



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Biología reproductiva de
Hylocereus ocamponis e *H. purpusii*
(Cactaceae)**

**Tesis
que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias en Biosistemática
y Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

**Presenta
Carlos Alberto Corona Ocegüera**

Zapopan, Jalisco

Marzo del 2018



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Biología reproductiva de
Hylocereus ocamponis e *H. purpusii*
(Cactaceae)**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biosistemática
y Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

Presenta

Carlos Alberto Corona Ocegüera

DIRECTOR

Dra. Ofelia Vargas Ponce

CODIRECTOR

Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos

Zapopan, Jalisco

Marzo del 2018



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Biología reproductiva de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*
(Cactaceae).

Por

Carlos Alberto Corona Ocegüera

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos
Naturales y Agrícolas

Aprobado por:



Dra. Ofelia Vargas Ponce
Directora de Tesis e integrante del jurado

1 marzo 2018
Fecha



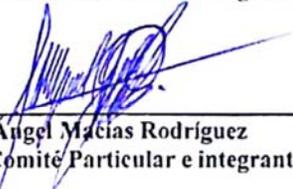
Dr. Luis Ignacio Iñiguez
Codirector de Tesis e integrante del jurado

01/MAR/2018
Fecha



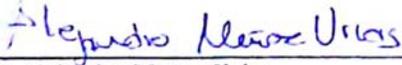
Dra. Dánae Cabrera Toledo
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

01/Mar/2018
Fecha



Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

01/MARZO/2018
Fecha



Dr. Alejandro Muñoz Urías
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

01/MARZO/2018
Fecha

❖ Dedicatoria

A mi familia y amigos...

... por ustedes mis batallas, para ustedes los triunfos.

❖ Agradecimientos

A la Dra. Ofelia Vargas Ponce, por su dirección en el presente trabajo, en mi formación académica y en mi desarrollo personal. Gracias Ofelia por la confianza, la paciencia, y sobre todo la amistad y el cariño que me otorgas.

Al Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos, por la codirección del presente trabajo, por sus lecciones en lo académico y lo personal. Gracias Nacho por permitirme una visión más amplia sobre la vida.

Al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) y a la Universidad de Guadalajara, por la oportunidad de formación profesional.

Al comité de tesis, integrado por la Dra. Ofelia Vargas Ponce, el Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos, la Dra. Dánae Cabrera Toledo, Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez y el Dr. Alejandro Muñoz Urías por su colaboración para la realización de la presente tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico que me aportó a través de la beca otorgada.

A todos mis maestros, los que me impartieron clase y los que me dieron lecciones fuera del aula.

A Don Raúl Fajardo Peña y a su familia, por abrirnos las puertas de su hogar, brindarnos su bella amistad y permitirnos trabajar con sus cultivos.

❖ Índice

Listado de cuadros	i
Listado de figuras	ii
Listado de anexos	iii
Resumen	iv
Abstract	v
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	4
OBJETIVOS	6
General	6
Específicos	6
HIPÓTESIS	7
MATERIALES Y MÉTODOS	8
Área de estudio	8
Especies estudiadas	8
Fenología floral	10
Visitantes florales	10
Polinizadores legítimos	11
Efectividad de los polinizadores	12
Polinización controlada intra e inter especies	12
Frutos	12
Semillas	13
Potencial de germinación	14
RESULTADOS	15
Fenología floral	15
Visitantes florales	16
Polinizadores legítimos	17
Efectividad de los polinizadores	21
Frutos	21
Semillas	22
Polinización controlada intra e inter especies	24
Frutos	24
Semillas	24

Potencial de germinación	25
DISCUSIÓN	27
Fenología floral	27
Visitantes florales	29
Polinizadores legítimos	29
Efectividad de los polinizadores	30
Polinización controlada intra e inter especies	31
Tratamientos de semillas	32
Potencial de germinación	32
CONCLUSIONES	33
LITERATURA CITADA	35

Índice de cuadros

Cuadro 1. Efectividad de polinizadores en <i>Hylocereus</i> spp. según la cantidad de frutos y semillas producidos	23
Cuadro 2. Estimación del número de óvulos en <i>Hylocereus</i> spp.	23
Cuadro 3. Frutos y semillas producidos en cada tratamiento de polinización controlada intra e inter especies en <i>Hylocereus</i> spp.	25

Índice de figuras

- Figura 1.** ● Ubicación del área de estudio. 9
- Figura 2.** Registro del número de flores de *Hylocereus* spp. abiertas por noche (marzo a septiembre de 2013). Simbología:.....*H. purpusii*;----- *H. ocamponis*; _ _ _ Total. 15
- Figura 3.** Registro de visitantes florales, número y horarios de visita a las flores de *Hylocereus* spp. Simbología: Abeja; _____ Colibrí; _ . _ Murciélago; ----- Polilla; _ _ _ Total 17
- Figura 4.** Registro de visitas, horario de visitas y acercamiento del visitante a las flores de *Hylocereus* spp. Simbología: Visita y contacto con órganos reproductivos (COR+); _____ Visitas sin contacto con órganos reproductivos (COR-); ----- Total. 18
- Figura 5.** Registro de visitantes florales, número y horarios de visita a las flores de *Hylocereus ocamponis*. Simbología: Abeja; _____ Colibrí; _ . _ Murciélago; ----- Polilla; _ _ _ Total. 19
- Figura 6.** Registro de visitas, horario de visitas y acercamiento del visitante a las flores de *Hylocereus ocamponis*. Simbología: Visita y contacto con órganos reproductivos (COR+); _____ Visitas sin contacto con órganos reproductivos (COR-); ----- Total. 20
- Figura 7.** Registro de visitantes florales, número y horarios de visita a las flores de *Hylocereus purpusii*. Simbología: Abeja; _ . _ Murciélago; ----- Polilla; _ _ _ Total. 21
- Figura 8.** Registro de visitas, horario de visitas y acercamiento del visitante a las flores de de *Hylocereus purpusii*. Simbología: Visita y contacto con órganos reproductivos (COR+); _____ Visitas sin contacto con órganos reproductivos (COR-); ----- Total. 22
- Figura 9.** Porcentaje de germinación de semillas de *Hylocereus* spp. para cada tratamiento alcanzado durante 12 días: _____ Polinización nocturna en *H. purpusii* (PN); Polinización manual cruzada entre flores de *H. purpusii*; ----- Polinización cruzada entre flores de *H. purpusii* x *H. ocamponis*; _ _ _ Polinización matutina de *H. purpusii*; _ . _ Polinización cruzada entre flores de *H. ocamponis* x *H. purpusii*; _ _ _ Polinización matutina de *H. ocamponis*; _ . _ Polinización cruzada de *H. ocamponis* x *H. ocamponis*. 26

Índice de anexos

Anexo 1. . Efectividad de polinizadores en *Hylocereus* spp. según la cantidad de frutos y promedio de semillas producidos 40

Anexo 2. Frutos y promedio de semillas producidos en cada tratamiento de polinización controlada intra e inter especies en *Hylocereus* spp. 41

Resumen

Hylocereus es una cactácea de importancia alimenticia por sus frutos comestibles. Cuatro de las 17 especies del género crecen en México. *Hylocereus* se reproduce de manera sexual a través de semillas y se propaga vegetativamente, mediante la fragmentación de tallos. Los estudios de biología reproductiva realizados en *Hylocereus* muestran que existe incompatibilidad sexual entre individuos de la misma especie y reportan autoincompatibilidad; por lo tanto, se requiere de vectores animales que transporten el polen entre los individuos. La fenología floral describe dos o tres picos reproductivos que ocurren en el verano, con flores que comienzan su apertura al atardecer y finalizan a las primeras horas de la mañana. En este trabajo se estudia la fenología reproductiva de *Hylocereus ocamponis* y *H. purpusii*, ambas establecidas como cultivo en una parcela de Sayula, Jalisco. El objetivo principal fue describir la biología reproductiva de ambas especies. Se plantearon cuatro objetivos específicos: 1) Registrar los visitantes florales de *H. ocamponis* e *H. purpusii*, 2) Determinar los polinizadores de estas especies, 3) Probar la efectividad de los polinizadores en la reproducción de *H. ocamponis* e *H. purpusii* y 4) Describir cuál tratamiento de polinización genera el mayor número de semillas en los frutos de ambas especies. Como resultado se encontró que en la zona de estudio las flores de *H. ocamponis* e *H. purpusii* se desarrollan entre abril y septiembre. Sus flores reciben visitas florales de abejas (*Apis mellifera*), murciélagos, polillas (*Manduca* spp.) y colibríes (*Cynanthus latirostris*), por lo tanto, comparten polinizadores. Las abejas, murciélagos y polillas fueron considerados polinizadores legítimos, y responsables por la producción de frutos en ambas especies; las abejas son el polinizador más efectivo. Los tratamientos de polinización controlada intra e inter especies muestran que el establecimiento de frutos generados, por cruce de polen entre especies, es mayor que el tratamiento donde se cruzaron con polen de flores de la misma especie. Por último, en los experimentos de autopolinización no se formó ningún fruto o semilla, lo que indica que *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* no son autocompatibles.

Abstract

Hylocereus is a cactus of food importance for its edible fruits. Four of the 17 species of the genus grow in Mexico. *Hylocereus* reproduces sexually through seeds and propagates vegetatively through the fragmentation of stems. Studies of reproductive biology in *Hylocereus* report the existence of sexual incompatibility between individuals of the same species and self-incompatibility; therefore, animal vectors that transport pollen between individuals are required. Floral phenology of *Hylocereus* describes two or three reproductive peaks that occur in the summer, with flowers that begin their opening at dusk and end at the early hours of the morning. In this work we study the reproductive phenology of *Hylocereus ocamponis* and *H. purpusii*, both established as culture in a plot of Sayula municipality, in Jalisco state. The main objective was to describe the reproductive biology of both species. Four specific objectives were proposed: 1) To register the floral visitors of *Hylocereus ocamponis* and *H. purpusii*, 2) To determine the pollinators of these species, 3) To test the effectiveness of the pollinators in the reproduction of *H. ocamponis* and *H. purpusii*, and 4) Describe which pollination treatment generates the greatest number of seeds in the fruits of both species. As a result we found that in the study area the flowers of *H. ocamponis* and *H. purpusii* develop between April and September. Its flowers receive floral visits from bees (*Apis mellifera*), bats, moths (*Manduca* spp.), and hummingbirds (*Cynanthus latirostris*), therefore, they share pollinators. Bees, bats, and moths were considered legitimate pollinators and responsible for the production of fruits in both species. Bees are the most effective pollinator. The controlled pollination's treatments intra and inter species show that the establishment of fruits generated, by cross pollen between species, is greater than the treatment where they were crossed with pollen from flowers of the same species. Finally, in the self-pollination experiments, no fruit or seed was developed, indicating that *Hylocereus ocamponis* and *H. purpusii* are not self-compatible.

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae es monofilética (Anderson 2001, Nyffeler 2002). Agrupa 126 géneros (Anderson *op cit.*), de los cuales 66 se localizan en México (Bravo 1978). *Hylocereus* (Berger) Britton y Rose se ubica en la Tribu Hylocereeae y contiene 18 especies según Anderson (*op cit.*) y 16 de acuerdo a Hunt *et al.* (2006). Este último reconoce dos secciones para el género: 1) La sección *Hylocereus*, que exhibe en el fruto y pericarpelo escamas grandes, más o menos deltoideas, que ocultan las areolas sin espinas. 2) La sección *Salmdyckia*, que presenta en el fruto y pericarpelo escamas pequeñas o inconspicuas y areolas con espinas. *Salmdyckia* incluye taxones referidos anteriormente como *Mediocactus* y *Selenicereus*.

El número de especies de *Hylocereus* reconocidas para México varía según los autores. Bauer (2003) acepta tres: *H. ocamponis* (Slam-Dick) Britton y Rose, *H. tricae* (D. Hunt) Ralf Bauer e *H. undatus* (Haw.) Britton y Rose. Hunt *et al.* (2006) señalan la presencia de *H. escuintlensis* Kimnach, *H. undatus* e *H. ocamponis*; Además, consideran a *H. purpusii* (Weing.) Britton y Rose sinónimo de *H. ocamponis*, por ser ambas muy similares en morfología. En contraste, Bravo (1978), García-Aguilar *et al.* (2009, 2013) y Corona-Oceguera. (2012) reconocen, con base en evidencia morfológica, anatómica y molecular a *H. ocamponis*, *H. purpusii* e *H. undatus*. García-Rubio *et al.* (2015) documentaron la distribución geográfica de estas tres especies en México y reportan la presencia de *H. escuintlensis* Kimnach en Chiapas. En la presente tesis se considera este último criterio en donde *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* son especies válidas, según sus diferencias morfológicas y genéticas. Ambas son endémicas de la vertiente del Pacífico Mexicano. Su nombre común en México es Pitahaya, que significa “fruta escamosa” (Legaria *et al.* 2005). También se conoce en otros países como “White/Red Eden Fruit” (Fruta blanca/roja del Edén) y “Thang Loy” (Fruta dragón) (Castillo-Martínez 2006).

Los estudios de biología reproductiva en plantas tienen como objetivo evaluar el proceso de reproducción, considerando las variaciones en el ciclo reproductivo y su relación con el ambiente. Esta información permite hacer inferencias sobre los procesos evolutivos e implementar estrategias de mejoramiento genético para producir un mayor número de frutos con mejores características para el aprovechamiento. Mandujano *et al.*

(2010) reportaron que 24 de 66 especies de cactáceas cuya biología reproductiva ha sido estudiada presentan autoincompatibilidad. En este sistema, las plantas requieren de vectores animales que lleven el polen entre individuos con diferente carga genética y así producir frutos con semillas viables. Algunas de estas cactáceas presentan síndrome de quiropterofilia (Mandujano *et al.* 2010), es decir, floración nocturna, tienen flores blancas de gran tamaño y producen abundante néctar y polen (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 2007, Arias-Cóyotl *et al.* 2006). Los cactus columnares de los géneros *Stenocereus* y *Pachycereus* exhiben quiropterofilia y tienen un porcentaje alto de semillas viables, lo que indica una efectividad alta de los polinizadores (Nassar *et al.* 1997, Molina *et al.* 2004, Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005, Arias-Cóyotl *et al. op cit.*). Las cactáceas trepadoras con tallos alargados, como *Hylocereus* también presentan ambas características.

La fenología se define como “el estudio del tiempo de ocurrencia de los eventos biológicos, las causas de estos periodos considerando las fuerzas bióticas, abióticas y la interacción entre las fases de la especie o especies” (Lieth 1974). En este sentido, la fenología floral se define como el estudio de los factores bióticos y abióticos que promueven la floración y fructificación. Observar la periodicidad y fases de este proceso es de gran importancia agronómica y ecológica porque permite conocer el ciclo vital de la planta, además de predecir los tiempos de floración y fructificación (Bowers y Dimmitt 1994). Los estudios sobre la fenología floral en *H. costaricensis*, *H. polyrhizus* e *H. undatus* describen su floración como nocturna; ésta ocurre de dos a tres oleadas (picos reproductivos) durante el verano, con la apertura simultánea de un gran número de flores que comienzan a abrir al atardecer (Weiss *et al.* 1994, Valiente-Banuet *et al.* 2007, Ortiz *et al.* 2012).

Los visitantes florales son todos aquellos organismos que llegan a la flor en busca de recursos alimentarios. Sin embargo, no todos son considerados polinizadores. La polinización es un servicio ecosistémico que depende de las condiciones climáticas, la eficiencia del polinizador, la cantidad de flores abiertas, la compatibilidad y la distancia entre genotipos que requieren polinización cruzada (Le Bellec 2004). El desarrollo del fruto, su tamaño y el número de semillas viables, están directamente relacionados con la efectividad del polinizador y la cantidad de polen depositado en el estigma (Spears 1983, Le Bellec 2004). Según Fleming y Sosa (2004), los polinizadores se clasifican en tres tipos: i) El polinizador legítimo es el que deposita el polen en una planta de la misma especie, ii) El polinizador eficiente es el que deposita más polen del que pierde o consume

y iii) El polinizador efectivo es el que aporta el polen para la mayor parte de la producción de semillas. En 1970, Stebbins describió el principio del polinizador más efectivo. En él propuso que la evolución de los sistemas de polinización de las plantas que son polinizadas por animales se ha visto impulsada por el comportamiento de forrajeo del polinizador primario, independientemente de las visitas de otros polinizadores a una planta en particular. Los rasgos florales no pueden impedir la llegada de polinizadores menos efectivos o secundarios (Stebbins 1970); sin embargo, se ha visto que el polinizador secundario, por lo general, es un polinizador ancestral (Rosas *et al.* 2014).

ANTECEDENTES

Las plantas de *Hylocereus* son trepadoras, hemiepífitas y rupícolas, con tallos triangulares, costillas onduladas y margen a menudo cornificado; los tallos producen raíces aéreas. El color de los tallos varía de verde amarillento a verde azulado o glauco. Tienen areolas provistas de espinas cortas; cuando jóvenes, estas espinas se encuentran ausentes y en su lugar se presentan pelos setosos. Las flores son infundibuliformes, nocturnas, superan los 25 cm de longitud y diámetro. Éstas son de color blanco, rara vez rojas. El pericarpelo y tubo receptacular son firmes; ambos presentan escamas anchas, triangulares algunas veces pequeñas o rudimentarias. Los estambres son numerosos y se arreglan en una serie continua; el estilo es grueso con lóbulos bífidos. Los frutos son globosos u oblongos, con un peso mayor a 300 g con escamas foliáceas persistentes rara vez con espinas. Las semillas son ovadas, de 2.35 x 1.8 mm, con testa de color negro brillante (Britton y Rose 1920, Bravo 1978).

Hylocereus es un género de importancia alimenticia y ornamental. Las plantas son apreciadas por la belleza y el tamaño de las flores (Castillo-Martínez 2006). Los frutos son comestibles y de aspecto vistoso; el exocarpo es de color rosado, amarillo, fucsia (solferino), guinda o púrpura. El fruto tiene buena aceptación en el mercado nacional y demanda en el mercado internacional como fruto exótico. Se cultivan cinco especies de *Hylocereus*: *H. purpusii*, *H. polyrhizus* (Weber) Britton y Rose, *H. costaricensis* (Weber) Britton y Rose, *H. undatus* e *H. trigonus* (Haw.) Britton y Rose (Le Bellec *et al.* 2006).

Las especies del género se reproducen de manera sexual a través de semillas y se propagan vegetativamente mediante la fragmentación de tallos. La reproducción sexual es importante porque garantiza la conservación de la variabilidad genética (Ericksson 1989, Arizaga y Ezcurra 2002). *Hylocereus* exhibe flores blancas grandes, hercógamas (presentan separación entre el estigma y los estambres, con estos últimos más largos), monóicas, monóclinas y receptivas solamente una noche. Las flores presentan síndromes de ser polinizadas por murciélagos o polillas (Le Bellec 2004, Valiente-Banuet *et al.* 2007, Cohen y Tel-Zur 2012); adicionalmente son visitadas por *Apis mellifera* L. durante el día (Le Bellec 2004).

Los estudios de biología reproductiva realizados en *Hylocereus* muestran que existe incompatibilidad sexual entre individuos de la misma especie. Esto puede deberse

a la cercanía genética entre los individuos, ya que el mecanismo de incompatibilidad sexual, que incentiva la polinización cruzada, lo reconoce como genéticamente similar y lo discrimina, asegurando así la diversidad genética (Ávila-Castañeda y Cruz-García 2011, Jiménez-Durán y Cruz-García 2011). Esto se ha señalado para *H. costaricensis*, *H. megalanthus* (Vaup) Bauer, *H. monacanthus* (Lem.) Britton y Rose, *H. polyrhizus* e *H. undatus* (Cohen y Tel-Zur 2012; Weiss *et al.* 1994). De las especies de *Hylocereus* que se desarrollan en México sólo hay estudios de biología reproductiva para *H. undatus* (Castillo-Martínez *et al.* 2003, Valiente-Banuet *et al.* 2007); ambos trabajos reportan que *H. undatus* requiere de polinización cruzada. Sin embargo, también observaron que algunos individuos fueron sexualmente autocompatibles. Los polinizadores de esta especie fueron *Leptonycteris yerbabuena* Martínez y Villa, *Choeronycteris mexicana* Tschudi y *Artibeus jamaicensis* Leach (Castillo-Martínez *et al. op cit.*, Valiente-Banuet *et al. op cit.*). Estudios de biología reproductiva se desconocen para *H. ocamponis* e *H. purpusii*.

OBJETIVOS

General

Describir la biología reproductiva de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*.

Específicos

Registrar los visitantes florales de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*.

Determinar los polinizadores de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*.

Probar la efectividad de los polinizadores en la reproducción de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*.

Identificar el tratamiento de polinización que genera el mayor número de semillas en los frutos en *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*.

HIPÓTESIS

1) Dado que *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* tienen características florales similares y en el sitio de estudio se encuentran en simpatría, se asume que reciben los mismos visitantes y por lo tanto comparten polinizadores.

2) Las flores de *Hylocereus* tienen apertura nocturna, por tanto se plantea que los visitantes nocturnos son los polinizadores efectivos que logran el mayor número de semillas en el fruto.

Las predicciones son: 1) Los polinizadores eficientes serán los mismos en ambas especies. 2) La polinización nocturna generará un mayor establecimiento de frutos y semillas con respecto a la diurna.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el predio La Huizachera, en el municipio de Sayula, Jalisco (19°53'55.34" N, 103°37'19.05" W, 1404 msnm, Figura 1). En el sitio se encuentran bajo cultivo y en simpatría *Hylocereus ocamponis*, *H. purpusii* y pocos individuos de *H. undatus* con una proporción del 7: 3: 1 respectivamente. Las plantas están soportadas sobre una albarrada de 150 m de longitud, ubicado dentro de una parcela destinada principalmente para el cultivo de pitaya (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). El sitio se consideró adecuado por la abundancia de plantas que ahí se mantienen. En estudios de cactáceas se ha observado que el total de visitas de los polinizadores a cada flor, en una noche, es mayor en cultivos que en poblaciones silvestres; porque en cultivos se concentra un mayor número de individuos y de flores por individuo (Arias-Cóyotl *et al.* 2006). El cultivo de *Hylocereus* en la Huizachera se estableció en el año 2000; para ello se utilizaron tallos de individuos silvestres y cultivados (traspatios), provenientes de localidades aledañas a la zona. Las plantas están protegidas por sombra de árboles que fueron establecidos para evitar el daño por la exposición al sol. El manejo incluye la fertilización orgánica y riego ocasional.

Especies estudiadas

En condición silvestre *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* pueden estar en simpatría. Sin embargo, varias características morfológicas permiten diferenciarlas; por lo común *H. ocamponis* es una planta más robusta, con espinas más numerosas y más largas que las que presenta *H. purpusii*. Las flores de *H. ocamponis* son de mayor tamaño y con un número menor de segmentos interiores del perianto, pero de mayor longitud que los que exhibe *H. purpusii* (Corona-Oceguera 2012).

Hylocereus ocamponis se caracteriza por presentar tallos triangulares, de color verde claro cuando son jóvenes, y al madurar se vuelven glaucos, articulados. Costillas tres o cuatro, margen córneo. Areolas distantes desde 2.9-5.4 cm, situadas al principio de cada ondulación. Seis a 10 espinas por areola, de 5-19 mm de longitud, aciculares, delgadas, amarillentas o blanco-amarillentas. Flores de 29-42 cm de largo; con 22-34 segmentos intermedios del perianto, de 6-18 cm de longitud y de 0.8-1.7 cm de ancho; con 19-32 segmentos interiores del perianto, de 10.6-15.9 cm de longitud y de 1.9 – 4.8

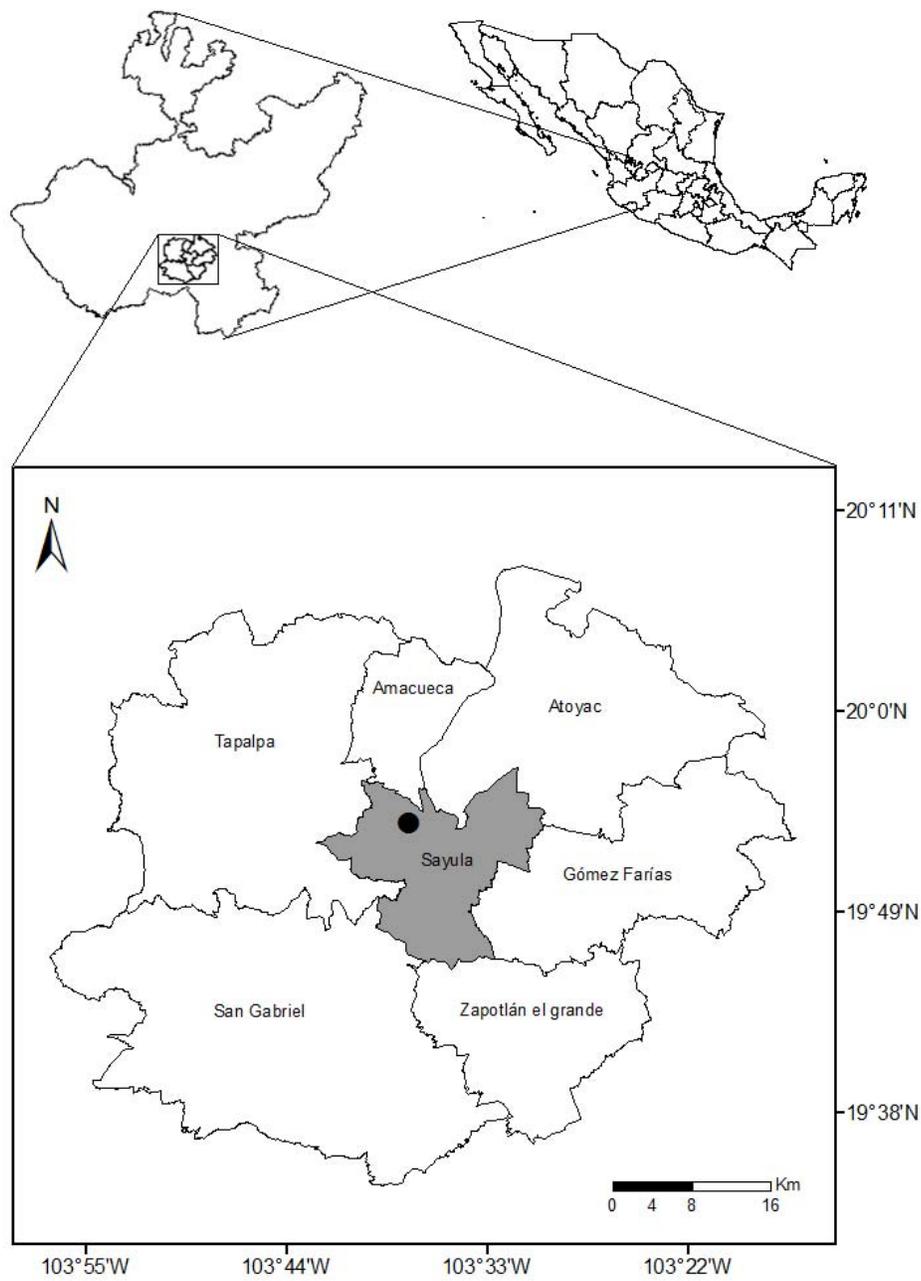


Figura 1. ● Ubicación del área de estudio.

cm de ancho. Estilo grueso, lóbulos del estigma de 13-41, de color verde (Corona-Oceguera. 2012). *Hylocereus ocamponis* habita en el bosque tropical caducifolio y sub caducifolio de los estados de Colima, Guerrero, Jalisco y Michoacán en altitudes entre 80 y 2160 msnm (García-Rubio *et al.* 2015).

Hylocereus purpusii se caracteriza por presentar tallos triangulares, de color verde claro de jóvenes, y glaucos al madurar, articulados. Tres o cuatro costillas con margen córneo. Areolas distantes desde 2.3-4.6 cm, situadas al principio de cada ondulación. Tres a seis espinas por areola, de 16 mm de longitud, cónicas y oscuras. Flores entre 30-32 cm de largo; con 16-27 segmentos intermedios del perianto, de 11.9-15.6 cm de longitud y de 0.83-1.15 cm de ancho; con 21-28 segmentos interiores del perianto, de 10.9-14.6 cm de longitud y de 2.1-3.0 cm de ancho. Estilo grueso, lóbulos del estigma 21-27, de color amarillento (Corona-Oceguera. 2012). *Hylocereus purpusii* habita en el bosque tropical caducifolio y sub caducifolio de los estados de Colima, Ciudad de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz y Yucatán, en altitudes entre 2 y 2121 msnm (García-Rubio *et al.* 2015).

Fenología floral

La fenología floral se registró durante un ciclo reproductivo en el año 2013. Se hicieron muestreos semanales desde mediados de marzo para determinar el inicio de la floración y se concluyeron en septiembre. La abundancia de flores se estimó mediante conteos directos de las flores abiertas durante al menos una noche por semana (de marzo a abril) y se cuantificó el número de flores por especie. Se eligieron 10 flores de cada especie y se registró el horario de: i) Apertura floral, ii) Dehiscencia de las anteras, iii) Turgencia del estigma y iv) Cierre de la flor, siguiendo a Casas *et al.* (1999), Valiente-Banuet *et al.* (1997a, 1997b, 2007) e Ibarra-Cerdeña *et al.* (2005).

Visitantes florales

El registro de visitantes florales se llevó por medio de videograbaciones durante tres picos reproductivos, periodos marcados con abundancia de flores abiertas. Se utilizaron dos cámaras de vigilancia con capacidad de grabar con luz de día e infrarroja. Cada cámara se mantuvo enfocada sobre una flor de cada especie, según la disponibilidad de flores, durante dos periodos de tiempo, con duración de seis y horas de grabación

continua. El primer periodo de 19:00 a 12:59 h, previo al inicio de la apertura floral. El segundo periodo de 3:00 a 8:59 h. Se utilizó estos horarios con el fin de registrar los visitantes crepusculares, nocturnos y matutinos. Este procedimiento se repitió durante toda la temporada reproductiva, de marzo a septiembre 2013, siguiendo la propuesta de Ibarra-Cerdeña *et al.* (2005).

Polinizadores legítimos

La determinación de los polinizadores legítimos de *Hylocereus* se hizo mediante la revisión de las videograbaciones. En los videos se observó y registró: i) El tipo de polinizador, ii) Hora de la visita, iii) Método de alimentación (en vuelo o perchado), iv) Contacto con los órganos reproductivos de la flor (COR), v) Duración de la visita y vi) El número total de visitas (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005, Arias-Cóyotl *et al.* 2006, Valiente-Banuet *et al.* 2007).

Se utilizó una estrategia adicional para registrar los polinizadores legítimos. Se usaron dos redes de niebla (12 m de longitud x 2 m de altura) para capturar murciélagos y polillas, que se colocaron de manera paralela y lo más cercano posible a la albarrada. Se realizaron cuatro muestreos de este tipo durante los tres picos reproductivos de *Hylocereus*. Los murciélagos capturados se identificaron en campo utilizando una guía de campo (Medellín *et al.* 1997), se fotografiaron y posteriormente se liberaron. Las polillas fueron medidas y fotografiadas a detalle para su identificación. A los individuos capturados se les tomaron muestras, con jalea de fucsina, para coleccionar el polen depositado en la cabeza y el cuerpo (Valiente-Banuet *et al.* 2007). Los individuos capturados se depositaron en la Colección Zoológica del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, de la Universidad de Guadalajara. El polen coleccionado se trató con la técnica de acetólisis, en el Laboratorio de Palinología del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, de la Universidad de Guadalajara, y se comparó con polen tomado directamente de las flores de *Hylocereus* ssp. tratado con el mismo proceso. Esto se hizo para determinar la existencia de diferencias morfológicas entre el polen de *H. ocamponis* e *H. purpusii*, y en caso de encontrarlas, confirmar a que especie pertenece el polen adherido a los individuos capturados.

Efectividad de los polinizadores

Para probar la efectividad de los polinizadores en la reproducción sexual de *H. ocamponis* e *H. purpusii* se realizaron seis ensayos. Para cada tratamiento se utilizaron 10 flores por especie. Cuando fue posible, cada tratamiento se realizó en una noche durante el periodo de floración en ambas especies. Las flores se seleccionaron al azar, previo a su apertura y se marcaron para darles seguimiento hasta su transformación en frutos maduros o su senescencia. Las flores se cubrieron con una bolsa de tela y se descubrieron en diferente tiempo de acuerdo al ensayo realizado; éstos se condujeron de la siguiente manera: i) Autopolinización manual (AM), las flores se cubrieron para asegurarse de que ningún polinizador externo interviniera. Las flores se polinizaron manualmente con su propio polen después de la antesis y enseguida se cubrieron. ii) Polinización crepuscular (PT), se permitió a los visitantes actuar durante el atardecer, cuando comienza la apertura floral, y al anochecer las flores se cubrieron. iii) Polinización nocturna (PN), las flores se cubrieron durante el crepúsculo, se descubrieron después de la antesis para permitir el acceso a los visitantes y se cubrieron de nuevo antes del amanecer. iv) Polinización matutina (PM), las flores se cubrieron desde el atardecer hasta el amanecer, para permitir el acceso únicamente a los visitantes matutinos, y después del cierre de las flores se cubrieron de nuevo. v) Polinización libre (PL), cómo tratamiento control se permitió a los visitantes acceder a la flor durante todo el tiempo desde su apertura hasta su cierre; esto con el fin de comparar con los otros tratamientos. vi) Autopolinización no manipulada (NM), se impidió a los visitantes el acceso a la flor durante todo el tiempo de apertura y receptividad, para evaluar si las flores se autopolinizan.

Polinización controlada intra e inter especies

Frutos

Para identificar el tratamiento de polinización que genera el mayor establecimiento de frutos de *H. ocamponis* e *H. purpusii* se realizaron cinco ensayos. Para cada tratamiento se utilizaron al menos 10 flores por especie; algunos tratamientos fueron reevaluados un año después (2014) en un segundo periodo de floración, cuando no se obtuvieron datos en el ciclo 2013. Los tratamientos se llevaron a cabo en diferentes noches a lo largo de la floración, dependiendo de la cantidad de flores; cada tratamiento

se realizó en ambas especies la misma noche. Las flores se seleccionaron al azar y se marcaron para su seguimiento fenológico. Los ensayos se condujeron de la siguiente manera: i) Autopolinización manual (AM), se utilizaron los datos obtenidos del experimento anterior. ii) Polinización manual cruzada entre flores de la misma especie (PC=), se utilizaron 20 flores de cada especie, 10 cada año. Las flores se cubrieron desde el atardecer. Después de la antesis, aproximadamente a las 23:00 h, se realizó una polinización manual cruzada entre flores de la misma especie y se cubrieron el resto del tiempo. iii) Polinización manual cruzada entre *H. ocamponis* e *H. purpusii* (PC<>). Se utilizaron 20 flores por especie, 10 cada año. Las flores se cubrieron desde el atardecer. Después de la antesis, aproximadamente a las 23:00 h, se realizó una polinización manual cruzada entre flores de las dos especies y se cubrieron para su seguimiento. Para identificar a los parentales se nombró en las cruzas primero al aportador del gameto femenino y después al portador del gameto masculino. iv) Polinización libre (PL) y v) Autopolinización no manipulada (NM), en ambos ensayos se utilizaron los datos obtenidos del experimento anterior. El porcentaje de establecimiento de frutos (Fruit set en inglés) se estimó con la relación de: [(Número de frutos producidos en el tratamiento)/ Numero de flores utilizadas en cada tratamiento]*100].

Semillas

Para evaluar el potencial del establecimiento de semillas (Seed set en inglés), a los frutos producidos en los diferentes experimentos se extrajeron y secaron las semillas. Enseguida se pesaron 100 semillas secas, este valor se utilizó para calcular el número total de semillas por fruto y así contrastar el establecimiento de semillas de cada ensayo. De forma similar, se realizó el conteo de óvulos en flores de *H. ocamponis* e *H. purpusii* (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). Para calcular el número de óvulos se seleccionaron seis flores de cada especie, y se extrajo la totalidad de óvulos de cada flor. De cada una de ellas, se separaron 1000 óvulos para contrastar el peso de estos con el resto de los óvulos de la flor por medio de una regla de tres. La totalidad de óvulos se deshidrataron antes de ser pesados. Con los valores obtenidos de cada flor, se calculó un promedio y una desviación estándar para cada especie. El promedio fue utilizado para calcular el porcentaje del establecimiento de semillas [(Número de semillas producidas en el tratamiento) / (Promedio de óvulos por especie * Numero de flores utilizadas en cada tratamiento)*100].

Potencial de germinación

El potencial de germinación se evaluó considerando 100 semillas de cada fruto obtenido en los diferentes experimentos. Las semillas se depositaron en una incubadora (marca Gentaur, modelo MGC-45OHP2). El diseño de la incubación consistió en dos ciclos, el ciclo diurno constó de 16 h, 66% de intensidad lumínica (14,520 luxes), 25°C de temperatura y 60% de humedad relativa. El ciclo nocturno fue de 8 h, 0% de intensidad lumínica (0 luxes), 20°C de temperatura y 60% de humedad relativa. Ambos ciclos se repitieron hasta alcanzar el 70% en la germinación.

RESULTADOS

Fenología floral

La fenología floral se registró desde marzo hasta septiembre del 2013. El periodo de floración inició el 19 de abril y finalizó el 15 de septiembre. En las 28 noches de observación se contabilizó la apertura de 1808 flores, de las cuales 1362 fueron de *Hylocereus ocamponis* y 446 de *H. purpusii*. Se encontraron desde cero hasta 258 flores abiertas por noche, con un promedio de 64.96 (DE \pm 86.44). Durante esta fase se detectó la presencia de tres picos florales u oleadas de floración intensa, el primero del 22 al 28 de mayo, el segundo del 12 al 17 de junio y el tercero de 13 al 15 de septiembre. El comportamiento de las flores fue diferente en las dos especies (Figura 2). La apertura floral en *H. ocamponis* comenzó a las 21:10 h; en ese momento las anteras se encontraban dehiscentes, la turgencia del estigma se alcanzó a las 21:25 h y el cierre floral fue a las 10:00 h. La apertura floral en *H. purpusii* inició a las 20:30 h, con las anteras dehiscentes, la turgencia del estigma se alcanzó a las 20:45 h y el cierre de la flor ocurrió a las 08:30 h.

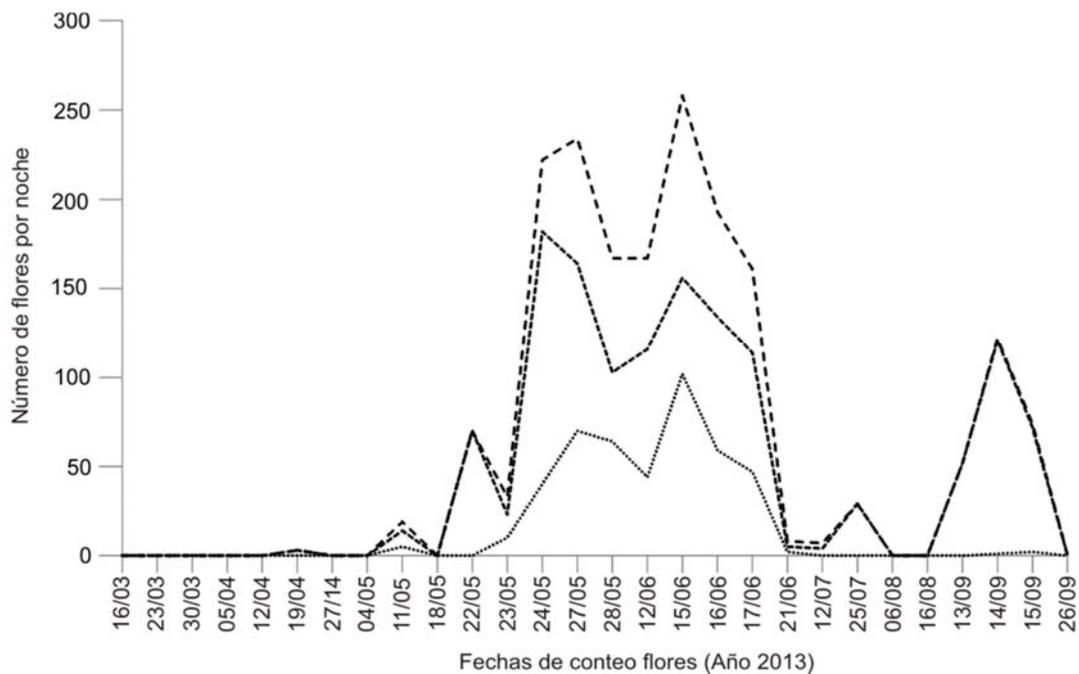


Figura 2. Registro del número de flores de *Hylocereus* spp. abiertas por noche, de marzo a septiembre de 2013. Simbología:..... *H. purpusii*; - - - - *H. ocamponis*; - - - Total.

Visitantes florales

Durante los tres picos reproductivos se registraron los visitantes florales. En total se realizaron cuatro muestreos efectivos, con una duración de dos a cuatro noches de videograbación, determinados por la intensidad de la floración. En total se vídeograbaron 14 flores, 10 de *H. ocamponis* y 4 de *H. purpusii* y se registraron 117 visitas. En *H. ocamponis* se detectaron 55 visitas con un promedio de 5.5 visitas por flor ($DE \pm 2.32$); el menor número de visitantes a una flor fue de cuatro y el mayor de 11. En *H. purpusii* se detectaron 39 visitas con un promedio de 9.75 visitas por flor ($DE \pm 10.84$), la flor con menos visitas recibió cuatro visitantes y la más visitada recibió 26. Los visitantes florales registrados para ambas especies, ordenados por el número de visitas de mayor a menor, fueron: Abejas (*Apis mellifera*), murciélagos, -los cuales no fue factible su identificación debido a la calidad del video-, polillas del género *Manduca* y colibríes (*Cynanthus latirostris* Swainson). Los últimos visitaron únicamente a *H. ocamponis* en dos ocasiones, en horario entre 7:00 y 7:59 h. Ambas visitas fueron en vuelo y sin contacto con los órganos reproductivos (Figuras 3 y 4).

La actividad de los visitantes para *H. ocamponis* comenzó con las polillas, que presentaron actividad entre las 20:00 y 05:59 h. La mayor actividad de las polillas se presentó entre las 21:00 y 22:59 h cuando llegaron cuatro visitantes. Los murciélagos realizaron su actividad entre las 04:00 y 05:59 h. La mayor actividad se presentó entre las 04:00 y 04:59 h, cuando llegaron 8 visitantes. Las abejas realizaron su actividad entre las 06:00 y 09:59 h. La actividad de las abejas fue constante durante el tiempo de grabación; cabe señalar que, para efectos del análisis, las visitas de las abejas fueron consideradas como una sola por hora por flor, lo que da la impresión de que las abejas iniciaron actividad a las 06:00 h, sin embargo, ésta inició minutos antes de las 07:00 h. Los colibríes realizaron su actividad entre las 07:00 y 07:59 h, registrando dos visitantes (Figuras 5 y 6).

La actividad de visitantes para *H. purpusii* comenzó con las polillas y los murciélagos. Las polillas presentaron su actividad entre las 22:00 y 00:59 h y se reactivó con una visita a las 05:00 h. La mayor actividad de las polillas se presentó de 22:00 a 22:59 h cuando llegaron 4 visitantes. Los murciélagos realizaron su actividad de 22:00 a 23:59 h. La mayor actividad se presentó de 22:00 a 22:59 h, cuando llegaron 17 visitantes. Las abejas realizaron su actividad de 06:00 a 09:59 h. La actividad de las abejas fue constante de cuatro visitas por hora, a partir de las 06:00 h (Figuras 7 y 8).

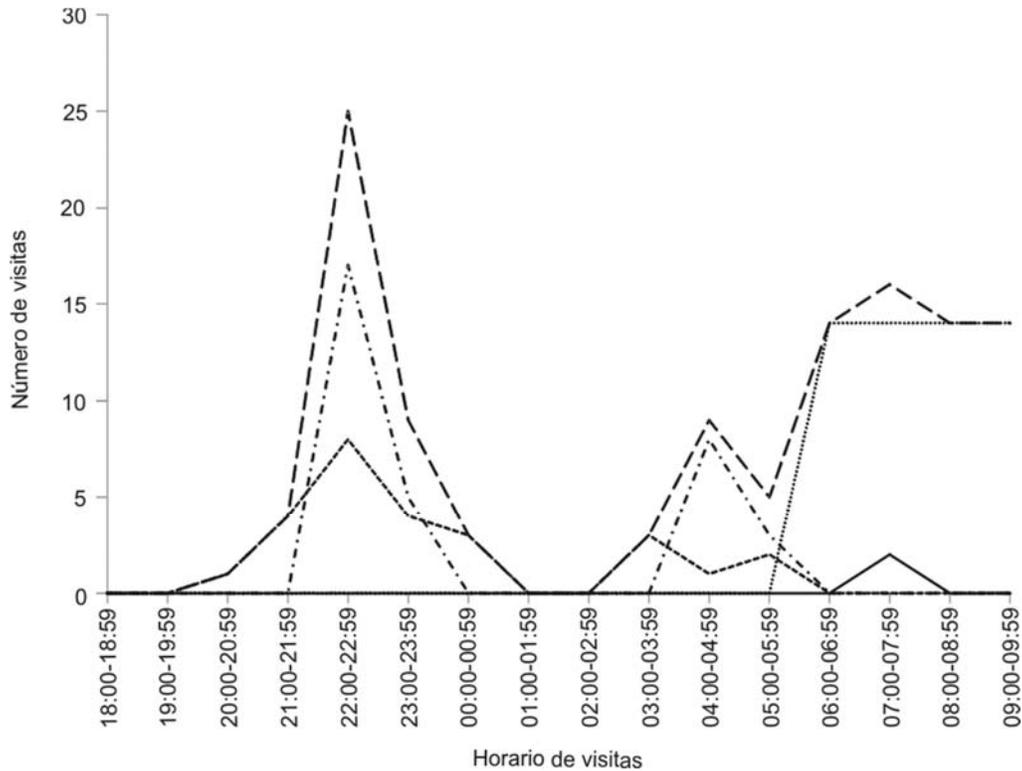


Figura 3. Registro de visitantes florales, número y horarios de visita a las flores de *Hylocereus* spp. Simbología: Abeja; - - - Murciélago; - - - - Polilla; — Colibrí; — — Total.

Polinizadores legítimos

Del total de 117 registros de visitas por abejas, murciélagos, polillas y colibríes a las flores de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*, en 93 hubo contacto con órganos reproductivos (COR+) y en 24 de ellas no hubo contacto con los órganos reproductivos (Figuras 3 y 4).

Las abejas realizaron 56 visitas a las flores de *Hylocereus*, el mayor número de visitas, y se mantuvieron activas de las 6:00 a las 9:59 h. Estas visitas ocurrieron en condiciones de vuelo y percha, entrando en contacto con los órganos reproductivos en múltiples ocasiones. Para los análisis, la totalidad de visitas se consideró como una sola por hora por flor, debido a que la velocidad de vuelo y número de individuos imposibilita el conteo individual (Figuras 3 y 4).

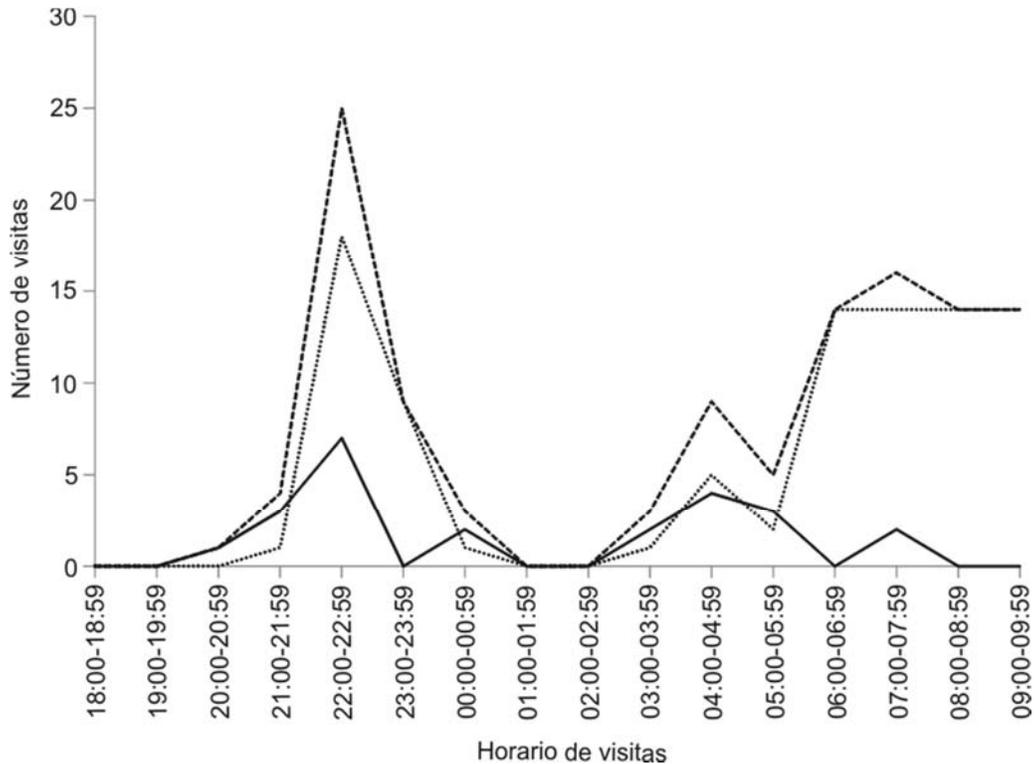


Figura 4. Registro de visitas, horario de visitas y acercamiento del visitante a las flores de *Hylocereus* spp. Simbología: Visita y contacto con órganos reproductivos (COR+); — Visitas sin contacto con órganos reproductivos (COR-); ---- Total.

Los murciélagos se documentaron en 33 ocasiones, con actividad de 22:00 a 23:59 h y de 4:00 a 5:59 h. Se registraron 28 visitas en vuelo y 5 en percha; en 23 de éstas hubo contacto con los órganos reproductivos, incluidas las visitas en percha. La duración promedio de visitas con contacto con órganos reproductivos (COR+) fue de 2.04 s ($DE \pm 0.37s$); la visita más corta fue de 1 s y la más larga de 3 s (Figuras 3 y 4).

Las polillas visitaron las flores en 26 ocasiones, con actividad de las 20:00 a 00:59 h y de 3:00 a 5:59 h. Trece de las visitas ocurrieron en vuelo y 13 en percha. La duración promedio de visitas COR+ fue de 34.56 s ($DE \pm 70.3$); la visita más corta fue de 3 s y la más larga de 283 s (4.7 minutos) (Figuras 3 y 4).

Las visitas registradas en las 10 flores de *Hylocereus ocampaonis* fueron 70. En 54 de las visitas hubo contacto con los órganos reproductivos (COR+) y en las otras 16 no hubo contacto (COR-). Los visitantes con mayor presencia fueron las abejas con 40

visitas entre las 6:00 y las 09:59 h, seguidas de las polillas con 17 visitas de las 20:00 a 00:59 h y de 3:00 a 5:59 h, con un menor número de visitas le siguen los murciélagos con 11 entre las 4:00 y 5:59 h; por último, los colibríes con 2 visitas entre las 7:00 y 7:59 h (Figuras 5 y 6).

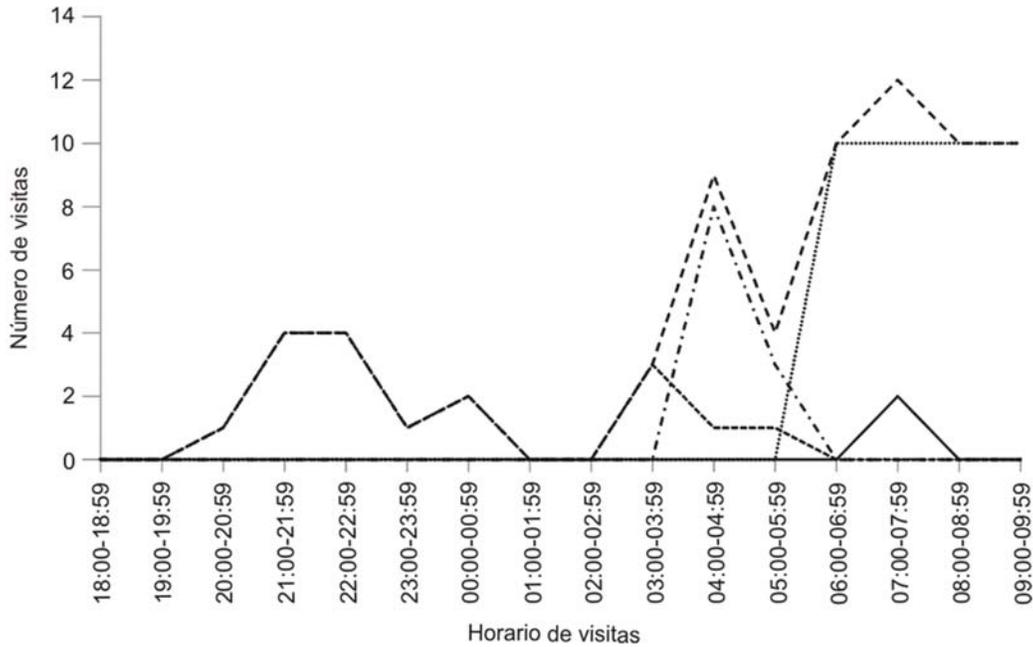


Figura 5. Registro de visitantes florales, número y horarios de visita a las flores de *Hylocereus ocamponis*. Simbología: Abeja; - - - Murciélago; - . - . Polilla; — Colibrí; — — Total.

Las visitas registradas en las cuatro flores observadas de *Hylocereus purpusii* fueron 47. En 39 de ellas hubo contacto con los órganos reproductivos (COR+) y en las otras ocho no hubo contacto (COR-). Los visitantes con mayor presencia fueron los murciélagos con 22 visitas de las 22:00 y 23:59 h. Le siguen las abejas con 16 visitas entre las 6:00 y 9:59 h; las abejas no están consideradas aquí como los visitantes más abundantes, ya que la estimación de las visitas se hizo considerando únicamente cuatro flores; sin embargo, en proporción las abejas se comportaron igual en ambas especies. Luego siguen las polillas con nueve visitas de las 20:00 a 0:59 h y de las 3:00 a las 5:59 h. Las flores de *H. purpusii* no fueron visitadas por colibríes (Figuras 7 y 8).

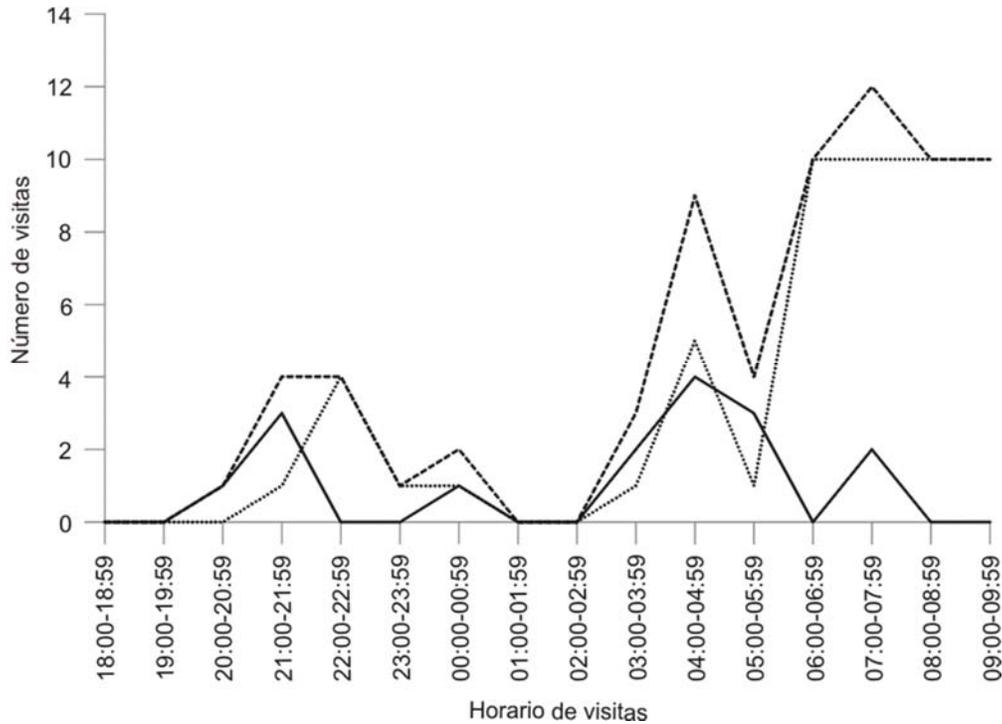


Figura 6. Registro de visitas, horario de visitas y acercamiento del visitante a las flores de *Hylocereus ocamponis*. Simbología: Visita y contacto con órganos reproductivos (COR+); ——— Visitas sin contacto con órganos reproductivos (COR-); - - - - - Total.

En adición, por medio de las redes se capturaron cuatro murciélagos. Tres corresponden a *Leptonycteris yerbabuena*, especie nectarívora, del cual se preservó un ejemplar como referencia, y uno de *Artibeus jamaicensis*, especie frugívora. Además, se capturaron seis polillas del género *Manduca* sp. (tres ejemplares se preservaron como referencia) y un colibrí (*Cyananthus latirostris*). En los tres individuos capturados de *L. yerbabuena*, en el de *A. jamaicensis*, y en cuatro de las seis polillas *Manduca* sp., así como en el individuo de *C. latirostris* se encontraron granos de polen de *Hylocereus* spp. No se encontraron diferencias morfológicas entre las muestras de polen de *H. ocamponis* e *H. purpusii*, por lo que no fue posible verificar a qué especie corresponde la muestra de polen tomada de los diferentes individuos capturados.

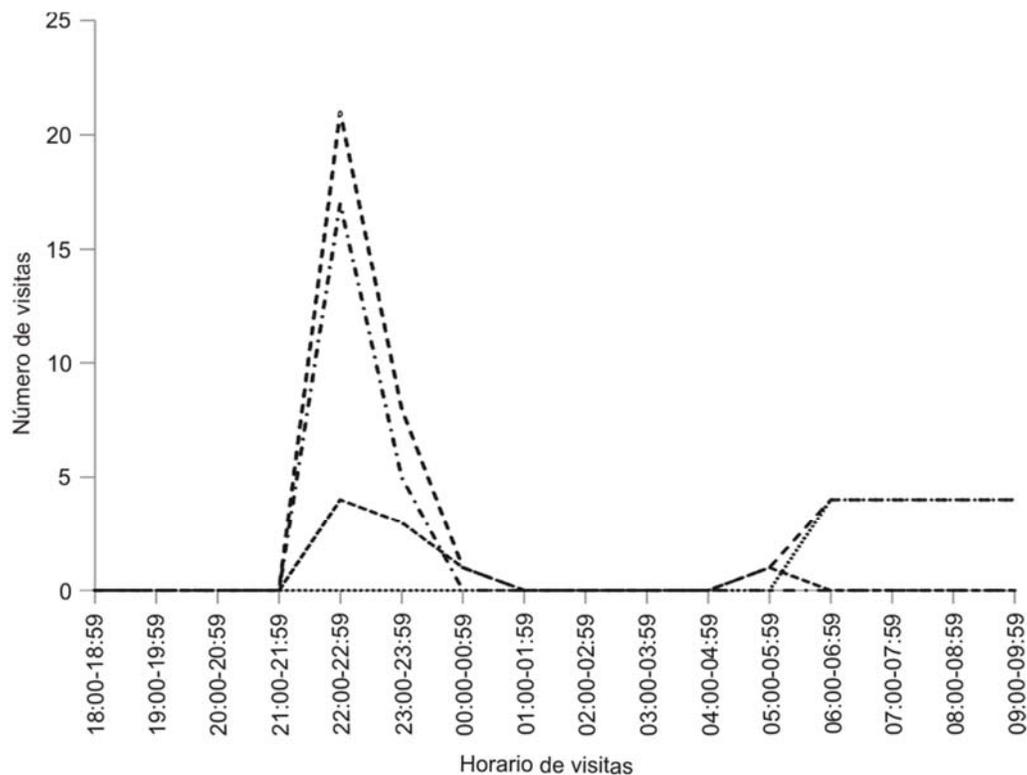


Figura 7. Registro de visitantes florales, número y horarios de visita a las flores de *Hylocereus purpusii*. Simbología: Abeja; - - - Murciélago; ----- Polilla; — — Total.

Efectividad de los polinizadores

Frutos

En los experimentos realizados para probar la efectividad de los polinizadores se generaron 21 de 120 frutos posibles, lo cual representa un 17.5% del establecimiento de frutos esperado. En los ensayos de autopolinización manual (AM), polinización crepuscular (PT) y polinización no manipulada (NM) no se generaron frutos. En el experimento de polinización nocturna (PN) se generó un fruto de *Hylocereus purpusii*, 5% del establecimiento de frutos esperado para el ensayo. En la polinización matutina (PM) se generaron tres frutos de *H. ocamponis* y nueve frutos de *H. purpusii* con el 50% del establecimiento de frutos esperados para el ensayo. En el experimento de polinización libre (PL), se obtuvieron ocho frutos generados en un segundo año (2014), ya que los frutos generados en el primer experimento (2013) fueron depredados por fauna silvestre y pobladores de la zona, dos frutos fueron de *H. ocamponis* y seis frutos de *H. purpusii*,

con lo que se alcanzó el 40% del establecimiento de frutos esperados para el ensayo (Cuadro 1, Anexo 1). Los polinizadores matutinos fueron los más efectivos, contribuyeron a la formación del 60% de los frutos esperados en contraste con los polinizadores nocturnos que generaron solo un 5% de los frutos esperados.

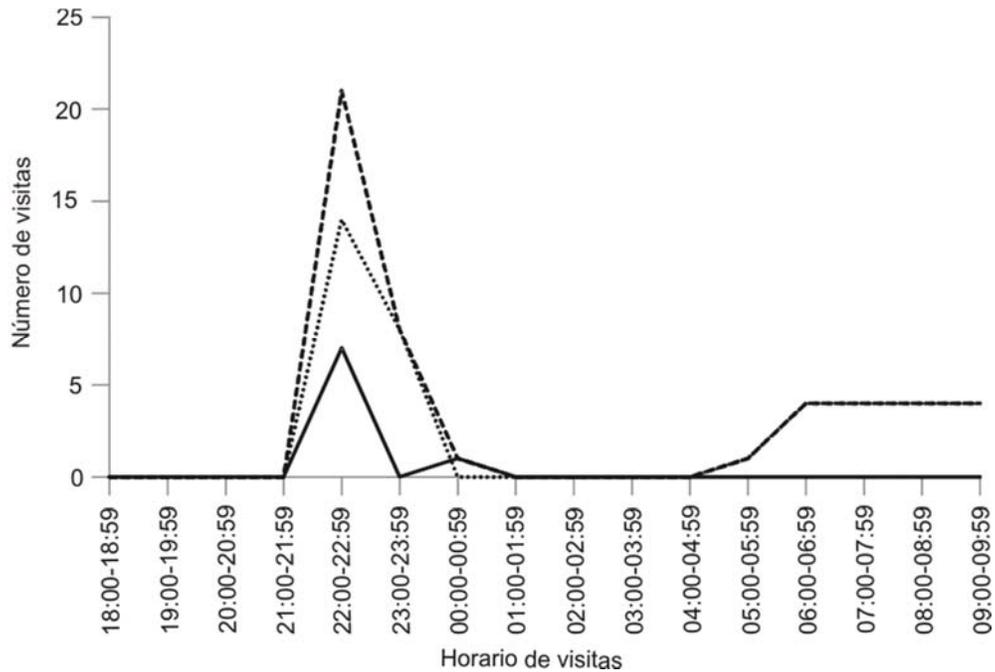


Figura 8. Registro de visitas, horario de visitas y acercamiento del visitante a las flores de *Hylocereus purpusii*. Simbología: Visita y contacto con órganos reproductivos (COR+); ——— Visitas sin contacto con órganos reproductivos (COR-); - - - - - Total.

Semillas

Al contar los óvulos de cada especie, se obtuvo un promedio de 17,916.55 (DE \pm 2,541.65) óvulos para *H. ocamponis* y 12,467.75 (DE \pm 2564.63) óvulos para *H. purpusii*. A partir de ello, se estimó que podrían desarrollarse ese mismo número de semillas por cada fruto en cada especie (Cuadro 2).

En los experimentos para probar la efectividad de los polinizadores se generaron 59,447 semillas en las 120 unidades experimentales, 3.26% del establecimiento de

semillas esperadas. En los ensayos de autopolinización manual (AM), polinización crepuscular (PT) y polinización no manipulada (NM) no se generaron semillas. En el ensayo de polinización nocturna (PN) se generaron 2261 semillas de *H. purpusii* y ninguna de *H. ocamponis*, con el 0.74% del establecimiento de semillas esperadas para el ensayo. En la polinización matutina (PM), descartando las semillas de dos frutos que fueron depredados, se generaron 584 semillas de *H. ocamponis* y 23305 semillas de *H. purpusii*, con el 7.6% del establecimiento de semillas esperadas para el ensayo. Para el experimento de polinización libre (PL), se utilizaron semillas generadas en el año 2014, ya que las semillas generadas en el primer experimento (2013) se perdieron; de este segundo intento se obtuvieron 2962 semillas de *H. ocamponis* y 26502 semillas de *H. purpusii*, con el 11.15% del establecimiento de semillas esperadas para el ensayo (Cuadro 2).

Cuadro 1. Efectividad de polinizadores en *Hylocereus* spp. según la cantidad de frutos y semillas producidos.

Tratamiento	<i>H. ocamponis</i>		<i>H. purpusii</i>	
	Frutos	Semillas	Frutos	Semillas
Autopolinización manual	0	0	0	0
Polinización crepuscular	0	0	0	0
Polinización nocturna	0	0	1	2261
Polinización matutina	3	4388	9	18917
Polinización libre*	2	7379	6	26502
Polinización no manipulada	0	0	0	0
Total	5	11767	16	47680

* Los frutos del experimento de polinización libre se generaron un año después del resto.

Cuadro 2. Estimación del número de óvulos en *Hylocereus* spp.

Tratamiento	<i>H. ocamponis</i>	<i>H. purpusii</i>
Flor 1	13615	13264
Flor 2	16910	10777
Flor 3	19864	17357
Flor 4	20022	11118
Flor 5	17169	10854
Flor 6	19916	11433
Total	107496	74803
Promedio de óvulos producidos por especie	17916	12467.17
DE ±	2541.60	2564.92

Polinización controlada intra e inter especies

Frutos

En los experimentos para la valoración del tratamiento de polinización que produce el mayor establecimiento de frutos, se generaron 65 de 100 frutos posibles, 65% del establecimiento esperado. En los ensayos de autopolinización manual (AM) y polinización no manipulada (NM) no se generaron frutos. En la polinización manual cruzada entre flores de la misma especie (PC=) se produjeron 19 frutos, uno de *H. ocamponis* y 18 de *H. purpusii*, el 47.5% del establecimiento de frutos esperado. En el ensayo de polinización cruzada entre flores de diferentes especies (PC<>) se produjeron 38 frutos, 20 frutos de *H. ocamponis* x *H. purpusii* y 18 en *H. purpusii* x *H. ocamponis*, el 95% del establecimiento esperado. En el experimento de polinización libre (PL), se obtuvieron ocho frutos, generados en el segundo año porque los frutos generados en el primer año fueron depredados, dos de ellos de *H. ocamponis* y seis de *H. purpusii* con el 40% del establecimiento de frutos esperados para el ensayo (Cuadro 3, Anexo 2).

En correspondencia con el bajo porcentaje de frutos establecidos, la efectividad de los polinizadores para producir semillas fue muy baja, pues se generaron únicamente el 3.26% de semillas esperadas. Los polinizadores matutinos contribuyeron a la formación del 7.67% de semillas esperadas para el tratamiento; mientras que el tratamiento de polinización libre produjo 11.15% de semillas esperadas. Los polinizadores nocturnos, fueron los menos eficientes, y generaron un 0.74% de semillas esperadas.

Semillas

En los experimentos para la valoración del tratamiento que produce el mayor número de semillas se generaron 397,594 semillas, que corresponde al 18.69% del establecimiento esperado. En los ensayos de autopolinización manual (AM) y polinización no manipulada (NM) no se generaron semillas, porque no hubo formación de frutos. En la polinización manual cruzada entre flores de la misma especie (PC=), de *Hylocereus ocamponis* se produjeron 150 semillas de a partir de un solo fruto generado, con el 0.04% del establecimiento de semillas esperado. En contraste de *H. purpusii* se produjeron 141,148 semillas, a partir de 18 frutos y con el 56.6% del establecimiento de semillas esperado. En la polinización cruzada entre flores de diferentes especies (PC<>) se produjeron

103,173 semillas a partir de 20 frutos de *H. ocamponis* x *H. purpusii*, y se alcanzó el 28.79% del establecimiento de semillas esperado. De *H. purpusii* x *H. ocamponis* se produjeron 119,242 semillas de 18 frutos, dado que seis de estos frutos fueron depredados no se consideraron las semillas, por lo que se obtuvo un 47.82% del establecimiento de semillas esperado (Cuadro 3, Anexo 2).

Cuadro 3. Frutos y semillas producidos en cada tratamiento de polinización controlada intra e inter especies en *Hylocereus* spp.

Tratamiento	<i>H. ocamponis</i>		<i>H. purpusii</i>	
	Frutos	Semillas	Frutos	Semillas
Autopolinización manual	0	0	0	0
Polinización manual cruzada entre flores de la misma especie	1	150	18	141148
Polinización Manual cruzada entre flores de la diferente especie*	20	103173	18	119242
Polinización libre**	2	7379	9	26502
Polinización no manipulada	0	0	0	0
Total	23	110702	42	286892

* Se muestra la especie del parental materno.

** Los frutos se generaron un año después del resto.

Potencial de germinación

El inicio de la germinación comenzó al cuarto día de incubación de las semillas, y al quinto día se alcanzó el 4% de la germinación. El 54%, 64% y 70% de la germinación se alcanzaron a los 10, 15 y 24 días respectivamente. La germinación de semillas producidas con el experimento de polinización nocturna en *H. purpusii* (PN) fue la más tardía, pues durante el experimento germinó únicamente el 7% de las semillas durante los días de tratamiento; después el tratamiento de polinización manual cruzada entre flores de *H. purpusii* x *H. purpusii* donde germinó el 52% de las semillas; le sigue el tratamiento de polinización cruzada entre flores de *H. purpusii* x *H. ocamponis*, donde germinó el 58% de las semillas; en el tratamiento de polinización matutina de *H. purpusii* germinaron el 75% de las semillas, y en el tratamiento de polinización manual cruzada entre flores de *H. ocamponis* x *H. purpusii* germinaron el 81% de las semillas; en el tratamiento de polinización matutina de *H. ocamponis* germinaron el 88% de las semillas y por último,

en el tratamiento de polinización cruzada de *H. ocamponis* x *H. ocamponis* se alcanzó el 100% de germinación en solo 12 días (Figura 9).

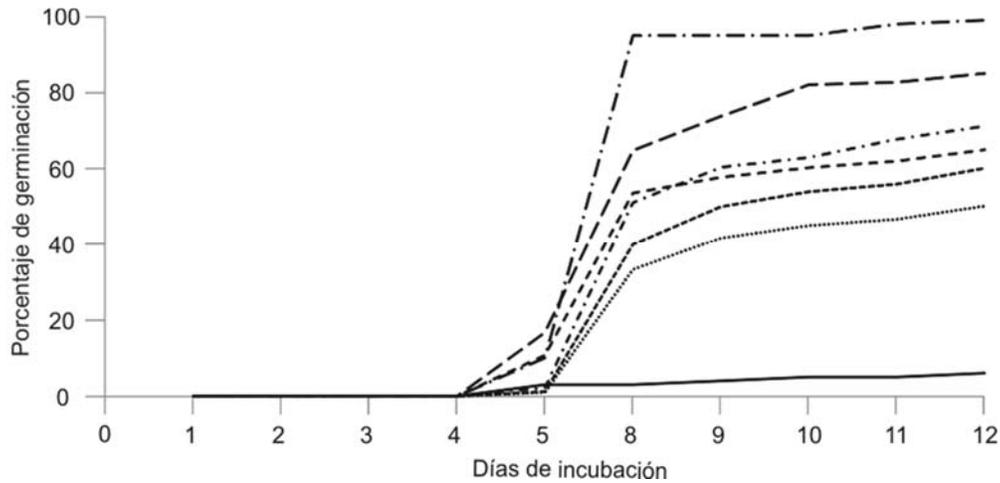


Figura 9. Porcentaje de germinación de semillas de *Hylocereus* spp. para cada tratamiento alcanzado durante 12 días: — Polinización nocturna en *H. purpusii* (PN); Polinización manual cruzada entre flores de *H. purpusii*; ----- Polinización cruzada entre flores de *H. purpusii* x *H. ocamponis*; - - - Polinización matutina de *H. purpusii*; - . - Polinización cruzada entre flores de *H. ocamponis* x *H. purpusii*; — — Polinización matutina de *H. ocamponis*; — . - Polinización cruzada de *H. ocamponis* x *H. ocamponis*.

DISCUSIÓN

Fenología floral

Durante el 2013 en el sitio de estudio, la floración de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* se presentó desde abril hasta septiembre. En un estudio realizado en Israel, Weiss *et al.* (1994) observaron que la floración de *H. undatus* ocurre entre mayo y octubre y la de *H. megalanthus* de octubre a noviembre. Por su parte, Pushpakumara *et al.* (2005) señalaron que la floración en *H. undatus* e *H. aff. polyrhizus* ocurre entre mayo a enero en Bulathsinghala, sur de India. Yi-Lu *et al.* (2011) reportaron dos oleadas para *Selenicereus megalanthus* injertado en *H. undatus*, la primera entre diciembre y abril y la segunda entre julio y agosto en Kaohsiung, Taiwán. Estas diferencias temporales son ocasionadas por las diferencias geográficas y climáticas, ya que se observó que en las diferentes zonas de estudio las plantas florecen durante la temporada de calor e inicio de la temporada de lluvias.

Weiss *et al.* (1994) reportaron un promedio de 9 ($DE \pm 7$) flores abiertas por noche para *Hylocereus* sp. y de 4 ($DE \pm 1$) para *H. megalanthus*, a partir de seis plantas de cada material cultivadas en invernadero. Por su parte, Valiente-Banuet *et al.* (2007) reportaron un promedio de 65 ($DE \pm 6.89$) flores de *H. undatus* abiertas por noche en el valle de Tehuacán, Puebla. Esta abundancia de flores se debe a que la especie se cultiva con en los jardines y traspacios de las casas. No obstante, en su estudio no se precisa el número de plantas que incluyeron ni el número de flores por planta. En el presente estudio, también se registró un promedio de 65 flores abiertas por noche, un valor similar al registrado por Valiente-Banuet *et al.* (2007). Sin embargo, en el sitio de estudio (La Huizachera) hay una mayor densidad de plantas cultivadas, en consecuencia, se observa una mayor cantidad de flores abiertas por noche (hasta 258). Considerando los datos conocidos hasta ahora podría asumirse, con precaución, que el número de flores abiertas por noche por planta en *H. undatus*, *H. ocamponis* e *H. purpusii* es similar.

En este estudio, tanto para *Hylocereus purpusii* como para *H. ocamponis* se registraron tres picos florales, con duración de siete, seis y tres días, respectivamente. De manera similar, Weiss *et al.* (1994) señalan que la floración en *Hylocereus* spp. ocurre en 3 o 4 oleadas en Israel. Por su parte, Pushpakumara *et al.* (2005) reportan un mayor número de ciclos para *H. undatus*, de 4 a 7 por temporada, que de cierta manera puede

tener correspondencia con el periodo de floración más amplio que ellos observaron en India. No obstante, el número de oleadas referidas para Taiwán es menor (2) a pesar de tener también un periodo amplio de floración (Yi-Lu *et al.* 2011). En este contexto, es evidente que factores climáticos como son la presencia de la temporada de calor y el inicio de las lluvias influyen en el inicio y número de picos florales. En ninguno de los estudios mencionados se indica la duración de los picos florales. En nuestro caso, los picos florales en ambas especies ocurrieron en las mismas fechas. No obstante, en el tercer pico floral hubo muy pocas flores de *H. purpusii* en comparación con las de *H. ocamponis*. Esto puede deberse a que *H. purpusii* tiene diferencias con *H. ocamponis* en el periodo fenológico, pues su floración termina una semana antes. Sin embargo, el mayor número de flores abiertas en *H. ocamponis* puede deberse a que en el sitio de estudio (cultivo) se encuentran más plantas de esta especie.

La apertura floral comienza a las 21:10 h en *Hylocereus ocamponis* y tan solo 20 minutos después en *H. purpusii*. El cierre floral ocurre a las 10:00 h en *H. ocamponis* y en *H. purpusii* 90 minutos antes (8:30 h). Valiente-Banuet *et al.* (2007) refieren que las flores de *H. undatus* inician su apertura a las 19:00 h y comienzan a cerrar a las 11:00 h. Por su parte, Pushpakumara *et al.* (2005) afirman que la apertura floral de *H. undatus* comienza entre 18:30 y 19:00 h y el cierre floral ocurre sobre las 10:00 h. En general, *H. undatus* parece tener un periodo más amplio para la apertura floral que el observado en *H. purpusii* e *H. ocamponis* en la zona de estudio. De manera similar, Weiss *et al.* (1994) reportan un lapso amplio para la apertura y cierre floral en *Hylocereus* spp. (de 17:00 a 11:30 h) en Israel. No obstante, en todos los casos el periodo de apertura plena es nocturna, lo que implica que los visitantes nocturnos son los que cuentan con el mayor tiempo y mejores condiciones para polinizar.

En este trabajo se detectó que la dehiscencia de las anteras de las dos especies estudiadas ocurre previa a la apertura floral. Esto concuerda con lo observado por Weiss *et al.* (1994), para *Hylocereus* spp. quienes indican que la dehiscencia se alcanza tres horas antes de la apertura floral. La turgencia del estigma en *H. ocamponis* se alcanzó a las 21:25 h y en *H. purpusii* 20 minutos después. La dehiscencia de las anteras y la turgencia tuvieron una separación temporal en ambas especies, lo que coincide con lo reportado por Pimienta Barrios y del Castillo (2002) para cultivos de *Hylocereus* spp., quienes señalan que la turgencia del estigma se alcanza tres horas después de la liberación

del polen; esto da oportunidad al polen de dispersarse antes de que la flor esté receptiva y así evitar la autofecundación.

Visitantes florales

La presencia de visitantes florales se registró durante los tres picos florales, donde se registraron un mayor número de flores formadas y abiertas. En el tiempo entre estos picos no se realizaron grabaciones, ya que las flores desarrolladas fueron escasas o nulas. Las abejas, los murciélagos y las polillas visitaron a ambas especies de *Hylocereus*, mientras que los colibríes únicamente fueron registrados en *H. purpusii*. Los visitantes florales de *Hylocereus* reportados en la literatura son los murciélagos *Leptonycteris yerbabuena*, *Choeronycteris mexicana* y *Artibeus jamaicensis* (Valiente-Banuet *et al.* 2007) y las abejas (*Apis cerana* Fabr., *Apis florea* Fabr. y *Apis dorsata* Fabr.; Weiss *et al.* 1994, Pushpakumara *et al.* 2005). Debido a la calidad del video obtenido en este estudio, no fue posible identificar las especies de murciélagos que visitaron a *H. ocamponis* e *H. purpusii*, lo que impide corroborar o hacer comparaciones con lo referido en otros estudios; sin embargo, *L. yerbabuena* y *A. jamaicensis* son comunes en la región, en el tipo de hábitat del sitio de estudio (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005; García-Ruiz *et al.* (en prep.). Asimismo, tampoco se identificó a las abejas reportadas como visitantes florales debido a que no se tomaron muestras durante los experimentos. No obstante, un aporte de este trabajo es el registro de polillas como visitantes florales, que no habían sido referidas para *Hylocereus*.

Polinizadores legítimos

Las abejas, murciélagos y polillas fueron considerados polinizadores legítimos, y responsables por la producción de frutos de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii*. Estos visitantes mantuvieron contacto con los órganos reproductivos de la flor en ambas especies y a los individuos capturados con las redes se les encontraron granos de polen de *Hylocereus*, lo cual apoya esta conclusión. El colibrí se descarta como polinizador porque no se encontró evidencia de algún contacto con órganos reproductivos, aunque si se encontró rastro de polen de *Hylocereus* en su cuerpo. Valiente-Banuet (1997a) no reporta la presencia de polillas o abejas como polinizadores de *H. undatus*, pero si la presencia de murciélagos. El frugívoro *Artibeus jamaicensis*, capturado con las redes estaba cargado con polen de *Stenocereus queretaroensis*; sin embargo, no se encontraron

granos de polen de *Hylocereus* en la muestra. Por ello, a diferencia de Valiente-Banuet *et al.* (2007), no encontramos evidencia de que sea polinizador de *H. ocamponis* e *H. purpusii*. No obstante, con nuevos estudios de campo en estas especies, podría corroborarse o desecharse esta hipótesis. En contraste, Tran *et al.* (2015) reconocen únicamente la presencia de las abejas como polinizadores de *Hylocereus* spp. de piel roja cultivadas en Taiwán, al no encontrar evidencia de la presencia de polillas y murciélagos. En este contexto, para *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* las abejas fueron los visitantes más frecuentes. Se puede apreciar que los himenópteros (abejas en general) son polinizadores secundarios, que pudieron ser polinizadores ancestrales de acuerdo con lo propuesto por Rosas *et al.* (2014).

Dada la forma, tamaño de la flor y la posición de la cámara nectararia de las flores de *Hylocereus* es factible asumir que la polilla es el polinizador mejor adaptado a las flores de *Hylocereus* spp. están adaptadas. La longitud de la probóscide de *Manduca* es propicia para alcanzar el néctar y la percha en la flor permite el transporte del polen entre las flores. El murciélago queda descartado como el polinizador para el cual se adecuaron los *Hylocereus* spp., ya que éste no alcanza a alimentarse del néctar; sin embargo, encuentra abundante polen para satisfacer sus necesidades nutrimentales, al igual que la abeja, y por lo tanto provee un servicio eficiente de polinización.

A partir del análisis palinológico, se determinó que no hay diferencias morfológicas en el polen de las dos especies de *Hylocereus* estudiadas (tampoco en *H. undatus*); por lo tanto, este no es una característica que permita identificar a qué especie de *Hylocereus* pertenece el polen depositado en los visitantes florales.

Efectividad de los polinizadores

El número de frutos, su desarrollo, su tamaño y el número de semillas viables, están directamente relacionados con la efectividad del polinizador y la cantidad de polen depositado en el estigma (Spears 1983, Le Bellec 2004). Los resultados obtenidos de los ensayos en *H. ocamponis* e *H. purpusii* coinciden con lo reportado por Weiss *et al.* (1994) y Pushpakumara *et al.* (1995) para *H. spp.* donde las abejas (polinizadores matutinos en nuestro caso) resultaron ser los polinizadores más efectivos. Rosas *et al.* (2014) demuestran que los polinizadores ancestrales suelen ser más efectivos cuando se presenta escasez de polinizadores o se reduce la cantidad o calidad de las visitas.

La baja efectividad de los polinizadores pudo deberse a las afectaciones dadas por las condiciones climáticas durante el experimento o una baja en la presencia de polillas o murciélagos en el sitio. En primera instancia, los lugareños reportan una disminución en la presencia de polinizadores debido a que el sitio de estudio se encuentra rodeado por huertas de aguacate, en las que se aplican insecticidas. Esto puede tener un efecto directo en la depleción o disminución de polinizadores. Otro factor importante es la abundancia de pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) cultivado en el sitio de estudio. Esta especie es polinizada por murciélagos (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005) e inicia su floración antes que *Hylocereus*; no obstante, se encontró en floración durante el experimento. Así, al superar en número de individuos a *Hylocereus* y desarrollar un mayor número de flores, *Stenocereus* puede ser un competidor directo que recibe la visita de polinizadores con mayor incidencia. Por último, a pesar de que en el sitio de estudio se encuentra un número considerable de plantas de *Hylocereus* y se ubica dentro del área de distribución de *H. ocamponis* e *H. purpusii*, es posible que esta población no ofrezca un recurso atractivo y suficiente para los polinizadores, presentándose entonces un efecto Allee (Stephens *et al.* 1999).

Polinización controlada intra e inter especies

Los tratamientos de polinización controlada intra e inter especies generaron sólo un 17.5% del establecimiento de frutos esperados para todos los ensayos. El ensayo de polinización cruzada entre diferentes especies produjo el 95% del establecimiento de frutos, el valor más alto obtenido de todos los experimentos realizados. Esto coincide con lo reportado por Weiss *et al.* (1994), Lichtenzveig *et al.* (2000), Tel-Zur *et al.* (2004), Pushpakumara *et al.* (2005) y por Tran *et al.* (2015), donde también obtuvieron una mayor producción de frutos y semillas al cruzar diferentes especies, ya que de esta forma se reduce la incompatibilidad sexual. A este resultado le sigue la polinización cruzada con flores de la misma especie con el 47.5% del establecimiento de frutos. Es importante resaltar que no se logró conseguir la autopolinización bajo ninguno de los distintos experimentos, contrario a lo reportado para *H. undatus* (Valiente-Banuet *et al.* 2007, Pushpakumara *et al.* 2005). Weiss *et al.* (1994) observan un establecimiento de semillas del 90%, considerando que *H. undatus* presenta 7184 óvulos.

Tratamiento de semillas

El promedio de óvulos para *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* fue de 17,916 y 12,467 óvulos respectivamente. Esta cantidad es mayor que la reportada por Pimienta y Castillo (2002) para *H. undatus* (7,200 óvulos) y por Weiss *et al.* (1994) para *H. undatus* (7,184 óvulos, DE \pm 613) y para *H. megalanthus* (1,969 óvulos, DE \pm 176). Esto puede deberse a que cada especie tiene diferente capacidad reproductiva, a las diferencias en los tamaños de las flores de las distintas especies o a la disponibilidad de recursos del cultivo.

Potencial de germinación

Las semillas del único fruto generado de la cruce de *Hylocereus ocamponis* x *H. ocamponis* germinaron más rápido que el resto de los tratamientos, alcanzando el 100% de germinación en 12 días. Las semillas de *H. purpusii* x *H. purpusii* alcanzaron el 52% de germinación a los 24 días del experimento. En este mismo periodo, la germinación de semillas generadas de las cruces entre *Hylocereus ocamponis* x *H. purpusii* alcanzó el 81.6% mientras que las semillas generadas de las cruces de *H. purpusii* x *H. ocamponis* alcanzaron el 58.6%. Las plántulas se desarrollaron bien, presentándose viabilidad de la generación híbrida (F1), aunque se desconoce la capacidad reproductiva de éstos.

CONCLUSIONES

1. La fenología floral de *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* presenta 3 a 4 ciclos de abundancia floral, entre abril y septiembre. La apertura floral es nocturna y el cierre ocurre varias horas después del amanecer; este lapso permite la interacción de polinizadores crepusculares, nocturnos y matutinos. Ambas especies presentaron un lapso más estrecho de apertura y cierre floral que el referido para *H. undatus*.
2. Los visitantes florales en las especies estudiadas son: abejas, polillas, murciélagos y colibríes. Por la morfología floral, las abejas, murciélagos y colibríes, no alcanzan el néctar de la cámara nectararia (que no escurre); por tanto, el polen es el mayor atrayente para las visitas (como alimento). La mayor actividad de visitantes ocurre en tres tiempos de las 22:00 a 23:59 h, de 04:00 a 05:59 h y de 06:00 a 9:59 h.
3. Los polinizadores legítimos son las abejas, las polillas y los murciélagos. Estos hacen contacto con los órganos reproductivos y favorecen la producción de frutos.
4. La morfología de la polilla (*Manduca* sp.), que le permite alcanzar el néctar de la cámara nectararia, sugiere que es el polinizador mejor adaptado a *Hylocereus* y se asume fanelofilia. Su forma corporal también permite el transporte de polen entre las flores.
5. La presencia de polen de *Hylocereus* en los murciélagos nectarívoros, polillas y colibríes sustenta la idea de que los murciélagos y las polillas son polinizadores legítimos, mientras que los colibríes al buscar el polen ayudan a dispersarlo entre las diferentes flores.
6. La efectividad de los polinizadores dado el establecimiento de frutos y semillas fue muy baja. Los polinizadores más efectivos fueron las abejas. Las visitas florales de las polillas son pocas, lo que reduce su efectividad de polinización. La escasez de visitas de polillas puede responder a depleción causada por insecticidas o por una mayor actividad como robador de néctar de *Stenocereus queretaroensis*, cultivado en mayor proporción en la misma parcela.
7. La cruce de polen entre especies fue más efectiva que la cruce de polen de flores de la misma especie, para el establecimiento de frutos y semillas.
8. *Hylocereus ocamponis* e *H. purpusii* no son autocompatibles, no se desarrolló ningún fruto o semilla en los experimentos de autopolinización.

9. La germinación de *Hylocereus* se alcanza en menos de un mes. Las semillas generadas de las cruza entre flores de la misma especie presentan rápida germinación al igual que las generadas de las cruza entre flores de las dos especies.
10. Por último, *Hylocereus purpusii* e *H. ocamponis* reciben los mismos visitantes florales y comparten polinizadores, lo que confirma la hipótesis de los polinizadores eficientes son los mismos en ambas especies. En contraste, a pesar de que la floración es nocturna, los visitantes nocturnos no fueron los polinizadores que logran la mayor cantidad de frutos y semillas; por lo que se rechazó la segunda hipótesis y se determinó que las abejas, polinizadores matutinos, son los polinizadores más efectivos.

LITERATURA CITADA

- Anderson E. F. 2001. Classification of cacti. P. 93. En: *The Cactus Family*. Timber Press. Portland, Oregon.
- Arias-Cóyotl E., Stoner K. E. y Casas A. 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed *in situ*, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *American Journal of Botany* 93(11): 1675-1683.
- Arizaga S. y Ezcurra E. 2002. Propagation mechanism in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany* 89(4): 632-641.
- Ávila-Castañeda B. A. y Cruz-García F. 2011. Sistema de incompatibilidad gametofito en plantas: Una oportunidad para evitar la endogamia. *Mensaje Bioquímico* 35: 67-78.
- Bauer R. 2003. A synopsis of the tribe Hylocereeae F. Buxb. (Cactaceae). *Cactaceae Systematics Initiatives* 17: 1-63.
- Bowers J. E. y Dimmitt M. A. 1994. Flowering phenology of six woody plants in northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121(3): 215-229.
- Bravo H. 1978. *Las Cactáceas de México*. 2da. Edición, Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 743 pp.
- Britton N. L. y Rose J. N. 1920. *The Cactaceae*. Vol. 2. The Carnegie Institution of Washington. Washington, DC. 239 pp.
- Casas A., Valiente-Banuet A., Riojas-Martínez A. y Dávila P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *American Journal of Botany* 86(4): 534-542.
- Castillo-Martínez R., Luvera M. M., Brechú-Franco A. E. y Márquez-Guzmán J. 2003. Compatibilidad sexual entre dos tipos de *Hylocereus* (Cactaceae). *Revista de Biología Tropical* 51 (3-4): 699-705.

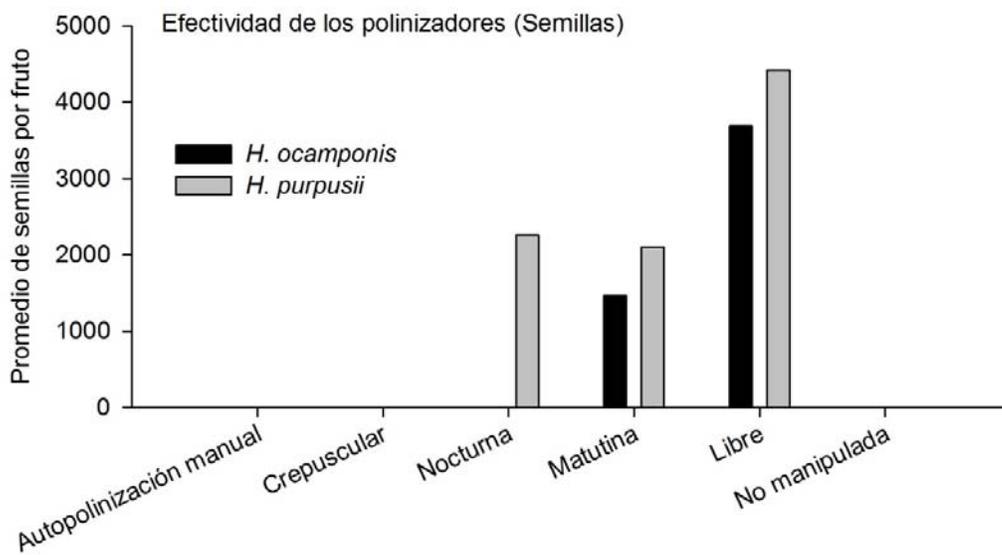
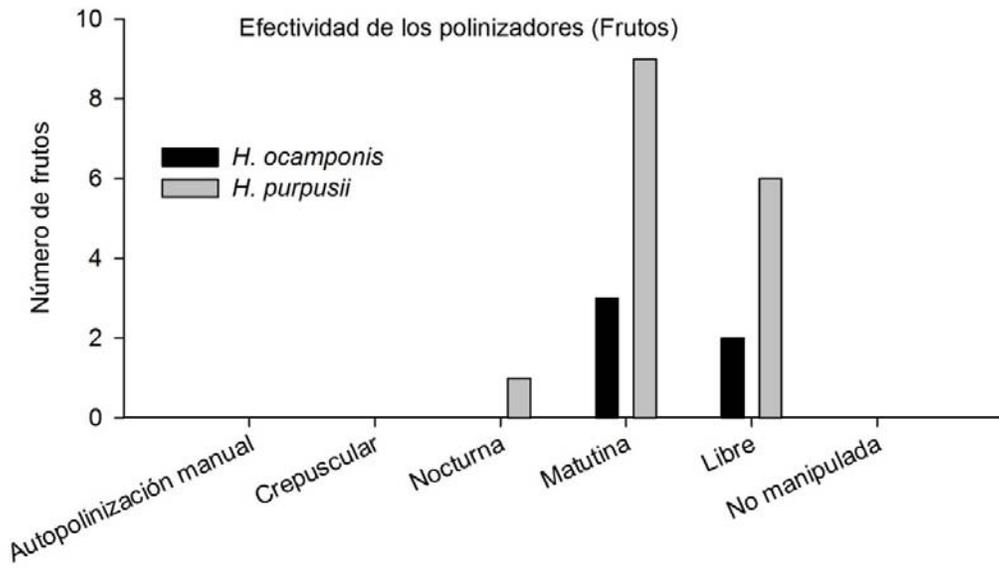
- Castillo-Martínez R. 2006. Aprovechamiento de la pitahaya: bondades y problemáticas. *Caos Conciencia* 1: 13-18.
- Cohen H. y Tel-Zur N. 2012. Morphological changes and self-incompatibility breakdown associated with autopolyploidization in *Hylocereus* species (Cactaceae). *Euphytica* 184 (3): 345-354.
- Corona-Oceguera C. A. 2012. *Variación Morfológica del Género Hylocereus (Cactaceae) en Jalisco*. Tesis de licenciatura en biología. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Jalisco. 75 pp.
- Fleming T. H. y Sosa V. J. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75(4): 845-851.
- García-Aguilar M. A., Terrazas T. y Arias S. 2009. Anatomía caulinar de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton y Rose (Cactaceae) en México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 32(3): 201-208.
- García-Aguilar M. A., Terrazas T., Segura L. O., Arias S., Vibrans H. y López-Mata L. 2013. Caracterización molecular de tres especies de *Hylocereus* (Cactaceae) presentes en México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 36(1): 13-22.
- García-Rubio L. A., Vargas-Ponce O., Ramírez-Mireles F. J., Munguía-Lino G., Corona-Oceguera C. A., y Cruz-Hernández T. 2015. Distribución geográfica de *Hylocereus* (Cactaceae) en México. *Botanical Sciences* 93(4): 921-939.
- García-Ruiz M., Ruán-Tejeda I., Zuloaga-Aguilar M. S. y Íñiguez-Dávalos L. I. 2018. Characterization of endozoochorous dispersal of pitayo *Stenocereus queretaroensis*, in Autlán, Jalisco, Mexico. *Ethology, Ecology and Evolution* 30: (en prensa).
- Hunt D., Taylor. N. y Charles G. 2006. *The New Cactus Lexicon*. Dh book. England. 900 pp.
- Ibarra-Cerdeña C. N., Íñiguez-Dávalos. L. I. y Sánchez-Cordero V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar

- cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3): 503-509.
- Jiménez-Durán K., Cruz-García F. 2011. Incompatibilidad sexual, un mecanismo genético que evita la autofecundación y contribuye a la diversidad vegetal. *Revista Fitotecnia Mexicana* 34(1): 1-9.
- Le Bellec F. 2004. Pollinisation et fécondation ' *Hylocereus undatus* et d' *H. costaricensis* à l'île de la Réunion. *Fruits* 59(6): 1-12.
- Le Bellec F., Vaillant F. y Imbert E. 2006. Pitahaya (*Hylocereus* spp.): a new fruit crop, a market with a future. *Fruits* 61(4): 237-250.
- Legaria-Solano J. P., Alvarado-Cano M. E. y Gaspar-Hernández R. 2005. Diversidad genética en pitahaya [*Hylocereus undatus* (Haworth). Britton y Rose]. *Revista Fitotecnia Mexicana* 28(3): 179-185.
- Lichtenzveig J., Abbo S., Nerd A., Tel-Zur N. y Mizrahi Y. 2000. Cytology and mating system in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *American Journal of Botany* 87(7): 1058-1065.
- Lieth H. 1974. *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag. N.Y. 444 pp.
- Mandujano M. C. Carrillo-Angeles I., Martínez-Peralta C. y Golubov J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. 197. En: *Desert Plants Biology and Biotechnology*. M.L. Sukhadia University. Department of Botany. India.
- Medellín, R. A., Arita, H. T. y Sánchez O. 1997. *Identificación de los murciélagos de México, clave de campo*. Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D.F. 84 pp.
- Molina-Freaner F., Rojas-Martínez A., Fleming T. H. y Valiente-Banuet A. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* 56:117-127.
- Nassar, J., Ramírez N. y Linares O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84(8): 918-927.

- Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from tnrK matK and tnrL-tnrF sequences. *American Journal of Botany* 89(2): 312-326.
- Ortiz-Hernández Y. D., Livera-Muñoz M., Carrillo-Salazar J. A., Valencia-Botin A. J. y Castillo-Martínez R. 2012. Agronomical, physiological, and cultural contributions of pitahaya (*Hylocereus* spp.) in Mexico. *Israel Journal of Plant Sciences* 60: 359-370.
- Pimienta-Barrios E. y Castillo R. F. 2002 Reproductive biology. En: Novel P. S. *Cacti: Biology and Uses*. Pp 75–90. University of California Press, Berkeley.
- Pushpakumara D. K. N. G., Gunasea H. P. M. y Karyawasam M. 2005. Flowering and fruiting phenology, pollination vectors and breeding system of dragon fruit (*Hylocereus* spp.). *Sri Lanka Journal of Agricultural Science* 42: 81-91.
- Rosas-Guerrero V., Aguilar R., Marten-Rodriguez S., Ashworth L., Lopezaraiza-Mikel M., Bastida J. M. y Quesada M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators?. *Ecology Letters* 17: 388-400.
- Spears E. E. Jr. 1983. A direct measure of pollinator effectiveness. *Oecologia* 57: 196-199.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- Stephens P. A., Sutherland W. J. y Freckleton R. P. 1999. What is the Allee effect?. *Oikos* 87: 185-190.
- Tel-Zur N., Abbo S., Bar-Zvi D y Mizrahi Y. 2004. Clone identification and genetic relationship among vine cacti from the genera *Hylocereus* and *Selenicereus* based on RAPD analysis. *Scientia Horticulturae* 100: 279-289.
- Tel-Zur, N., Mizrahi Y., Cisneros A., Mouyal J., Schneider B. y Doyle J. J. 2011. Phenotypic and genomic characterization of vine cacty collection (Cactaceae). *Genetic Resource Crop Evolution* 58: 1075-1085.

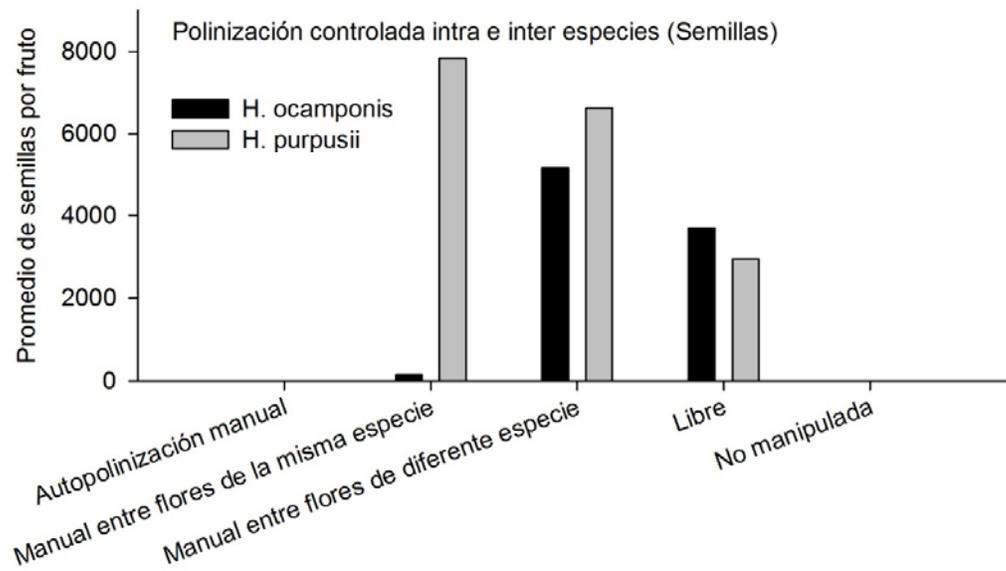
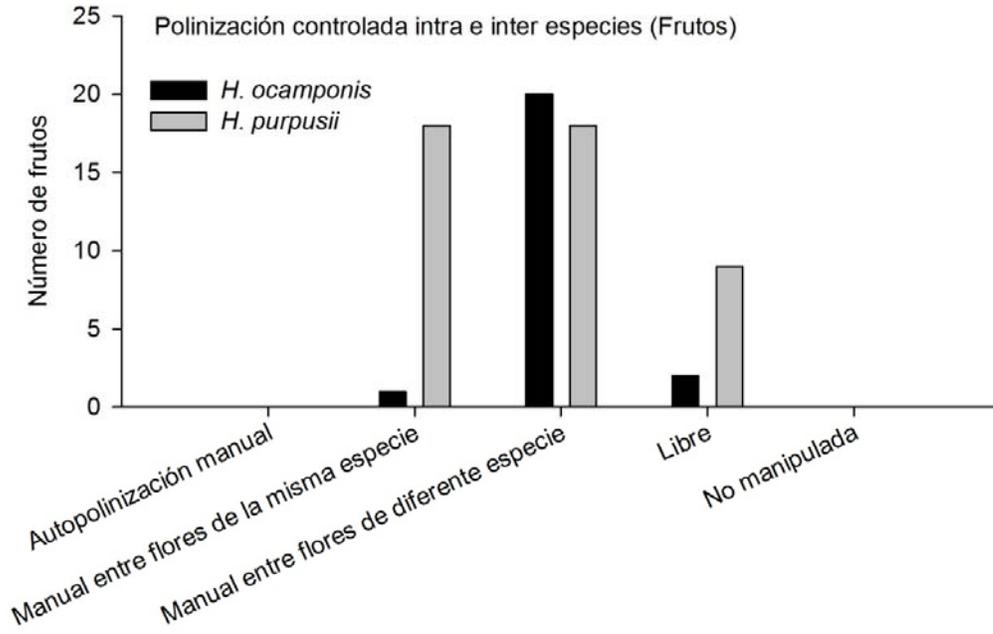
- Tran H. D., Yen C. R. y Chen Y. K. H. 2015. Effect of pollination method and pollen source on fruit set and growth of red-pell pitahaya (*Hylocereus* spp.) in Taiwan. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 90 (3): 254-285.
- Valiente-Banuet A., Coro-Arizmendi M., Rojas-Martínez A. y Dominguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2(1):103-119.
- Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Casas A., Coro-Arizmendi M. y Dávila P. 1997a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Casas A., Coro-Arizmendi M. y Dávila P. 1997b. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84(4): 452-455.
- Valiente-Banuet A., R. Santos-Gally R., Coro-Arizmendi M. y Casas A. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 68:1-8.
- Weiss J., Nerd A. y Mizrahi Y. 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. *Hort Science* 29(12):1487-1492.
- Yi-Lu J., Tzong-Shyan L., Ching-Lung L., Chung-Ruey Y. y Wen-Ju Y. 2011. Phenology, canopy composition, and fruit quality of yellow pitaya on tropical Taiwan. *HortScience* 46(11): 1497-1502.

Anexo 1



Anexo 1. . Efectividad de polinizadores en *Hylocereus* spp. según la cantidad de frutos y promedio de semillas producidos

Anexo 2



Anexo 2. Frutos y promedio de semillas producidos en cada tratamiento de polinización controlada intra e inter especies en *Hylocereus* spp.