospermas (tomado de Bhojwani and Bhatnagar, 2000). H, doble fecundación en angiospermas: antípodas (a), tubo polínico (pt), sinérgidas (sy), núcleo espermático 1 (s1), núcleo espermático 2 (s2), ovucélula (e), núcleo polar haploide (p1), núcleo polar triploide (p4) (tomado de Evert, 2007). I, endospermiogénesis nuclear: tubo polínico, sinérgida, cigoto, núcleo endospermico primario, embrión, endospermo (tomado de Bhojwani and Bhatnagar, 2000). J, embriogénesis en dicotilodoneas: (a) cigoto, (b) proembrión, (c) en forma de T, (d) globular, (e) estado acorazado, (f) estado de torpedo, (g) embrión maduro (tomado de Mauseth, 1988). K, semilla albuminosa y exalbuminosa: meristemo apical, cotiledón, radícula, procambium, endospermo, nucela (tomado de Evert, 2008).

A medida que la semilla se separa del funículo deja una cicatriz en la superficie conocida como hilio. En óvulos anátropos existe un surco longitudinal llamado rafe que contiene al tejido vascular entrante. El endospermo y el embrión ocupan la mayor parte del interior de la semilla (Johri *et al.*, 2014) (figura 3K).

2.8. Sistemas de propagación

Las plantas se reproducen de diferentes formas, sexual y asexualmente. La propagación sexual o por semillas es uno de los métodos de reproducción más utilizado en la naturaleza y además muchas veces es uno de los más eficientes (Toogood, 2000). La propagación asexual conduce a la perpetuación de genotipos superiores con gran ventaja ya que puede obtenerse un número grande de individuos genéticamente idénticos (Hartmann *et al.*, 2011).

2.8.1. Sistemas de propagación convencionales

2.8.1.1. Propagación sexual

La propagación sexual implica la unión de células sexuales masculinas y femeninas, la formación de semillas y la creación de individuos con nuevos genotipos debidos a la variación genética que proporciona la meiosis y la fecundación principalmente. La germinación de semillas, es el principal método por el cual se propagan los cultivos anuales y bianuales (Hartmann *et al.*, 2002).

La semilla madura consiste en un embrión joven, endospermo y la cubierta seminal. El proceso de germinación comprende una compleja secuencia de cambios bioquímicos, morfológicos y fisiológicos en donde se observan varias etapas: (1) activación o imbibición que comienza con la imbibición en agua de la semilla seca, lo cual provoca el ablandamiento de sus cubiertas y la hidratación del protoplasma (Rojas-Aréquiga y Vázquez-Yanes, 2000). La absorción de agua provoca que la semilla se hinche y pueda romper sus cubiertas; (2) actividad enzimática y respiratoria este estado principia con la iniciación de la actividad celular e incluye la síntesis de enzimas específicas y una elevación de la tasa de respiración provocada por la alta actividad celular; (3) digestión enzimática y asimilación de los materiales de reserva como carbohidratos, grasas y proteínas, presentes en el endospermo, cotiledones o perispermo. Los materiales digeridos por la actividad enzimática son translocados a las zonas de crecimiento activo como ápices y meristemas; y (4) crecimiento de la plántula por el proceso ordinario de mitosis y crecimiento celular (Hartmann *et al.*, 2011).

Durante la maduración de las semillas se desarrollan mecanismos internos que regulan la época de germinación, de modo que coincida con periodos en los que haya condiciones ambientales favorables (Hartmann *et al.*, 2002), sin embargo, cuando las condiciones son favorables muchas semillas pueden germinar en menos de tres días; otras parecen requerir tres o más semanas, sin embargo existen semillas que no germinan en condiciones normales durante un año o más (Sadhu, 1989). Si las semillas no germinan aún dándoles condiciones favorables son consideradas como semilla latente, esto significa que la semilla es incapaz de germinar por

condiciones internas o por condiciones ambientales existentes al momento de la imbibición (The American Horticultural Society, 1999).

El término latencia se define como la suspensión temporal del crecimiento de cualquier parte de la planta debido a factores externos o internos (Hartmann *et al.*, 2011). La latencia puede ser primaria, este tipo de latencia se presenta cuando una semilla es separada de la planta, lo que impide la germinación inmediata y regula el tiempo y condiciones para la germinación. La latencia secundaria es un mecanismo de supervivencia que puede ser inducido en condiciones ambientales desfavorables y puede retrasar aún más el tiempo de germinación (Hartmann *et al.*, 2002). La latencia primaria puede ser: física y mecánica que es causada por la impermeabilidad o dureza de la testa; química, que puede ser causada por la presencia de sustancias químicas tanto en la testa como en el embrión; morfológica, la cual es causada por la falta o el desarrollo incompleto del embrión al momento de la dispersión; fisiológica, es causada por que la semilla tiene requisitos o condiciones ambientales más específicas que para semillas no latentes (Sadhu, 1989). Existen tratamientos para romper la latencia en las semillas tales como: la escarificación mecánica que consiste en la ruptura, rayado o alteración mecánica de las cubiertas de la semilla para hacerlas permeables al agua o a los gases, otra forma es aplicando tratamientos con ácido sulfúrico para modificar la cubierta seminal dura o impermeable (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), y la estratificación donde se somete a las semillas a bajas temperaturas que con frecuencia se requieren para obtener una germinación pronta y uniforme y aplicando tratamientos con giberelinas los cuales aumentan la velocidad de germinación y estimulan el crecimiento de las plántulas (Hartmann *et al.*, 2002).

El ciclo de vida de una planta que produce semillas puede ser dividido en dos grandes fases: la vegetativa y la reproductiva. Cuando una planta crece de semilla, el estadio es vegetativo, siendo los procesos predominantes la elongación del tallo y de las raíces, y el aumento de volumen de la planta (Hartmann *et al.*, 2011). La importancia biológica de la semilla es que en esta se encuentran una gran combinación de los recursos genéticos, además de que en muchos casos están adaptadas para la dispersión, por lo que de ellas depende la repoblación el desplazamiento

dentro de la misma comunidad y la expansión a nuevos hábitats (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). La propagación por semillas es útil cuando se cuenta con poco material vegetativo, o si se desea realizar trabajos de mejoramiento genético, ya que se obtiene material con diferente información genética, presentando características diversas que pueden ser aprovechables (Cerqueda, 2010).

2.8.1.2. Propagación asexual

Muchas plantas se propagan en condiciones naturales por medios asexuales. La multiplicación asexual se efectúa por medio de partes de la planta diferentes a la semilla sexual tales como: tallos (estacas, tubérculos, bulbos, rizomas y estolones) (Rubluo *et al.*, 1996), hojas, hijuelos, yemas, meristemos, callos, células somáticas, protoplastos o embriones asexuales producidos por apomixis y es posible porque en muchas de estas, los órganos vegetativos tienen capacidad de regeneración. Las porciones de tallo tienen la capacidad de formar nuevas raíces como en el manzano (*Malus domestica*) y en algunas especies vegetales las partes de raíz pueden regenerar un nuevo tallo y hojas como en la zarzamora (*Rubus spp.*). Las hojas pueden regenerar nuevos tallos y raíces como en la violeta africana (*Saintpaulia spp.*) (Hartmann *et al.*, 2011). Este tipo de reproducción se utiliza en la propagación de plantas que no producen semillas viables, también se emplea para perpetuar una forma particular de la planta de interés con características genéticas a conservar, incrementando la velocidad de obtención de plantas o acortando su periodo de juvenilidad, en algunas especies la propagación es más fácil, más rápida y más económica por medios vegetativos que por semilla (Hartmann *et al.*, 2002). La multiplicación asexual es posible ya que cada una de las células de un vegetal, posee la capacidad de multiplicarse, diferenciarse y generar un nuevo individuo idéntico al original. A esta característica se le denomina totipotencialidad. La reproducción por este método se utiliza para producir una planta que posea el mismo genotipo que la planta madre (Rubluo *et al.*, 1996). El proceso del desarrollo de las raíces adventicias en las estacas de tallo pueden dividirse en tres fases: (1) iniciación de grupos de células meristemáticas (las iniciales de la raíz); (2) diferenciación de esos grupos de células en primordios de raíz, y (3) de otros tejidos del tallo y la formación de conexiones vasculares con los tejidos conductores de la estaca (Hartmann *et al.*, 2011). Para la iniciación de raíces adventicias en

estacas, se necesitan ciertos niveles de sustancias naturales y vegetales de crecimiento como: auxinas, las cuales se sintetizan en las yemas apicales y hojas jóvenes; citocininas, estas sustancias estimulan la división celular; giberelinas las cuales inhiben la formación de raíces (Hartman *et al.*, 2002).

2.8.2. Propagación de cactáceas

La propagación o multiplicación de las cactáceas se realiza mediante el empleo de métodos convencionales pues representa una alternativa viable para los países que carecen de un alta tecnología para el aprovechamiento comercial de sus recursos naturales como los cactus y otras suculentas debido a su bajo costo (Reyes, 1994). Los sistemas de propagación convencionales usados en cactáceas son propagación por semilla (reproducción sexual), vástagos, esquejes e injertos (propagación asexual o vegetativa) (Rubluo *et al.*, 1996). La propagación asexual se realiza más comúnmente en cactáceas que producen frutos comestibles ya que mediante este método de propagación se adelanta el proceso de floración y fructificación (Rodríguez, 1997).

La pitahaya puede reproducirse por semilla (sexual) o por partes vegetativas (asexual). Las plántulas procedentes de semilla son convenientes ya que es material con una alta variabilidad genética, que se expresa en una alta variedad de características que pueden ser aprovechables (Ortiz-Hernández, 2000). Las semillas de la pitahaya presentan un alto porcentaje de germinación superior al 95% a los 15 días, sobre todo en condiciones de exposición a la luz (Jaya, 2010; Rodríguez, 1997), sin embargo, el desarrollo de la planta es muy lento, el cual puede tardar de cuatro a seis años en llegar a su etapa reproductiva e iniciar la formación de flores y frutos (Suárez-Román *et al.*, 2012).

En cuanto a la reproducción vegetativa se puede realizar mediante esquejes o estacas (fracciones de tallo), injertos y micropropagación, siendo, la propagación por esquejes o estacas es la más usual por que permite que la planta inicie la producción de frutos a los 18 meses de plantadas, también es la forma más práctica para obtener poblaciones uniformes (Ortiz-Hernández,

2000; Rodríguez, 1997) y permite la multiplicación de material con características genéticas deseables (Castillo-Martínez *et al.*, 1996).

2.9. Manejo agronómico

El cultivo de la pitahaya implica la realización de labores de preparación del terreno, las cuales dependen de: el tipo de plantación, la pendiente, la compactación, la pedregosidad, la profundidad del suelo y su humedad. Las diferentes técnicas para el cultivo de la pitahaya utilizadas en México corresponden a prácticas de producción autóctonas y a las adaptaciones de los sistemas empleados por países como Colombia y Nicaragua (Crane y Balerdi, 2005; Ortiz-Hernández, 1999).

2.9.1. Cultivo

El material para la propagación vegetativa debe provenir de plantas adultas o en etapa de producción, cuyos tallos tengan al menos dos años de edad para favorecer su enraizamiento. Las plantas madre deben ser vigorosas, sin plagas ni enfermedades (Bárcenas-Abogado *et al.*, 2002; Ortiz-Hernández, 2000). Es recomendable utilizar esquejes que tengan el mismo tamaño de 25 a 60 cm (Rodríguez, 1997). Estos esquejes deben ser lavados con un detergente e inmediatamente después sumergirlas durante 5 minutos en una solución desinfectante y posteriormente se dejan secar y cicatrizar durante 7-8 días a la sombra para evitar pudriciones (Ortiz-Hernández y Carrillo-Salazar, 2012).

Las ramas (estacas) pueden colocarse en bolsas para su enraizamiento y permanecer ahí hasta un periodo de seis meses, dependiendo del tamaño de la bolsa (Crane and Balerdi, 2005). Después de dicho tiempo se realiza el trasplante, en el cual se puede llevar a cabo en sitios pocos profundos, procurando siempre la adición de materia orgánica y la colocación de espalderas (Bárcenas-Abogado *et al.*, 2002).

El crecimiento vegetativo se ve afectado por varios factores; la falta de humedad y las bajas temperaturas tienen una influencia muy importante, ya que pueden detener el crecimiento vegetativo, así como también atrasar la floración, de tal manera que en los periodos en que estos

factores se presentan a lo largo del año, también el crecimiento de los tallos es menor o se detiene, en la región de Yucatan, Mexico el periodo que más afecta es de Octubre a Abril (Castillo-Martínez *et al.*, 1996). Crecen mejor en condiciones de semi-sombra, ya que mucha exposición de sol y falta de agua provocan quemaduras en los tallos (Le Bellec *et al.*, 2006). A los dos años de la siembra de los esquejes, el cultivo empieza a producir frutos aunque en pequeña escala (SAGARPA, 2000).

La planta se desarrolla bien en suelos francos arenosos, con alto contenido de materia orgánica; con excelente drenaje lo que favorece que la pitahaya absorba y retenga el agua en sus tallos (Bárcenas-Abogado *et al.*, 2002; Cruz-Cruz, 1995; Ortiz-Hernández, 2000). El pH apropiado va de 5.3 a 6.7, debido a que con esta amplitud hay mejor disponibilidad de nutrimentos y actividad microbiológica en el suelo (Cruz-Cruz, 1995).

El trazo de la siembra de las plantas puede hacerse a una distancia entre plantas de 1 a 3 metros y entre hileras de 2 a 4 metros (Le Bellec *et al.*, 2006; SAGARPA, 2000).

El uso de tutores es indispensable pues facilitan el crecimiento y desarrollo de la planta sirviéndole de sostén y, sobre todo, porque permite que se presenten los tallos colgantes que producen frutos). Se pueden utilizar diferentes tipos de tutores. Tutores muertos como puede ser: madera, piedra cantera o postes de cemento y alambre de fierro. Tutores vivos que pueden ser postes de árboles con capacidad de prendimiento en el huerto (Bárcenas-Abogado *et al.*, 2002).

El riego regular es importante ya que permite a la planta acumular reservas suficientes no sólo para florecer en el momento más favorable, sino también para garantizar el desarrollo de los frutos (Le Bellec *et al.*, 2006). Durante los dos primeros años se dan riegos de auxilio (3 L por planta) para estimular el crecimiento vegetativo; a partir del tercer año, solamente se darán riegos de auxilio en el periodo de floración para evitar el aborto y la caída de frutos en desarrollo así como su mal llenado; se sugiere aplicar en este periodo en cada riego 4.5 litros por planta dos veces por semana (SAGARPA, 2000). Sin embargo Mizrahi and Nerd (1999a), recomiendan realizar un riego de 150 mm de agua por año acompañado de fertilizantes para obtener una buena nutrición.

La poda es una labor importante en el cultivo de la pitahaya, ya que ayuda a mantener sana la plantación y regula la cantidad de tallos productivos (Cruz-Cruz, 1995). Consiste en la eliminación racional de cualquier parte vegetativa, es una operación cultural para los árboles frutales, ya que en ocasiones tienden a prolongar la edad del árbol (Bárcenas-Abogado *et al.*, 2002). La poda en pitahaya consiste en eliminar todos los tallos dañados que se derivan de la planta por lo cual es recomendable realizar una poda sanitaria y de producción (Le Bellec *et al.*, 2006). Cruz-Cruz (1995) recomendó realizar tres tipos de poda durante el cultivo. La primera es de formación la cual se realiza cuando la planta está en vivero aquí se le da conducción a la planta y se realiza durante los dos primeros años de cultivo. La segunda es una poda de sanidad, esta se recomienda realizar durante los meses febrero, mayo, julio, septiembre y noviembre, y consiste en la eliminación de tallos enfermos. Finalmente la poda entresaca, esta consiste en la eliminación de tallos improductivos que se encuentran en la parte interna de la planta y se recomienda cortar los tallos desde la constricción mayor (Le Bellec *et al.*, 2006).

La fertilización se realiza para ayudar a mantener sana, vigorosa y productiva la plantación pues se sabe que es un cultivo que responde bien a las aplicaciones de fertilizantes. Se pueden aplicar fertilizantes foliares en forma spray; esto puede acarrear floración temprana o fuera de tiempo y reducir la caída de frutos inmaduros (Bárcenas-Abogado *et al.*, 2002). Se recomienda utilizar fertilizantes orgánicos sin embargo es necesario que los abonos estén bien descompuestos para evitar quemaduras en la raíz y disminuir los daños por patógenos (Le Bellec *et al.*, 2006). Mizrahi and Nerd (1999a) recomendaron fertilizar 35 ppm de N por planta cada 4-6 meses utilizando el fertilizante 23N-7P-23K.

Es importante controlar las malezas desde el inicio de la plantación. Se evita que la planta compita con las malezas por los nutrimentos y la humedad del suelo. Las malezas se eliminan con técnicas culturales mecánicas. No se recomienda el uso de herbicidas, por que pueden tener un efecto negativo y contraproducente en cuanto a la fertilidad del suelo, así como en la producción y crecimiento de los frutos (SAGARPA, 2000).

2.9.2. Plagas y enfermedades

Las plagas y enfermedades de la pitahaya son factores bióticos (cuadro 2 y 3) importantes que afectan a la productividad. La pitahaya se cultiva principalmente en las zonas tropicales y subtropicales, donde el clima es ideal para la propagación de agentes patógenos, lo que resulta en pérdidas económicas de hasta el 44 % (Ortiz-Hernández *et al.*, 2012). La pitahaya puede ser afectada por diversas plagas y enfermedades (cuadro 2 y 3), las cuales pueden afectar la producción y disminuir la cantidad exportable o comercial de los frutos. Poco se sabe de las plagas y de las enfermedades que afectan al cultivo de la pitahaya en México, a diferencia de lo que se conoce en Nicaragua (Valencia-Botín, *et al.*, 2013). El conocimiento de plagas y enfermedades en el cultivo de pitahaya es escaso, sin embargo se han reportado por lo menos 12 insectos asociados y cuando menos de tres a nueve enfermedades (Rodríguez, 2000b; Valencia-Botín *et al.*, 2005) (cuadro 2 y 3).

Es importante señalar que para evitar que las plagas y enfermedades se presenten de forma muy agresiva, se deben aplicar tratamientos e implementar procesos preventivos fundamentados en el uso de plantas sanas y la desinfección del suelo (del Ángel-Pérez *et al.*, 2002).

Las principales plagas de la pitahaya son el picudo barrenador del tallo y fruto, la hormiga arriera, la chinche, el escarabajo y el caracol (del Ángel-Pérez *et al.*, 2002) (cuadro 2). Sin embargo en el estudio realizado por Aguirre (2002) reportó que las principales plagas que se presentan en la pitahaya en la zona de Mecapalapa, Puebla son las hormigas (*Solenosis* sp.), los barrenadores de los tallos (*Cactophagus*), chinches patas de hoja (*Leptoglossus* sp.) y chapulines (*Melanoplus* sp.).

Cuadro 2. Plagas de la pitahaya.

Nombre del agente causal	Daño	Control
Picudo barrenador <i>Cactophagus spinolae</i>	Se alimentan de tallos de cualquier edad, como de brácteas y tépalos en botones	Se previene su ataque mediante la siembra de material sano y desinfectado y

	florales	mediante podas fitosanitarias
Chinche <i>Narnia fermorata</i>	Los adultos se alimenta de tallos tiernos, brácteas, botones florales, flores y frutos inmaduros y maduros	El control puede efectuarse con extractos acuosos preparados de frutos de neem (<i>Azadirachta indica</i>)
Chinche patas de hoja <i>Leptoglossus zonatus</i>	Los adultos y las ninfas dañan los frutos en desarrollo provocando manchas al succionar la savia	El control puede efectuarse con extractos acuosos preparados de frutos de neem (<i>A. indica</i>)
Hormigas <i>Atta cephalotes</i> y <i>Solenosis</i> sp.	Consumen los aristas de los tallos, afectan los brotes, flores y frutos	El control puede realizarse mediante la aplicación del hongo <i>Beauveria bassiana</i>
Caracol <i>Helix</i> sp.	Daña el tejido de brotes vegetativos, flores y frutos en desarrollo	Se pueden eliminar manualmente o mediante la aplicación de cal espolvoreada
Chapulines <i>Melanoplus</i> sp.	Daña el tejido de brotes vegetativos, flores y frutos en desarrollo	Se pueden eliminar manualmente
Escarabajo <i>Cotinis mutabilis</i>	Las larvas perforan los tallos y En estado adulto dañan los tallos, flores y frutos	El control se realiza durante la etapa larvaria, exponiendo depredadores naturales
Moscas de la fruta <i>Anastrepha ludens</i>	Las moscas depositan huevecillos en los frutos pequeños, y se alimentan de el	Eliminar los restos de la flor cuando el fruto haya amarrado, y colocar trampas con insecticida

Fuente: Castillo-Martínez *et al.*, 1996; Aguirre, 2002; del Ángel-Pérez *et al.*, 2002; Castillo-Martínez, 2006.

Las enfermedades son una alteración morfofisiológica de la planta, cuando una o varias de sus funciones sean alteradas debido a la presencia de patógenos parásitos (Jauch, 1985). Las enfermedades de la pitahaya son causadas por hongos, como *Colletotrichum gloeosporioides* Penz que causa la antracnosis en tallos y frutos, bacterias, como *Erwinia* sp., (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012) (cuadro 3). Sin embargo para la zona de Mecapalapa, Puebla, Aguirre (2002) reportó en su trabajo la presencia de enfermedades como la bacteriosis provocada por *Erwinia carotovora*, así como también la enfermedad del ojo de pescado la cual es provocada por la presencia del hongo *Botryosphaeria dothidea* y cuya presencia es favorecida por lluvias frecuentes, o el aumento de la temperatura del aire, humedad relativa alta y un control deficiente, ya que no se eliminan completamente las plagas vector que ocasionan daños o condiciones propicias para el desarrollo de las enfermedades.

Cuadro 3. Enfermedades de la pitahaya.

Tipo de agente causal de la enfermedad	Nombre científico	Nombre de la enfermedad
Bacterias	<i>Erwinia carotova</i>	Pudrición blanda acuosa en el tallo
	<i>Enterobacter cloacae</i>	Pudrición blanda acuosa en el tallo
Hongos	<i>Botryosphaeria dothidea</i>	Enfermedad del ojo de pescado
	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Antracnosis en frutos y tallos
	<i>Drechslera cactivora</i>	Pudrición seca de la penca
	<i>Fusarium spp.</i>	Pudrición basal del fruto
Virus	Cactus virus X (CVX)	Enfermedad virus del mosaico de la pitahaya
Nematodo	<i>Meloidogyne incognita</i>	Nódulos en la raíz

Fuente: Valencia-Botín *et al.*, 2005; del Ángel-Pérez, 2012; Ortiz *et al.*, 2012; Valencia-

Botín *et al.*, 2013

Sin embargo, existe poca información sobre el patosistema pitahaya en México; tanto en aspectos de caracterización, como en las técnicas de manejo del cultivo las cuales podrían servir para mejorar las practicas de manejo y por consecuencia obtener mejores rendimientos y calidad de fruta (Ramírez, 2011). Por lo que se recomienda realizar prácticas culturales como la poda sanitaria, la eliminación de malezas, evitar realizar riego excesivo y finalmente proporcionarle una nutrición mineral adecuada, como control para la aparición de enfermedades (Mizahi and Nerd, 1999; SAGARPA, 2000).

2.9.3. Cosecha

Los frutos presentan crecimiento sigmoideal y es no climatérico, con mejor sabor cuando se cosechan completamente rojos por fuera. Los frutos después de cosechados muestran rápido deterioro en condiciones ambientales normales (sin refrigeración), demeritando su calidad física y química y su apariencia general, por lo tanto su vida comercial (Balois-Morales *et al.*, 2013; Osuna-Enciso *et al.*, 2011).

La maduración inicia con una coloración rojiza y termina con la caída del fruto; esta es evitada con la cosecha en un estado intermedio. El fruto maduro se caracteriza porque su parte basal muestra ligeros cambios de coloración verde a rosa mexicano (Centurion *et al.*, 2008), lo que ocurre entre los 25 y los 27 días después de la floración (dependiendo la especie) cuando el fruto ha alcanzado el 80% de su peso final (Nerd *et al.*, 1999). Martínez (2011), reportó para la región Tepoztlán, Morelos, que la maduración del fruto varía de 32 a 34 días, mientras que Marques *et al.* (2011), reportaron que el periodo de maduración va de 30 a 40 días después de la antesis. A los cuatro o cinco días más tarde, los frutos alcanzan su máxima coloración (Le Bellec *et al.*, 2006).

La primera cosecha se inicia después de 18 meses de haber realizado la plantación de los esquejes (Le Bellec *et al.*, 2006). Los frutos deben cortarse utilizando guantes, tijeras de podar curvas o cuchillos bien afilados justamente entre el cuerpo del fruto y la rama evitando dañar el fruto o a las ramas ya que resultarían problemas en la siguiente cosecha o de tipo sanitario (SAGARPA, 2000).

Un mal manejo postcosecha de los frutos puede dañarlos y afectar seriamente su calidad y precio. El rendimiento depende de la densidad de siembra, va de 10 a 30 t·ha⁻¹ (Le Bellec *et al.*, 2006). Por otra parte y según lo reportado por Zegbe y Mena-Covarrubias (2009), la cantidad de los botones florales presentes puede afectar la producción, el rendimiento y la calidad del fruto.

2.9.4. Postcosecha

Las frutas en postcosecha modifican su comportamiento fisiológico como respuesta a las nuevas condiciones a las que son sometidas. Los cambios bioquímicos y fisiológicos dependen del estado de madurez en el que fueron cortados, de la temperatura y del tiempo de almacenamiento (Balois-Morales *et al.*, 2013; Osuna-Enciso *et al.*, 2011). Debido a que la vida de anaquel es corta, se ha tratado de incrementar los tiempos de almacenamiento y vida postcosecha, utilizando tecnologías como refrigeración simple o conjugándola con otros tratamientos físicos, como las películas plásticas, las envolturas de polipropileno y las atmósferas controladas (del Ángel-Pérez *et al.*, 2012). Así, la aplicación de una tecnología adecuada de transporte y almacenamiento, se manifiesta en la prolongación de la vida útil de la fruta (conservación de la calidad) (Balois-Morales *et al.*, 2013).

Las pitahayas tienen una vida de anaquel promedio de 8 a 12 días a 20°C según el grado de madurez en que sean cosechada (Osuna-Enciso *et al.*, 2011); de modo que el tiempo de comercialización es muy reducido, por lo tanto es necesario el conocimiento de las fechas óptimas de cosecha y del tratamiento postcosecha adecuado para favorecer su transporte y arribo exitoso al mercado de ahí al consumidor final (Nerd and Mizrahi, 1999). El uso del frío para el manejo postcosecha mantiene la calidad del fruto, pues disminuye su metabolismo y prolonga su vida de anaquel (Balois-Morales *et al.*, 2008); pero sin embargo, si la temperatura desciende a menos de 15°C durante más de 20 días puede ocasionar daños por frío, tales como oscurecimiento, aparición de hendiduras, de la cáscara (Nerd *et al.*, 1999) y marchitamiento de las brácteas (Vargas *et al.*, 2010). La aparición del daño por frío puede estar en función del tiempo y de la temperatura de exposición (Balois-Morales *et al.*, 2007). Pero de acuerdo con lo reportado por Hernández (2012),

las atmósferas controladas siguen siendo una alternativa de tratamiento físico que preserva la calidad de los frutos en la especie *Hylocereus undatus*.

2.10. Microtécnica vegetal

La microtécnica es la técnica de preparación de tejidos y células para su estudio con el microscopio. Este proceso consta de tres actividades que se sobreponen: a) preparación de los tejidos vegetales para su estudio microscópico, b) uso eficaz del microscopio y equipo relacionado para observar e interpretar críticamente el material y c) registro e ilustración de los resultados obtenidos (Berlyn and Miksche, 1976). El estudio de los detalles microscópicos de la estructura de las plantas por lo general requiere la preparación del material para facilitar la observación (Sass, 1958).

Existen diferentes métodos para estudiar los detalles microscópicos de los tejidos y células, estos métodos dependen del carácter del material. Si el material es consistente y complejo y se desea estudiar la organización no alterada de un tejido o la ontogenia de ciertos órganos vegetales, el método a utilizar es el de obtención de secciones secuenciadas en el tiempo que estarán en función de las fechas de colecta. Si el material es relativamente suave y se puede aplastar o extender en un estrato delgado sobre un portaobjetos, como lo hace la técnica para estudiar los cromosomas de una célula (Curtis-Patiño, 1986). Los métodos más importantes para la inclusión de tejidos vegetales se realizan con las siguientes sustancias: parafina, celoidina, celoidina/parafina, agar/gelatina, gelatina y plásticos (Johansen, 1940). Para poder realizar la observación citológica o anatómica mediante cualquiera de estos métodos, los tejidos vegetales necesitan una preparación especial que implica técnicas de colecta, fijación, inclusión, corte y tinción (Brooks *et al.*, 1963). Las técnicas para el estudio de un determinado tejido o estructura dependen de la naturaleza de los mismos, del uso que se va a dar a las preparaciones y de las facilidades de equipo, reactivos y tiempo (Sandoval, 2005).

2.10.1. Colecta y subdivisión

En el estudio de la estructura interna de las plantas, los primeros aspectos que deben considerarse para la obtener buenas preparaciones microscópicas, son la colecta y la subdivisión

del material que se va a manejar y observar (Curtis-Patiño, 1986). La preservación de los detalles estructurales de las células y tejidos se ve influenciada por el estado de la planta en el momento de la colecta y en la preparación posterior para la fijación, para lo cual se corta la parte deseada. Para realizar un estudio de la estructura normal se deben seleccionar plantas representativas y saludables (Berlyn and Miksche, 1976).

2.10.2. Fijación

La fijación de células o tejidos es la preservación selectiva de la organización histológica y de la estructura celular, así como del contenido químico para su posterior observación microscópica (Sandoval, 2005), comúnmente se dice que es la preservación de todos los elementos celulares y estructurales con las menores modificaciones posibles (Johansen, 1940). Esto se logra sumergiendo el tejido en una solución creada para detener e interrumpir los procesos vitales de la célula, así como para evitar la autólisis y los posibles cambios en sus propiedades físicas y químicas (Baker, 1958; Sandoval, 2005). Ciertos reactivos son para el propósito de detener las actividades enzimáticas mientras que otros sirven como conservadores o fijadores, y por lo general estos dos tipos de reactivos se combinan en una sola solución (Brooks *et al.*, 1963). La cualidad esencial de un buen fijador es su potencia de penetración, es decir, que pueda fijar a la vez las zonas profundas y los estratos superficiales (Curtis-Patiño, 1986). Estos procesos preliminares son los más importantes de todos, ya que el resto de la microtecnia depende de estos primeros procesos (Johansen, 1940).

2.10.3. Deshidratación gradual

La deshidratación es el proceso de eliminación de agua de los tejidos fijados y endurecidos. Este proceso es gradual y consiste en el tratamiento de los tejidos en una serie de soluciones que contienen concentraciones crecientes del agente deshidratante (etanol o acetona, generalmente) y la disminución de las concentraciones de agua (Sandoval, 2005). Existen dos métodos contrastantes para la deshidratación de tejidos: (1) método indirecto donde los tejidos se deshidratan con una sustancia que no disuelva el medio de inclusión y después se transfiere a un disolvente del medio de inclusión y el (2) es el método directo donde el deshidratante mismo es un

disolvente del medio de inclusión (Curtis-Patiño, 1986). El método utilizado en este trabajo fue el indirecto esto para asegurar una buena deshidratación, y obtener una mejor inclusión de los tejidos con la parafina histológica.

2.10.4. Inclusión

La inclusión es la operación mediante la cual se penetra un material solidificable a un tejido deshidratado o no, con el propósito de proporcionarle firmeza para la obtención de los cortes (Sandoval, 2005). Este proceso consiste en disolver la parafina en el material aumentando gradualmente la concentración de parafina y disminuyendo la del disolvente. Después el espécimen es colocado en un bloque de parafina solida, el bloque se hace generalmente en platos de porcelana o en bandejas de aluminio hechas a mano. Posteriormente se da la orientación al tejido mediante el uso de agujas se disección (Berlyn and Miksche, 1976).

2.10.5. Corte

La microtomía es la técnica utilizada para cortar secciones de tejidos que después del corte conservan todos sus detalles estructurales para su identificación y estudio al microscopio (Sandoval, 2005). El material incluido en parafina se corta generalmente con un micrótopo rotatorio (Berlyn and Miksche, 1976) y este proceso consta de tres pasos: (1) recorte y montaje de la muestra en el micrótopo, (2) obtención de las secciones de parafina de un grosor unicelular aproximadamente (10-15 μm) y (3) adhesión de las secciones a portaobjetos (Sandoval, 2005).

2.10.6. Tinción

La tinción es el proceso de aumentar la visibilidad y el contraste de partes de células y tejidos por sus reacciones químicas diferenciales a los tintes. Muchos tejidos, después de impregnarse con el medio de montaje o al seccionarse muy finamente, se vuelven tan transparentes que su estructura no se puede observar con el microscopio fotónico ordinario. Los colorantes deben su color a la presencia de grupos específicos llamados cromoforos en sus moléculas, además de otros grupos, llamados auxocromos, que ceden las propiedades de un electrolito (Sandoval, 2005). El número de colorantes disponibles y su forma de empleo son casi

tan numerosos como los trabajos que pueden realizarse con cada uno de ellos o su combinación (Johansen, 1940).

2.10.7. Microfotografía

Para demostrar o registrar permanentemente la imagen microscópica de un espécimen se dispone de tres sistemas básicos: la microproyección, los dibujos y las microfotografías. En función del tamaño de la imagen resultante, existen dos tipos de fotografías: fotomacrografía y fotomicrografía (Sandoval, 2005). El uso de microfotografías y de electromicrografías para las ilustraciones usadas en la enseñanza y en la investigación se ha convertido en una práctica firmemente establecida (Berlyn and Miksche, 1976). Cuando se desea obtener microfotografías de especímenes teñidos, es muy importante considerar el control de la iluminación y el contraste de la imagen que se observa con el microscopio. Para lograr esto los objetivos debe iluminarse y enfocarse correctamente el microscopio de acuerdo con los principios de la "iluminación de Köhler". Para llevar a cabo la toma de microfotografías se utiliza un fotomicroscopio que consiste en una cámara integrada a un microscopio óptico en una sola pieza generalmente (Sandoval, 2005).

Existe una complicación al estudiar el desarrollo de los gametofitos de plantas superiores, ya que su iniciación y crecimiento es sumamente rápido, sin embargo, existen diversos trabajos donde utilizaron diferentes microtécnicas para la observación de gametofitos en plantas superiores.

Para la observación de la estructura y morfología del microgametofito de la especie *Tillandsia albida* (Bromeliaceae), Brighigna y Papini (1993) utilizaron una metodología diferente donde colectaron piezas de anteras de aproximadamente 2 mm de longitud, las cuales prefijaron en una solución de glutaraldehído al 2,5 % y paraformaldehído al 4 % ajustando el pH a 7.4 con un buffer de fosfato, consecuentemente la anteras fueron fijadas en OsO₄ (tetraóxido de osmio) al 2 %. Después las muestras fueron hidratadas y embebidas en resina epoxica. Finalmente, las secciones fueron obtenidas utilizando un ultramicrotomo y fueron teñidas con acetato de uranilo y citrato de plomo. Sin embargo, en el trabajo realizado por Ashrafunnisa y Pullaiah (1994), colectaron y fijaron en FAA: yemas, flores y frutos de la especie *Galactia longifolia* (Fabaceae) en diferentes estados

de desarrollo, los cuales deshidrataron e infiltraron con alcohol butílico terciario y embebidos en parafina. Posteriormente obtuvieron secciones de 4 a 8 μm y finalmente fueron coloreadas con hematoxilina de Delafield.

En cuanto al estudio y observación de la parte femenina del esporofito reproductivo; Zavaleta-Mancera y Engleman (1994), reportaron la utilización de una microtecnica diferente para la observación de la anatomía del megagametofito y la semilla en la especie *Manilkara zapota* (Sapotaceae), donde colectaron y fijaron en FAA (10 % formalina, 5 % ácido acético, 37 % agua) botones, flores y frutos jóvenes los cuales después de 48 horas llevaron a cabo la técnica para inclusión en parafina y realizaron la tinción con safranina O, verde rápido y otras tinciones específicas para la detección de lignina, de lípidos, de polifenoles, etc. Por otro lado en la investigación realizada por Cisneros *et al.* (2011), utilizaron una metodología diferente para la observación y el estudio de la morfología del gametofito femenino, la embriogénesis y el desarrollo de la semilla en tres diferentes especies del género *Hylocereus* (Cactaceae), donde colectaron frutos jóvenes los cuales fueron fijados en FAA (etanol 70 %, formalina, ácido acético glacial, 80:10:10 v/v/v) durante 24 horas a una temperatura de 4 °C, la deshidratación la realizaron al sumergir el material en diferentes concentraciones de etanol que van del 60 % hasta el 100 %, mientras que la infiltración la realizaron en un periodo de 3 días en paraplast plus fundida a 60 °C, por otro lado utilizando un micrótopo rotatorio realizaron cortes histológicos de aproximadamente 8 μm y finalmente fueron teñidos con hematoxilina y eosina Y.

3. Objetivos e hipótesis

Con base en los antecedentes aquí planteados queda evidente la necesidad de unificar y precisar términos y definiciones estructurales y funcionales para referirse a este tipo de plantas tan peculiares y diferentes a la mayoría de las angiospermas. Además, es necesario precisar los procesos referentes a la formación de las esporas (masculinas y femeninas) así como lo referente a la formación de ambos gametofitos y precisar algunos aspectos sobre su propagación sexual y asexual.

3.1. Objetivos generales

- 3.1.1. Contribuir al conocimiento biológico de la pitahaya y generar conocimiento básico que contribuya a mejorar su manejo agronómico.
- 3.1.2. Contribuir a la aplicación de términos y definiciones que mejoren el entendimiento biológico (botánico y agronómico) de la pitahaya.

3.2. Objetivos específicos

- 3.2.1. Realizar la descripción estructural del esporofito vegetativo (raíz, tallo y yema) de uno y dos años.
- 3.2.2. Reportar la descripción estructural del esporofito reproductivo (yemas axilares, flor, fruto y semilla).
- 3.2.3. Describir la anatomía del gametofito masculino y femenino.
- 3.2.4. Ensayar dos métodos de propagación: vegetativa (enraizamiento de esquejes) y reproducción sexual (germinación de semillas).

3.3. Hipótesis

- 3.3.1. Los tallos con dos años de edad presentan una estructura vegetativa diferente a los tallos de un año de edad.

- 3.3.2. La diferenciación floral esta correlacionada con las temperaturas y la humedad ambientales siendo inversamente proporcional; es decir a menor temperatura y humedad, mayor diferenciación floral. Procurando con esto que la floración y polinización ocurra con baja humedad y temperaturas frescas que favorezcan la actividad de los insectos polinizadores y por otro lado fructificando en la época más cálida y con mayor disponibilidad de humedad.
- 3.3.3. La estructura de los gametofitos serán como las más comunes existentes en las angiospermas: el femenino será tipo Polygonum y el masculino joven (grano de polen) se dispersara con dos células: la célula generativa y la vegetativa.
- 3.3.4. La propagación vegetativa y la sexual no presentarán problemas específicos y será fácil y viable cualquiera de las dos debido a que las cactáceas enraízan fácilmente y sus semillas germinan con altas temperaturas en presencia de humedad.

4. Materiales y métodos

4.1. Ubicación de la investigación

La investigación se realizó bajo condiciones semi-controladas en un invernadero del Colegio de Postgraduados, en Montecillo, del municipio de Texcoco que se encuentra en el Estado de México. Las condiciones climáticas del municipio son: su clima se considera templado semi-seco, a una altitud de 2,247, con una precipitación media anual de 686 mm, una temperatura media anual de 15.9 °C (con máxima de 36 °C en mayo y mínima de 6 °C en enero) y con un suelo arcilloso y pH ligeramente ácido (Gobierno del Estado de México, Secretaría de Ecología, 1998).

4.2. Material vegetativo

Se estudiaron materiales de plantas de la especie *Hylocereus undatus* Haworth del cultivar "solferina" que se colectaron en la comunidad de Dolores Hidalgo, municipio de Huitziltepec, que se localiza en la parte centro del estado de Puebla. Esta localidad esta entre las siguientes: coordenadas geográficas 18° 45' 06" y 18° 51' 06" latitud norte y 97° 49' 00" y 97° 55' 00" de longitud occidental y a una latitud promedio de 1,900 metros. Tiene una superficie de 50.30 kilometro cuadrados. Presenta un clima templado sub-húmedo con lluvias en verano, temperatura media anual entre 12 y 18 °C y con una precipitación media anual entre 600 y 700 mm (H. Ayuntamiento Huitziltepec).

4.3. Metodología

4.3.1. Anatomía e histología vegetativa y reproductiva

4.3.1.1. Obtención de cortes con material incluido en parafina

La técnica que se empleo fue la técnica convencional para cortes histológicos incluidos en parafina teñidos con safranina y verde fijo (Berlyn and Miksche, 1976; Johansen, 1940; Sandoval, 2005). Descripción de los pasos generales empleados en la microtécnica general.

4.3.1.1.1. Colecta y fijación en FAA

Se colectó material vegetal de tejido del esporofito vegetativo de aproximadamente 0.5 cm de diámetro: como tejido de raíces adventicias (ápice de raíces, raíz adventicia, lateral primaria y

secundaria) (cuadro 4). De tallos de diferente edad a partir de su emergencia (1 año y 2 años) se muestreo tejido de la parte central (cuadro 4) y finalmente se colectaron muestras de tejido de yemas vegetativas (estado 1 y estado 2) de los tallos anteriormente seleccionados (cuadro 4).

Cuadro 4. Material colectado y fijado en FAA del esporofito vegetativo.

Esporofito vegetativo			
	Estado	Días de desarrollo	Fecha de colecta
Raíces adventicias	Ápice	7	10 de marzo de 2015
	Adventicia	14	10 de marzo de 2015
	Lateral primaria	21	10 de marzo de 2015
	Lateral secundaria	28	10 de marzo de 2015
Tallos	Un año	365 (1 año)	6 de marzo de 2015
	Dos años	730 (2 años)	6 de marzo de 2015
Yemas vegetativas	Un año	365 (1 año)	6 de marzo de 2015
	Dos años	730 (2 años)	6 de marzo de 2015

Así, como muestras de tejido del esporofito reproductivo: de diferentes estados de desarrollo de botones florales (estado 1, estado 2, estado 3, estado 4, estado 5, estado 6 y estado 7) con una diferencia de 5 días entre colectas de botones florales, comenzando desde la emergencia del botón (día 0), hasta el cese del crecimiento de los elementos del perianto (día 30) (cuadro 5).

Posteriormente, también se colectaron muestras de tejido en dos estados de desarrollo de floración (pre-antesis y antesis); el primer estado se realizó la colecta tres días después del cese del crecimiento de los elementos del perianto (día 33) y el segundo se colectó al momento de la antesis (día 35) (cuadro 5).

Finalmente, se colectaron muestras en dos estados de desarrollo del fruto (estado 1 y estado 2); el primer estado se colectó 15 días después de la antesis (día 50), mientras que el segundo estado se colectó a los 30 días después de la antesis (día 65) (cuadro 5).

Cuadro 5. Material colectado y fijado en FAA del esporofito reproductivo.

Esporofito reproductivo			
	Estado	Días de desarrollo	Fecha de colecta
Botones florales	1	0 (emergencia)	20 de marzo de 2015
	2	5	25 de marzo de 2015
	3	10	30 de marzo de 2015
	4	15	5 de abril de 2015
	5	20	10 de abril de 2015
	6	25	15 de abril de 2015
	7	30	20 de abril de 2015
Flores	Pre-antesis	33	23 de abril de 2015
	Antesis	35	25 de abril de 2015
Frutos	1	50	9 de mayo de 2015
	2	65	24 de mayo de 2015

Posteriormente a las colectas, se llevó a cabo la fijación del material vegetal, sumergiéndolo en FAA (formaldehído 10%, etanol (96%) 50%, ácido acético glacial 5% y agua destilada 35%) (figura 4A) durante 48 horas (mínimo), esto para conservar su estructura sin modificaciones mayores.

4.3.1.1.2. Deshidratación gradual en etanol

El material colectado y fijado en FAA fue puesto en canastillas de plástico, de metal y se realizó un enjuague durante 3 minutos en agua corriente para eliminar el exceso de fijador y fue sometido a una deshidratación gradual en etanol con concentraciones crecientes, el material se

mantuvo inmerso en las soluciones que fueron desde 30, 40, 50, 60, 70, 80, 96, y dos veces al 100%, durante 4 horas en cada una.

Una vez deshidratado el material, se transfirió a un disolvente de la parafina, para esto se primero se sumergió el material en una solución de etanol (100 %) y xileno 1:1 (xiliol 1:1) y posteriormente fue puesto en tres soluciones de xileno al 100 % (xileno 1, xileno 2, xileno 3), durante 4 horas en cada solución.

Nota: la inmersión en etanol al 30% se realizó manualmente, mientras que a partir de la solución de etanol al 40% hasta la transferencia al disolvente xileno 3 se utilizó un cambiador automático de tejidos marca Fhiser® (figura 4B).

4.3.1.1.3. Inclusión en parafina

Después de la deshidratación gradual se llevó a cabo la Infiltración con parafina histológica. Para esto el material deshidratado en el paso anterior se metió en una estufa de calentamiento marca Thelco® a $60\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (figura 4C). El material fue puesto en dos soluciones de parafina histológica durante 2 días en cada una (solución 1: en parafina fundida para eliminar el exceso de xileno presente en los tejidos; y solución 2: para realizar la inclusión se sometió a parafina pura fundida).

El material se sacó de la estufa y fue puesto en moldes de aluminio, que previamente fueron puestos en una platina calentadora, y se utilizó la mezcla de parafina pura fundida, con la cual fueron cubiertos los tejidos ya incluidos.

Para la orientación del plano de corte se utilizaron agujas y pinzas de disección, donde la mayoría de los tejidos fueron colocados con un plano de corte transversal a excepción del tejido de ápices de raíz, los cuales tienen un plano de corte longitudinal.

4.3.1.1.4. Corte con el micrótopo rotatorio

El proceso de corte de material incluido en parafina con el micrótopo rotatorio consta de tres etapas:

1. Formación del bloque de parafina

Para hacer los bloques de parafina adecuados al tamaño y cantidad de tejido a manipular, se utilizaron moldes de aluminio delgado y flexible.

Ya solidificados y recortados los bloques de parafina se colocaron y fijaron con calor sobre bloques de madera pequeños para facilitar su sujeción al micrótopo y los bloques fueron etiquetados (figura 4D). Finalmente se cortó el sobrante de parafina utilizando una navaja de un filo dejando la muestra visible y en una forma de pirámide truncada, esto para facilitar el corte con el micrótopo rotatorio.

2. Corte con el micrótopo rotatorio

Se utilizó un micrótopo rotario, al cual se le colocó la cuchilla y se ajustó el grosor del corte entre 10 y 15 μm . Las muestras en forma de pirámide truncada fueron montadas en el micrótopo rotario.

Se realizaron cortes de secciones de parafina con el material incluido. Se realizaron cortes hasta que estos formaron una cinta continua de parafina con material incluido (figura 4E), estas mismas cintas fueron tomadas utilizando dos pinceles de pelo de camello (suaves) y fueron retiradas fuera de la cuchilla colocándola sobre un portaobjeto flotando sobre la solución adhesiva.

3. Adhesión de las secciones de parafina

Se utilizaron portaobjetos de la marca CORNING® de 26 x 76 mm y un espesor de 0.8 - 1.1 mm, los cuales fueron etiquetados con un número utilizando un lápiz con punta de diamante y los cortes consecutivos fueron colocados sobre el adhesivo de cromo (1% grenetina, 0.1g CrK (SO₄)₂, 0.2% fenol y 1% glicerina) con la ayuda de dos pinceles de pelo suave después de retirarlos de la cuchilla (figura 4F).

Posteriormente los portaobjetos con las cintas de parafina fueron calentados a 52 °C sin fundir la parafina y se dejó que las cintas se estiraran y luego se escurrió el exceso de adhesivo quedando los cortes adheridos a los portaobjetos, y después se dejó escurrir y secar el adhesivo durante 12 horas de manera vertical a temperatura ambiente.

Finalmente, las preparaciones fueron puestas en una platina de calentamiento a $50\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1$ $^{\circ}\text{C}$ durante 12 horas. Transcurrido el tiempo fueron retiradas de la platina y se guardaron en un lugar libre de polvo para el proceso de tinción.

4.3.1.1.5. Tinción

Desparafinado e hidratación

Para el desparafinado se sumergieron las muestras en tres soluciones de xileno puro durante tres minutos, enseguida, para la hidratación se sometieron en soluciones descendentes de etanol (100% dos veces, 96%, 76% y 50%) durante tres minutos en cada una (figura 4G). Finalmente las preparaciones quedan listas para teñirse.

Coloración con safranina

Las muestras fueron colocadas en safranina salina O al 0.1% en agua desionizada, durante 12 horas (figura 4H), transcurrido ese tiempo las muestras fueron enjuagadas en agua destilada durante aproximadamente 15 segundos (dos cambios) (figura 4I).

Posteriormente se llevó a cabo la deshidratación sometiendo los cortes adheridos a una serie ascendente de etanol (50, 70, 96, 100%) durante aproximadamente 30 segundos para prepararlos para el siguiente paso (figura 4I).

Contra tinción (con verde fijo)

En la contra tinción las preparaciones fueron sumergidas en verde fijo al 0.12% en alcohol isopropilico absoluto, durante aproximadamente 30 segundos. Posteriormente las muestras se enjuagaron con alcohol al 96% para eliminar el exceso de colorante verde (figura 4J).

Deshidratación

Debido a que el medio de montaje es hidrofobico se tienen que deshidratar las preparaciones, para lo cual se sometieron a una solución de etanol puro durante aproximadamente 30 segundos (figura 4K).

Impregnación para evitar la difracción de la luz

Para realizar la impregnación, las preparaciones se sometieron a tres soluciones de xileno puro durante 30 segundos, dado que este disolvente es adecuado para el uso del medio de montaje a usar y posteriormente se sumergieron en xileno durante 12 horas (figura 4K).

Montaje

Para el montaje se utilizó resina sintética, con la cual las preparaciones fueron cubiertas y posteriormente se colocó un cubreobjetos de medidas 24 x 50 mm con un grosor de 0.13 - 0.17 mm de la marca Lauka® (figura 4 L) para proteger a la preparación histológica del polvo y para facilitar su observación microscópica. Se procura que el índice de refracción del medio de montaje sea lo más similar al vidrio, o la lente y al aire para evitar distorsiones de la imagen obtenida al microscopio fotónico (figura 4N).

Finalmente, las preparaciones montadas y teñidas con safranina y verde fijo fueron puestas en una platina de calentamiento a una temperatura de 50 ± 1 °C durante 48 horas mínimo. Transcurrido ese tiempo fue apagada la platina, las muestras fueron limpiadas del exceso de resina y fueron guardadas en un muestrario para su posterior observación y análisis en microscopio no estereoscópico fotónico (figura 4N).

4.3.1.2. Observación y análisis de los cortes

Utilizando el microscopio estereoscópico fotónico (figura 4M) y el microscopio no estereoscópico (figura 4N) óptico ambos de la marca Zeiss® se llevó a cabo la observación y el análisis de las muestras obtenidas del paso anterior para realizar la toma de microfotografías.

4.3.1.3. Toma de fotomicrografías para registro de resultados

Para esto se utilizó una cámara Motic 5 0.5 MP® conectada a un microscopio óptico Zeiss® (figura 4O). Para tomar la escala y para editar las fotografías se utilizó el programa Motic Images Plus 2.0 MI® (figura 4O).



Figura 4. Anatomía e histología vegetativa y reproductiva: (A-L), pasos generales de la microtecnia vegetal: A, fijación en FAA de una muestra de tejido de tallo con crecimiento primario de *Hylocereus undatus* (t¹) B, deshidratación gradual en concentraciones ascendentes de etanol de 40 a 100 % y paso a diferentes concentraciones de xileno (xilol 1:1, xileno 1, xileno 2 y xileno 3) (disolvente de la parafina) en un cambiador automático de película. C, estufa de calentamiento a 60 °C ± 1 °C para la inclusión en parafina histológica fundida. D-F, proceso de corte con micrótopo rotatorio: D, formación de bloques de parafina para realizar el corte; E, corte con micrótopo rotatorio donde se observan secciones de parafina con el material incluido; F, adhesión de los cortes con adhesivo de cromo (ac). G-K, proceso de tinción: G, desparafinado con xileno al 100 % e hidratación con soluciones descendientes de etanol (100, 96, 76 y 50 %) de las muestras; H, en la figura se observan los vasos copplin con la solución de safranina saturada más NaCl (como mordiente) durante la tinción; I, enjuague con agua destilada (H₂O) y deshidratación con diferentes concentraciones de etanol (50, 70, 96 y 100 %); J, contra tinción con verde fijo (vj) y posterior enjuague con etanol al 96 %; K, deshidratación en etanol puro (OH 100 %) e impregnación de las preparaciones con xileno puro (Xil 100 %). L, proceso de montaje con resina sintética (rs). (M y N), material utilizado para la observación y el análisis de las preparaciones: M, microscopio estereoscópico óptico y N, microscopio no estereoscópico óptico. O, proceso de toma de microfotografía utilizando una cámara Motic 5 0.5 MP[®] conectada a un microscopio óptico.

4.3.2. Experimentos de propagación

Se realizaron dos experimentos: la germinación de semillas en cajas de Petri (figura 5) y el enraizamiento de esquejes en bolsas de plástico (figura 6).

4.3.2.1. Experimento de germinación de semillas

Hipótesis

La propagación sexual no presentará problemas específicos y será fácil y viable ya que las semillas germinan con altas temperaturas en presencia de humedad.

Experimento

Se utilizaron semillas (figura 5A) (625 semillas) obtenidas y seleccionadas al azar de 10 frutos maduros lo más homogéneamente posibles, las cuales fueron desinfectadas sumergiéndolas durante 3 min. en una solución de agua corriente con 2 gr L⁻¹ de Aliette[®] (fungicida sistémico) (figura 5B) y fueron puestas a germinar sobre papel sanita en cajas de Petri (figura 5C) con una humedad relativa a saturación, con 12 horas luz/oscuridad, y fueron sometidas a 5 diferentes temperaturas en cámaras de ambiente controlado (figura 5D). Las plántulas obtenidas en este experimento fueron puestas a condiciones de invernadero.

La unidad experimental fué de una caja de Petri con 25 semillas (figura 5C). El diseño de tratamientos fue completamente al azar. Se tuvieron 5 tratamientos con 5 repeticiones y un total de 25 unidades experimentales. El tratamiento 1 fue puesto a temperatura ambiente (18-25 °C) (cuadro 6), el tratamiento 2 fue puesto en una cámara de germinación y se sometió a una temperatura de 10 °C (cuadro 6), el tratamiento 3 fue puesto a una temperatura de 20 °C (cuadro 6), el tratamiento 4 fue sometido a una temperatura de 30 °C (cuadro 6) y el tratamiento 5 se puso en otra cámara de germinación a una temperatura de 40 °C (cuadro 6). Las variables de respuesta evaluadas fueron las siguientes: (1) el número de semillas germinadas por unidad experimental, (2) el porcentaje de germinación, para esto se utilizó la emergencia de la radícula como indicador fisiológico del éxito de la germinación. La evaluación del experimento se realizó cada 24 horas durante los primeros 7 días después de la siembra, mientras que apartir del día 8 las evaluaciones se realizaron cada 3 días durante hasta el final del experimento (día 14 después de la siembra) (cuadro 7).

Cuadro 6. Tratamientos para el experimento de germinación de semillas de pitahaya.

Tratamientos	Temperaturas (°C)	Repeticiones
1	18-25 (TA = temperatura ambiente)	5
2	10	5
3	20	5
4	30	5
5	40	5

Diseño experimental

El diseño experimental fue completamente al azar, puesto que se eligieron grupos de 25 semillas al azar, los cuales a su vez fueron puestos a germinar aleatoriamente en las diferentes temperaturas antes mencionadas.

Análisis estadístico

Se utilizó el programa estadístico SAS 9.0® y cuando el análisis de varianza señaló diferencias significativas, se procedió a realizar un análisis de comparación de medias de Tukey.



Figura 5. Material utilizado para el experimento de germinación de semillas. A, selección de semillas al azar, provenientes de furos maduros. B, proceso de desinfección mediante sumergir las semillas en una solución de Aliette (Fosetil Aluminio). C, unidad experimental 25 semillas sembradas sobre papel en una caja de Petri. D, cámara de ambiente controlado utilizada durante el experimento para someter las semillas a diferentes temperaturas con 12 horas luz/ oscuridad.

Cuadro 7. Cronograma de evaluación del experimento de germinación de semillas de pitahaya.

Variables de respuesta	Días después de la siembra													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Porcentaje de germinación	X	X	X	X	X	X	X			X		X		X
Número de semillas germinadas	X	X	X	X	X	X	X			X		X		X

4.3.2.2. Experimento de enraizamiento de esquejes

Hipótesis

La propagación vegetativa no presentará problemas específicos y será fácil y viable debido a que las cactáceas enraízan fácilmente con altas temperaturas en presencia de humedad.

Experimento

Se seleccionaron 40 esquejes (20 esquejes de un año y 20 esquejes de dos años) en campo los cuales se dejaron cicatrizar en un lugar sombreado durante 30 días. Posteriormente, se les adicionaron 3 diferentes dosis AIB con potasio ($C_{12}H_{12}KNO_2$) Sigma®, adicionado con 1.5 m L⁻¹ de DAP Plus® (nonilfenol polioxetilado) que es un dispersante, acidificante, penetrante y antiespumante con indicador de pH y se plantaron en bolsas de plástico forestales con una capacidad de 4 L con un sustrato sin esterilizar de tezontle y turba (50:50), se aplicó riego cada 3 días. Estos esquejes fueron puestos en condiciones de invernadero a una temperatura máxima de entre 23 a 29 °C y una mínima de entre 12 a 15 °C y a una alta humedad relativa (80-90 % aproximadamente).

Se aplicaron 8 tratamientos los cuales se describen en el cuadro 8, con cinco repeticiones cada tratamiento en un total de 40 unidades experimentales, donde cada una consistió de una maceta con un esqueje. Las variables de respuesta fueron: a) porcentaje de enraizamiento y b) número de raíces producidas. Las evaluaciones se realizaron cada 7 días durante 42 días.

Cuadro 8. Tratamientos del experimento de enraizamiento de esquejes de pitahaya.

Tratamientos	Condiciones		Número de repeticiones
	<i>Edad del esqueje</i>	<i>Dosis de AIB</i>	
1	Un año	0 g/L	5
2	Un año	0.025 g/L	5
3	Un año	0.050 g/L	5
4	Un año	0.1 g/L	5
5	Dos años	0 g/L	5
6	Dos años	0.025 g/L	5
7	Dos años	0.050 g/L	5
8	Dos años	0.1 g/L	5

Diseño experimental

El diseño experimental fue un experimento factorial completo y balanceado. Donde los factores, las unidades experimentales y también los tratamientos fueron elegidos al azar.

Análisis estadístico

Se realizó el análisis de varianza y cuando el análisis de varianza señaló diferencias significativas, se procedió a realizar un análisis de comparación de medias de Tukey utilizando el programa estadístico SAS 9.0®.

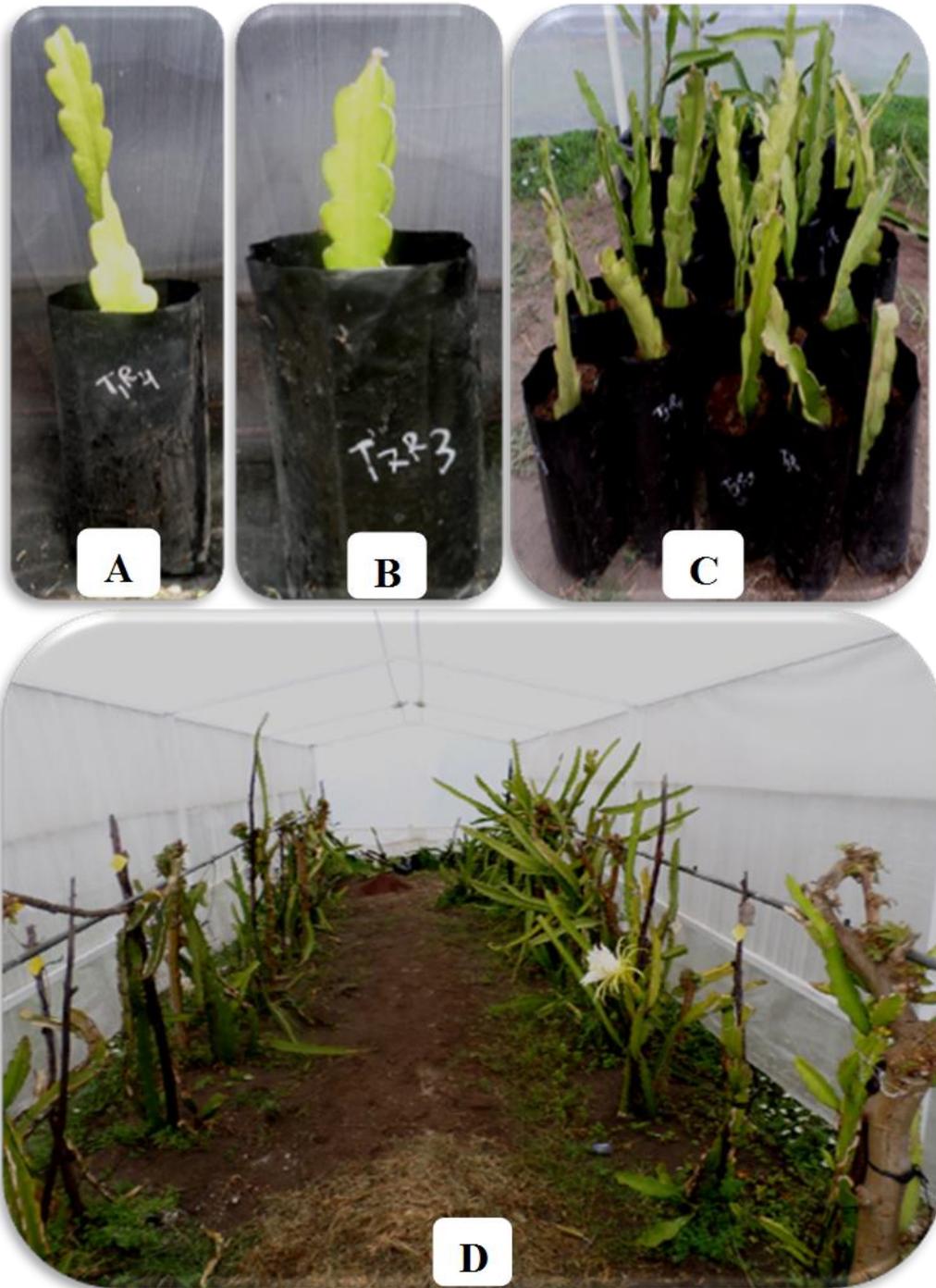


Figura 6. Material utilizado para el experimento de enraizamiento de esquejes: A, esqueje de un año utilizado. B, esquejes utilizados de dos años. C, esquejes de uno y dos años sembrados en el sustrato sin esterilizar. D, los esquejes fueron puestos en condiciones de invernadero durante 42 días.

5. Resultados y discusión

5.1.1. Anatomía e histología vegetativa y reproductiva

5.1.1.1. Descripción anatómica e histológica del esporofito vegetativo

5.1.1.1.1. Raíces adventicias

Las raíces de la pitahaya (figura 7) por lo general son similares a las de otras angiospermas y algunos géneros epifitos de la familia de las cactáceas como *Selenicereus* y *Epiphyllum*, puesto que presentan los dos tipos de raíces típicas de estas especies: una raíz principal que proviene del embrión y es funcional durante la etapa de plántula; y las raíces adventicias no tuberosas (figura 7), las cuales son funcionales durante el resto de la vida de la planta (figura 7). Las raíces adventicias de la pitahaya se extienden en el suelo a una profundidad de 5 a 20 cm y a una distancia de 20 a 30 cm de diámetro entorno al tallo (figura 7). Finalmente se observa la presencia de raíces aéreas, las cuales suelen emerger en las paredes de los tallos y espacios intercostales (figura 7) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Dubrovsky and North, 2002). Los cactus se enfrentan con recursos limitados y variables del suelo como la disponibilidad de agua, la erosión, suelos pobres en materia orgánica y tipos de hábitats (rocosos o arenosos). Las raíces adventicias (figura 7) juegan un papel importante en el anclaje de la planta al suelo, así como en la absorción y asimilación de minerales disueltos en la escasa agua presente en el suelo, por lo que el sistema radical se adapta a captar el agua con rapidez produciendo un gran número de raicillas blancas caducas provistas de pelos radicales (figura 7). Sin embargo mediante lo observado anteriormente se puede inferir que la morfología y la estructura anatómica interna de las raíces adventicias está fuertemente influenciada por las características físicas (textura, estructura, capacidad de drenaje y aireación) y químicas (minerales y sustancias orgánicas) del suelo y por la influencia de factores climáticos donde se encuentre la planta.



Figura 7. Esperofito vegetativo de la pithaya. Areola (región de la yema axilar y de la espina. Tallo profundamente acostillado (3 costillas) o cladodio (dos costillas) de uno y dos años. Raíz adventicia (aquella que proviene de cualquier otro órgano que no sea la radícula u otra raíz), porque proviene del tallo. Raíz lateral primara o de primer orden (primera ramificación de una raíz adventicia). Raíz lateral secundaria o de segundo orden, proviene de la lateral de primer orden.

Ápice de raíz adventicia

Al realizar un corte longitudinal del ápice de una raíz adventicia (figura 7), se observó la estructura anatómica general la cual consiste del meristemo apical (figura 8) el cual dará origen a la cofia (figura 8A), en la cual se puede observar la presencia de amilipolastos (estanolitos) (figura 8B). Por otro lado, originará hacia el lado contrario del ápice el cuerpo primario de la raíz (figura 9). En el cual se observa la protodermis (figura 8B), la cual da origen a la rizodermis que es un estrato uniseriado de células rectangulares (figura 9). El meristemo fundamental (figura 8B) el cual dará origen a la exodermis (figura 8A) que se encuentra inmediatamente por debajo de la rizodermis (figura 8A y figura 9) y se compone de dos estratos de células diferentes a las presentes en la corteza (figura 8A); la corteza primaria la cual consta de cinco estratos de células de parénquima (figura 9), las cuales presenta grandes espacios intercelulares por donde se mueve el agua y los minerales via apoplasto; y a la endodermis que consta de un estrato de células con paredes celulares (figura 8A) que presentan la banda de Caspari y sin presencia de espacios intercelulares, lo cual ocasiona que el transporte de agua y nutrimentos se realice por el simplasto, a través de las

conexiones intercelulares o plasmodesmos. Finalmente se observó la estela (figura 8A), donde se localiza el procámbium (figura 8A), el cual dará origen a la cilindro vascular central (figura 9) que es la región axial interna de la raíz la cual se compone de células de parénquima donde se encuentran embebidos el xilema y el floema primario que constituyen el tejido vascular de la planta.

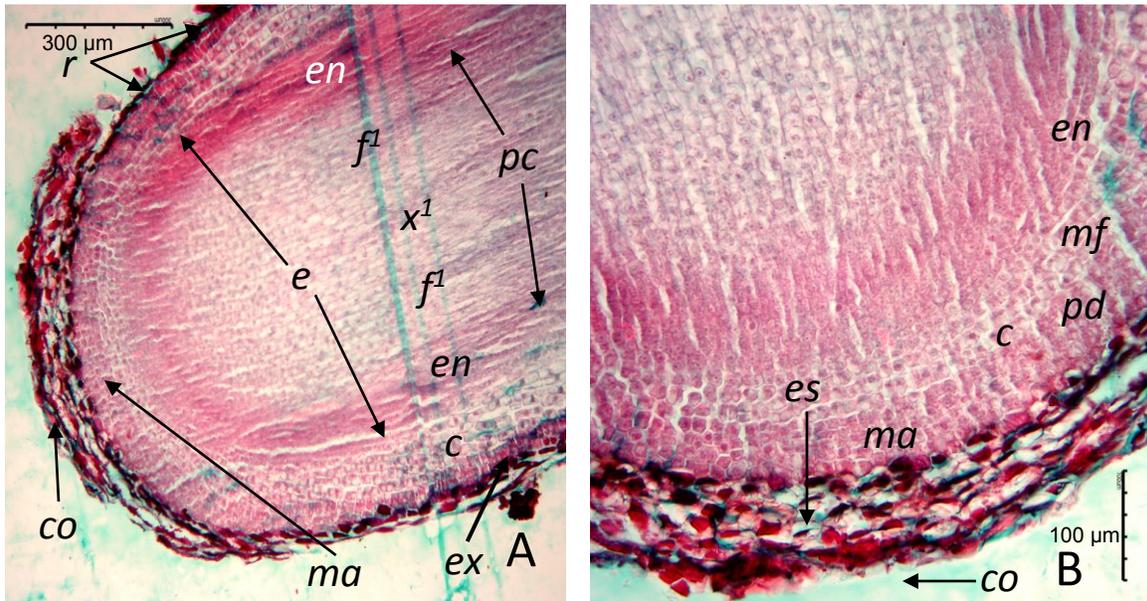


Figura 8. Cortes longitudinales del ápice de una raíz adventicia. A (10x), vista panorámica de un corte longitudinal casi mediano del ápice y B (20x), vista del meristemo apical de la raíz; c= corteza, co= cofia, e= estela (tejido vascular primario), en= endodermis, es= estatolitos, ex= exodermis, f= floema primario, ma= meristemo apical, mf= meristemo fundamental, pc= procámbium, pd= protodermis, r= rizodermis, x= xilema primario.

En cuanto a la cofia concuerda con lo encontrado por Loza-Cornejo y Terrazas (2011), donde estudiaron el ápice de la raíz en plántulas de seis especies diferentes de la tribu Pachycereeae y con lo reportado por Boke (1979), donde presentó la estructura anatómica de la raíz de *Opuntia arenaria*. En ambos trabajos observaron una organización anatómica similar a la observada en esta especie con células que contienen gránulos de almidón o estatolitos, así como también observaron una organización anatómica de los grupos de células iniciales del meristemo apical de la raíz similar a la observada en este trabajo. Por lo que se tiene evidencias suficientes para indicar que la especie *Hylocereus undatus* presenta la estructura y organización anatómica del apice de las raíces adventicias común de la mayoría de las especies de la familia Cactaceae.

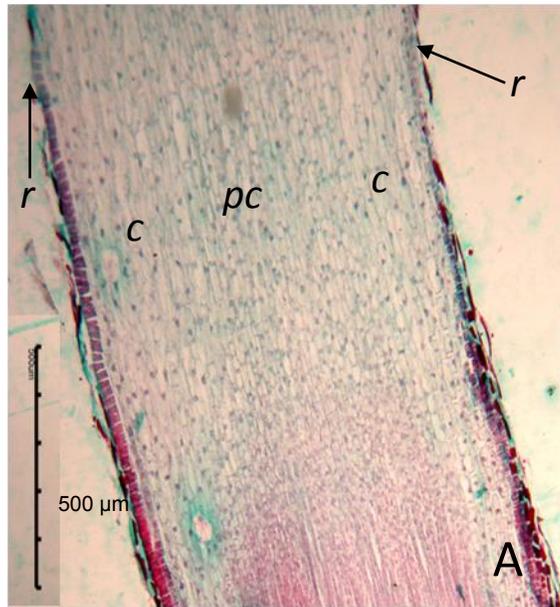


Figura 9. Corte longitudinal de una raíz adventicia. A (5x), vista de la región de diferenciación; c= corteza primaria, pc= cilindro central de procámbium, r= rizodermis.

Raíz adventicia (cuerpo primario)

Al realizar el estudio de la organización anatómica del cuerpo primario la raíz adventicia (figura 7) se observó que *Hylocereus undatus* presenta una raíz anatómicamente poliarca. Y su organización histológica es la siguiente: la rizodermis es un estrato uniseriado de células rectangulares (figura 10A). La exodermis se encuentra inmediatamente por debajo de la epidermis y se compone de dos estratos de células diferentes a las presentes en la corteza (figura 10A). La corteza consta de varios estratos de células de parénquima, las cuales presentan grandes espacios intercelulares (figura 9A). La endodermis consta de un estrato de células con paredes celulares anticlinales con la banda de Caspari formada principalmente con suberina y sin espacios intercelulares (figura 10B) ya que las paredes de las células son refringentes y no reaccionan positivamente a la tinción con safranina y verde fijo. El periciclo que es una zona meristemática formada por un estrato de células (figura 10B). En la región central de la raíz se localiza el cilindro vascular donde se diferencian tres tipos de tejidos; presenta un xilema con desarrollo de tipo exarco, donde el protoxilema se origina hacia la región de la corteza, mientras que el metaxilema se origina hacia la región de la médula (figura 10B); el floema el cual se localiza entre los brazos de

xilema; y finalmente se observa abundante médula extranormal, la cual se compone de células de parénquima con forma isodiamétrica (figura 10B).

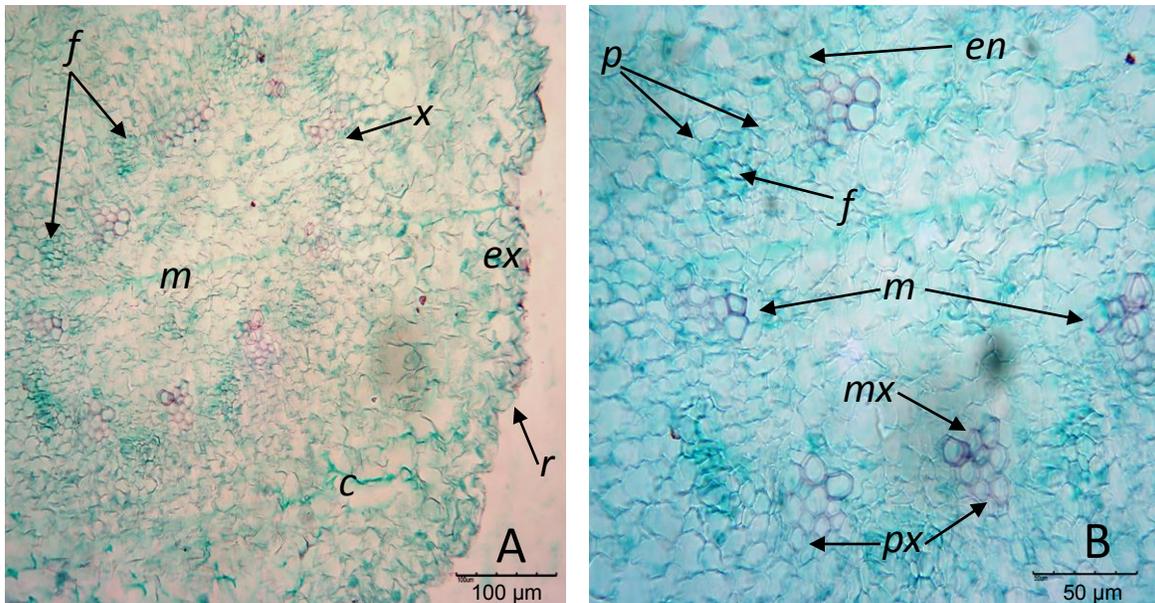


Figura 10. Cortes transversales de una raíz adventicia. A (10x), vista de un corte de raíz y B (40x), cilindro vascular de la raíz; c= corteza, en= endodermis, ex= exodermis, f= floema, m= médula, mx= metaxilema, p= periciclo, px= protoxilema, r= rizodermis, x= xilema.

Los observado anteriormente al realizar el corte transversal del cuerpo primario de una raíz adventicia concuerda con lo observado por Almeida *et al.*, (2013) y Loza-Cornejo y Terrazas (1996), donde encontraron una organización histológica del tejido primario similar al estudiar anatómicamente la raíz de plántulas de las especies *Epiphyllum phyllanthus* y de *Stenocereus queretaroensis* respectivamente. También concuerda con lo observado por Secorun y de Souza (2011), donde utilizaron plántulas de varias especies de cactus epifitos de los géneros *Rhipsalis* y *Lepismium*. Lo anterior indica que el cuerpo primario de las raíces adventicias de la pitahaya presenta una estructura anatómica e histológica similar a la presente en la mayoría de las especies epifitas y columnares de cactáceas con función de absorción y asimilación de agua y sales minerales presentes en los primeros 30 cm de profundidad en el suelo.

Raíz lateral primaria y secundaria

En ambos tipos de raíz se observó su crecimiento secundario (figura 7). Anatómicamente ambos tipos de raíces se componen de: riodermis la cual es similar a la encontrada en la raíz primaria, sin embargo presenta pocas diferencias a causa del crecimiento secundario por lo tanto se observan, la presencia de una escasa corteza con células de parénquima de forma rectangular (figuras 11), la peridermis consta de un estrato de células las cuales dan origen al suber hacia la región de la corteza, mientras que da origen al felógeno hacia la región de la médula (figuras 11), se observa el cambium vascular con crecimiento secundario el cual da origen a; xilema primario hacia la región de la médula, al xilema secundario el cual se origina hacia la región de la corteza y finalmente se desarrolla floema secundario hacia la región de la peridermis (figura 11), se observa una escasa médula en la región central de la raíz (figura 11).

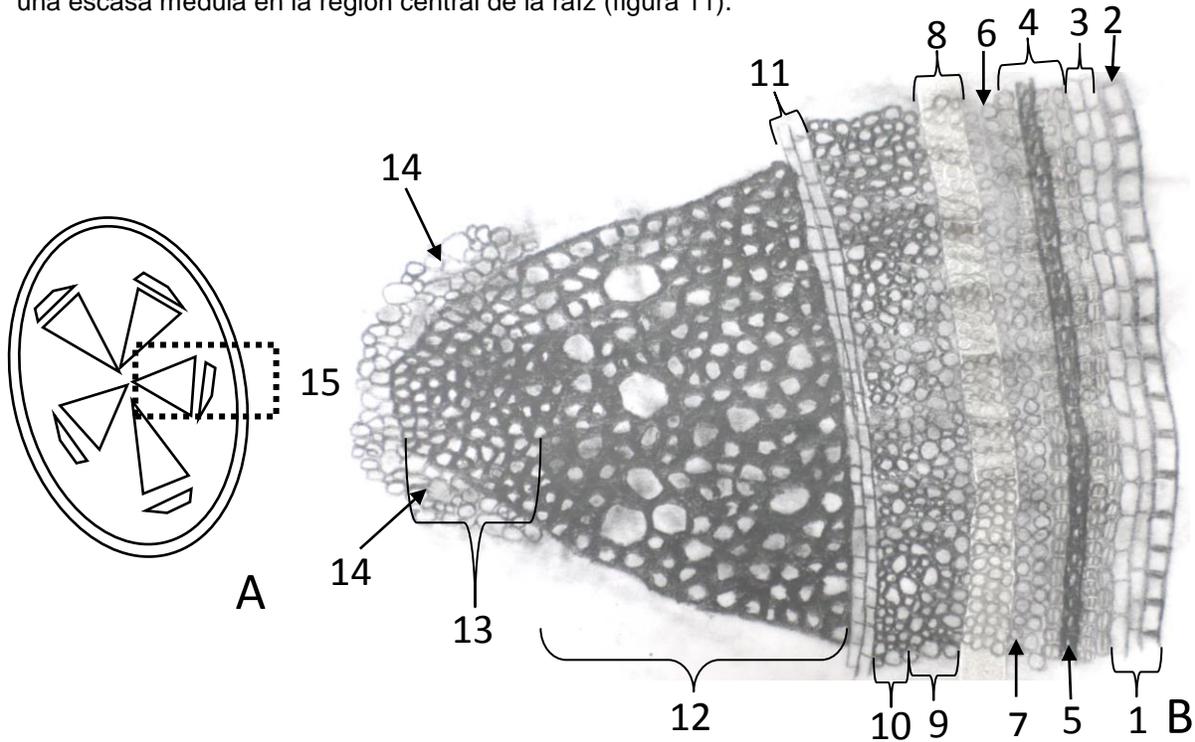


Figura 11. Esquema de un corte transversal de una raíz lateral con crecimiento secundario. A, vista panorámica del corte de raíz donde se puede observar la peridermis, la corteza y el tejido vascular central y B, acercamiento del tejido vascular central donde se puede observar: (1) la peridermis, (2) rizodermis, (3) exodermis, (4) súber, (5) un estrato lignificado de súber, (6) felógeno, (7) felodermis, (8) parénquima cortical interno, (9) floema primario, (10) floema secundario, (11) cámbium vascular, (12) xilema secundario, (13) xilema primario, (14) parénquima interfascicular y (15) médula.

Lo anterior concuerda con lo observado por Loza-Cornejo *et al.* (2003), donde observaron un escaso crecimiento secundario en comparación al crecimiento que presentan los tallos de un año de edad, así como en la disposición del xilema en el haz vascular del tipo exarca. En cuanto a lo observado anteriormente en la peridermis concuerda con lo encontrado por dos Santos *et al.* (2012) y Lemos *et al.* (2013), donde estudiaron la anatomía de la raíz de dos especies de *Echinopsis* y las raíces fibrosas de 12 especies del género *Arrojadoa*, respectivamente, donde reportaron que la peridermis se origina del periciclo y consta de 5 o 6 estratos de células. En cuanto a la corteza concuerda con lo observado por Herrera-Cárdenas *et al.* (2000) y Arruda *et al.* (2005), donde estudiaron la anatomía de la raíz no tuberosa de las especies del género *Neoevansia* y de varias especies de cactus de la región de Caatinga, Pernambuco, Brasil como: *Harrisia adscendens*, *Melocactus horridus*, *M. zenthneri*, *Tacinga inamoena* y *T. palmadora*. En cuanto el crecimiento secundario observado del xilema y floema concuerda con lo reportado por Loza-Cornejo y Terrazas (1996), donde estudiaron las características morfo-anatómicas en plántulas de *Stenocereus queretaroensis*, donde observaron una organización similar del tejido secundario de la raíz. En base a lo descrito anteriormente se puede inferir que las raíces laterales de la pitahaya presenta un proceso de crecimiento secundario normal en las raíces laterales, las cuales se puede creer que cumplen una función de sostén a su tutor, ya que posee un hábito de crecimiento epifito característico de la mayoría de los generos presentes en la tribu *Hylocereeae* (*Disocactus*, *Epiphyllum*, *Selenicereus*).

5.1.1.1.2. Tallos

El tallo vegetativo de la pitahaya no es cilíndrico como la mayoría de los tallos de las angiospermas, ni tampoco costillado con bordes o cordones que sobresalen como en otras cactáceas como algunas especies de *Myrtillocactus* o de *Echinocereus* sino que es profundamente acostillado cuando presenta tres angulosas costillas (figuras 7, 13 y 15B) o bien puede presentar cladodios o tallos aplanados con apariencia foliar a los que se les suele denominar filocladios (figura 15A) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Britton and Rose, 1963; Terrazas y Arias, 2003; Terrazas and Mauseth. 2002). No obstante, el tallo a lo largo, sin importar su apariencia: profundamente acostillado (figura 13 y 15B) o de filocladio (figura 15A) suele presentar

constricciones que delimitan secciones determinadas conformando una sección denominada fascículo. Estos corresponden a segmentos de tallo a manera de rama, pero en este caso siguiendo un mismo eje y también se observan al ramificarse.

Tallo de un año (figura 7)

Al realizar un corte transversal se observó, la epidermis que consta de un estrato de células rectangulares (figura 12A), así como la presencia de una cutícula lisa (figura 12A), también se puede observar la presencia de estomas encriptados característicos de las especies de esta familia, como parte de la epidermis (figura 12A). La hipodermis se encuentra inmediatamente por debajo de la epidermis y se compone de tres a cuatro estratos de células diferentes a las presentes en la corteza (figura 12A). El clorénquima que corresponde a los estratos más externos de la corteza primaria, consta de varios estratos de células dispuestos perpendicularmente a la corteza y se componen de células de parénquima, las cuales presentan abundantes cloroplastos (figura 12A). La corteza consta de varios estratos de células de parénquima con grandes vacuolas lo que facilita los cambios repentinos de volumen durante una sequía, presenta varias células mucilaginosas, así como también haces vasculares corticales (figura 12A). Dentro de la región central se localiza el cilindro vascular donde se diferencian tres tipos diferentes tejidos; el tallo a diferencia de la raíz presenta un xilema endarco, donde el protoxilema se localiza hacia la región de la médula, mientras que el metaxilema aparece hacia la región de la corteza (figura 12B). El floema se localiza en los haces de xilema, hacia la región de la corteza (figura 12B); y el procámbium que se compone de uno o varios estratos celulares con actividad meristemática que puede dar origen al crecimiento secundario (figura 12B). Y finalmente se observa una médula abundante, la cual se compone de células de parénquima con forma isodiamétrica (figura 12B). Por último se observó la presencia de drusas y cristales en las células tanto epidermiales como corticales del tallo o filocladio (figura 12A).

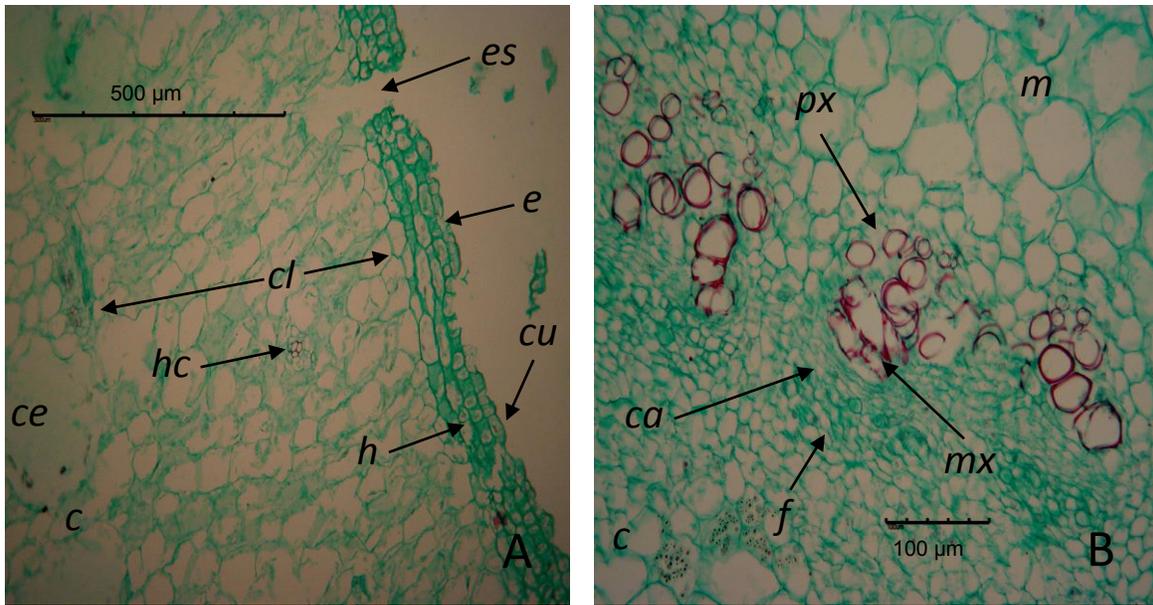


Figura 12. Cortes transversales de un tallo un año. A (10x), vista panorámica de la epidermis y la corteza primaria y B (20x), cilindro vascular; c= corteza, ca= cámbium vascular, ce= célula mucilaginosa, cl= clorenchima, cu= cutícula, e= epidermis, es= estoma, f= floema, h= hipodermis, hc= haz cortical, m= médula, mx= metaxilema, px= protoxilema.

En cuanto a la organización anatómica de la epidermis de la pitahaya concuerda con lo observado por Grego-Valencia *et al.* (2014), donde ambos estudiaron la epidermis de 23 especies y 3 subespecies diferentes del género *Ferocactus* y por Faigon *et al.* (2010), donde estudiaron la epidermis de 8 especies del género *Pterocactus* y finalmente concuerda con Ayala-Cordero *et al.* (2006), donde reportaron una epidermis similar en el hipocótilo de plántulas de *Stenocereus benecki*. La presencia de la cutícula concuerda con lo reportado por Mauseth (2005), donde observó una cutícula similar de la subfamilia Opuntioideae. Finalmente se observa una estructura histológica similar de los estomas a lo reportado para especies de *Mamillaria* por Janu and Raghuvanshi (2011). En algunas especies de los géneros: *Pterocactus*, *Ferocactus*, *Stenocereus* y *Mamillaria* se ha observado una estructura dérmica (desde la cutícula hasta el estrato mas interno de la hipodermis) acorde con el ambiente árido o semiárido en el que habitan estas cactáceas como lo es: la cutícula engrosada, la presencia de varios estratos hipodérmicos y estomas en criptas; esto señala sus adaptaciones a la escasez de agua y evitar la pérdida de agua en forma de vapor. En cuanto lo observado en este trabajo para la hipodermis concuerda con lo encontrado por Loza-Cornejo y Terrazas (2003), donde estudiaron la organización de la hipodermis en 21 especies

norteamericanas de la subfamilia Cactoideae, concuerda también con lo reportaron Mauseth y Landrum (1997), en las que observaron la misma organización de la hipodermis en varias especies de *Pereskias*. Mediante los resultados obtenidos anteriormente al estudiar la epidermis del tallo con crecimiento primario se puede inferir que la presencia de 3 estratos de hipodermis, le sirven de aislamiento al tallo para evitar la pérdida de agua, como protección contra insectos y otros animales herbívoros al igual que la estructura de los estomas, si bien son pocos en número evitan la pérdida de vapor de agua pero permiten la entrada de dióxido de carbono al parénquima cortical donde se encuentran los cloroplastos para realizar la fotosíntesis, la cutícula que es un estrato de cutina que es una sustancia hidrofóbica (impide el paso de agua) la cual funciona como un aislante disminuyendo aún más la pérdida de vapor hacia el medio así como la penetración de la misma del medio hacia las células. Además es transparente a la radiación solar fotosintéticamente activa (Azcón-Bieto y Talon, 2008). En cuanto la estructura anatómica observada en el tejido vascular de la pitahaya concuerda con lo reportado por Mauseth (1993) en varias especies de cactus incluyendo una especie diferente del género *Hylocereus*. Sin embargo los resultados anteriores también concuerdan con lo encontrado por García-Aguilar *et al.* (2009), quienes realizaron un estudio sobre la anatomía caular de tres especies del género *Hylocereus* (*H. ocamponis*, *H. purpusii* y *H. undatus*) donde observaron una organización y distribución del tejido primario del tallo similar a lo encontrado en este trabajo. También concuerda con lo encontrado en otros trabajos donde utilizaron otras especies de la familia Cactaceae: como el trabajo realizado por Dettke y Milaneze-Gutierrez (2008), donde observaron varias especies de cactus epífitos sudamericanos (*Epiphyllum phyllanthus*, *Hatoria salicornioides*, *Lepismium cruciforme*, *L. warmingianum*, *Rhipsalis baccifera*, *R. cereuscula* y *R. sulcata*) para estudiar su anatomía caular, así como el trabajo realizado por Cavalcante *et al.* (2008), donde observaron una organización anatómica similar del tejido vascular primario del tallo en seis especies del género *Rhipsalis*. Finalmente, concuerda a lo encontrado por Vázquez-Sánchez *et al.* (2007), donde al realizar cortes histológicos del cefalio de la especie *Cephalocereus columna-trjani* observaron una organización similar del tallo a la observada en este trabajo. Por último concuerda con lo encontrado por Bárcenas-Argüello *et al.* (2015) y por Cenizo *et al.* (2013), donde reportaron la presencia de drusas y cristales en las células

epidermales y corticales de los tallos de tres especies del género *Cephalocereus* y de la especie *Trichocereus candicans*. En base a descrito anteriormente en este trabajo se puede deducir que la estructura anatomica del tallo con crecimiento primario de *Hylocereus undatus* es típica de las dicotiledóneas en general, donde no se observo crecimiento secundario anómalo y la estructura externa aplanada o triangular determina la anatomía interna (figura 12A y 14B).

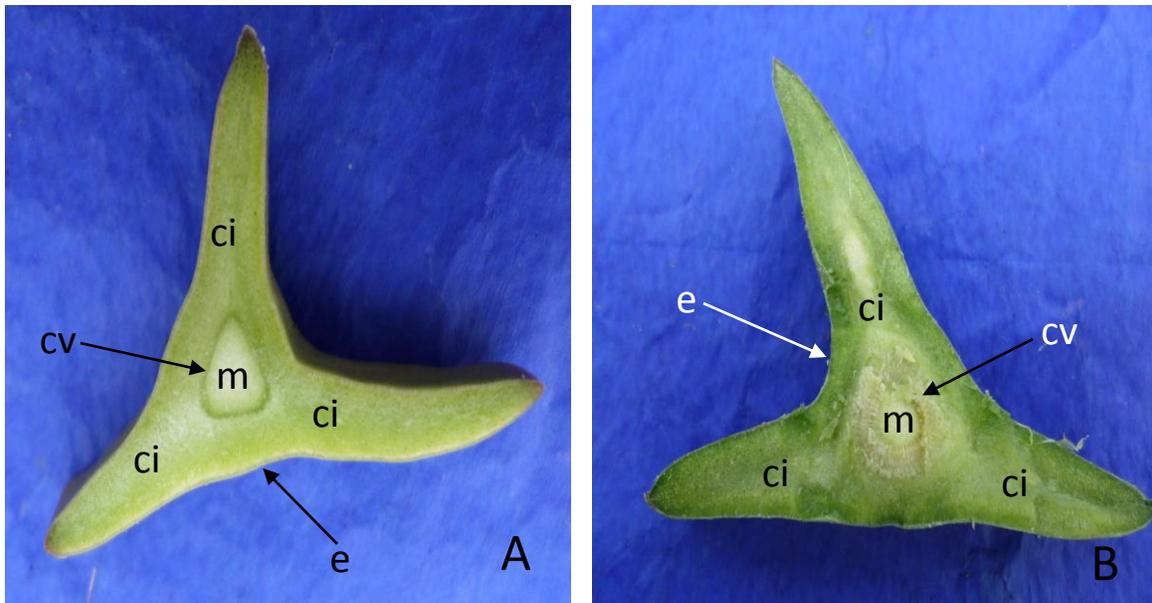


Figura 13. Apariencia macroscópica de los tallos colectados y muestreados con diferentes edad de crecimiento apartir de su emergencia. A, tallo con un año de crecimiento y B, tallo con dos años de crecimiento, donde se puede observar la morfología interna, el arreglo anatomico macroscópico de los tejidos y finalmente la formación de madera presente en el tallo de dos año de crecimiento: cv= cilindro vascular central, ci= corteza interna, e= epidermis y m= médula.

Tallo de dos años (figura 7)

Al realizar un corte transversal se observó básicamente la misma anatomía que un tallo de un año de crecimiento (figura 7), la epidermis, la cutícula, estomas encriptados, la hipodermis, el clorénquima, la corteza, haces vasculares corticales y la médula (figura 14A y B). Sin embargo, se observó el crecimiento secundario inicial del tejido vascular generado por las divisiones mitóticas que sufren los restos de procámbium que se encuentran entre el xilema y el floema primario, así como del parénquima interfascicular para conformar un anillo contínuo de cámbium vascular (figura 14B). Este último da origen al xilema secundario funcional y hacia la región de la corteza queda el floema secundario funcional. Hacia la región de la médula queda el xilema primario mientras que el

floema primario se localiza hacia la región de la corteza primaria (figura 14B). Se observó que esta especie produce una madera dimórfica pues presenta tanto madera fibrosa en la medula (presenta una matriz de fibras libriformes que proveen flexibilidad y resistencia a los tallos), como madera parenquimática (presenta un matriz de células parenquimatosas con paredes primarias que provee de soporte a tallos decumbentes) cerca del cábium vascular, ambas con presencia de traqueidas de banda ancha (son traquiedas especializadas en forma de banda que contienen vasos en forma de anillos, que en muchas especies solo se encuentran en la madera temprana y proporcionan una alta adaptabilidad a los ambientes áridos donde crece naturalmente) (figura 14B).

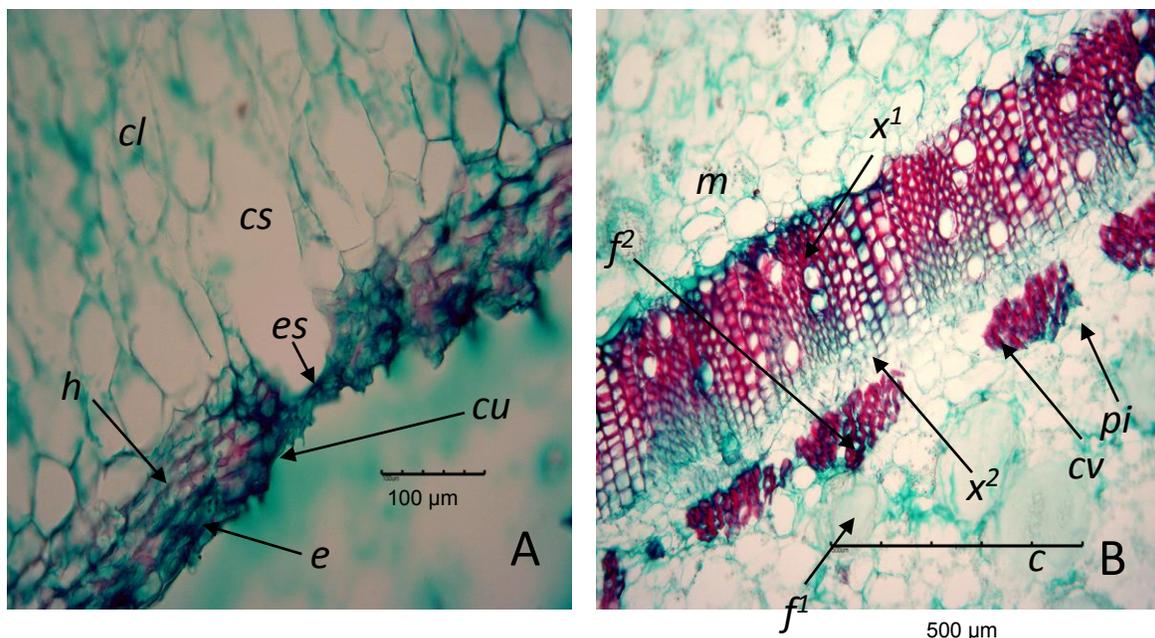


Figura 14. Cortes transversales de un tallo de dos años. A (20x), corte transversal de la pared y B (10x), corte transversal del haz vascular con crecimiento secundario; c= parénquima cortical interno (corteza primaria), cl= clorénquima, cs= cámara subestomatica, cu= cutícula, cv= cámbium vascular, e= epidermis, es= estoma, f¹= floema primario, f²= floema secundario, h= hipodermis, m= parénquima medular, pi= parénquima interfascicular, x¹= xilema primario, x²= xilema secundario.

Los resultados observados anteriormente concuerdan con lo encontrado por Vázquez-Sánchez *et al.*, (2005) y Salinas-Revilla y Álvarez-Moscoso (2006), en *Cephalocereus senilis* y *Corryocactus erectus*, respectivamente, donde observaron un patrón de crecimiento secundario similar al observado en este estudio. Este tipo de crecimiento comienza en la región fascicular formándose el cámbium vascular de los restos de procámbium ahí existentes. En cuanto a la

organización del floema secundario concuerda con lo encontrado por Terrazas *et al.*, (2005) y Terrazas y Arias (2003), donde se describieron la anatomía caulinar de 22 especies del género *Stenocereus* e hicieron una comparación de la anatomía del tallo de la subfamilia Cactoideae, respectivamente; observaron dos zonas distintivas una con presencia de floema colapsado y la otra con presencia de floema intacto. En cuanto la organización y disposición de la peridermis concuerda con lo observado por Herrera-Cárdenas *et al.* (2000), donde estudiaron la estructura anatómica de varias especies del género *Neoevansia* y por Vázquez-Sánchez *et al.* (2015), donde estudio la morfología y anatomía del cefalio en la especie *Backebergia militaris* ya que presentan una cutícula engrosada, una epidermis multiestratificada (5 estratos celulares), estomas encriptados y cámara subestomática amplia hundida en el parénquima cortical externo. Estas características confieren a la epidermis una gran protección contra la pérdida de agua y contra depredadores herbívoros de la misma manera que protegen a la planta contra enfermedades microbianas; y en caso de heridas puesto que son capaces de cicatrizar rápidamente ya que tanto las células epidérmicas como parenquimáticas son capaces de dividirse intensamente de manera rápida debido a su baja diferenciación con respecto del colénquima, esclerénquima y del tejido vascular. Finalmente, lo observado en cuanto a la madera concuerda con lo encontrado por Mauseth (1993), Mauseth y Plemons-Rodríguez (1995) y por Mauseth (2006), donde encontraron el mismo tipo de madera dimorfa compuesta tanto de madera fibrosa en la médula, como de madera parenquimática cercana al cámbium vascular, ambos tipos de madera con presencia de traqueidas de banda ancha, al observado en este trabajo utilizando la especie *Hylocereus inermis*, *H. venezuelensis* y diferentes especies de la familia Cactaceae, respectivamente, por otro lado, se observó el mismo tipo de madera dimorfa a lo observado por Arias y Terrazas (2001), Bernal-Salazar y Terrazas (2005) y por Vázquez-Sánchez y Terrazas (2011), donde estudiaron la madera de diferentes especies columnares de la familia cactácea, como *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Neobuxbaumia tetetzo* y 44 especies de diferentes géneros, sin embargo, encontraron que estas especie columnares presenta una gran cantidad de vasos de mayor tamaño y diámetro en comparación con especies epifitas pertenecientes a los géneros como *Hylocereus* o *Selenicereus*. Finalmente concuerda con Mauseth (2004) y Terrazas *et al.* (2016), donde reportaron la existencia

de traqueidas de banda ancha en la mayoría de las subfamilias de la familia Cactaceae. Los resultados anteriores indican que el crecimiento secundario observado en los tallos de dos años de pitahaya también es típico de las dicotiledóneas, sin embargo igual al tallo de un año la estructura del tallo determina el arreglo anatómico interno de este (figura 13B y 15B).

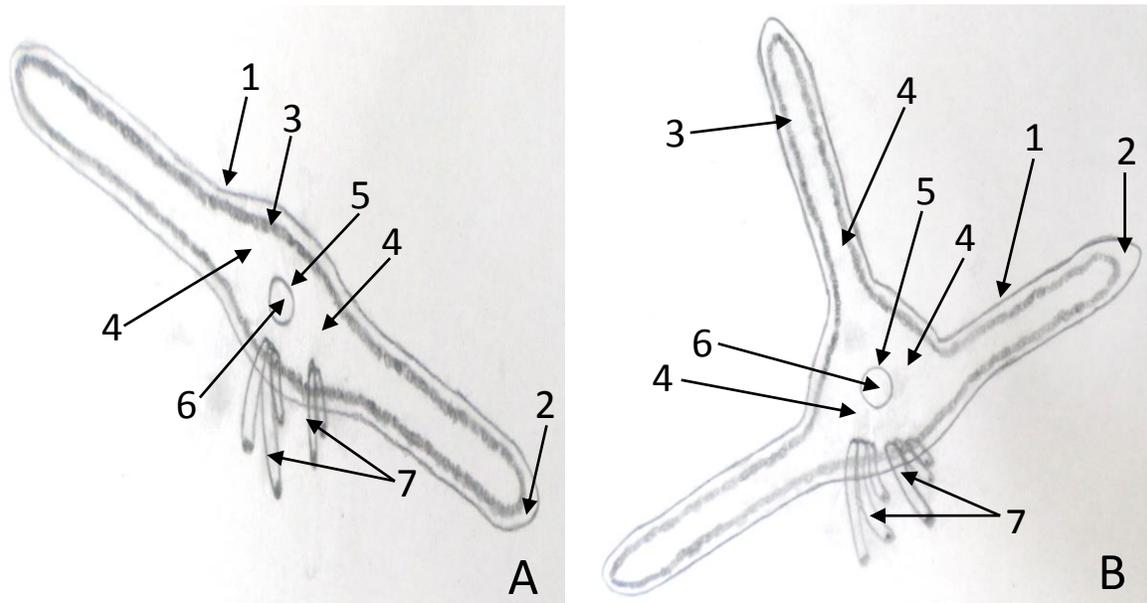


Figura 15. Arreglo anatómico interno de los diferentes tipos de tallos que puede presentar la pitahaya. A, esquema de un corte transversal de un filocladio y B, esquema de un corte transversal de un tallo profundamente acostillado o triacostillado; en ambos esquemas se puede observar la distribución de los tejidos internos: (1) la epidermis, (2) hipodermis, (3) haces vasculares corticales, (4) corteza interna, (5) cilindro vascular central, (6) médula y (7) raíces adventicias.

5.1.1.1.3. Yemas vegetativas

Yema de un año

Al observar cortes transversales de una yema presente en un tallo con crecimiento primario (figura 7) se observó el ápice vegetativo el cual se compone de primordios foliares y del meristemo apical (figura 16A), el cual consiste de cuatro zonas bien diferenciadas entre sí: la túnica que consta de uno o dos estratos de células y dará origen al sistema dérmico y las células madres centrales (figura 16B).

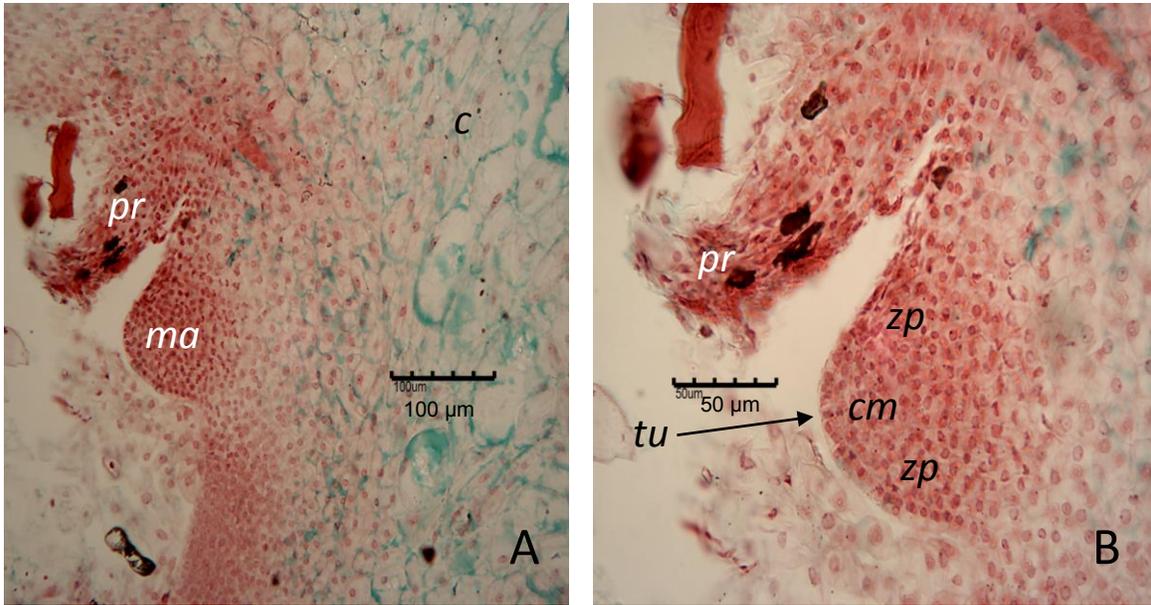


Figura 16. Cortes transversales de una yema de un año. A (20x), corte del meristemo y primer primordio y B (40x), corte del meristemo apical la yema; c= parénquima cortical, cm= células madres centrales, ma= meristemo apical, pr= primordio foliar, tu= túnica, zp= zona periférica del meristemo.

Los resultados encontrados al realizar el corte transversal de la yema inmadura concuerda con lo encontrado por Loza-Cornejo *et al.*, (2003), donde observaron una organización similar en la región meristemática de plántulas de *Stenocereus queretaroensis* con cuatro semanas de edad, la cual consta de una túnica de células bien definidas y el cuerpo, también concuerda con lo encontrado por Loza-Cornejo y Terrazas (2011), donde estudiaron la morfo-anatomía de las plántulas de seis especies representativas de la tribu Pachycereeae de 1 y 2 semanas de edad, donde encontraron una zonación del meristemo apical similar. En cuanto a la organización celular del meristemo es similar a la reportada por Mauseth (1978), el cual se divide en cuatro zonas: en la túnica, células madres centrales, zona periférica y meristemos de la médula o costillas en crecimiento. Finalmente concuerda con lo observado en los trabajos realizados por Boke (1941; 1951; 1952; 1953; 1979), donde se estudió la formación de los meristemos apicales a partir de los meristemos ubicados en las areolas de la varias especies de la familia Cactaceae como: *Trichocereus spachianus* y *Opuntia cilindryca*, *Echinocereus reichenbachii*, *Coryphantha vivípara*, *Mammillaria heyderi* y *O. arenaria*, donde reportaron que el meristemo apical presenta una actividad restringida, es decir, limitada o discontinua. En base a lo descrito anteriormente se puede

inferir que la pitahaya presenta una estructura y organización anatómica de las yemas vegetativas así como de las zonas en las que se diferencia el meristemo apical típica de las mayoría de las plantas superiores. Finalmente se puede deducir que el meristemo apical presenta un crecimiento limitado o restringido como suele ocurrir en la mayoría de las especies de la familia *Cactaceae*.

Yema de dos años (figura 7)

Al analizar el corte transversal se observó el ápice vegetativo con un mayor crecimiento al ápice de un año de edad (figura 7). Se observa la presencia de yemas monórficas (presenta solo un tipo de yemas que pueden ser vegetativas o reproductivas dependiendo del factor de inducción (fotoperiodo) que perciba la planta), donde se observa la presencia de una escama protectora del ápice vegetativo; también el meristemo apical con la presencia de cuatro primordios foliares vegetativos, de los cuales los primeros dos formaran posteriormente el meristemo apical del tallo (figura 17A). Se observó la cutícula y el crecimiento de la protodermis. También, se observó el desarrollo del tejido fundamental que dará origen a la corteza y la médula. Así, como también se observó el desarrollo del procámbium que posteriormente da origen a los tejidos vasculares como el xilema y floema (figura 17B).

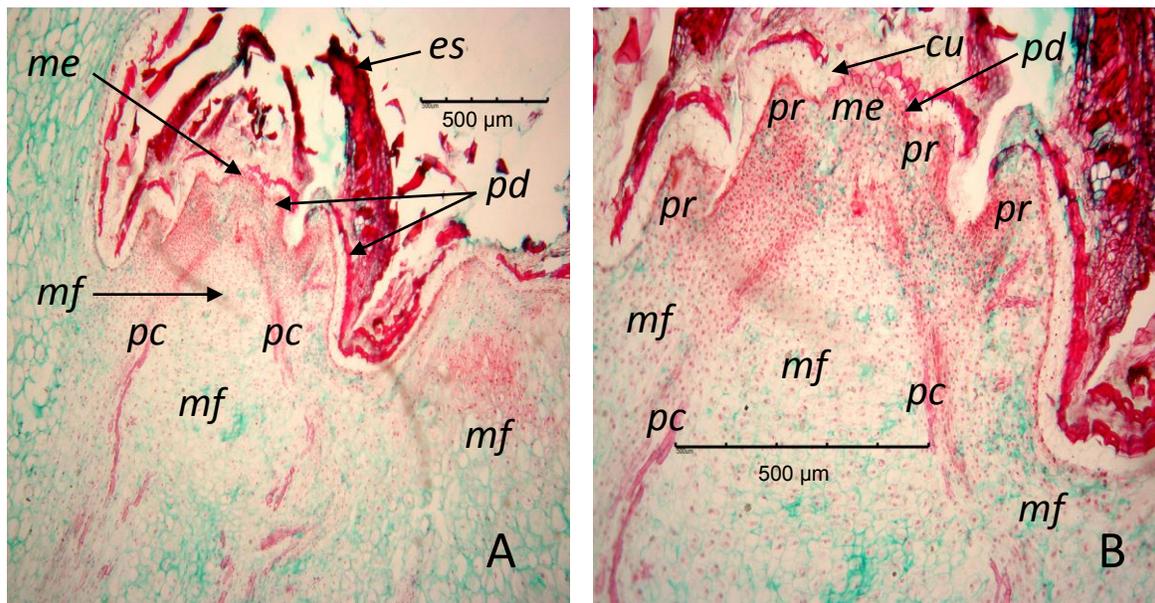


Figura 17. Cortes transversales de una yema de dos años. A (5x) y B (10x), vista panorámica de un corte de las yemas; cu= cutícula, es= escama protectora, me= meristemo apical, mf= meristemo fundamental, pc= procámbium, pd= protodermis, pr= primordios foliares.

En el corte transversal de la yema de dos años lo observado en este trabajo no concuerda con los encontrado por Sánchez *et al.* (2014), donde realizaron un estudios anatómicos sobre los meristemas de la areolas en dos especies de *Echinocereus* y encontró que los meristemas se encuentran encerrados por la epidermis del tallo a diferencia de los meristemas de la pitahaya que se encuentran encerrados en un escama protectora. Sin embargo, concuerda con lo reportado por Boke (1955), donde observó una estructura anatómica similar en una yema en crecimiento en *Rhipsalis cassytha*. Finalmente no concuerda con lo reportado por Boke (1955a; 1956), donde se reportó la presencia de yemas dimórficas (presentan dos tipos de yemas, donde cada yema responderá exclusivamente el tipo de inducción al que estén predeterminadas: (1) yemas vegetativas y (2) yemas reproductivas) en las especies *Epithelantha micromeris*, *Pelecyphora aselliformis*, *P. valdeziana* y *Encephalocarpus strobiliformis*. La protección epidérmica extra observada en *Echinocereus* hace referencia al desarrollo de esta especie en un ambiente más árido y con mayor incidencia de herbívoros, en general, de un ambiente biótico y abiótico más adverso. En cambio la pitahaya se desarrolla en un ambiente semiárido menos hostil donde solo es necesario proteger a las yemas, con sus meristemas, solo con primordios foliares coriáceos.

5.1.1.2. Descripción anatómica e histológica del esporofito reproductivo

5.1.1.2.1. Botones florales

Botón floral estado 1 (35 días de preantesis)

El botón floral al momento de la emergencia se observó una yema floral en las primeras etapas de diferenciación que equivale a 35 días de preantesis. Se observó la organización histológica, donde se pudo observar que el perianto, así como la base de la flor sésil que corresponde a la región basal del pericarpelo y del ovario, están muy poco desarrollados puesto que se encuentra en las primeras etapas de diferenciación floral, y están constituidos básicamente por células parenquimatosas isodiamétricas. También se observó la presencia de células de mucílago distribuidas por todo el perianto (figura 18). Se pudo observar la presencia de los tépalos externos o elementos externos del perianto, los cuales presentan cloroplastos (figura 18). Mientras tanto, continúa la diferenciación y el desarrollo de los primordios de los tépalos internos o

elementos internos del perianto, los cuales posteriormente se desarrollarán hasta formar los tépalos maduros de color blanco. En cuanto a la estructura anatómica de los tépalos, la cual consta una epidermis lisa con células de forma cubica, un mesófilo con abundante parénquima, con presencia de células de mucilago y haces vasculares colaterales, ya que el floema se encuentra del lado extremo o abaxial, mientras que el xilema se localiza del lado interno o adaxial de los haces vasculares (figura 18). Mientras que en el domo meristemático, el cual adquirió una forma plana, comienza la organogénesis de los antófilos fértiles específicamente los filamentos de las anteras. También se pudieron observar los haces vasculares los cuales establecen la conexión con el tallo este tejido está inmaduro aún apareciendo como procámbium (figura 18).

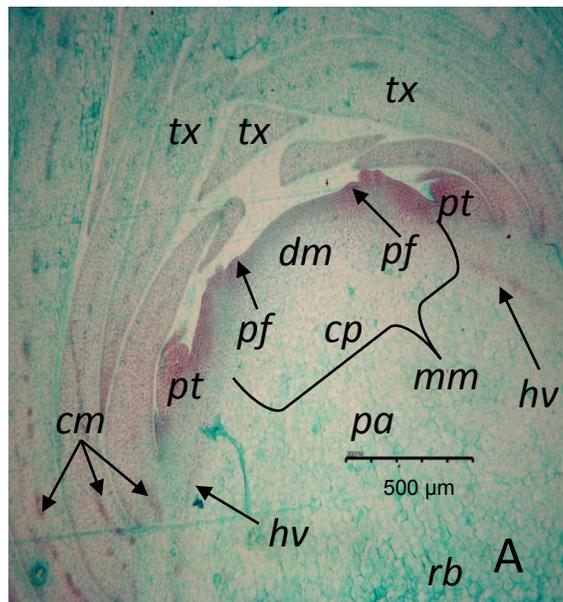


Figura 18. Corte longitudinal de un botón floral en estado 1 (35 días de preantesis). A (5x), vista general de un botón en crecimiento, donde se observan los antofilos estériles; cm= célula de mucilago, cp= corazón parenquimático, dm= domo meristemático, hv= haz vascular, mm= manto meristemático, pa= parénquima medular, pf= primordios de filamentos, pt= primordios de tépalos internos, tx= tépalos externos, rb= región basal del pericarpelo y del ovario.

En cuanto a la estructura anatómica de un botón floral en los primeros estados de iniciación y diferenciación concuerda con lo reportado por Aounallah *et al.* (2009), Boke (1963) y Ross (1982), donde observaron la iniciación de los elementos internos del perianto de diferentes especies de la familia Cactáceae como *Pereskia pititache* y *Epiphyllum strictum*. En cuanto al desarrollo del receptáculo concuerda con lo reportado por Buxbaum (1953), donde observó un

escaso crecimiento del receptáculo (base del pericarpelo fusionado al ovario) en esta misma fase en el género *Nopalxochia*. Para la estructura histológica de los primordios de los tépalos los cuales se forman con filotaxia en espiral concuerda con lo reportado por Ross (1982), donde estudio diferentes especies de cinco taxa de cactáceas. En cuanto a la estructura anatómica de los tépalos concuerda con lo reportado por Fuentes-Pérez *et al.* (2009) y Urías (2009), donde observaron una estructura anatómica de los tépalos externos e internos similar a la pitahaya con una epidermis lisa con células cuadradas y abundante mesofilo parenquimático. Con base a lo observado anteriormente se puede tener evidencias que al momento de la aparición del botón floral de un tamaño de aproximadamente 1 cm de largo de la pitahaya solferina se encontraron ya diferenciados los elementos del perianto, ya que el proceso inductivo y de la iniciación ocurrieron entre la fecha de colecta de la yema vegetativa y la fecha de este estado, lo cual es importante para manejar la floración y quedar en la posibilidad de manipularla para que la floración (antes) concuerde con la pitahaya blanca que es la polinizadora ya que es autoincompatible. En base a lo observado anteriormente en cuanto a la estructura anatómica tanto del meristemo apical como del perianto se tiene suficiente evidencia para inferir que la distancia entre los primordios es amplia y consta de 3 túnicas donde la primera corresponde a la protodermis y finalmente que la pitahaya presenta la estructura de manto meristemático (mm) y corazón parénquimático (cp) típico de los meristemas reproductivos de la mayoría de las angiospermas (figura 17).

Botón floral estado 2 (30 días de preantesis)

A los 5 días después de haber emergido el botón floral (que corresponde a 30 días en preantesis) se observó un crecimiento activo del cuerpo del perianto el cual básicamente tiene una organización similar al estado anterior que está constituido por células parenquimatosas y la presencia de células de mucílago (figura 19A). Sin embargo, a diferencia del estado anterior se observó un mayor desarrollo y crecimiento del perianto, algunos de los primordios de elementos internos (primordios de tépalos internos) se encuentran aún en diferenciación siendo de menor tamaño que los externos (figura 19A). En el domo meristemático, adquiere una forma más plana (figura 19A). Al mismo tiempo los primordios de estambres comienzan a diferenciarse, así como

también se puede observar la iniciación del primordio del pistilo en su región central, los cuales derivan de las células con alta capacidad mitótica ubicadas en el manto meristemático (figura 19A). También se observó la presencia de procámbium en haces, los cuales establecerán la conexión vascular que existe con el tallo y mediante los cuales se transportan los nutrimentos necesarios para el desarrollo completo de la flor (figura 19B). Finalmente, se observó un gran aumento de tamaño en la zona del receptáculo ubicado cerca de la base entre el botón floral y el tallo (figura 19B).

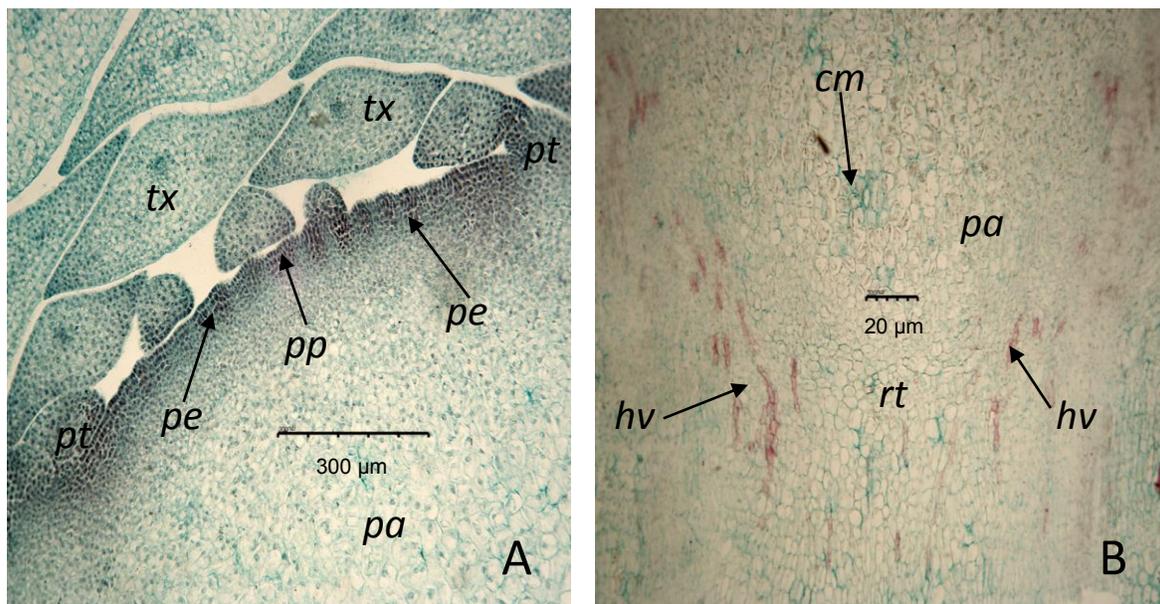


Figura 19. Cortes longitudinales de un botón floral en estado 2 (30 días de preantesis). A (10x), vista longitudinal del domo floral y B (5x), corte longitudinal de la zona del "receptáculo" del botón; cm= célula de mucílago, hv= haz vascular, pa= parénquima, pe= primordios de estambres, pp= región del primordio pistilar, pt= primordios de tépalos internos, rt= receptáculo, tx= tépalos externos.

Lo observado en este estado concuerda con lo reportado por Boke (1964; 1966) y Ross (1982), donde observaron primero la iniciación de los estambres en varias especies de *Pereskia*, los cuales se originan de algunas células con alta capacidad de diferenciación presentes en el meristemo apical del botón floral formando las anteras, para posteriormente dar origen a los filamentos de los estambres, según lo reportado por Aounallah *et al.* (2009) y finalmente sigue la diferenciación del gineceo.

Botón floral estado 3 (25 días de preantesis)

A los 10 días después de haber ocurrido la emergencia del botón (25 días de preantesis) y haber realizado el corte longitudinal del botón floral, se estudió la organización histológica, donde se observó un mayor aumento de tamaño del perianto en comparación con el tamaño del estado anterior, esto es causado por el incremento de la actividad mitótica de las células (figura 20A). Sin embargo, en este estado la mayoría de los tépalos externos se encuentran ya desarrollados y en crecimiento, mientras que la mayoría de los tépalos internos se encuentran aún en crecimiento y diferenciación activa (figura 20A). También se puede observar el crecimiento activo, mediante divisiones mitóticas, de los primordios de los estambres los cuales presentan una diferenciación centrífuga y basipétala (figura 20B). Por otro lado también se observó el crecimiento y la diferenciación del primordio del gineceo y sus partes como el primordio del estilo y la formación del lóculo debido al levantamiento y formación de los carpelos correspondientes a la pared del ovario (figura 20B). Finalmente se puede observar la presencia del procámbium que establecerá la conexión vascular con el tallo.

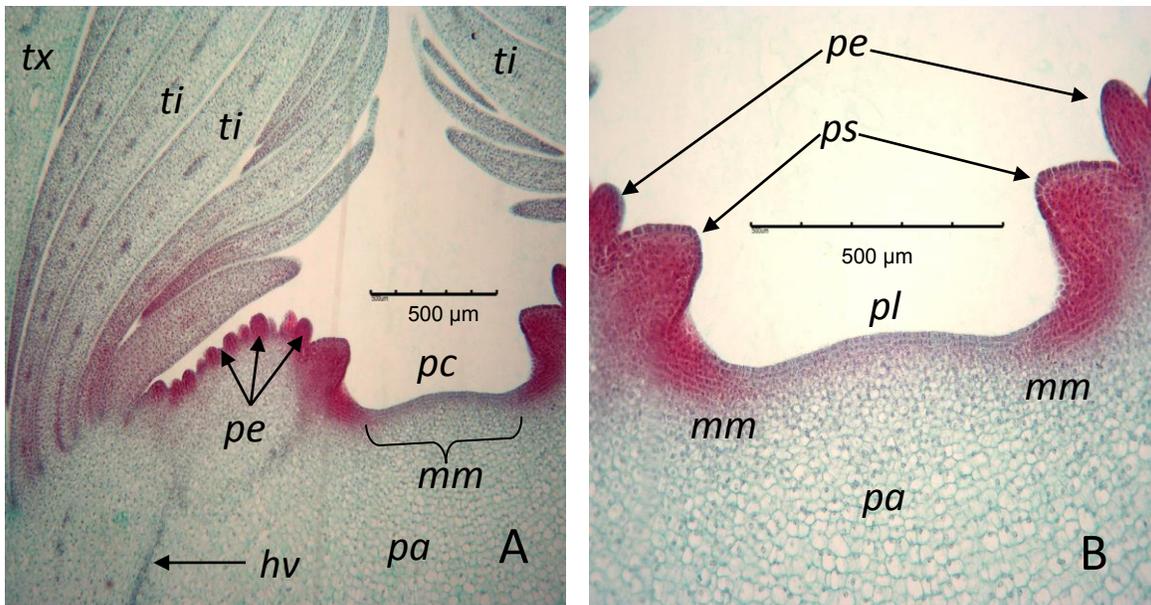


Figura 20. Corte longitudinal de un botón floral en estado 3 (25 días de preantesis). A (5x), vista panorámica de un corte del botón y B (10x), corte transversal del carpelo; hv= procámbium que formara el tejido vascular, mm= manto meristemático, pa= corazón parenquimático, pc= primordio del carpelo, pe= primordios de estambres, pl= formación del lóculo, ps= primordio del estilo, ti= tépalos internos, tx= tépalos externos.

Lo observado al realizar los cortes histológicos a un botón floral este estado concuerda con lo reportado por Boke (1966), Ross (1980) y Buxbaum (1953), donde reportaron en varias especies del género *Pereskia* y en la especie *Nopalxochia*, respectivamente, una estructura anatómica similar, donde se observó el crecimiento y desarrollo de los primordios de los estambres, los cuales se desarrollan en forma basipétala y/o centrífuga, donde los estambres más jóvenes se forman hacia las proximidades de los tépalos del perianto y consecuentemente los primeros en formarse o diferenciarse quedan próximos al gineceo (Evert and Eichhom, 2006; Pimienta-Barrios y Castillo-Martínez, 2002). En cuanto al crecimiento y diferenciación del primordio del carpelo en este estado concuerda con lo reportado por Boke (1964) y Ross (1982), en *Opuntia* sp. y en diferentes especies del género *Pereskia*, donde observaron el inicio del crecimiento y diferenciación del carpelo en las partes que lo conforman.

Botón floral estado 4 (20 días de preantesis)

A los 15 días después de haber ocurrido la emergencia del botón floral que equivale a 20 días en preantesis se puede observar que básicamente el botón presenta una estructura anatómica similar a los estados anteriores. Sin embargo, en este estado la mayoría de los elementos del perianto (tépalos externos y tépalos internos) se encuentran en continuo crecimiento (figura 21A). En este estado también se puede observar el crecimiento activo de los filamentos de los estambres mediante divisiones mitóticas sucesivas de las células de parénquima que los forman (figura 21A) y comienza la diferenciación de las anteras sin que se haya observado en su interior la célula madre de la microspora todavía. Por otro lado, también se puede observar el desarrollo y crecimiento del gineceo (figura 21B), así como de las partes de las que se compone como son: los lóbulos del estigma, comienza la formación y la fusión de los carpelos formando el estilo y el lóculo (figura 21B).

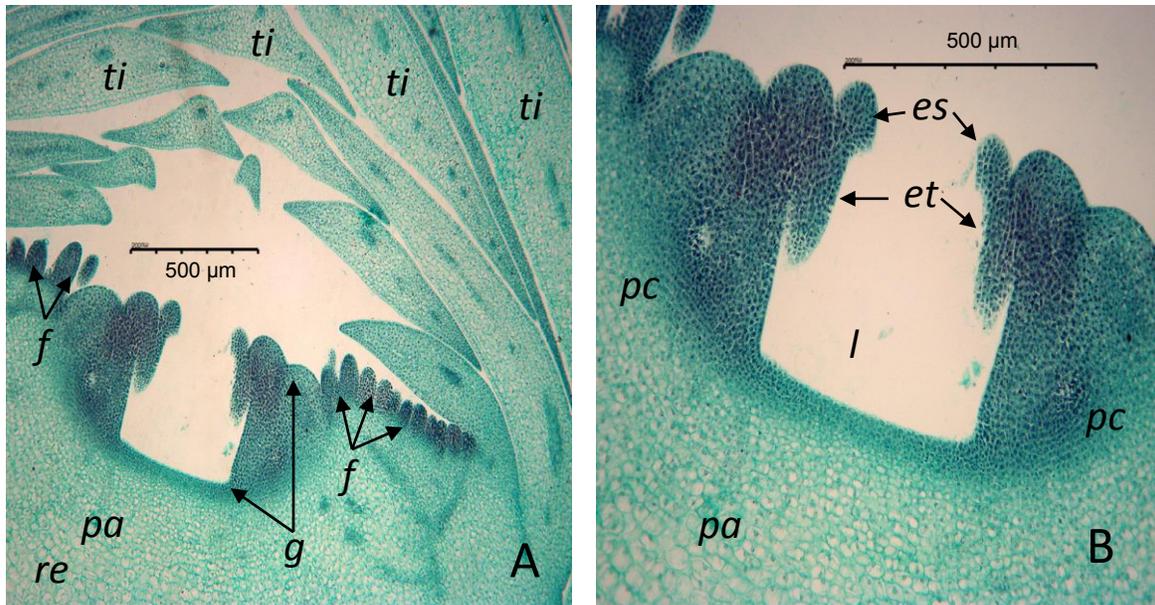


Figura 21. Corte longitudinal de un botón floral en estado 4 (20 días de preantesis). A (5x), vista general de los antofilos estériles y fértiles y B (10x), vista del gineceo; es= estigma, et= estilo, f= filamento, g= gineceo, l= lóculo, pa= parénquima de la base de la flor, pc= región del pericarpelo, re= región del receptáculo, ti= tépalos internos.

Los resultados anteriores concuerdan con Ross (1980; 1982), donde reportó en varias especies de cactáceas una organización y estado de desarrollo de las partes del perianto similares, así como de los primordios de los estambres. En cuanto a la estructura anatómica de los carpelos los resultados anteriores concuerdan con Boke (1963; 1964; 1966; 1968), donde en sus estudios observó el crecimiento y desarrollo de los carpelos en varias especies del género *Pereskia*, los cuales al fusionarse darán origen al estilo y los lóbulos del estigma, lo anterior también concuerda con lo reportado por Buxbaum (1953), donde observó un crecimiento similar en el género *Nopalxochia* donde comienza la fusión y crecimiento de los carpelos para finalmente formar el estilo, el estigma y finalmente la diferenciación del ovario. Mediante lo descrito anteriormente se puede deducir que la anatomía del gineceo queda un poco confundida con el pericarpelo y con el receptáculo ya que se trata de un ovario ínfero rodeado de pericarpelo donde los límites del receptáculo no son claros o quedan confundidos por tratarse además de una flor sésil (sin pedicelo) (figura 20A y B).

Botón floral estado 5 (15 días de preantesis)

A los 20 días después de emerger el botón floral (15 días de preantesis) se observó el crecimiento continuo del perianto así como de los tépalos externos e internos. Se realizaron cortes transversales de las anteras y se observó que presentan dos tecas formadas por dos microsporangios cada una (figura 22A). Las cuales tienen una epidermis lisa, por debajo de la cual se localiza el endotecio uniestratificado (figura 22A). Inmediatamente después se localiza uno o varios estratos de prequima interepidermico, después de estos estratos se encuentra el tapete uniestratificado. En seguida del tapete se diferencia y desarrolla el tejido microsporógeno, el cual mediante diferenciación celular dará origen a las células madres de las microsporas (figura 22A). Finalmente al centro de las anteras se pudo observar la presencia de drusas y la región del tejido vascular anficribal, donde el floema se encuentra rodeando al xilema que se localiza en la región central del haz vascular (figura 22A).

En cuanto a la estructura anatómica del gineceo se observó la pared del ovario, así como también la diferenciación de los tegumentos del megasporangio (figura 22B), donde se formará la célula madre de la megaspora y ésta al sufrir la meiosis, dará origen a la megaspora, la cual divide mitóticamente su núcleo tres veces sin pasar por la citocinesis, las cuales son simultáneas y sincrónicas para dar origen a un gametofito femenino con ocho núcleos, los cuales mediante una diferenciación y reorganización celular formarán el megagametofito o saco embrionario. Por otro lado, en este estado se puede observar el inicio de la diferenciación y crecimiento del pseudoparénquima ubicado en la pared interna del ovario (figura 22B).

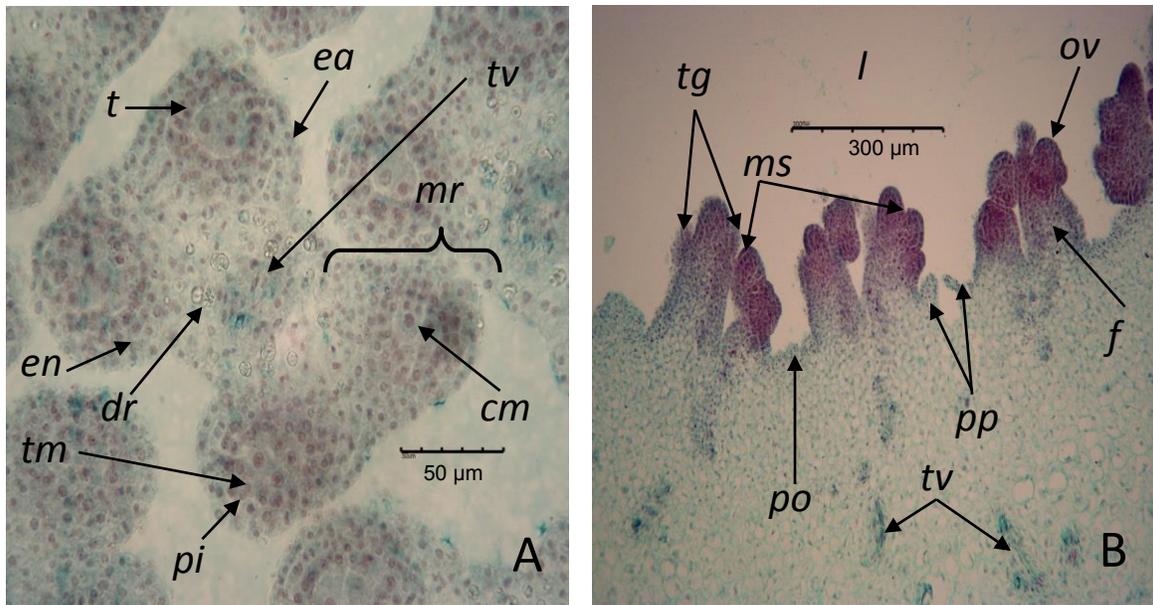


Figura 22. Cortes transversales de un botón floral en estado 5 (15 días de preantesis). A (40x), corte de las anteras y B (10x), vista general del lóculo y de la pared del ovario; cm= célula madre de microspora, dr= drusas, ea= epidermis de la antera, en= endotecio, f= funículo, l= lóculo, mr= microsporangio, ms= megasporangio, ov= óvulo, pi= parénquima interepidermico, po= epidermis interna del ovario, pp= pseudoparenquima, t= tapete, tg= tegumentos internos, tm= tejido microsporógeno, tv= tejido vascular.

Los resultados anteriores en cuanto a lo observado para la anteras jóvenes o primordios de anteras concuerda con Almeida *et al.* (2010), Jiménez-Durán *et al.* (2014) y Strittmatter *et al.* (2006), donde reportaron en las especies *Epiphyllum phyllanthus*, *Pereskia lychnidiflora* y *Consolea*, respectivamente, una estructura y organización similar a la observada en una antera joven después de 20 días de haber ocurrido la emergencia del botón floral y la cual consta dos tecas cada una con dos microesporangios, epidermis, endotecio, parénquima interepidérmico de la antera, tapete, tejido esporógeno y células madres de la microsporas. En cuanto a lo observado en el corte transversal del lóculo concuerda con Strittmatter *et al.* (2002), donde observaron en *Consolea spinosissima* la iniciación y desarrollo del megasporangio a partir de pequeñas protuberancias ubicadas en la pared del ovario. Con base a lo descrito anteriormente se tiene suficiente evidencia para inferir que la pitahaya presenta una estructura, diferenciación y desarrollo de los gametofitos masculinos y femeninos similar a la observada en diferentes especies de la misma familia botánica y esto se puede deber a que comparten ambientes similares, formas de

polinización y desarrollo inicial de los gametofitos parecidos. Finalmente, se puede deducir que la flor de la pitahaya al ser una flor sésil no presenta receptáculo y ovario infero, sin embargo, presenta un pericarpelo carnoso el cual puede conferirle una mayor protección a los gametofitos a las altas temperaturas, baja humedad y a la fuerte radiación solar en condiciones de aridez, característico de los hábitats donde se distribuyen naturalmente la mayoría de las especies de la familia de las cactáceas (zonas áridas y semiáridas) (Buxbaum, 1953; Bravo-Hollis y Sanchez-Mejorada, 1978).

Botón floral estado 6 (10 días de preantesis)

A los 25 días después de emerger el botón floral (10 días de preantesis) se observó el crecimiento discontinuo del perianto así como de los tépalos externos e internos. Se realizaron cortes transversales de las anteras maduras y se observó la estructura anatómica e histológica similar a la del estado anterior, la cual presentó anteras con dos tecas las cuales contienen dos microsporangios cada una, las cuales tienen su respectiva una epidermis papilosa de la antera y su endotecio (figura 23A). Sin embargo, en este estado no se observó la presencia de estratos de parénquima subepidermicos los cuales presumiblemente se desorganizaron conforme maduró la antera (figura 23A). Por otro lado se pueden observar los restos del tapete (figura 23A), el cual se reabsorbe al terminar de formar las células madres de las microsporas, por último estas células sufren la división meiótica, las cuales dan origen a cuatro microsporas las cuales son impregnadas en su pared celular por calosa dando origen a una tetrada de microsporas.

Estas tienen una carga genética haploide (n). Finalmente al centro del tejido de parénquima de las anteras se localizan el tejido vascular (figura 23A).

Se realizaron cortes histológicos del ovario esto, para estudiar la estructura y organización anatómica y celular de los óvulos, que en este caso la pitahaya presenta óvulos campilótrofos, bitégmicos y crasinuceados (figura 23B) como todas las especies de esta familia, donde se pueden diferenciar claramente las partes que lo constituyen como son: una región cuticular externa que rodea a todo el óvulo; un funículo largo y encorvado sobre su base (en este estado de desarrollo) con presencia haces vasculares embebidos, el cual mantiene al óvulo en conexión con la pared del

ovario y llega hasta la región de la calaza que es la encargada del suministro de nutrientes a través de la nucela hasta el gametofito femenino; los tegumentos: externo e interno entre los cuales se encuentra la cutícula intertegumentaria, estos tegumentos se observaron completamente desarrollados y cubriendo a la nucela, y esta a su vez se encuentra rodeada por la cutícula tegmen-nucelar, la cual delimita a la nucela del tegumento interno (figura 23B). Mientras tanto, la región que no se encuentra rodeada por los tegumentos es el micrópilo que es por donde entra el tubo polínico hacia la nucela (figura 23B).

En cuanto la organización del saco embrionario (o gametofito femenino) se observó hacia la región micropilar de la nucela presentando dos sinérgidas donde se localiza el aparato filiforme (figura 23B). Al centro de la nucela se puede observar la presencia de la ovocélula o gameto femenino, así como también la presencia de la célula central la cual contiene dos núcleos haploides (que finalmente se fusionan) y por último, hacia la región contraria de las sinérgidas o región calazal se encuentran las tres antípodas (figura 23B), encargadas de la distribución de los nutrientes hacia la nucela (figura 23B).

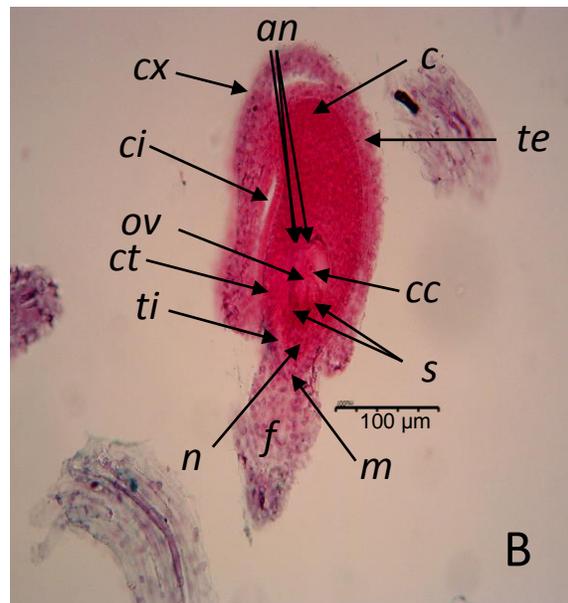
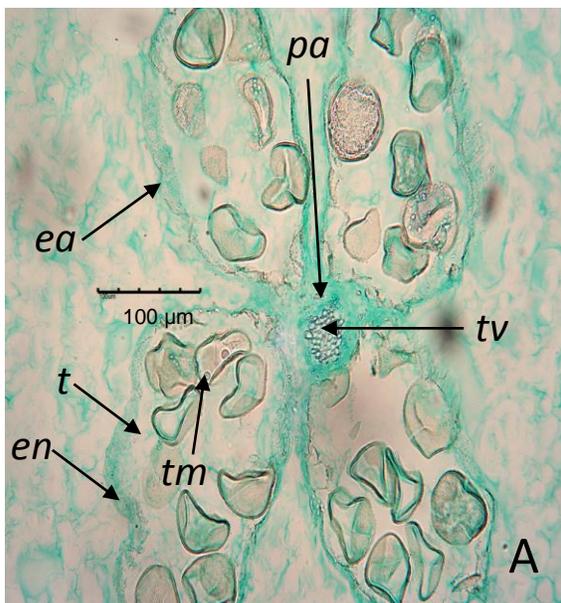


Figura 23. Cortes transversales de un botón floral en estado 6 (10 días de preantesis). A (20x), vista panorámica de las tecas de una antera y B (40x), óvulo campilótropo; an= antípodas, c= calaza, cc= célula central, ci= cutícula intergumentaria, ct= región de la cutícula tegmen-nucelar, cx= región de la cutícula externa, ea= epidermis papilosa de la antera, en= endotecio, f= funículo, m= micrópilo, n= nucela, ov= ovocélula, pa= parénquima de antera, s= sinérgidas, t= tapete, te= tegumento externo, ti= tegumento interno, tm= tétrada de microesporas, tv= tejido vascular.

Lo observado anteriormente en cuanto la estructura anatómica de las anteras maduras, concuerda con lo encontrado por Fuentes-Pérez *et al.* (2009), Urías (2009) y Strittmatter *et al.* (2002), donde reportaron que las anteras maduras de cinco especies de *Opuntia*, en la especie *Stenocereus alamosensis* y finalmente en *Consolea spinosissima*, respectivamente, que presentan una estructura similar a la que se observa en la pitahaya solferina a los 25 días después de emerger el botón floral donde el parénquima interepidermico y el tapete se desorganizan conforme maduran las tecas de las anteras donde se observan tétradas de microsporas. En cuanto a la formación y estructura de las tétradas concuerda con lo reportado para tres especies del género *Opuntia* por Sosa (1964) y por Strittmatter *et al.* (2006) para el género *Consolea*. Mientras que para lo observado en la estructura histológica del óvulo concuerda con lo reportado por Englemann (1960) y Hernández-García y García-Villanueva (1991), donde encontraron una estructura y organización similar al estudiar la anatomía y morfología de los óvulos de tres especies diferentes de cactáceas y en dos especies de *Mammillaria*, respectivamente. También concuerda con Urías (2009), donde reportó una estructura anatómica similar en *Stenocereus alamosensis*. En cuanto a la organización del saco embrionario se observó algo similar a lo reportado por Fuentes-Pérez (2008) y Cisneros *et al.* (2011), donde observaron una organización similar en varias especies de Opuntioideae y en tres especies de *Hylocereus* respectivamente. Con base a lo anterior se tiene evidencias suficientes para deducir que además de la ontogenia reproductiva en las plantas es muy conservadora dentro de las familias, géneros y especies, lo es en la mayoría de las angiospermas ya que al haber llegado por selección natural al grado de especialización donde se observan actualmente, por lo que este proceso de formación de gametofitos común en la mayoría de las angiospermas es biológicamente muy importante para la supervivencia, la dispersión, la polinización y para la continuidad de las especies.

Botón floral estado 7 (5 días de preantesis)

A los 30 días después de haber ocurrido la emergencia (5 días de preantesis) del botón floral se observó un gran aumento en el tamaño final del perianto, sí embargo los tépalos externos e internos continúan con un crecimiento lento. Al realizar los cortes transversales de las anteras, se observó una estructura anatómica similar a la observada en el anterior estado (figura 24A). Sin embargo en este estado las microsporas se separan de la tétrada y continúa la formación de la exina y de la intina (figura 24A). Finalmente las microsporas sufren una división celular interna e incompleta (cariocinesis sin citocinesis) asimétrica formando un grano de polen inmaduro con dos núcleos: el núcleo vegetativo y el núcleo generativo con carga genética haploide (n) (figura 24A).

En cuanto al óvulo se observó, que tiene un estructura anatómica básicamente similar a la observada en un botón floral de 25 días de edad, la cual consiste en la presencia de un funículo más desarrollado y envolvente del cuerpo del óvulo, la calaza, los tegumentos externo e interno, la cutícula intertegumentaria, la nucela, la cutícula tegmen-nucelar, el micrópilo, dos sinérgidas, la ovocélula, la célula central y las antípodas (figura 24B).

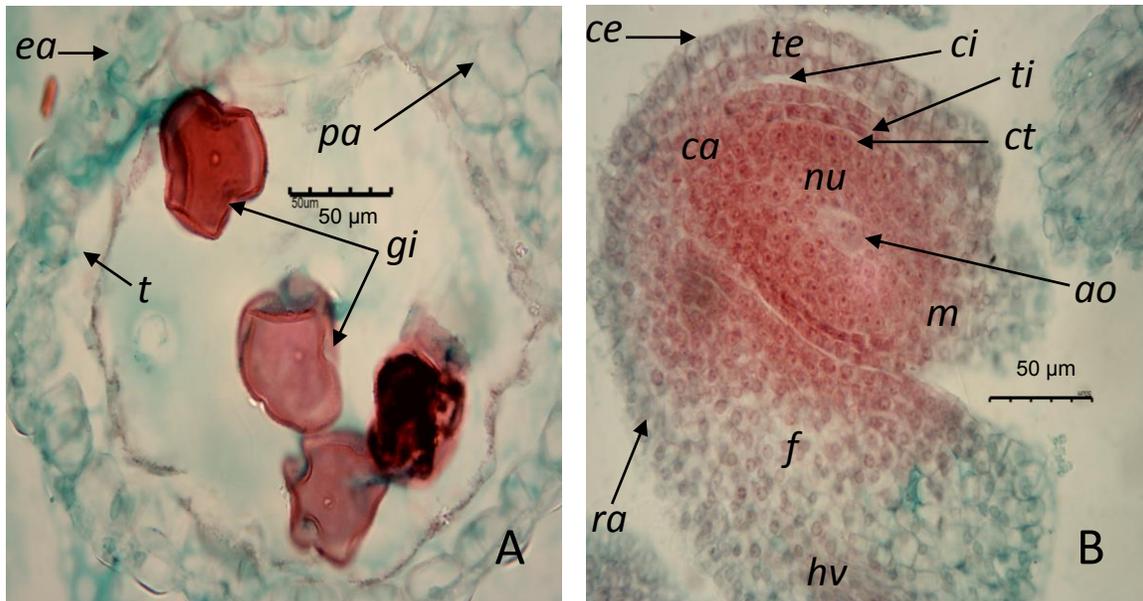


Figura 24. Cortes transversales de un botón floral en estado 7 (5 días de preantesis). A (40x), corte de un microsporangio o teca que presenta granos de polen y B (40x), corte de óvulo campilótropo; ao= aparato ovocelular, ca= calaza, ce= cutícula externa, ci= cutícula intertegumentaria, ct= cutícula tegmen-nucelar, ea= epidermis de la antera, f= funículo, gi= granos de polen inmaduros con dos núcleos, hv= haces vasculares, m= micrópilo, n= nucela, pa= pared de la antera, ra= rafe, t= tapete, te= tegumento externo, ti= tegumento interno.

En cuanto a lo observado en este estado para las anteras concuerda con lo reportado por Jiménez-Durán *et al.* (2009), donde observaron en *Pereskia lychnidiflora* una estructura histológica y anatómica similar de la antera, con la presencia de un polen inmaduro con dos núcleos y la presencia de intina y exina. La estructura del grano de polen también concuerda con lo observado en tres especies de *Opuntia* por Sosa (1964) y lo observado por Strittmatter *et al.* (2006). En cuanto al ovulo se observo algo similar a los reportado por Cisneros *et al.* (2011), Fuentes-Pérez *et al.* (2009) y Almeida *et al.* (2010) en varias especies de cactus. Mediante lo observado anteriormente se puede llegar a la deducción que el desarrollo del gametofito tanto femenino como masculino tarda aproximadamente 30 días de desarrollo hasta este estado ya muy próximo a la madurez, por lo tanto, se puede inferir que la iniciación, diferenciación y maduración de ambos gametofitos están intimamente sincronizados; de tal manera que la autopolinización en esta especie podría ser viable, sin embargo, las especies del género *Hylocerus* presentan un mecanismo de hercogamia por lo que no es posible una autopolinización.

5.1.1.2.2. Flores

Flor estado de preantesis (un día de antesis) y de antesis (día cero)

A los 34 días después de haber ocurrido la emergencia (un día de antesis) del botón floral se observa el tamaño final del perianto, los tépalos externos son verdes y los internos de color blanco cesan su crecimiento y finalmente ocurre la antesis al día 35 (días cero). Al realizar los cortes transversales de las anteras, se observó una estructura anatómica similar a la observada en el anterior estado (figura 25A). Sin embargo, en este estado se desintegró el tapete y se observó la abertura de las anteras, la cual ocurre en la zona de abscisión (figura 25A). Por otro lado, en estos estados se observó un grano de polen maduro con tres núcleos: el núcleo de la célula vegetativa y los dos núcleos espermáticos de la célula generativa (figura 25B). En cuanto al ovario se observó,

que los óvulos presentan una estructura anatómica similar a la observada en un botón floral de 25 días de edad, la cual consiste en la presencia de una zona cuticular externa, funículo, cálaza, los tegumentos externos e internos, la cutícula intertegumentaria, la nucela, la cutícula tegmen-nucelar, el micrópilo, dos sinérgidas, la ovocélula, la célula central y las antípodas (figura 25C). Finalmente en estos estados se observó el comienzo de la esclerificación, de los tegumentos, posteriormente, se formará la testa de la semilla (figura 25D).

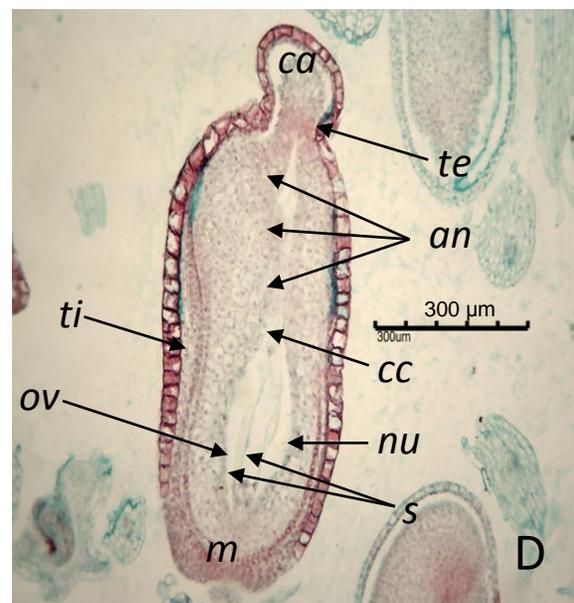
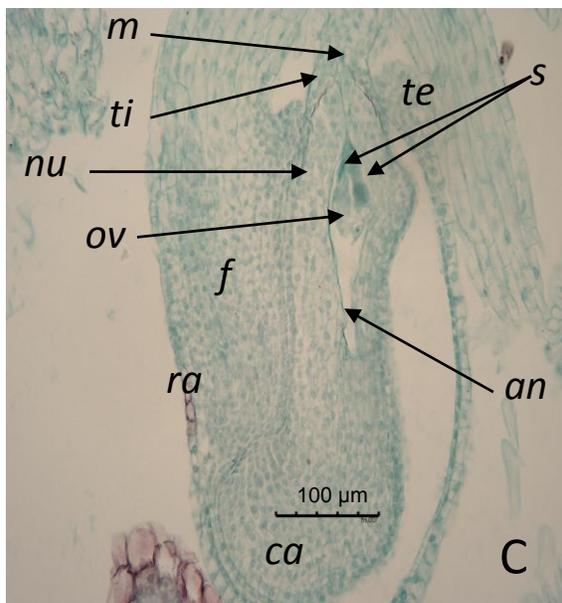
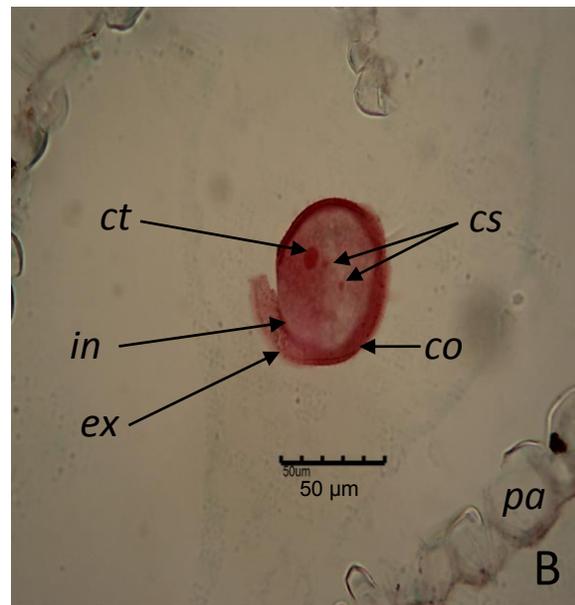
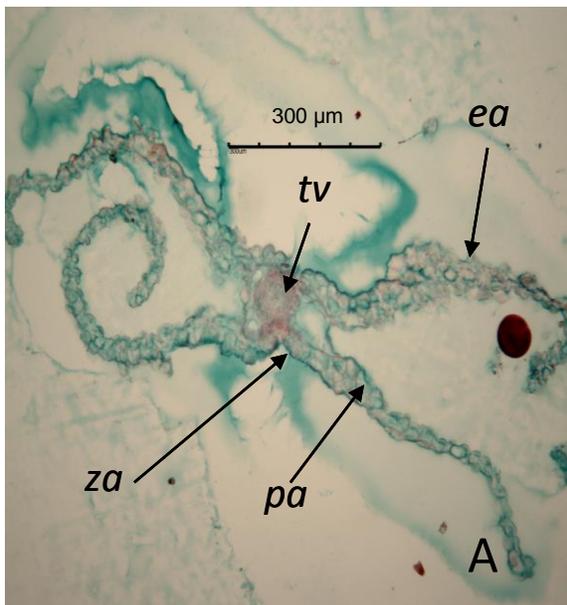


Figura 25. Cortes transversales de una flor en estado de antesis (día cero). A (10x), vista panorámica de un corte de una antera dehisciente, B (40x), corte de un grano de polen maduro (con tres núcleos), C (20x), corte de un óvulo campilótropo y D (10x), corte de un óvulo campilótropo con la testa esclerificada; an= antípodas, ca= calaza, cc= célula central, co= colpos, cs= células espermáticas, ct= célula del tubo polínico, ea= epidermis de la antera, ex= exina, f= funículo, in= intina, m= micrópilo, nu= nucela, ov= ovocélula, pa= parénquima de la antera, ra= rafe, s= sinergidas, te= tegumento externo, ti= tegumento interno tv= tejido vascular, za= zona de dehiscencia de la antera.

En cuanto a la organización histológica de las anteras en este estado concuerda con lo observado por Strittmatter *et al.* (2002), donde reportan que los únicos estratos que prevalecen al momento que ocurre la dehiscencia de la antera en el género *Consolea* son: la epidermis y el endotecio. En cuanto a la estructura observada para el grano de polen concuerda con lo reportado por Boyle *et al.* (1995), Jimenez-Dúran *et al.* (2014), Sosa (1964) y Strittmatter *et al.* (2006) donde observaron la presencia del grano de polen maduro con tres células: la vegetativa y las dos células espermáticas ya están formadas al momento de ocurrir la antesis. Los resultados obtenidos anteriormente en cuanto al óvulo se observó una estructura similar a la reportada por Boke (1968), Rosa y Souza (2003) y Flores (1973), donde encontraron una organización anatómica del óvulo maduro similar y el inicio de la esclerificación del tegumento externo en las especies: *Pereskia diaz-romeroana*, *P. aculeata* y en varias especies de cactáceas, respectivamente, durante la etapa de floración. Mediante lo observado anteriormente se puede llegar a la deducción de que el hecho de que el grano de polen maduro presente las dos células espermáticas ya formadas al momento de la antesis significa que éste es capaz de germinar en el estigma y formar el tubo polínico en el estilo de inmediato y con ello asegurar una rápida fecundación. Pues las condiciones de temperaturas moderadas y relativamente altas humedades ambientales son efímeras y tienen que ser aprovechadas al máximo en cuanto se presenten, mejorando la viabilidad del polen y favoreciendo la formación del tubo polínico en el estilo.

5.1.1.2.3. Frutos

Fruto estado 1 (15 días en postantesis)

Al realizar el corte transversal a un fruto en estado 1 el cual tiene una edad de 10 días después de la antesis, se observó la presencia de haces vasculares distribuidos en toda la pared del fruto, se puede observar la presencia de muchas semillas inmaduras constituyendo toda la

pulpa del fruto (figura 26A). Al realizar un acercamiento de la pulpa se observó la estructura anatómica de las semillas inmaduras (figura 26B). En las semillas inmaduras se puede observar una mayor esclerificación de la testa, la cual proviene del crecimiento y diferenciación del tegumento externo, también se observa la presencia del tegmen (figura 26B) el cual deriva del crecimiento y diferenciación del tegumento interno. Así como también se puede observar la presencia del endospermo (3n) y del perispermo (derivado de la nucela) totalmente desarrollados, mientras que se observó la presencia de un embrión inmaduro (producto de la fecundación y del desarrollo posterior del cigoto) que se encuentra en crecimiento y desarrollo (figura 26B).

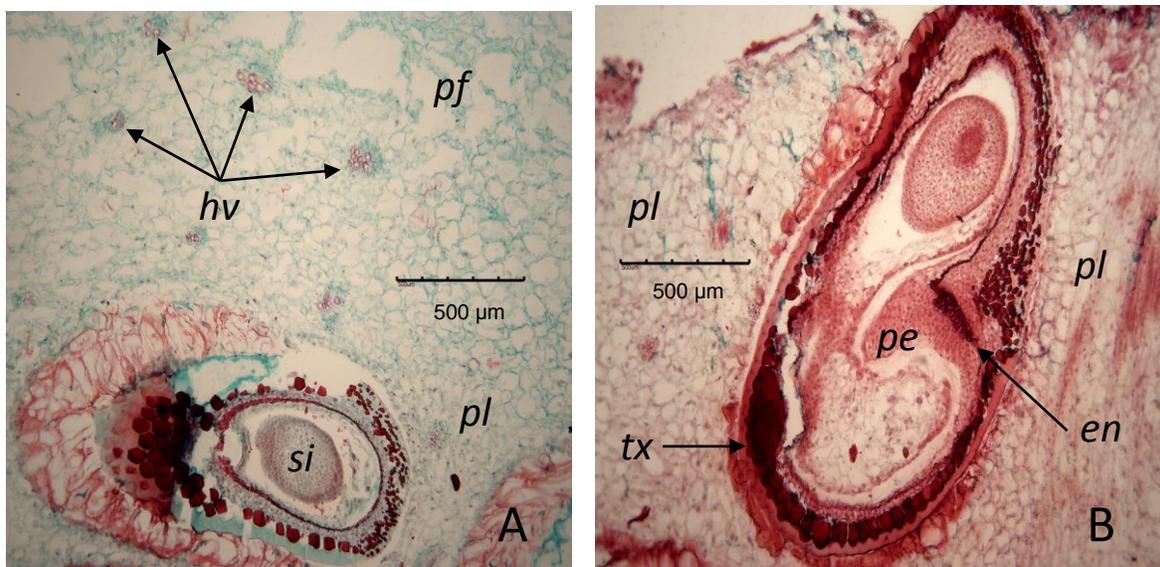


Figura 26. Cortes transversales de un fruto en estado 1 (15 días de postantesis). A (5x), corte del fruto hacia su pared y B (5x), corte de la semilla y la pulpa del fruto; en= endospermo, hv= haces vasculares, pe= perispermo, pf= pared del fruto, pl= pulpa, si= semilla inmadura, t= testa.

En cuanto a los resultados observados al realizar el corte transversal del fruto en etapa 1 se observó una estructura anatómica e histológica similar a la observado por Boke (1966) y Rosa y Souza (2003), donde reportaron una estructura histológica similar de la pared de los frutos jóvenes de la especie *Pereskia aculeata*. En cuanto a lo observado en la estructura anatómica de las semillas inmaduras concuerda con lo reportado por Flores (1973), donde estudió las semillas de diferentes especies de cactus y observó una esclerificación de los tegumentos externos e internos, así como la presencia de endospermo y perispermo completamente desarrollados y finalmente la

presencia de un embrión inmaduro. Con base a lo observado anteriormente se puede inferir que el fruto, en su desarrollo es normal al resto de las cactáceas y de las angiospermas en general, lo que significa que el derivado de la pared del óvulo es el fruto y que la pulpa comestible es otro derivado ontogénico diferente.

Fruto estado 2 (30 días en postantesis)

Al realizar el corte transversal a un fruto en estado 2 (30 días después de la antesis), se estudió la organización histológica, donde se observó la presencia de haces vasculares distribuidos en toda la pared del fruto, sin embargo a diferencia del estado anterior, se observa la presencia de muchas semillas maduras distribuidas en toda la pulpa del fruto (figura 27A). Al realizar un acercamiento de la pulpa del fruto se puede observar una estructura anatómica e histológica diferentes a las semillas inmaduras (figura 27B). En las semillas maduras se distingue la testa la cual deriva de la esclarificación del tegumento externos del óvulo, así también se pueden observar vestigios del tegmen el cual se desorganiza (figura 27). También se pudo observar algunos de vestigios del endospermo (figura 27A) cuyas reservas se han usado para el crecimiento del embrión, por otro lado, se pudo observar la presencia del perispermo (figura 27B) típico de las especies que conforman esta familia y del grupo de las centrospermales pertenecientes a la subclase Caryophyllidae, el perispermo persiste hasta que la semilla ha madurado, finalmente se observó la presencia de un embrión maduro (figura 27B) que está constituido por: dos cotiledones, los cuales almacenan las sustancias necesarias para la germinación y para el posterior crecimiento de la plántula, el meristemo apical que se localiza entre los cotiledones, después del meristemo apical se localiza el hipocótilo, se puede diferenciar el cuello, que es la región donde comienza la formación de la radícula y finalmente se observó una caliptra o cofia poco desarrollada (figura 27B).

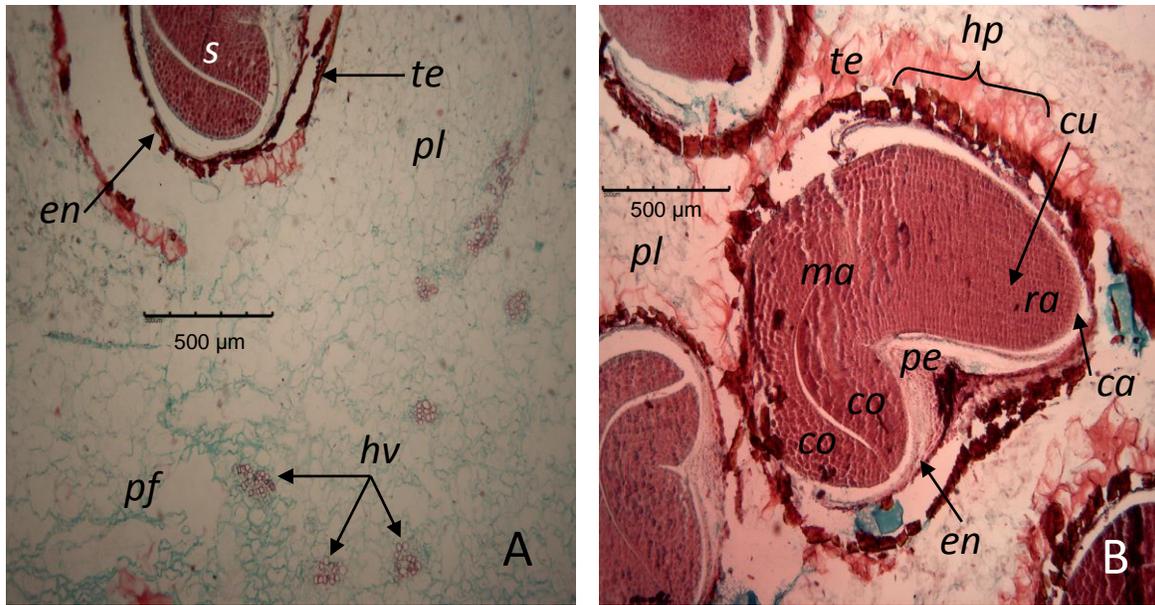


Figura 27. Cortes transversales de un fruto en estado 2 (30 días de postantesis). A (5x), corte de la pared del fruto y B (5x), corte de la semilla y la pulpa del fruto; ca= caliptra, co= cotiledón, cu= cuello, en= endospermo, hp= hipocótilo, hv= haces vasculares, ma= meristemo apical, pe= perispermo, pf= pared del fruto, pl= pulpa, s= semilla, tx= testa.

En cuanto a los resultados observados al realizar el corte transversal del fruto en etapa 2 (30 días de postantesis) se observó una estructura anatómica e histológica similar a lo observado por Boke (1963; 1966; 1968). En cuanto a la estructura anatómica de las semillas maduras concuerda con lo reportado por Rosa y Souza (2003) y Flores (1973), donde estudiaron las semillas de diferentes especies de cactus entre ellas *P. aculeata*, y observaron la esclerificación completa del tegumento externo o testa, así como la degeneración del tegumento interno o tegmen dando, la presencia de un escaso endospermo, el cual es utilizado por el embrión para su completar desarrollo. En cuanto a la estructura anatómica del embrión maduro concuerda con lo observado por Buxbaum (1953a) donde observó una estructura anatómica similar de un embrión maduro al estudiar las semillas de diferentes especies de cactáceas también observó que el perispermo persiste y finalmente la presencia de un embrión maduro el cual consta de dos cotiledones, el meristemo apical, hipocótilo, el cuello de la raíz, la radícula y finalmente consta de una escasa caliptra. Mediante lo observado anteriormente se puede llegar a la inferencia que el perispermo deriva de la nucela y presenta una carga genética diploide (2n) materna y se convierte en tal al momento en el que comienza a proliferar mitóticamente y a almacenar sustancias de

reserva durante el desarrollo de la semilla y del fruto a lo largo de la postantesis. Por otra parte, en base a lo anterior se puede inferir que el endospermo también se desarrolla como producto de la segunda fecundación, es decir, la de la célula central del saco embrionario presentando una carga genética (3n) triploide. Las sustancias de reserva que sintetizan ambos tejidos: perispermo y endospermo, pasan finalmente al embrión (principalmente al hipocótilo). Esta es una de las razones por las cuales la germinación de la semilla (desarrollo del embrión) es rápida.

5.1.1.3. Ontogenia de la pulpa

Para la ontogenia y el desarrollo de la pulpa del fruto de pitahaya solferina, se observó que el inicio ocurre alrededor del día 20 después de haber emergido el botón floral (15 días de preantesis), puesto que al realizar el corte transversal al lóculo del botón estado 5 (15 días de preantesis) se comienza a observar el crecimiento y desarrollo tanto del óvulo el cual está conectado a la pared del ovario mediante el funículo a la placenta el cual está aún en diferenciación y crecimiento, así como el inicio del desarrollo del pseudoparénquima originado de los pelos papilosos presentes en las paredes de los carpelos (figura 28A). Mientras que en un estado más avanzado (aproximadamente 10 días de preantesis), se observó un mayor crecimiento del funículo y la producción de parénquima de reserva a partir de esta estructura, el cual comienza a rodear parte del óvulo, así como también se observó un mayor desarrollo del pseudoparénquima que se forma a partir de los pelos papilosos de las paredes de los carpelos (figura 28B). Conforme avanza el estado de desarrollo del botón floral (5 días de preantesis) se puede observar el crecimiento y desarrollo de un largo funículo, el cual ya en este estado se encuentra rodeando a todo el cuerpo del óvulo el cual se encuentra ya maduro (figura 28C). En un estado más avanzado, al momento de la antesis (35 días después de la emergencia del botón floral) se puede observar la presencia del denominado "arilo" el cual se origina del funículo cubriendo todo el óvulo maduro, mientras que el pseudoparénquima sigue en constante crecimiento (figura 28D). Si bien el denominado arilo se desarrolla a partir del funículo, su estructura no es como una funda o tercer forro del rudimento seminal como ocurre en las pasifloráceas (granada china o maracuyá) sino que se trata de un funículo envolvente conformando un rudimento seminal circinótropo, como en otras cactáceas del género *Opuntia* (tuna). Finalmente después de ocurrir la polinización y la

fecundación se puede observar un continuo crecimiento del pseudoparénquima originado a partir de los pelos papilosos presentes tanto en el funículo que rodea completamente al rudimento seminal así como de los pelos papilosos de los carpelos (figura 28B). Así mismo se puede observar el inicio de la esclerificación del tegumento externo dando origen a una cubierta adicional a la testa, mientras que el tegumento interno que da origen al tegmen se desorganiza, por otro lado simultáneamente comienza el desarrollo del embrión hasta formar la parte comestible del fruto o pulpa con presencia de semillas maduras (figura 28).

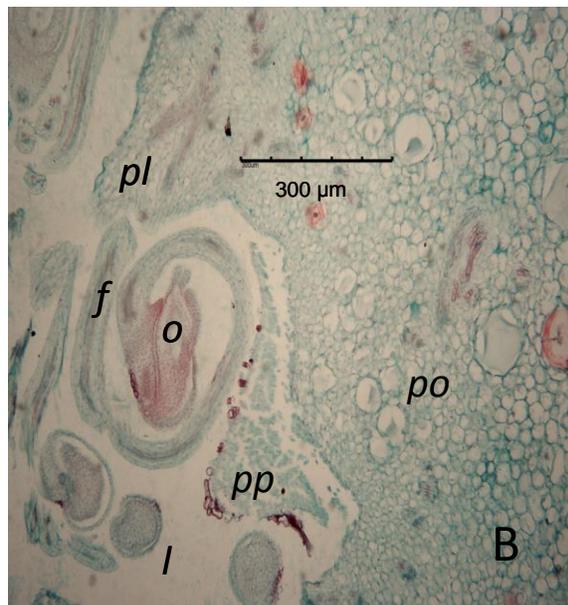
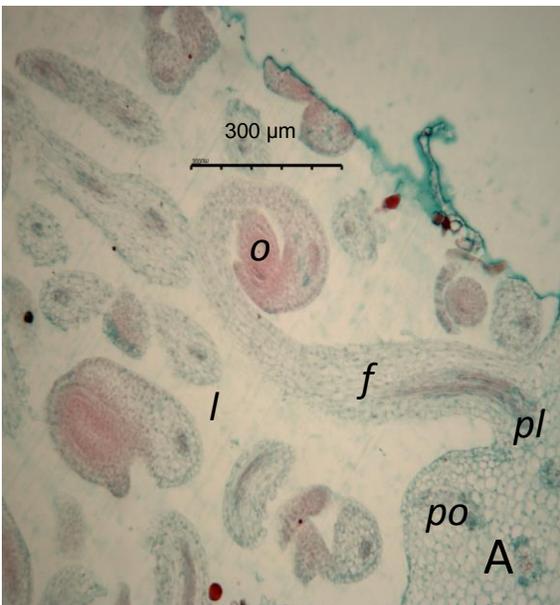
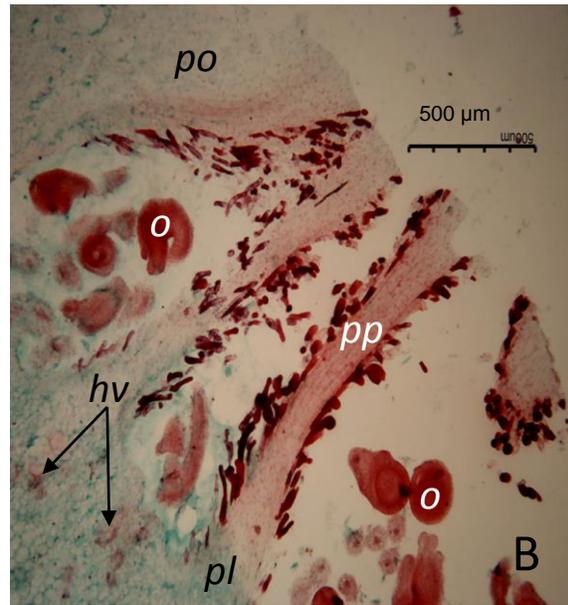
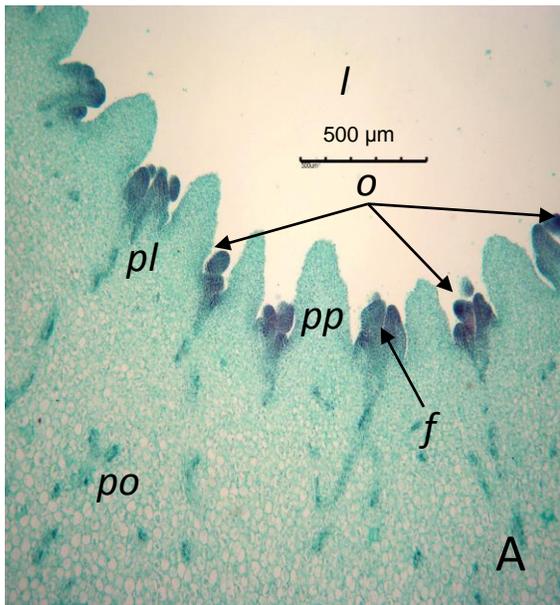


Figura 28. Cortes transversales de los lóculos de tres estados de botones florales y de una flor en estado de antesis. A (5x), botón floral en estado 5 (15 días de preantesis), se observa la formación de pulpa del fruto, B (5x), botón floral en estado 6 (10 días de preantesis), C (5x), botón floral en estado 7 (5 días de preantesis), se observa la formación de pulpa y D (5x), flor en estado de antesis (35 días después de la emergencia del botón floral); f= funículo, hv= haz vascular, l= lóculo, o= óvulos, pl= placenta, po= pared del ovario, pp= pseudoparenquima.

Los resultados anteriores para el desarrollo y ontogenia del fruto de la pitahaya concuerdan con lo reportado por Boke (1963; 1966; 1968) y Rosa y Souza (2003), donde encontraron un crecimiento, desarrollo y ontogenia, así como morfoanatomía de la pulpa similar al estudiar los frutos de varias especies de *Pereskias* (*Pereskia pititache*, *P. aculeata*, *P. diaz-romeroana*) donde la pulpa se origina a partir del pseudoparenquima localizado alrededor de la pared interna del ovario así como del largo funículo que rodea al óvulo como presumiblemente ocurre en todas las especies de la familia de las cactáceas. Por lo tanto, se trata de un fruto carnoso por la consistencia y la estructura de su pared derivada de la pared del ovario que es carnosa e indehisciente; donde la pulpa o parte comestible lo constituyen principalmente los funículos circinótopos carnosos junto con todo el cuerpo endurecido o esclerificado de la semilla.

5.1.2. Experimentos de propagación

5.1.2.1. Experimento de germinación de semillas

Se llevo a cabo con éxito el objetivo del experimento el cual era ensayar el método de propagación sexual o por semillas y aceptar la hipótesis de que las semillas no presentan ningún problema específico, además que es fácil y viable la germinación, así como un alto porcentaje de germinación en pocos días después de realizar la siembra y sometiéndolas a condiciones de temperaturas altas constantes (30 °C o más) y una elevada humedad ambiental (100 %).

Para el experimento de germinación de semillas. A los 7 días de haber puesto las semillas (125 semillas por tratamiento) a germinar en cajas de Petri (cuadro 9). Se observó un alto valor de germinación puesto que las semillas sometidas a altas temperaturas (30 y 40 °C) germinaron al segundo día de haber realizado la siembra (figura 29).

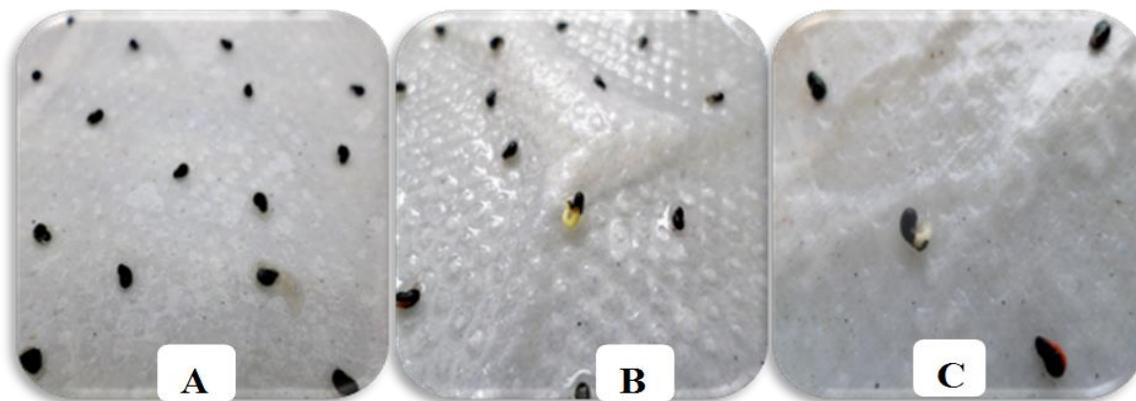


Figura 29. Semillas germinadas y no germinadas al segundo día de haber realizado la siembra: A, tratamiento 3 (20 °C); B tratamiento 4 (30 °C); C, tratamiento 5 (40 °C) (ver cuadro 9).

Los porcentajes más altos de germinación (80, 91 y 95 %) se obtuvieron en las temperaturas más altas (18-25, 30 y 40°C respectivamente) (cuadro 9), mientras que los porcentajes más bajos (8 % y 67 %) se observaron al someter las semillas a un baja temperatura (10 °C y 20°C respectivamente) (cuadro 9) (figura 30).

Cuadro 9. Porcentaje de germinación por tratamiento a los siete días después de la siembra.

Tratamiento	Total de semillas sembradas	Total de semillas germinadas	Promedio de semillas germinada por caja	Porcentaje de germinación (%)
1 (18-25 °C)	125	100	20	80
2 (10 °C)	125	10	2	8
3 (20 °C)	125	84	16.8	67
4 (30 °C)	125	119	23.8	95
5 (40 °C)	125	114	22.8	91

En cuanto el número de semillas germinadas al realizar el análisis de varianza se encontró alta diferencia significativa ($p = 0.0001$) entre las diferentes temperaturas a las que se sometieron las semillas (18-25, 10, 20, 30, 40 °C) (cuadro 13) (figura 30).

Para el análisis de comparación de medias de Tukey con un $\alpha = 0.05$, se encontraron diferencias significativas entre las medias obtenidas al poner a germinar semillas a diferentes

temperaturas, siendo la temperatura más alta (40 °C) en la que se obtuvo el mayor promedio, con un número de 24 semillas germinadas a los 7 días después de someterlas a esa temperatura (cuadro 10) (figura 30B).

Cuadro 10. Análisis de comparación de medias de Tukey para la temperatura (T).

Agrupamiento de Tukey	Media	N	T
A	23.800	5	4 (30 °C)
B A	22.800	5	5 (40 °C)
C B	20.800	5	1 (18 – 25 °C)
C	16.900	5	3 (20 °C)
D	2.000	5	2 (10 °C)

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p = 0.0001$); N= número unidades experimentales, T= temperaturas.

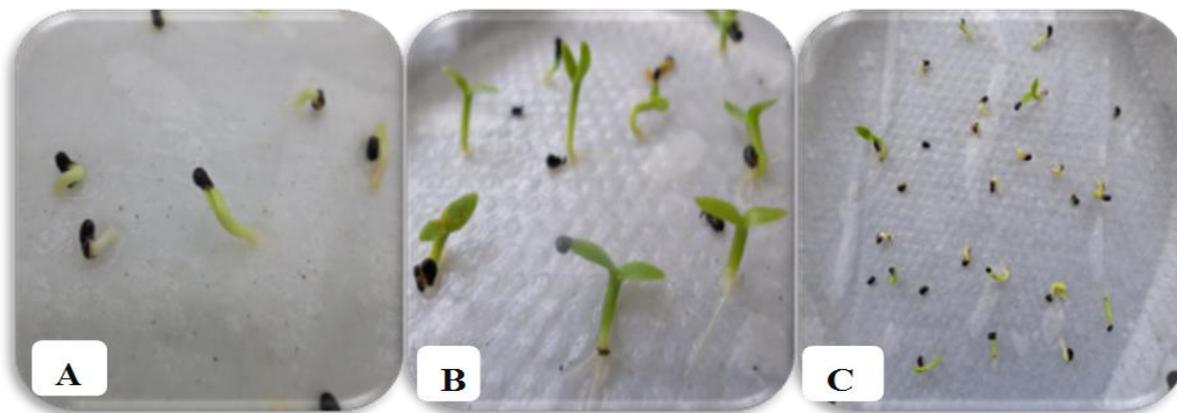


Figura 30. Plántulas de semillas germinadas a los siete días después de haber realizado la siembra. A, tratamiento 3 (20 °C); B, tratamiento 4 (30 °C); C, tratamiento 5 (40 °C).

El finalizar el experimento, 14 días después de la siembra, no hubo cambios en cuanto al promedio de semillas germinadas (cuadro 11) ya que las semillas sin germinar se encontraban no viables (cuadro 11). Por otro lado, se observó la emergencia de la plúmula en los tratamientos 3 (20 °C) y 4 (30 °C) (figura 31B y 31C respectivamente).

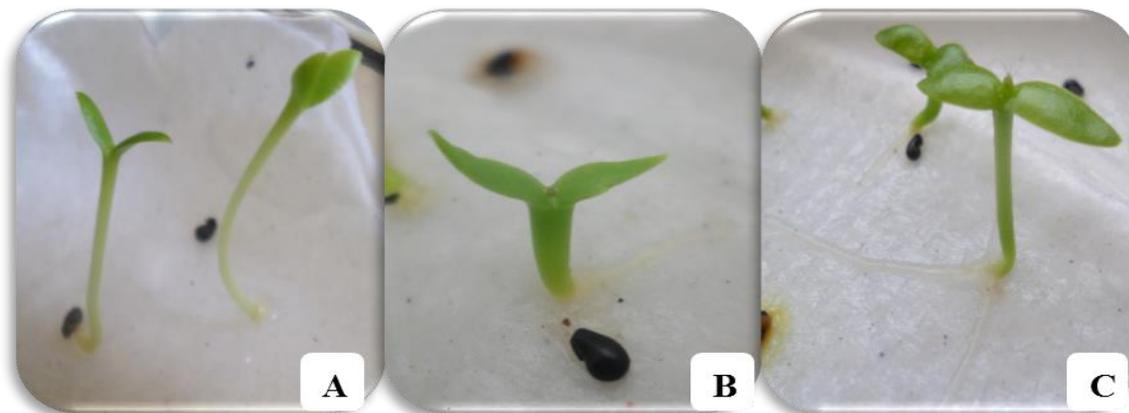


Figura 31. Plántulas de semillas germinadas a los 14 días después de la siembra. A, tratamiento 1 (18-25 °C); B, tratamiento 3 (20 °C); C, tratamiento 4 (30 °C).

Cuadro 11. Porcentaje de germinación y número de semillas no viables por tratamiento a los 14 días después de la siembra.

Tratamiento	Total de semillas sembradas	Total de semillas germinadas	Promedio de semillas germinada por caja	Porcentaje de germinación (%)	Número de semillas no viables
1 (18 – 25 °C)	125	100	20	80	25
2 (10 °C)	125	10	2	8	115
3 (20 °C)	125	84	16.8	67	41
4 (30 °C)	125	119	23.8	95	6
5 (40 °C)	125	114	22.8	91	11

Los resultados obtenidos anteriormente al realizar el análisis de varianzas para el número de semillas germinadas no concuerdan con lo encontrado por Galvão *et al.* (2013), donde utilizaron la especie *H. setaceus*, ellos observaron un mayor promedio en el número de semillas germinadas en un intervalo de temperaturas entre 10 °C y 35 °C, siendo nula la germinación a una temperatura de 40 °C, la posible razón de la variación de los resultados obtenidos en los dos experimentos se puede deber a que las semillas de la especie utilizada en el trabajo de Galvão *et al.* (2013) germinan a temperaturas más bajas ya que provienen de lugares más templados, por lo que las semillas están adaptadas a germinar a temperaturas más frescas en comparación a las semillas utilizadas en esta investigación, las cuales provienen de plantas de lugares con temperaturas más altas. Por otro lado, concuerda con lo encontrado por Abud *et al.* (2013), donde reportaron un

mayor promedio del número de semillas germinadas de la especie *Pilosocereus pachycladus* a una temperatura entre 20 y 30 °C. Finalmente, concuerdan con los resultados encontrados por Rojas-Aréchiga *et al.* (1998), donde reportaron un menor porcentaje de germinación al someter semillas de varias especies de cactus columnares y de forma de barril a una temperatura constante de entre 10 y 20 °C. La concordancia observada anteriormente se puede deber a que el origen de procedencia de la especie usadas en los experimentos señalados anteriormente fue similar, pues ambos autores utilizaron especies emparentadas y adaptadas a ambientes áridos donde las altas temperaturas aceleran, en general, los procesos metabólicos como la actividad enzimática esencial para la germinación, sobre todo en especies adaptadas a desarrollarse en ambientes muy cálidos y desérticos (escasos de agua) como es el caso de la mayoría de especies de la familia Cactaceae. Sin embargo, en este experimento la disponibilidad de agua no constituyó alguna limitante en lo absoluto como si lo es en un ambiente natural cuando el agua solo esta disponible por cortos periodos (horas del día) durante una época breve del año (verano) debido a que el suelo permite su percolación ya que presenta baja retención por tender a ser arenoso donde se encuentran estas plantas en condiciones naturales.

En cuanto a los resultados obtenidos en este trabajo para el porcentaje de germinación concuerdan con los encontrados por Simao *et al.* (2007), donde observaron *H. setaceus* un mayor porcentaje de germinación en un intervalo de temperatura de 25 a 40 °C y también por lo observado por González (2013), donde observó un porcentaje de germinación de entre 85 y 97 % para semillas de 1 y 2 años de edad. Y finalmente concuerda con el porcentaje de germinación encontrado (95 %) por Navarro y Demeneghi (2007), donde utilizaron semillas de *Mammillaria pectinifera* con y sin someter a esclerificación física o química, sin embargo, concuerda con lo reportado por Alvarez y Montaña (1997), donde observaron un porcentaje de germinación (79 %) alto en semillas de cinco especies de cactus (*Cephalocereus chrysacanthus*, *C. hoppenstedtii*, *Ferocactus latispinus*, *Stenocereus stellatus* y *Wilcoxia viperina*) endémicas de México, las cuales se sometieron a esclerificación química y física y después puestas a germinar sobre papel filtro a una temperatura de 20 a 24 °C con un fotoperiodo de 12 hrs luz/oscuridad.

5.1.2.2. Experimento de enraizamiento de esquejes

En cuanto a este experimento se realizó de manera exitosa puesto que se cumplió con el objetivo de este experimento el cual era el de llevar a cabo el ensayo exitoso del mecanismo de propagación vegetativa por medio de esquejes. Así como también se puede aceptar la hipótesis la cual hace referencia a que no se presentan problemas específicos, es fácil y viable este tipo de propagación debido a que las especies de la familia cactácea enraízan fácilmente al proporcionarles altas en presencia de humedad por lo que se observó la formación de raíces adventicias a los pocos días de haber realizado la siembra de los esquejes sin importar la edad del esqueje, incluso sin la necesidad de aplicar algún tipo de regulador de crecimiento o enraizador.

Al finalizar el experimento de enraizamiento de esquejes se observó un porcentaje de enraizamiento del 100 % tanto en esquejes de uno y dos años con o sin ser sometidos a diferentes dosis de regulador del crecimiento AIB (figura 32). Sin embargo, al realizar el análisis de varianza para el número de raíces, se encontraron diferencias estadísticas significativas en uno de los dos factores (edad del esqueje y dosis de regulador) estudiados. Siendo el factor de dosis de AIB (0, 0.025, 0.050 y 0.10 g/L) (figura 32B), el que presentó diferencias significativas entre los niveles de este factor ($p = 0.0039$) (cuadro 14) (figura 32A y D), siendo la dosis 0.10 g/L superior a las otras dos dosis utilizadas; sin embargo, no se presentaron diferencias estadísticas significativas ($p = 0.9590$) en cuanto a los niveles del factor de edad de los esquejes (1 y 2 años) (cuadro 14) (figura 32A y C) lo que significa que enraízan igualmente los esquejes de uno y dos años, por lo que se recomienda usar los de un año para acelerar la propagación. En cuanto a la combinación de factores no se presentaron diferencias significativas (0.0372) entre los tratamientos (T1, T2, T3, T4, T5, T6, T7, T8) (figura 31D).

En cuanto al análisis de comparación de medias Tukey con un $\alpha = 0.05$, no se encontraron diferencias significativas entre las medias del factor dosis, sin embargo, se encontró como mejor dosis 0.10 g/L de AIB con un promedio 58 raíces (cuadro 12); lo que significa que el no aplicar tratamiento alguno es lo más rentable para el enraizamiento de esquejes de pitahaya.

Cuadro 12. Análisis de comparación de medias de Tukey para el factor dosis (D).

AGRUPAMIENTO DE TUKEY		MEDIA	N	D
A		57.700	10	4 (0.10 g/L)
B	A	44.800	10	2 (0.025 g/L)
B		32.000	10	3 (0.050 g/L)
B		27.900	10	1 (0 g/L)

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p = 0.0039$); N= número unidades experimentales, D= dosis.



Figura 32. Raíces producidas a los 45 días después de haber realizado la siembra de los esquejes. A, tratamiento 1 (esqueje 1 año y 0 g/L de AIB); B, tratamiento 2 (esqueje 1 año y 0.025 g/L de AIB); C, tratamiento 7 (esqueje 2 años y 0.050 g/L de AIB); D, tratamiento 8 (esqueje 2 años y 0.10 g/L de AIB).

Los resultados anteriores concuerdan con lo encontrado con Elobeidy (2006), donde el mayor número de raíces (43) se obtuvo al someter esquejes a dosis alta de AIB (0.15 g/L), pero utilizaron un sustrato diferente al utilizado en este estudio [turba y arena (1:1)], en este experimento el sustrato usado es muy importante ya que el usado en el presente estudio [turba y tezontle (1:1)] y en el trabajo realizado por Elobeidy (2006) presentan características físicas, químicas y biológicas similares a excepción de la alta porosidad que presenta el tezontle en comparación con la arena. En cuanto el porcentaje de enraizamiento concuerda con lo reportado por Andrade *et al.* (2007), donde obtuvieron un mayor porcentaje de enraizamiento (100 %); por lo contrario estos resultados difieren a lo reportado por Cerqueda (2010), donde se encontró un mayor número de raíces (16 raíces por esqueje) en un sustrato de fibra de coco sin utilizar AIB para ayudar la producción de raíces en esquejes de pitahaya, sin embargo, el porcentaje de raíces producido es mucho menor a lo encontrado en los resultados del experimento realizado este trabajo que es de 58 raíces por esqueje, en base a lo discutido anteriormente se puede deducir que la mezcla del sustrato usado tendrá un papel fundamental en la producción de raíces.

En cuanto al factor de edad de los esquejes, los resultados concuerdan con lo encontrado por Cavalcante (2008) y Cavalcante y Martins (2008), donde tampoco reportaron la presencia de diferencias significativas al usar esquejes juveniles o esquejes adultos en su investigación. Con base en lo observado en los resultados anteriores se puede llegar a inferir que se no presenta ningún tipo de contratiempo al utilizar esquejes de cualquier edad al establecer una plantación nueva debido a que las cactáceas enraízan muy fácilmente sin importar su edad. Sin embargo, es preferible utilizar esquejes de 1 año de edad puesto que al usar esquejes de esta edad se ayuda a mantener joven, sana y productiva la planta madre. Pero por otra parte, se puede llegar a deducir que el tipo de sustrato utilizado puede jugar un papel importante en el proceso de enraizamiento, ya que el proceso de desarrollo, crecimiento y penetración de las nuevas raíces depende de las características físicas, químicas y biológicas del sustrato utilizado como: la dureza, el tamaño de la partícula, la porosidad, la retención del agua, la relación carbono-nitrogeno, el contenido de materia orgánica y la permeabilidad del sustrato pueden modificar o impedir el desarrollo de raíces adventicias por falta ya sea de aire, nutrimentos o humedad.

6. Conclusiones

Con base en lo observado al realizar los cortes histológicos del esporofito vegetativo de una planta proveniente de la propagación vegetativa, se concluye que esta especie presenta una estructura anatómica de las raíces adventicias típicas de la mayoría de las especies de plantas superiores, sin embargo, se observó el crecimiento secundario a partir de la actividad del cambium vascular formando anillos de floema secundario e incrementando el tamaño de los fascículos con xilema secundario. Las raíces adventicias tienen una función de sostén y fijación al tutor; mientras que las laterales primarias y secundarias son principalmente absorbentes. Finalmente se llegó a la conclusión que la pitahaya presenta la organización y estructura anatómica del meristemo apical típica presente en la mayoría de las plantas superiores. La pitahaya presenta una estructura anatómica e histológica del esporofito vegetativo, acorde para sobrevivir en el medio árido y semiárido donde naturalmente crece, evitando la pérdida de agua.

Se puede concluir que la diferenciación floral está íntimamente correlacionada de forma inversamente proporcional con los factores ambientales como la temperatura y la humedad, ya que al realizar los cortes histológicos de los diferentes estados de desarrollo de los botones florales de la pitahaya se observó que la iniciación y la diferenciación ocurrió en la época del año donde se mantiene una temperatura fresca y una baja humedad ambiental (20 de marzo al 25 de abril). Por otra parte, la antesis, inicia aproximadamente a las seis de la tarde y finaliza a las primeras horas de la mañana, lo que asegura que pueda ocurrir la polinización cruzada con la participación de las abejas, abejorros, insectos nocturnos y murciélagos. El período de desarrollo y crecimiento del fruto comienza en la época donde hay una mayor temperatura y una disponibilidad de humedad ambiental elevada (25 de abril al 24 de mayo), puesto que el fruto exige una mayor demanda de agua durante su desarrollo. Por lo que se puede concluir que la pitahaya desarrolló un mecanismo donde le permite florecer y fructificar en periodos donde la temperatura y la humedad son óptimas para que se lleve a cabo una polinización efectiva y un buen amarre y llenado del fruto.

Esta especie presenta una estructura gametofítica femenina y masculina similar a la más común existente en la mayoría de las angiospermas, ya que se observó la presencia de un

gametofito femenino con un desarrollo del tipo Polygonum con la presencia de siete células con ocho núcleos haploides a excepción de la célula central la cual presentó dos núcleos. También se observó que el gametofito masculino joven (grano de polen) sale de la antera con dos células: la vegetativa con un solo núcleo, que posteriormente formara el tubo polínico desde el estigma hasta el saco embrionario y la generativa con sus dos células, de las cuales una se fusionará con la ovocélula, mientras que la otra se fusionará con la célula central del saco embrionario.

De acuerdo con los resultados obtenidos en los experimentos de propagación se concluye que la especie *Hylocereus undatus* no presenta ningún tipo de problema específico al realizar la propagación sexual y la asexual, ya que se logró con éxito y en corto tiempo la propagación tanto mediante semillas como por esquejes. Las condiciones ambientales empleadas fueron favorables (altas temperaturas (30 y 40 °C) y humedad (100 %)) tanto para la germinación de semillas como para la producción de raíces adventicias en los esquejes, fueron favorables, sin embargo, se recomienda utilizar plantas provenientes de la propagación vegetativa, en este caso por esquejes, ya que al utilizar la multiplicación asexual se reduce el periodo de juvenilidad (hasta dos años), por lo que en poco tiempo alcanza el estado de madurez sexual, lo que propicia que se adelante el periodo de floración y fructificación y como consecuencia se obtiene una producción en menor tiempo después de haber realizado la propagación de la planta mediante esquejes, en comparación con las plantas propagadas mediante semillas, las cuales presentan un periodo de juvenilidad más largo (hasta de siete años) por lo que el periodo de floración se retrasa hasta que la planta alcanza su estado de madurez sexual. Sin embargo, las plántulas obtenidas a partir de la germinación pueden ser empleadas como ornato ya que presentan un aspecto atractivo.

7. Literatura citada

- Abud, H. F., N. R. Gonçalves, R. G. E. Reis, D. S. Pereira e A. M. E. Bezerra. 2010. Germinação e expressão morfológica de frutos, sementes e plântulas de *Pilosocereus pachycladus* Ritter. Revista Ciência Agronômica. 41 (3): 468-474.
- Aguirre, P. K. E. 2002. Caracterización morfológica y fitosanitaria de clones selectos de pitahaya (*Hylocereus* spp). Tesis de Maestría. Programa en Genética. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 90 pp.
- Almeida, O. J. G., A. A. Sartori-Paoli and L. A. de Souza. 2010. Flower morpho-anatomy in *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). Revista Mexicana de Biodiversidad. 81: 65-80.
- Almeida, O. J. G., A. A. Sartori-Paoli, L. A. Souza and J. H. Cota-Sánchez. 2013. Seedling morphology and development in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Cactaceae: Hylocereeae). Journal of the Torrey Botanical Society. 140 (2): 196-214.
- Álvarez, M. G. y C. Montaña. 1997. Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán: implicaciones para su conservación. Acta Botánica Mexicana. 40: 43-58.
- Andrade, J. L., E. Rengifo, M. F. Ricalde, J. L. Simá, J. C. Cervera y G. Vargas-Soto. 2006. Microambientes de luz, crecimiento y fotosíntesis de la pitahaya (*Hylocereus undatus*) en un agrosistema de Yucatán, México. Agrociencia 40 (6): 687-697.
- Andrade, R. A., A. B. G. Martins e M. T. H. Silva. 2007. Influência da fonte de material e do tempo de cura na propagação vegetativa da pitaya vermelha (*Hylocereus undatus* Haw). Revista Brasileira de Fruticultura Jaboticabal-SP. 29 (1): 183-186.
- Aounallah, M. K., A. Sahli, H. Mehri, T. Bettaib, A. Jebari, T. Tissaoui and H. Salem. 2009. Flower development and heat requirement of cactus pear (*Opuntia ficus-indica* (Mill.) L.) cv. Gialla growing under Tunisian conditions. In: Campos F. A. P. *et al.* (Eds.). Proceedings of the

- Vlth International Congress on Cactus Pear and Cochineal, Paraiba, Brazil, 22-26, October, 2007. International Society Horticultural Science. 811: 275-280.
- Arias, S. y T. Terrazas. 2001. Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México. Serie Botánica. 72 (2): 157-169.
- Ariffin, A. A., J. Bakar, C. P. Tan, R. A. Rahman, R. Karim and C. C. Loi. 2009. Essential fatty acids of pitaya (dragon fruit) seed oil. Food Chemistry. 114: 561-564.
- Arruda, E., G. Melo-de-Pinna e M. Alves. 2005. Anatomía dos órgãos vegetativos de Cactaceae da caatinga pernambucana. Revista Brasil Bot. 28 (3): 589-601.
- Ashrafunnisa and T. Pullaiah. 1994. Embryology of *Galactia* (Fabaceae). Phytomorphology. 44 (3 & 4): 253-260.
- Ayala-Cordero, G., T. Terrazas, L. López-Mata and C. Trejo. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil wáter déficit. Journal of experimental Botany. 57 (12): 3165-3174.
- Azcón-Bieto J. y M. Talon. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal: segunda edición. McGraw-Hill Interamericana. España. 651pp.
- Backeberg, C. 1976. Cactus lexicon. Blandford Press Ltd. England. 828 pp.
- Baker, J. R. 1958. Principles of biological microtechnique a study of fixation and dyeing. Methuen & Co Ltd. London. 357 pp.
- Balois-Morales R., M. T. Colinas-León, C. B. Peña-Valdivia, S. H. Chávez-Franco y I. Alia-Tejagal. 2007. Sistema de estrés oxidativo, fenoles-polifenol oxidasa-peroxidasa, de frutos de pitahaya (*Hylocereus undatus*) almacenados en frio. Revista Chapingo Serie Horticultura. 13 (2): 115-120.

- Balois-Morales R., M. T. Colinas-León, C. B. Peña-Valdivia, S. H. Chávez-Franco y I. Alia-Tejacal. 2008. Sistema enzimático antisenescencia, catalaza-super óxido dismutasa, de frutos de pitahaya (*Hylocereus undatus*) almacenados en frío. Revista Chapingo Serie Horticultura. 14 (3): 295-299.
- Balois-Morales R., C. B. Peña-Valdivia and V. Arroyo-Peña. 2013. Symptoms and sensitivity to chilling injury of pitahaya (*Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose) fruits during postharvest. Agrociencia. 47:795-813.
- Bárcenas-Abogado, P., T. Olivera-Flores, L. Tijerina-Chávez y A. Larque-Saavedra. 2002. Características agronómicas de la pitahaya (*Hylocereus* spp.). Universidad Autónoma Metropolitana-Colegio de Postgraduados. México. 62 pp.
- Bárcenas-Argüello, M. L., M. C. Gutiérrez-Castorena and T. Terrazas. 2015. The polymorphic weddellite crystals in three species of *Cephalocereus* (Cactaceae). Micron. 77: 1-8.
- Berlyn, G. P. and J. P. Miksche. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State Univ. Press, Ames. 326 pp.
- Bernal-Salazar, S. and T. Terrazas. 2005. Wood anatomical variation of *Noebuxbaumia tetetzo*: A columnar Cactaceae. Journal of Arid Environments. 63: 671-685.
- Bhojwani, S. S. and S. P. Bhatnagar. 2000. The embryology of angiosperms. 4a Ed. Vikas Publishing House. New Delhi. 357 pp.
- Bishopp, A., S. El-showk and Y. Helariuta. 2013. Vascular development in Arabidopsis roots. In: Eshel A. y T. Beeckman (Eds.). Plant roots: the hidden half. Fourth Edition. Taylor & Francis Group. New York. Chapter 7. 1-18 pp.
- Boke, N. H. 1941. Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrinca*. American Journal of Botany. 28 (8): 656-664.

- Boke, N. H. 1951. Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. American Journal of Botany. 38 (1): 23-38.
- Boke, N. H. 1952. Leaf and areole development in *Coryphantha*. American Journal of Botany. 39 (2): 134-145.
- Boke, N. H. 1953. Tubercle development in *Mammillaria heyderi*. American Journal of Botany. 40 (4): 239-247.
- Boke, N. H. 1955. Development of the vegetative shoot in *Rhipsalis cassytha*. American Journal of Botany. 42 (1): 1-10.
- Boke, N. H. 1955a. Dimorphic areolas of *Epithelantha*. American Journal of Botany. 42 (8): 725-733.
- Boke, N. H. 1959. Endomorphic and ectomorphic characters in *Pelecypora* and *Encephalocarpus*. American Journal of Botany. 46 (3): 197-209.
- Boke, N. H. 1963. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*. American Journal of Botany. 50 (8): 843-858.
- Boke, N. H. 1964. The cactus gynoecium: a new interpretation. American Journal of Botany. 51 (6): 598-610.
- Boke, N. H. 1966. Ontogeny and structure of the flower and fruit of *Pereskia aculeate*. American Journal of Botany. 53 (6): 534-542.
- Boke, N. H. 1968. Structure and development of the flower and fruit of *Pereskia diaz-romeroana*. American Journal of Botany. 55 (10): 1254-1260.
- Boke, N. H. 1979. Root glochids and root spurs of *Opuntia arenaria* (Cactaceae). American Journal of Botany. 66 (9): 1085-1092.

- Boke, N. H. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience*. 30 (9): 605-610.
- Boyle, T. H., R. Karle and S. S. Han. 1995. Pollen germination, pollen tube growth, fruit set, and seed development in *Schlumbergera truncata* and *S. xbuckleyi* (Cactaceae). *Journal American Society for Horticultural Science*. 120 (2): 313-317.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. Las cactáceas de México. UNAM-México, D.F. Vol. I. 743 pp.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. UNAM-México, D.F. Vol. III. 643 pp.
- Brighigna, L. and A. Papini. 1993. The ultrastructure of the tapetum of *Tillandsia albida* Mez et purpus. *Phytomorphology*. 43 (3 & 4): 261/274.
- Britton N. L. and J. N. Rose. 1963. The Cactaceae. Descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Volumen I y II. Dover Publications, Inc. New York. 241 pp.
- Brooks, R. M., M. V. Bradley and T. I. Anderson. 1963. Plant microtechnique manual. University of California. David. 70 pp.
- Buxbaum, F. 1953. Morphology of cacti. Section II. The flower. Abbey Garden Press. California. 93-170 pp.
- Buxbaum, F. 1953b. Morphology of cacti. Section III. Fruit and seeds. Abbey Garden Press. California. 177-223 pp.
- Byrne, J. M. 1974. Root morphology. In: Carson, E. W. (Ed.) The plant root and its environment. The University Press of Virginia. United States of America. 3-27 pp.
- Cálix de Dios, H. 2004. Distribución geográfica de las pitahayas (*Hylocereus*) en la República mexicana. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 49 (1): 4-23.

- Calvante, A. M., R. H. Andreato and R. C. Vieira. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. *Plant Systematics and Evolution*. 276: 1-7.
- Casas, A. and G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. In: Nobel P. S. (Ed.) *Cacti Biology and Uses*. University of California. Press, Berkeley. Los Angeles. Chapter 9: 143-162 pp.
- Castillo-Martínez, R. 2006. Aprovechamiento de la pitahaya: bondades y problemáticas. *Caos Conciencia*. 1: 13-18.
- Castillo-Martínez, R. y Y. Ortiz-Hernández. 1994. Floración y fructificación de pitahaya en Zaachila, Oaxaca. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 17 (1): 12-19.
- Castillo-Martínez, R., H. Cáliz de Dios y A. Rodríguez. 1996. Guía técnica para el cultivo de pitahaya. Universidad de Quintana Roo. México. 158 pp.
- Castillo-Martínez, R. y M. Livera-Muñoz, A. E. Brechú y G. J. Márquez-Guzmán. 2003. Compatibilidad sexual entre dos tipos de *Hylocereus* (Cactaceae). *Revista Biología Tropical*. 51 (3): 699-706.
- Castillo-Martínez, R. y M. Livera-Muñoz y G. J. Márquez-Guzmán. 2005. Compatibilidad sexual entre cinco genotipos de pitahaya (*Hylocereus undatus*). *Agrociencia*. 39 (2): 183-194.
- Cavalcante I. H. L. 2008. Pitaya: Propagação e Crescimento de Plantas. Tese de Doutorado. Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista. Jaboticabal, Brazil. 94 pp.
- Cavalcante, I. H. L. and A. B. G. Martins. 2008. Effect of juvenility on cutting propagation of red pitaya. *Fruits*. 63: 277-283.
- Cenizo, V. J., M. B. Mozzola, B. M. Corro y A. G. Kin. 2013. Características morfológicas y anatómicas de las plántulas de *Trichocereus candicans* (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 48 (3-4): 443-451.

- Centurión, A. R., S. Solís, C. Saucedo, R. Báez y E. Sauri. 2008. Cambios físicos, químicos y sensoriales en frutos de pitahaya (*Hylocereus undatus*) durante su desarrollo. Revista Fitotecnia Mexicana. 32 (1): 1-5.
- Cerqueda, R. H. 2010. Propagación sexual y asexual de la pitahaya (*Hylocereus* spp). Tesis de Maestría. Departamento de Protección y Producción Vegetal. IPN Oaxaca, México. 62 pp.
- Chaffey, N. 2002. Secondary growth of roots: a cell biological perspective. En: Waisel Y., *et al.* (Eds.). Plant roots: the hidden half. Third Edition. Marcel Dekker, Inc. New York. 93-111 pp.
- Chaffey, N. 2013. Secondary growth of the tres roots. En: Eshel A. y T. Beeckman (Eds.). Plant roots: the hidden half. Fourth Edition. Tailor & Francis Group. New York. Chapter 8. 1-19 pp.
- Cisneros, A., R. B. García and N. Tel-Zur. 2011. Ovule morphology, embryogenesis and seed development in three *Hylocereus* species (Cactaceae). Flora. 206: 1076-1084.
- Crane, J. H. and C. F. Balerdi. 2005. Pitaya growing in the Florida home landscape. Tropical Research and Education Center. University of Florida. 1-8 pp.
- Cronquits, A. J. 1981. An integrated system of classification of flowering plants with a new foreword by Armen Takhtajan. Columbia University Press. New York. 1262 pp.
- Cruz-Cruz, M. 1995. Costos de establecimiento de plantaciones de pitahaya. En: Castillo-Martínez, R y Cáliz de Dios H. (comp.). Primer curso teórico practico sobre el cultivo de la pitahaya (memorias). Universidad de Quintana Roo. Chetumal, México. 123 pp.
- Curtis-Patiño, J. 1986. Microtécnica vegetal. Editorial Trillas. México, D. F. 106 pp.
- Cutler, D. F., C. E. J. Botha and D. W. Stevenson. 2008. Plant anatomy an applied approach. Blackwell Publishing. UK. 302 pp.

- del Ángel-Pérez, A. L.; C. A. Hernández-Estrada, A. Rebolledo-Martínez y R. Zetina-Lezama. 2012. Pitahayas: patrimonio biocultural para diversificar la agricultura y la alimentación. Centro de Investigación Regional Golfo Centro. INIFAP. Veracruz. 183 pp.
- Dettker, G. A. y M. A. Milaneze-Gutierrez. 2008. Anatomía caulinar de especies epifitas de Cactaceae, subfamilia Cactoideae. *Hochnea*. 35 (4): 583-595.
- Dinh-Ha, T. and Y. Chung-Ruey. 2014. Morphological characteristics and pollination requirement in red pitaya (*Hylocereus* spp.). *International Scholarly and Scientific Research & Innovation*. 8 (3): 286-272.
- Dong, H. S., L. Sunmin, Y. H. Do, Y. S. Kim, S. Kim, S. Lee and H. L. Choong. 2014. Metabolite Profiling of red and white pitayas (*Hylocereus polyrhizus* and *Hylocereus undatus*) for comparing betalain biosynthesis and antioxidant activity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 62: 8764-8771.
- dos Santos, J., E. Scremin-Dias and P. Soffiatti. 2012. Stem and root anatomy of two species of *Echinopsis* (Trichocereae: Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83: 1036-1044.
- Dubrovsky J. G. and G. B. North. 2002. Root structure and function. In: Nobel P. S. (Ed.) *Cacti Biology and Uses*. University of California. Press, Berkeley. Los Ángeles. Chapter 3: 41-56 p.
- Elobeidy, A. A. 2006. Mass propagation of pitahaya (dragon fruit). *Fruits*. Egypt. 61: 313-319.
- Engelman, E. M. 1960. Ovule and seed development in certain cacti. *American Journal of Botany*. 47 (6): 460-467.
- Esquivel, P., F. C. Stintzing and R. Carle. 2007. Pigment pattern and expression of colour in fruits from different *Hylocereus* sp. genotypes. *Innovative Food Science & Emerging Technologies*. 8: 451-457.

- Esquivel, P. y Y. Araya-Quesada. 2012. Características del fruto de la pitahaya (*Hylocereus* sp.) y su uso potencial en la industria alimentaria. *Revista Venezolana de Ciencia y Tecnología de Alimentos*. Venezuela. 3 (1): 113-129.
- Evert, R. F. 2007. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body, their structure, function and development*. 2nd ed. John Wiley & Sons. New Jersey. 640 pp.
- Evert, R. F. 2008. *Esau, anatomía vegetal; meristemos, células y tejidos de las plantas; su estructura, función y desarrollo*. 3^a Ed. Ediciones Omega S. A. España. 614 pp.
- Evert, R. F. and S. E. Eichhorn. 2006. *Esau's plant anatomy meristem cells, and tissues of the plant body. Their structure, function and development*. Hoboken, Nj. Wiley-interscience. 624 pp.
- Fahn, A. 1990. *Plant anatomy*. 4th Ed. Pergamon Press, Oxford. 643 pp.
- Faigon, A., B. G. Galati, S. Rosenfeldt and R. Kiesling. 2010. Epidermal characters of *Pterocactus* (Opuntioideae, Cactaceae). *Haseltonia*. 16: 57-66.
- Flores, V. E. M. 1973. Algo sobre morfología y anatomía de semillas de Cactaceae. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados-ENA. Chapingo, México. 167 pp.
- Fuentes, P. M. 2008. Estudio comparativo de la anatomía floral en Opuntioideae K. Schum. (Cactaceae). Tesis de Maestría. Programa en Botánica. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 57 pp.
- Fuentes-Pérez, M., T. Terrazas y S. Arias. 2009. Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae). *Polibotánica*. 27: 89-102.
- Gallagher, K. L. 2013. Cellular patterning of the root meristem. En: Eshel A. y T. Beeckman (Eds.). Fourth Edition. *Plant roots: the hidden half*. Taylor & Francis Group. New York. Chapter 3. 1-26 pp.

- Galvão, S. F., L. A. Aleixo e D. L. dos Santos. 2013. Efeito da qualidade de luz e temperatura na germinação de *Hylocereus undatus*. Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas 10 (2): 24-27.
- García-Aguilar, M. A. 2007. Anatomía y morfología de las especies silvestres del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México. Tesis de Maestría. Programa en Botánica. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 58 pp.
- García-Aguilar, M. A., T. Terrazas y S. Arias. 2009. Anatomía caulinar de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México. Revista Fitotecnia Mexicana. 32 (3): 201-208.
- García-Cruz, E., J. Rodríguez-Ramírez, L. L. Méndez and L. Medina-Torres. 2013. Rheological and physical properties of spray-dried mucilage obtained from *Hylocereus undatus* cladodes. Carbohydrate Polymers. 91: 394-402.
- Gibson, A C. and P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University Press. Cambridge. 286 pp.
- Gobierno del Estado de México, Secretaría de Ecología (1998) DIAGNÓSTICO AMBIENTAL DEL MUNICIPIO DE TEXCOCO. Dirección General de Planeación Ambiental, No publicado, 43 pp.
- González, H. O. 2013. Germinación y longevidad de semillas de genotipos de pitahaya (*Hylocereus* spp) y pitaya (*Stenocereus* spp). Tesis de Maestría. Programa en Fisiología Vegetal. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 80 pp.
- Grego-Valencia, D., T. Terrazas, M. Vázquez-Sánchez and S. Arias. 2014. Ferocactus (Cactaceae) epidermis: its systematic value. The Journal of the Torrey Botanical Society. 141 (4): 313-325.
- Grego-Valencia, D., T. Terrazas, R. Lara-Martínez y L. F. Jiménez-García. 2015. La membrana de la punteadura en dos especies de Cactaceae, Cactaceae. Botanical Sciences. 93 (2): 1-11.

- Greyson, R. 1994. The development of flowers. Oxford University Press. New York. 314 pp.
- Grimaldo-Juárez, O. 2001. Caracterización citológica y morfológica de 21 genotipos de pitahaya (*Hylocereus undatus*). Tesis de Doctorado. Programa en Genética. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 82 pp.
- Grimaldo-Juárez, O., A. García-Velázquez, J. Ortiz-Cereceres y L. M. Ruiz-Posadas. 2001. Características cariotípicas de seis genotipos de pitahaya (*Hylocereus* spp). Revista Chapingo Serie Horticultura. 7 (2): 177-195.
- Gunasena, H. P. M., D. K. N. G. Pushpakumara and M. Kariyawasam. 2007. Dragon fruit, *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton and Rose. In: Pushpakumara D. K. N. G. *et al.* (Eds.). Underutilized fruit trees in Sri Lanka. World Agroforestry Centre, South Asia Office. New Delhi, India. 110-141 pp.
- Hartmann, H. T., D. E. Kester, F. T. Davies and R. L. Geneve. 2002. Hartmann and Kester's: Plant propagation, principles and practice. Seventh edition. Prentice Hall. New Jersey. 880 pp.
- Hartmann, H. T., D. E. Kester, F. T. Davies and R. L. Geneve. 2011. Hartmann and Kester's: Plant propagation, principles and practice. Eighth edition. Prentice Hall. New Jersey. 880 pp.
- Hernández, E. C. A. 2012. Evaluación postcosecha de tres selecciones de pitahaya (*Hylocereus undatus*), en refrigeración y atmosferas controladas. Tesis de Maestría. Programa en Fruticultura. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 87 pp.
- Hernández-García, G. y E. García-Villanueva. 1991. Anatomía comparada de óvulos y semillas de dos especies del género *Mammillaria* (Cactaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México. 51: 25-38.
- Hernández-Soto, J. 2014. Perspectivas del turismo rural en Santa Ana Teloxtoc, Tehuacán; Puebla, México. Revista agro productividad. 7 (4): 64-70.

- Herrera-Cárdenas, R., T. Terrazas y Loza-Cornejo S. 2000. Anatomía comparada del tallo y la raíz de las especies del género *Neoevansia* Marshall (Cactaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México. 67: 5-16.
- Jansen, L., M. Demeulenaere and T. Beeckman. 2013. Lateral root development. In: Eshel A. y T. Beeckman (Eds.). Plant roots: the hidden half. Fourth Edition. Taylor & Francis Group. New York. Chapter 6. 1-13 pp.
- Janu, V. and R. K. Raghuvanshi. 2011. Microscopic studies on epidermal cells and stomatal behavior of some globular cacti (*Mammillaria* spp.). Insight Botany. 1 (1): 1-4.
- Jauch, C. 1985. Patología vegetal. Ateneo. Buenos Aires, Argentina. 320 pp.
- Jaya, I. K. D. 2010. Morphology and physiology of pitaya and future prospects in Indonesia. Crop Agro. 3 (1): 44-50.
- Jiang, Y. L., Y. Y. Liao, T. S. Lin, C. L. Lee, C. R. Yen and W. J. Yang.. 2012. The photoperiod-regulated bud formation of red pitaya (*Hylocereus* sp.). HortScience. 47 (8): 1063-1067.
- Jiménez-Durán, K., S. Arias-Montes, A. Cortés-Palomec and J. Márquez-Guzmán. 2014. Embryology and seed development in *Pereskia lychnidiflora* (Cactaceae). Haseltonia. 19: 3-12.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw-Hill. New York. 523 pp.
- Johri, B. M., K. B. Ambegaokar and P. S. Srivastava. 2014. Comparative embryology of angiosperms Vol. 1-2. Springer-Verlag. Berlin, Alemania. 1221 pp.
- Le Bellec, F., F. Vaillant and E. Imbert. 2006. Pitahaya (*Hylocereus* pp.): a new fruit crop, a market with a future. Fruits. 61: 237-250.
- Lee, K. H., T. Y. Wu and L. F. Slow. 2013. Spray drying of red (*Hylocereus polyrhizus*) and white (*Hylocereus undatus*) dragon fruit juices; physicochemical and antioxidant properties of the powder. International Journal of Food Science & Technology. 48: 2391-2399.

- Lemos, R. C. C., M. C. Machado and G. F. Melo-de- Pinna. 2013. Morpho-anatomical diversity of the underground systems of *Arrojadoa* (Cactaceae), an endemic Brazilian genus. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 173: 108-128.
- Liaotrakoon, W., N. De Clercq, V. Hoed, V. Van de Walle, D. Lewille and K, Dewettinck. 2013. Impact of thermal treatment on physicochemical, antioxidative and rheological properties of white-flesh and red-flesh dragon fruit (*Hylocereus* spp.) purees. *Food Bioprocess Technology*. 6 (2): 416-430.
- Liaotrakoon, W., S. Van Buggenhout, S. Christiaens, K. Houben, N. De Clercq, K. Dewettinck and M. E. Hendrickx. 2013a. An explorative study on the cell wall polysaccharides in the pulp and peel of dragon fruits (*Hylocereus* spp.). *Eur Food Research Technology*. 237: 341-351.
- Lim, H. K., C. P. Tan, R. Karim, A. A. Arffin, J. Bakar. 2010. Chemical composition and DSC thermal properties of two species of *Hylocereus* cacti seed oil: *Hylocereus undatus* and *Hylocereus polyrhizus*. *Food Chemistry*. 119 (4): 1326-1331.
- Lim, T. K. 2012. *Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants: Volume 1* pp. 650-655.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) del noroeste de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 59: 13-23.
- Loza-Cornejo, S. and T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*. 116: 27-35.
- Loza-Cornejo, S., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia*. 28 (2): 20-28.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2011. Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachycereae: ¿hasta cuándo son plántulas? *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 88: 1-13.

- Macleod, R. D. 1991. The root apical meristem and its margins. In: Waisel Y., *et al.* (Eds.). Plant roots: the hidden half. Marcel Dekker, Inc. New York. 75-101 pp.
- Marques, V. B., R. A. Moreira, J. D. Ramos, N. A. de Araújo e F. O. dos Reis. 2011. Fenologia reproductiva de pitaiá vermelha no município de Lavras, MG. *Ciência Rural*, Santa Maria. 41 (6): 984-987.
- Martínez, C. R. 2011. Relaciones entre genotipo, productividad y calidad de fruto en pitahaya (*Hylocereus spp.*). Tesis de Maestría. Programa en Fisiología Vegetal. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 66 pp.
- Martínez, H. G. 2013. Caracterización morfológica de genotipos de pitahaya (*Hylocereus spp.*). Tesis de Maestría. Programa en Genética. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 61 pp.
- Mauseth, J. D. 1978. An investigation of the phylogenetic and ontogenetic variability of shoot apical meristems in the Cactaceae. *American Journal of Botany*. 65 (3): 326-333.
- Mauseth, J. D. 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California. 560 pp.
- Mauseth, J. D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany*. 72: 81-89.
- Mauseth, J. D. 1999. Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a relictual, leaf-bearing cactus. *Journal of Plant Research*. 112: 307-315.
- Mauseth, J. D. 2004. Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. *Journal of Plant Research*. 117: 69-76.
- Mauseth, J. D. 2005. Anatomical features, other than wood, in subfamily Opuntioideae (Cactaceae). *Haseltonia*. 11: 113-125.

- Mauseth, J. D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany*. 98: 901-926.
- Mauseth, J. D. and B. J. Plemons-Rodríguez. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *American Journal of Botany*. 82: 1199-1205.
- Mauseth, J. D. and B. J. Plemons-Rodríguez. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: A study of nine evolutionary line Cactaceae. *American Journal of Botany*. 85: 209-218.
- Mauseth, J. D. and J. V. Landrum. 1997. Relictual vegetative anatomical characters in Cactaceae: The genus *Pereskia*. *Journal of Plant Research*. 110: 55-64.
- Mauseth, J. D. and M. Sajeva. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. *American Journal of Botany*. 82: 1199-1205.
- Meráz-Alvarado, M. R., M. A. Gómez-Cruz y R. S. Rindermann. 2003. Pitahaya de México- Producción y comercialización en el contexto internacional. In: Flores-Valdez, C. A. (Ed.). *Pitayas y Pitahayas: Producción, Poscosecha, Industrialización y Comercialización* CIESTAAM, Universidad Autónoma Chapingo. México, 97-124.
- Metz, C., A. Nerd and Y. Mizrahi. 2000. Viability of pollen of two fruit crop cacti of the genus *Hylocereus* is affected by temperature and duration of storage. *Hortscience*. 35 (2): 199-201.
- Meyer, C. J. and C. A. Petersen. 2013. Structure and function of the suberized cell layers. In: Eshel A. y T. Beeckman (Eds.). *Plant roots: the hidden half*. Fourth Edition. Taylor & Francis Group. New York. Chapter 5. 1-20 pp.
- Mizrahi, Y. and Nerd A. 1999. Usage of various cactus species as fruit and vegetable crops in Israel. In: Aguirre R., Reyes A. (Eds.). *Memorias del 8º. Congreso Nacional y 6º. Internacional sobre el conocimiento y aprovechamiento del nopal*. México. 240-254 pp.

- Mizrahi, Y., and Nerd A. 1999a. Climbing and columnar cacti: New arid land fruit crops. In: Janick J. (Ed.). Perspectives on new crops and new uses. ASHS Press, Alexandria, VA. 358-366 pp.
- Mizrahi Y., A. Nerd and Y. Sitrit. 2002. New fruits for arid climates. In: Janick J. and A. Whipkey (Eds.). Trends in new crops and new uses. ASHS Press, Alexandria, VA. 378-384 pp.
- Mizrahi Y., E. Raveh, E. Yossof, A. Nerd and J. Ben-Asher. 2007. New fruit crops with high water use efficiency. In: Janick J. and A. Whipkey (Eds.). Issues in new crops and new uses. ASHS Press, Alexandria, VA. 216-222 pp.
- Navarro, M. C. y A. P. Demeneghi. 2007. Germinación de semillas y efecto de las hormonas en el crecimiento de *Mammillaria pectinifera*. Zonas Áridas. 11 (1): 233-239.
- Nerd, A., F. Gutman and Mizrahi and. 1999. Ripening and postharvest behaviour of fruits of two *Hylocereus* species (Cactaceae). Postharvest Biology and Technology. 1 (17): 39-45.
- Nerd, A. and Y. Mizrahi. 1999. The effect of ripening stage on fruit quality after storage of yellow pitaya. Postharvest Biology and Technology. 15: 99-105.
- Nerd, A., Y. Sitrit, R. A. Kaushik and Y. Mizrahi. 2002. High summer temperatures inhibit flowering in vine pitaya crops (*Hylocereus spp.*). Scientia Horticulturae. 96:343-350.
- Nobel, P. S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University, Cambridge. 270 pp.
- Nobel, P. S. 1994. Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press, New York. 166 pp
- Nobel, P. S. 1998. Los incomparables agaves y cactus. Editorial Trillas. Mexico. 211 pp.
- Nobel, P. S. 1999. Physicochemical and environmental plant physiology, 2nd ed. Academic Press, San Diego, California. 582 pp.

- Norziah, M., A. Suri, C. Tang and A. Fazilah. 2008. Utilization of red pitaya (*H. polyrhizus*) fruit peels for value added food ingredients food technology division. School of Industrial Technology. University Sains Mayasia. 80 pp.
- Nurmahani, M., A. Osman, A. Abdul, F. Mohamad and M. Pak. 2012. Antibacterial property of *Hylocereus polyrhizus* and *Hylocereus undatus* peel extracts. International Food Research Journal. 19 (1): 77/84.
- Ortiz-Hernández, Y. D. 1999. Pitahaya: un nuevo cultivo para México. Ed. Limusa-Grupo Noriega Editores. México D. F. 111 pp.
- Ortiz-Hernández, Y. D. 2000. Hacia el conocimiento y conservación de la pitahaya (*Hylocereus* spp.). IPN-SIBEJ-CONACYT-FMCN. Oaxaca, México. 124 pp.
- Ortiz-Hernández, Y. D, M. Livera-Muñoz, J. A. Carrillo-Salazar, A. J. Valencia-Botín and R. Castillo-Martínez. 2012. Agronomical, physiological, and cultural contribution of pitahaya (*Hylocereus* spp.) in Mexico. Israel Journal of Plant Sciences. 60: 359-370.
- Ortiz-Hernández, Y. D. and J. A. Carrillo-Salazar. 2012. Pitahaya (*Hylocereus* spp.): a short review. Comunicata Scientiae. 3 (4): 220-337.
- Osuna-Enciso, T., Ma. Ibarra, Ma. Muy-Rangel, J. Valdez-Torres, M. Villarreal-Romero y S. Hernández-Verdugo. 2011. Calidad postcosecha de frutos de pitahaya (*Hylocereus undatus* Haw.) cosechados en tres estados de madurez. Revista Fitotecnia Mexicana. 34 (1): 63-72.
- Osuna-Enciso, T., J. Valdez-Torres, J. Sañudo-Barajas, M. Muy-Rangel, S. Hernández-Verdugo, M. Villarreal-Romero, J. Osuna-Rodríguez. 2016. Fenología reproductiva, rendimiento y calidad del fruto de pitahaya (*Hylocereus undatus* (Haw.) Britton and Rose) en el valle de Culiacán, Sinaloa, México. Revista Agrociencia. 50: 61-78.

- Peterson, C A. 1989. Significance of the exodermis in root function. In: Loughman B. C., et al. (Eds.). Structural and functional aspects of transport in roots. Kluwer Academic Publishers. Holland. 35-40 pp.
- Pimienta-Barrios, E. and R. del Castillo-Martínez. 2002. Reproductive biology. In: Nobel P. S. (Ed.) Cacti Biology and Uses. University of California. Press, Berkeley. Los Ángeles. Chapter 5: 143-162 p.
- Potrero-Andrade, S. M. 2003. Caracterización morfológica y reproductiva de clones de pitahaya (*Hylocereus* spp.). Tesis de Maestría. Programa en Fisiología Vegetal. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 132 pp.
- Pushpakumara, D. K. N. G., H. P. M. Gunasena and M. Karyawasam. 2005. Flowering and fruiting phenology, pollination vectors and breeding system of dragon fruit (*Hylocereus* spp.). Sri Lankan Journal Agricultural Science. 42: 81-91.
- Ramírez, D. J. J. 2011. Estudio del patosistema de la pitahaya *Hylocereus* spp. (A. Berger, Britton & Rose) en Tepoztlán, Morelos. Tesis de Doctorado. Programa en Fitopatología. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 108 pp.
- Ramírez-Ramos, M., M. García-Mateos, J. Corrales-García, C. Ybarra-Moncada y A. Castillo-González. 2015. Compuestos antioxidantes en variedades pigmentadas de tuna (*Opuntia* sp.). Revista Fitotecnia Mexicana. 38 (4): 349-357.
- Reyes, J. S. 1994. Métodos de propagación de cactáceas mexicanas. Amaranto. 7 (2): 1-12.
- Rodríguez, C., A. 1993. El cultivo de la pitahaya en Yucatán. Universidad Autónoma de Chapingo-Gobierno del Estado de Yucatán. Ed. Talleres Gráficos del Sudeste, S. A. de C. V. Mérida, Yucatán, México. 14 pp.
- Rodríguez, C. A. 1996. La pitahaya, cultivo alternativo para Yucatán. En: Castillo-Martínez R. y Cáliz de Dios H. (Eds.). Primer curso teórico práctico sobre el cultivo de la pitahaya (memorias). Universidad de Quintana Roo. México. 87-115 pp.

- Rodríguez, C. A. 1997. Guía técnica para la producción de plantas de pitahaya en viveros. SEDESOL- Universidad Autónoma de Chapingo. 70 pp.
- Rodríguez, C. A. 2000. Pitahayas. Estado mundial de su cultivo y comercialización. Maxcanú, Yucatán, Fundación Yucatán Produce AC y Universidad Autónoma Chapingo 1-22 pp.
- Rodríguez, C. A. 2000a. Producción y comercialización de pitahayas en México. En Revista Claridades Agropecuarias 82: 3-22. México, D.F.
- Rodríguez-Díaz, A. J., A. L. Ocampo-Hurtado and F. J. Casillas-Gómez. 1995. Extraction of a natural colorant from peel of pitahaya (*Hylocereus undatus*). Tecnología de Alimentos. 30 (6): 22-26.
- Rojas-Aréchiga, M., C. Vázquez-Yanes y A. Orozco-Segovia. 1998. Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. Plant Ecology. 135: 207-214.
- Rojas-Aréchiga, M. and C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination a: review. Journal of Arid Environments. 44: 85-104.
- Rosa, S. M. e L. A. Souza. 2003. Morfo-anatomia do fruto (hipanto, pericarpo e semente) em desenvolvimento de *Pereskia aculeata* Miller (Cactaceae). Acta Scientiarum Biological Sciences. 25 (2): 415-428.
- Ross R. G. 1980. Studies in Cactaceae. Doctoral Thesis. University of Oklahoma. England. 48 pp.
- Ross, R. G. 1982. Initiation of stamens, carpels, and receptacle in the cactaceae. American Journal of Botany. 69 (3): 369-379.
- Rubluo, A., J. Reyes, B. Rodríguez-Garay, E. Pimienta-Barrios e I. Brunner. Métodos de propagación biotecnológicos y convencionales en cactáceas para zonas áridas. In: Izquierdo, J. y G. Palomino (eds.). 1996. Técnicas convencionales y biotecnológicas para la

- propagación de plantas de zonas áridas. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. Santiago, Chile. 347 pp.
- Sadhu, M. K. 1989. Plant propagation. Wiley Eastern Limited. New Delhi. India. 287 pp.
- SAGARPA. 2000. El cultivo de la pitahaya. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 3: 1-12.
- Salinas-Revilla, N. y E. Álvarez-Moscoso. 2006. Anatomía y morfología de *Corryocactus erectus* (Backeberg) Ritter (Cactaceae). Zonas Áridas. 10: 102-114.
- Sánchez, D., D. Grego-Valencia, T. Terrazas and S. Arias. 2014. How and why does the areole meristem move in *Echinocereus* (Cactaceae)? *Annals of Botany*. 10: 1-8.
- Sandoval, Z. E. 2005. Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal. Cuadernos del instituto de biología 38. UNAM, México. 278 pp.
- Sass, J. E. 1958. Botanical microtechnique. Third Edition. The Iowa State University Press. Iowa. 224 pp.
- Scott, R. R. 1977. Plant root systems: their function and interaction with the soil. McGraw-Hill Book Company. UK. 298 pp.
- Secorum, A. C. and L. A. de Souza. 2011. Morphology and anatomy of *Rhipsalis cereuscula*, *Rhipsalis floccose* subsp. *Hohenauensis* and *Lepismium cruciform* (Cactaceae) seedlings. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 131-143.
- Sievers, A., M. Braun and G. B. Monshausen. 2002. The root cap: structure and function. En: Waisel Y., *et al.* (Eds.). *Plant roots: the hidden half*. Third Edition. Marcel Dekker, Inc. New York. 33-47 pp.
- Simao, E., F. Socolowski and M. Takaki. 2007. The epiphytic Cactaceae *Hylocereus setaceus* (Salm-Dick ex DC.) Ralf Bauer Seed Germination is controlled by Light and Temperature. *Brazilian Archives of Biology and Technology an International Journal*. 50 (4): 655-662.

- Song, H., Q. Chu, D. Xu, Y. Xu and X. Zheng. 2016. Purified betacyanins from *Hylocereus undatus* peel ameliorate obesity and insulin resistance in high-fat-diet-fed mice. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 64 (1): 236-244.
- Sosa, C. R. 1964. Microsporogénesis, importancia económica y distribución de tres especies del género *Opuntia*. Tesis de Maestría. ENA-Colegio de Postgraduados. Chapingo, Texcoco, Estado de México. 80 pp.
- Stintzing, F. C., A. Schieber and R. Carle. 2002. Betacyanins in fruit from red-purple pitaya, *Hylocereus polyrhizus* (Weber) Britton & Rose. *Food Chemistry*. 77: 101-106.
- Strittmatter, L. I., V. Negrón-Ortiz and R. J. Hickey. 2002. Subdioecy in *Consolea spinosissima* (Cactaceae): breeding system and embryological studies. *American Journal of Botany*. 89 (9): 1373-1387.
- Strittmatter, L. I., V. Negrón-Ortiz and R. J. Hickey. 2006. Comparative microsporangium development in male-fertile and male-sterile flowers of *Consolea* (Cactaceae): when and how does pollen abortion occur. *Grana*. 45: 81-100.
- SuárezRomán, R. S. 2011. Evaluación de métodos de propagación en pitahaya amarilla *Selenicereus megalanthus* (Haw.) Britt & Rose y pitahaya roja *Hylocereus polyrhizus* (Haw.) Britt & Rose. Trabajo de grado en Maestría en Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia. 280 pp.
- Suárez-Román, R., S. M. Caetano, H. Ramírez y J. G. Morales. 2012. Caracterización morfoanatómica y fisiológica de la semilla sexual de pitahaya amarilla *Selenicereus megalanthus* (Haw.) Britt & Rose. *Revista de la Sociedad Colombiana de Ciencia*. 24:97-111
- Tel-Zur, N., S. Abbo, D. Bar-Zvi and Y. Mizrahi. 2004. Genetic relationships among *Hylocereus* and *Selenicereus* vine cacti (Cactaceae): evidence from hybridization and cytological studies. *Annals of Botany*. 94: 527-534.

- Terrazas, T. and J. D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. In: Nobel P. S. (Ed.) *Cacti Biology and Uses*. University of California. Press, Berkeley. Los Angeles Chapter 2: 23-40 pp.
- Terrazas, T. and S. Arias. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review*. 68 (4): 444-473.
- Terrazas, T. y S. Loza-Cornejo. 2003. Anatomía de la madera y alometría de veinte especies de *Stenocereus* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología. Universidad Autónoma de México, Serie Botánica*. 74 (2): 195-208.
- Terrazas, T., Loza-Cornejo S. y H. J. Arreola-Nava. 2005. Anatomía caulinar de las especies del genero *Stenocereus* (Cactaceae). *Acta Botánica Venezuelica*. 28 (2): 321-336.
- Terrazas, T., R. Escamilla-Molina, M. Vázquez-Sánchez. 2016. Variation in the tracheary elements in species of *Coryphantha* (Cactaceae-Cactoideae) with contrasting morphology: the bottleneck model. *Brazilian Journal of Botany*. 1 (1): 1-10.
- The American Horticultural Society 1999. *Plant propagation*. In: Toogood, A. (Ed.). First American edition. DK Publishing, inc. London. 320 pp.
- Tiagi, Y. D. 1970. Symposium in comparative embryology of angiosperm. *Cactácea*: 29-35.
- Toogood, A. 2000. *Enciclopedia de la propagación de plantas*. Blume. Barcelona. 320 pp.
- Urías, C. J. 2009. Anatomía de las estructuras reproductivas de *Stenocereus alamosensis* (J. M. Coult.) A. C. Gibson y K. E. Horak (Cactaceae). Tesis de Maestría. Programa en Botánica. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 52 pp.
- Valencia-Botín, A. J., Livera-Muñoz M. y J. S. Sandoval-Islas. 2005. Caracterización de una cepa de *Fusicoccum* sp. anamorfo de *Botryosphaeria dothidea* Moug.: Fr (Ces. And De Not.) Aislada de pitahaya [*Hylocereus undatus* (Haw.) Britton y Rose] Cactaceae. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 23: 157-161.

- Valencia-Botín, A. J., H. Kokubu and Y. D. Ortiz-Hernández. 2013. A brief overview on pitahaya (*Hylocereus* spp.) diseases. *Australasian Plant Pathology*. 42: 437-440.
- Valiente-Banuet, A., R. Santos, M. C. Arizmendi and A. Casas. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of arid Environments* 68: 1-8.
- Vargas, M. L., J. A. Tamayo, A. Centurión, E. Tamayo, C. Saucedo y E. Suari. 2010. Vida útil de pitahaya (*Hylocereus undatus*) mínimamente procesada. *Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha*. 11 (2): 154-161.
- Vargas, M. L., J. A. Tamayo, E. Sauri, A. Pech and C. H. Herrera. 2013. Extraction and stability of anthocyanins present in the skin of the dragon fruit (*Hylocereus undatus*). *Food and Nutrition Sciences*. 4: 1221-1228.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas y Arias S. 2005. Morfología y anatomía del cefalio de *Cephalocereus senilis* (Cactaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 62 (2): 153-161.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas and S. Arias. 2007. Morphology and anatomy of the *Cephalocereus columna-trajani* cephalium: why tilting? *Plant Systematics and Evolution*. 265: 87-99.
- Vázquez-Sánchez, M. and T. Terrazas. 2011. Stem and Wood allometric relationships in *Cactaceae* (Cactaceae). *Trees*. 25: 755-767.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas and S. Arias. 2015. Comparative morphology and anatomy of *Backebergia militaris* (Echinocereae-Cactaceae) cephalium. *Plant Systematics and Evolution*. 302: 245-256.
- Wallas, R. S. and Gibson A. C. 2002. Evolution and systematics. In: Nobel P. S. (Ed.) *Cacti Biology and Uses*. University of California. Press, Berkeley. Los Ángeles. Chapter 1: 1-22 p.

- Walter, H. E. 2010. Floral Biology of *Echinopsis chiloensis ssp. chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora*. 205: 757-763.
- Weiss, J., A. Nerd and Mizrahi Y. 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. *Hortscience*. 29 (12): 1487-1492.
- Wichienchot, S., M. Jatupornpipat and R. A. Rastall. 2010. Oligosaccharides of pitaya (dragon fruit) flesh and their prebiotic properties. *Food Chemistry*. 120: 850-857.
- Woods, F. W. 1991. Cambial activity of roots. In: Waisel Y., *et al.* (Eds.). *Plant roots: the hidden half*. Marcel Dekker, Inc. New York. 149-160 pp.
- Wybraniec, S., I. Platzner, S. Geresh, H. E. Gottlieb, M. Haimberg, M. Mogilnitzki and Y. Mizrahi. 2001. Betacyanins from vine cactus *Hylocereus polirhizus*. *Phytochemistry*. 58: 1209-1212.
- Wybraniec, S. and Mizrahi Y. 2002. Fruit flesh betacyanin pigments in *Hylocereus* cacti. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 50 (21): 6086-6089.
- Zavaleta-Mancera, H. y E. M. Engleman. 1994. Anatomy of the ovule and seed of *Manilkara zapota* (L.) Van Royen (*Zapotaceae*). *Phytomorphology*. 44 (3 & 4): 169-175.
- Zegbe, J. A. and J. Mena-Covarrubias. 2009. Flower bud thinning in 'Rojo Liso' cactus pear. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. 84 (6): 595-598.
- http://huitziltepec.gob.mx/?page_id=2590. Sobre Huitziltepec, consulta enero 2015.

8. Anexos

Anexo A



Figura 33. Morfología observada en la pitahaya. A, planta de pitahaya creciendo y floreciendo sobre un pitayo (*Stenocereus spp.*). B, sistema radical adventicio. C, tallo juvenil con tres costillas y los márgenes ondulados de color rojizo. D, areola con 5 espinas con su yema axilar. E y F, flor en antesis; E, vista de frente: se observa las bracteas verdes, los tépalos blancos, las anteras y el largo estilo con su estigma; F, vista lateral: se observan las bracteas presentes en el tubo y pared del ovario y los tépalos blancos. G, fruto que presenta los restos de los pétalos de la flor, con escamas de color rojo con las puntas verdes en la cáscara y también la cicatriz peduncular. H, fruto de pulpa blanca cortado longitudinalmente donde se puede observar la cicatriz de los tépalos, la cáscara de color rojo, la pulpa blanca y las semillas negras. I, vista general de una semilla de pitahaya.

Anexo B

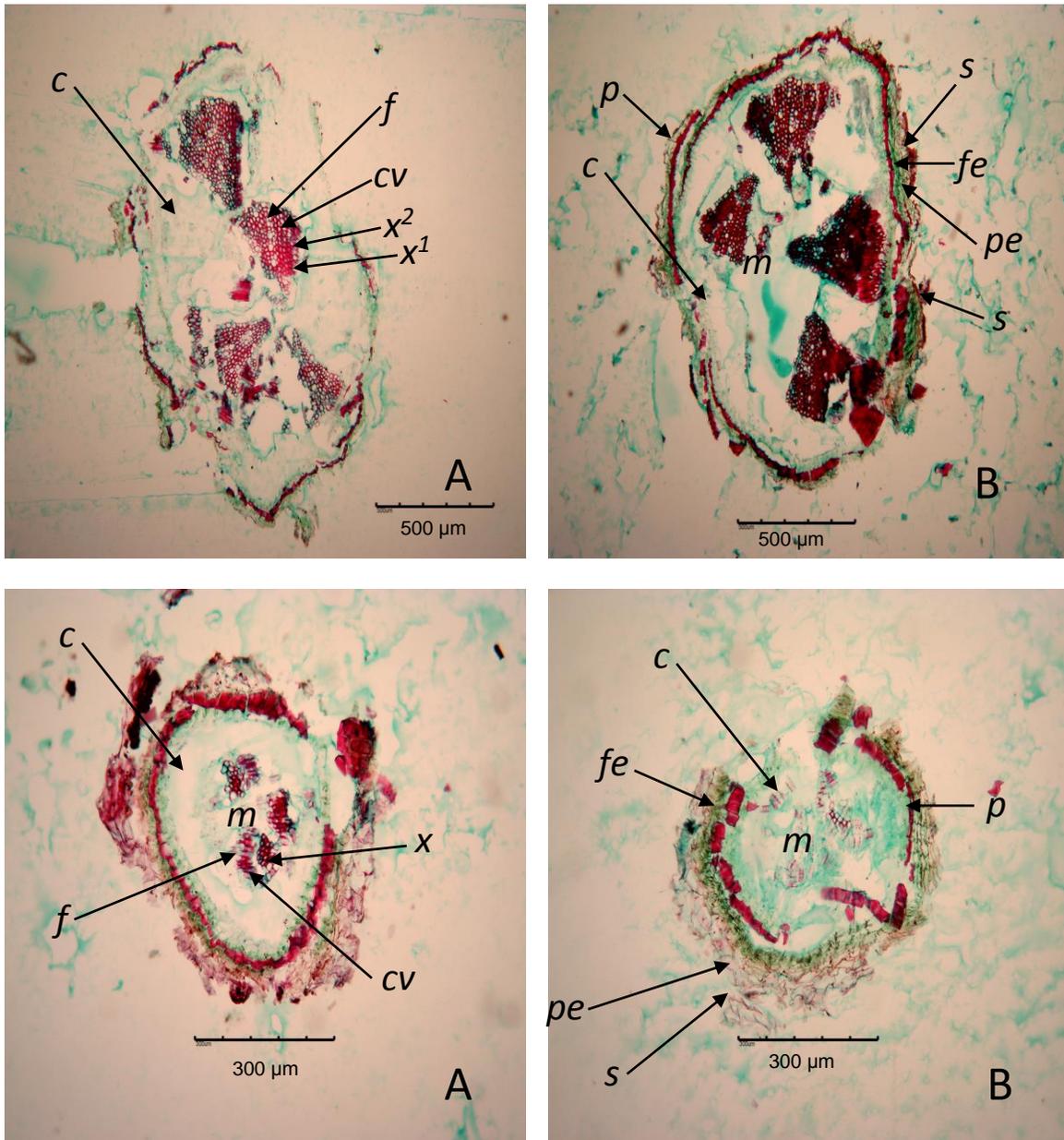


Figura 34. Cortes transversales de una raíz lateral primaria y secundaria. A y B cortes transversales de una raíz lateral primaria: A (5x), corte del cilindro vascular y B (5x), corte transversal de la corteza. C y D, cortes transversales de una raíz lateral secundaria: C (10x), corte del cilindro vascular y D (10x), corte transversal de la corteza Escala A y B= 500 µm; c= corteza, cv= cámbium vascular, f= floema, fe= felógeno, m= médula, p= periciclo, pe= peridermis, s= súber, x¹= xilema primario, x²= xilema secundario.

Anexo C

Cuadro 13. Análisis de varianza del experimento de germinación de semillas de pitahaya.

<i>Fuente</i>	<i>DF</i>	<i>Tipo III SS</i>	<i>Cuadrado de La media</i>	<i>F-Valor</i>	<i>Pr > F</i>
<i>T</i>	4	1569.440000	392.360000	100.9	<.0001

T= factor temperatura

Cuadro 14. Análisis de varianza del experimento de enraizamiento de esquejes de pitahaya.

<i>Fuente</i>	<i>DF</i>	<i>Tipo III SS</i>	<i>Cuadrado de La media</i>	<i>F-Valor</i>	<i>Pr > F</i>
<i>E</i>	1	0.900000	0.900000	0.00	0.9590
<i>D</i>	3	5453.000000	1817.666667	5.42	0.0039
<i>COMED</i>	7	5826.400000	832.342857	2.48	0.0372

E= factor edad, D= factor dosis AIB y COMED= combinación de los factores