

Compatibilidad sexual entre dos tipos de *Hylocereus* (Cactaceae)

Roberta Castillo M.,¹ Manuel Livera M.,² Alicia E. Brechú F.³ & Judith Márquez-Guzmán⁴

1 Universidad de Quintana Roo. Boulevard Bahía s/n. C.P. 77019, Chetumal, Quintana Roo. México; robcasti@correo.uqroo.mx

2 Colegio de Postgraduados. Carretera México-Texcoco, Km 36.5 C.P. 56230. Texcoco, Edo. de México; mlivera@colpos.mx

3, 4 Facultad de Ciencias, UNAM. C.P. 0450. México D. F. A. P. 70-356; jmg@hp.fciencias.unam.mx

Recibido 26-VII-2001. Corregido 24-IX-2002. Aceptado 14-I-2003.

Abstract: There are two types of pitahaya that are cultivated in Yucatan Peninsula of Mexico. They differ mainly in the skin color of the fruit, one of them has a red skin (Uqroo1), while the other has a light yellow skin (Uqroo2) both belong to *Hylocereus undatus* (Haworth) Britt. & Rose. The yellow skin pitahaya is the sweetest. The studies were conducted using the methods of self pollination and cross pollination, with direct crosses and reciprocal pollination in order to evaluate the effect related to the quantity of fruits that accomplish their growing process. Some characteristic parameters of fruits, thus obtained, were used to detect the possible xenic effect. The control samples were collected from naturally pollinated flowers. The experimental design used was completely random and the experiment was repeated fifteen times. The results revealed that the Uqroo1 turned out to be self-compatible, and their fruits reached one hundred percent of development. On the other hand, Uqroo2 was self-incompatible, that is, it did not accept self pollen. The control samples of both types reached the same weight, and the fruits of the Uqroo2 produced by cross pollination had the same or more weight than the control samples. Several parameters were positively correlated. The coefficient between the number of seeds and the fruit weight was $r = 0.84$. The highest correlation that was found ($r = 0.97$) in the fruit weight and the pulp weight within both types. The fruits obtained by cross-pollination maintained the characteristic of the female progenitor. It is suggest intercalate the yellow pitahaya plants with another types or species of pitahaya, other than the Uqroo1.

Key words: *Hylocereus*, pollination, compatibility system, pitahaya, Cactaceae.

La "pitahaya" (*Hylocereus* spp.) es uno de los cultivos más promisorios para los climas tropicales y subtropicales. En los últimos veinteaños el interés por cultivar pitahaya ha ido en aumento en varios países, incluyendo Nicaragua, Israel y México. En este último país, en 1995 se inició el establecimiento de plantaciones de pitahaya en la Península de Yucatán y actualmente existen más de 300 hectáreas en producción. Dos de los tipos más cultivados en la región, se caracterizan por tener frutos con pulpa blanca, pero difieren por el color de su cáscara, en uno es rojo y en el otro es amarillo claro; este último se conoce localmente como "Pitahaya blanca". La primera pertenece a *Hy-*

locereus undatus (Haworth) Britt. & Rose. Aunque la pitahaya blanca también a sido identificada como perteneciente a la misma especie por Maldonado (2000), existen dudas sobre su identidad taxonómica por lo que se está trabajando para esclarecerlas (H. Cáliz, en prep.). La pitahaya de cáscara roja es muy apreciada en el mercado local y su cultivo está ampliamente distribuido. En contraste, la de cáscara blanca es más escasa. Para la primera se ha informado 10.6° Brix, mientras que en la pitahaya blanca se encontró 18.8° Brix (Castillo *et al.* 1996). Por tal motivo, el interés por esta última se ha incrementado, tanto para su cultivo como para los trabajos de fitomejoramiento.

La Pitahaya blanca tiene una floración abundante, pero produce un número reducido de frutos. En varios estudios (Ganders 1976, Sutherland 1986, Weiss *et al.* 1994a, 1994b, Aneja *et al.* 1994, Haung *et al.* 1997 y Ramírez 1999) se ha encontrado que la autoincompatibilidad sexual total o parcial es una de las principales causas de la ausencia o escaso desarrollo de frutos en muchas especies silvestres y cultivadas de plantas con flores. Weiss *et al.* (1994a) estudiaron la compatibilidad de diferentes especies y clones de *Hylocereus* y *Selenicereus*; Ramírez (1999) trabajó con diversas especies y clones de *Hylocereus* de México, por su parte, Lichtenzweig *et al.* (2000) estudió aspectos similares en dos especies de *Hylocereus* y en una especie de *Selenicereus*. En los tres trabajos fue evidente que la compatibilidad difiere dependiendo de la especie, tipo o clon. La autoincompatibilidad es un mecanismo controlado genéticamente para forzar la polinización cruzada en las plantas hermafroditas; en la mayoría de las especies estudiadas se ha encontrado que un solo locus (S) multialélico controla genéticamente la autopolinización (Helsop-Harrison 1975, Haring *et al.* 1990, Newbigin *et al.* 1993, Matton *et al.* 1994, The-hui y McCubbin 1997, Schopfer *et al.* 1999).

Por otro lado, se ha informado que el origen del polen puede influir en algunas características morfológicas, fenológicas (Swingle 1928, Denney 1992, Gupton y Spiers 1994, Kahn *et al.* 1994, Haung *et al.* 1997), y químicas (Denney 1992) de las semillas y los frutos, probablemente debido a que el embrión o el endospermo, o ambos, secretan sustancias que se pueden difundir (Swingle 1928) posiblemente auxinas, citocininas, ácido giberélico (Denney 1992). Ramírez (1999) registró pesos variables en las semillas de tres tipos de pitahaya, variación que dependió de la fuente de polen. El peso del fruto de pitahaya también fue afectado por el origen del polen (Weiss *et al.* 1994a, Ramírez 1999, Lichtenzweig *et al.* 2000). En otras especies también se han encontrado efectos de la procedencia del polen. En el arándano afecta el periodo de desarrollo del

fruto (Gupton y Spiers 1994). Por lo anterior, es posible que en frutos obtenidos con polinización cruzada entre los dos tipos de pitahaya, ya indicados, pudiera haber algún efecto del origen del polen.

El presente trabajo se efectuó con el propósito de evaluar la compatibilidad sexual en la pitahaya de cáscara roja y en la Pitahaya blanca con la finalidad de obtener información sobre el comportamiento productivo de frutos de ambos tipos y detectar la influencia del progenitor paterno en algunas características del fruto.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se eligieron diez plantas sanas de frutos con cáscara roja (clon Uqroo1), y diez plantas con frutos de cáscara amarilla, denominadas popularmente Pitahaya blanca (clon Uqroo2), de tres a cuatro años de edad. En cada planta se escogieron entre cuatro a seis flores para ser polinizadas. Las pitahayas trabajadas se encuentran cultivadas en un Campo Experimental de la Universidad de Quintana Roo, ubicado en el sur del estado de Quintana Roo, México, caracterizado por una temperatura y precipitación promedio anual de 26° C y 1200 mm. De acuerdo a observaciones previas, se determinó el mejor momento y el procedimiento para efectuar un experimento en julio de 1998 y otro en septiembre de 1999. El procedimiento consistió en cubrir los estigmas con bolsas de papel glasine aproximadamente 36 horas antes de la apertura de las flores, cuando éstas casi habían alcanzado su tamaño máximo pero las anteras aún no liberaban el polen. Con el fin de evitar contaminación con polen no deseado, se recolectó polen de las flores alrededor de 8 horas antes del inicio de su apertura y con la ayuda de un pincel se realizaron cuatro tratamientos: dos autopolinizaciones, donde la pitahaya Uqroo1 y la Uqroo2 recibieron polen de la misma flor o de su mismo clon, y dos polinizaciones cruzadas (directa y recíproca entre la pitahaya Uqroo1 y la pitahaya Uqroo2). Además un grupo de flores de Uqroo1 y otro

de Uqroo2 que se polinizaron libremente se utilizaron como testigos. Los frutos obtenidos de esta última forma fueron comparados con los desarrollados en los diferentes tratamientos. Las variables registradas incluyeron el porcentaje de frutos que logró madurar, así como otras variables medidas en los mismos: peso total, peso de la pulpa, longitud, diámetro ecuatorial, y grados Brix. Para estimar el número de semillas de cada fruto, en cada uno de ellos se contaron las semillas de una muestra del 10% de la pulpa y el resultado se extrapoló al peso total contenido en el fruto.

El diseño experimental utilizado fue completamente al azar, con 15 repeticiones por tratamiento. Los datos obtenidos en 1998 y 1999 se sometieron a un análisis de varianza en el programa SAS (Statistical Analysis System), se empleó la prueba de Tukey para comparar las medias. De los datos de 1998 también se obtuvo el coeficiente de correlación de Pearson mediante el uso del SAS.

RESULTADOS

La Pitahaya blanca (Uqroo2) abortó todas las flores en el tratamiento de autopolinización, a diferencia de los otros tratamientos, donde se registró el 100% del desarrollo de

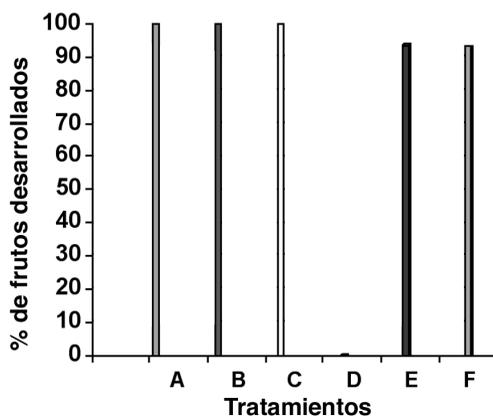


Fig. 1 Porcentaje de frutos de Pitahaya desarrollados. El progenitor femenino aparece en primer lugar. A: Uqroo1 x Uqroo1. B: Uqroo1 x Uqroo2, C: Uqroo2 x Uqroo1, D: Uqroo2 x Uqroo2, E: Uqroo1 (Testigo), F: Uqroo2 (Testigo).

Fig. 1 Percentage of fruit set of Pitahaya, The female parent is listed First. A: Uqroo1 x Uqroo1 B: uqroo1 x Uqroo2, C: Uqroo2 x Uqroo1, D: Uqroo2 x Uqroo2, E: Uqroo1 (Control samples), F: Uqroo2 (Control samples).

frutos en polinización cruzada y el 93% de éxito en los testigos (Fig. 1).

En los Cuadros 1 y 2 se observa que no se encontró diferencia significativa en el peso entre los frutos testigos de ambos tipos de pitahaya. El peso total de los frutos de Uqroo1

CUADRO 1

Promedio de las variables medidas en los frutos desarrollados de la polinización efectuada en julio de 1998. El progenitor femenino aparece en primer lugar.

TABLE 1

Variables in fruit set of pitahaya from pollination in July 1998. The female parent is listed first

Tratamiento	Peso total (g)	Peso pulpa	Longitud (cm)	Diámetro (cm)	Long. brácteas (cm)	No. semillas por Fruto	Grados Brix
Uqroo1 (testigo)	337.2 ab	231.9 ab	9.6 a	7.7 ab	3.9 a	5 097.9 ab	11.9 c
Uqroo2 (testigo)	274.3 ab	188.4 ab	11.1 a	6.5 bc	2.9 b	4 328.5 abc	13.3 ab
Uqroo1 x Uqroo1	376.1 a	251.2 a	10.2 a	7.9 a	3.3 ab	5 334.3 a	12.4 bc
Uqroo2 x Uqroo2	-	-	-	-	-	-	-
Uqroo1 x Uqroo2	379.6 a	242.9 a	9.7 a	7.9 a	3.2 ab	5 148.6 ab	11.8 c
Uqroo2 x Uqroo1	204.9 b	139.0 b	9.3 a	5.8 c	2.6 b	2 873.3 bc	13.5 ab
Diferencia mínima sig.	138.3	103.4	2.0	1.3	0.8	2 316.8	1.3

*Medias con la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de Turkey α 0.05.

CUADRO 2

Promedio de las variables medidas en los frutos desarrollados en la polinización realizada en septiembre de 1999. El progenitor femenino aparece en primer lugar

TABLE 2

Variables in fruit set of pitahaya from pollination in September 1999. The female parent is listed first

Tratamiento	Peso total (g)	Peso pulpa (g)	Longitud (cm)	Diámetro (cm)	No. de semillas
Uqroo1 (testigo)	183.3c	97.6 bc	7.1 b	6.1b c	1 570.7c
Uqroo2 (testigo)	179.6c	90.5 c	8.5 b	5.6 c	1 775 c
Uqroo1 x Uqroo1	461 a	310.2 a	10.2 a	8.5 a	6 023 a
Uqroo2 x Uqroo2	-	-	-	-	-
Uqroo1 x Uqroo2	476.6 a	304.4 a	10.4 a	8.6 a	6 199 a
Uqroo2 x Uqroo1	317.4 b	182.2 b	11 a	6.8 b	3 984.7 b
Diferencia mínima sig.	109.4	87.6	1.5	.95	1 873

*Medias con la misma letra no son significativamente diferentes. Prueba de Turkey α 0.05.

obtenidos por autopolinización y por polinización cruzada fueron ligeramente mayores en comparación con los otros tratamientos; datos similares se encontraron en el peso de la pulpa. En ambos años los frutos de Uqroo1 obtenidos por autopolinización tendieron a ser más pesados que los frutos del mismo tipo obtenidos por polinización libre. Por su parte, los pesos de los frutos de Uqroo2 obtenidos por polinización cruzada (con polen de Uqroo1) fueron ligeramente menores al de los testigos en 1998 y fueron significativamente de mayor peso en 1999.

Con respecto al número de semillas de los frutos, en 1998 Uqroo1 tuvo un número un poco mayor en los frutos logrados por autopolinización en comparación con los frutos obtenidos con polinización cruzada (con polen de Uqroo2) y polinización libre. En 1999 Uqroo1 mostró un número significativamente mayor de semillas, tanto en autopolinización como en polinización cruzada, en comparación con el testigo. Por otro lado, el número de semillas de Uqroo2 fue ligeramente menor cuando los frutos fueron obtenidos por polinización cruzada en contraste con los de polinización libre de 1998; en 1999 el número fue marcadamente diferente entre los frutos obtenidos por polinización cruzada y los de polinización libre, siendo menores en estos últimos. Se obtuvo una correlación positiva ($r= 0.84$) entre el peso total de cada fruto y su contenido de semillas. Una

correlación muy similar ($r= 0.83$) se encontró con el peso de la pulpa. Además, el peso del fruto también mostró una correlación positiva bastante alta con el diámetro del fruto (Cuadro 3) y los pesos de la cáscara y la pulpa, mientras que el peso de la pulpa y el número de semillas se correlacionaron positivamente con el diámetro del fruto y el peso de la cáscara. La anchura y la longitud de las brácteas están correlacionados positivamente, pero ambos parámetros no muestran correlación con ningún otro parámetro.

En la pitahaya Uqroo1 se registraron valores estadísticamente más altos en la longitud de las brácteas, mientras que en la pitahaya Uqroo2 se confirmó su mayor dulzura. Los frutos de Uqroo1, obtenidos por polinización cruzada no aumentaron los grados Brix, y tampoco se registró disminución en la longitud de las brácteas dado que el valor registrado fue similar al de Uqroo1 autopolinizado. De manera inversa, tampoco se detectó variación en la longitud de las brácteas ni en la dulzura en los frutos obtenidos de Uqroo2 con polen de Uqroo1.

DISCUSIÓN

La pitahaya blanca (Uqroo2) de este estudio mostró una autoincompatibilidad total,

CUADRO 3

Coeficiente de correlación de Pearson en algunos parámetros de frutos de pitahaya

TABLE 3

Pearson correlation analysis of some parameters in pitahaya fruit

	Peso total	Peso pulpa	Peso cáscara	Diámetro	Ancho brácteas	Longitud brácteas	Número semillas
Diámetro	0.93	0.92	0.90	1.00	0.33	0.24	0.80
Peso total	1.00	0.97	0.92	0.93	0.24	0.09	0.84
Peso cáscara	0.92	0.87	1.00	0.90	0.27	0.15	0.73
Peso pulpa	0.97	1.00	0.87	0.92	0.23	0.08	0.83
No. semillas	0.84	0.83	0.73	0.80	0.21	0.10	1.00
Ancho brácteas	0.24	0.23	0.27	0.33	1.00	0.75	0.21
Longitud brácteas	0.09	0.08	0.15	0.24	0.75	1.00	0.10

similar a lo encontrado en *H. costaricensis* e *H. spp.* (Weiss *et al.* 1994a) e *H. polyrhizus*, (Weiss *et al.* 1994a y Lichtenzveig *et al.* 2000), así como en dos clones de *Hylocereus spp.*, uno silvestre y otro cultivado, investigados por Ramírez (1999). Este último autor informó inhibición del crecimiento de los tubos polínicos en el primer tercio del estilo en *Hylocereus sp.* (conocida popularmente como “Pitahaya solferina”), mientras que Lichtenzveig *et al.* (2000) no detectaron ningún sitio de inhibición en el estilo en *H. polyrhizus*, e infirió que la inhibición ocurre en el ovario antes de la fertilización. El sitio de inhibición detectado por Ramírez (1999) y Lichtenzveig *et al.* (2000) es característico de especies con autoincompatibilidad gametofítica. Lichtenzveig *et al.* (2000) sugieren que *H. polyrhizus* podría incluirse entre las especies en las cuales la autoincompatibilidad gametofítica se manifiesta tardíamente. Por ejemplo, en *Theobroma cacao*, la célula epermática y la ovocélula fracasan en su fusión (Aneja *et al.* 1994, Baker *et al.* 1997). De acuerdo a Breubaker (1957) el sistema de autoincompatibilidad gametofítico es común en plantas con polen binucleado y estigma húmedo, mientras que el sistema de autoincompatibilidad esporofítico es propio de plantas con polen trinucleado y estigma seco. Hasta el momento se han informado dos núcleos en el grano de polen de *H. undatus* (Benerji y Sen 1955), pero su estigma es seco. Se requiere ampliar y profundizar los estudios pa-

ra determinar el tipo de autoincompatibilidad de *Hylocereus*.

Las características y el porcentaje alto de los frutos desarrollados como producto de la autopolinización en la pitahaya Uqroo1 indicaron que es una planta completamente autocompatible; esto coincide con lo informado por Weiss *et al.* (1994a) y Ramírez (1999) para *H. undatus*. Los dos autores registraron que en esta pitahaya las anteras y el estigma se encuentran a la misma altura en la flor abierta, esta característica también se encontró en la pitahaya Uqroo1, lo que parece facilitar la autopolinización.

El número de semillas en frutos de Uqroo2 obtenidas por polinización cruzada en ambos años, sugiere que es compatible con Uqroo1. La desigualdad marcada entre los testigos de 1998 y 1999 quizá podría explicarse por las diferencias de las condiciones ambientales propicias para la polinización libre, por ejemplo vientos, insectos, etc. No obstante, se sabe que el éxito en la formación de semillas y consiguientemente el desarrollo de los frutos esta influido por varios factores. Por ejemplo, el período de polinización efectiva en Pitahaya solferina fue menor en una región con temperatura promedio anual de 21°C que en otro con 18°C (Ramírez, 1999); este autor infirió que la viabilidad de los óvulos fue menor a 21°C. Tromp y Borsboom (1994) en un cultivar de pera determinaron un efecto semejante a temperaturas medias de 17°C y a 13°C. El incremento de la viabilidad de los óvulos

incrementa la posibilidad de fusión de los gametos masculino y femenino (Hill-Cottingham y Williams 1967). La temperatura media mensual en nuestra zona de estudio fue de 29°C en 1998 y 28.9°C en 1999, es decir prácticamente no existió diferencia, por lo que cabría esperar que la vida media de la ovocélula en ambos años no fue afectada por este factor. El tamaño diferente de los frutos testigos de 1998 y 1999 no solo fueron la respuesta al número de semillas, sino también a la cantidad de lluvia y quizá a la variación de otros factores ambientales, en 1998 se registró una precipitación media mensual de 276.2 mm, mientras que en 1999 sólo se midió 138.6 mm.

Las correlaciones positivas obtenidas en este estudio entre el peso del fruto y el número de semillas concuerda con lo encontrado por Weiss *et al.* (1994a) y Ramírez (1999) para la pitahaya, pero también para otros frutos, por ejemplo en *Cereus peruvianus* (Weiss *et al.* 1994b), y en *Annona cherimola* (Kahn *et al.* 1994). En arándano el número de semillas en el fruto tiene una influencia marcada no solo en el tamaño, sino también en su tiempo de desarrollo (Haung *et al.* 1997, Gupton y Spiers 1994). La correlación positiva en pitahaya también podría explicarse si se considera que la pulpa está formada por los funículos de las semillas viables (Lichtenzveig *et al.* 2000). De acuerdo con los coeficientes de correlación (Cuadro 3), el peso de la pulpa es el principal determinante del peso de la fruta, seguido por el peso de la cáscara.

En los frutos obtenidos por polinización cruzada predominaron las características maternas, es decir, no se observó efecto del origen del polen, ya que cuando se usó polen de Uqroo1 en flores de Uqroo2 (pitahaya blanca), los frutos obtenidos no aumentaron la longitud de sus brácteas; de manera inversa, cuando se usó polen de Uqroo2 para polinizar las flores de Uqroo1 (pitahaya de cáscara roja), los frutos obtenidos tampoco aumentaron su concentración de azúcares o disminuyeron la longitud de sus brácteas. No obstante, con los datos obtenidos no se puede llegar a ninguna conclusión. Se sugiere ampliar los estudios sobre este as-

pecto, ya que Weiss *et al.* (1994a) y Ramírez (1999) informan que el origen del polen sí influye en el peso de las semillas de pitahaya.

Con base en los resultados obtenidos, se sugiere cultivar la pitahaya blanca (Uqroo2) intercalada con Uqroo1 con el fin de propiciar la polinización cruzada y asegurar la formación de frutos, porque además de ser compatibles sus floraciones coinciden. No obstante, dado que se lograron frutos de mayor tamaño cuando se usó la *P. solferina* como donador de polen (Ramírez 1999); y que en *H. undatus* se lograron pesos más altos cuando se empleó polen de *H. costaricensis* (Weiss *et al.* 1994a) o *H. polyrhizus* (Weiss *et al.* 1994a, Lichtenzveig *et al.* 2000), es importante continuar buscando donadores de polen que ejerzan efectos positivos en el desarrollo y en las características del fruto. Debido a la alta diversidad de especies y tipos de pitahaya (Cálix 1996), tanto silvestres como cultivadas, es evidente que se debe ampliar y profundizar en este tipo de investigaciones por las siguientes razones: a) para escoger aquellos sin problema de autoincompatibilidad, b) seleccionar los donadores de polen más adecuados y c) facilitar los trabajos de fitomejoramiento.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a Felipe Cruz-García y a E. Mark Engleman por sus valiosas correcciones y sugerencias para mejorar el artículo.

RESUMEN

Dos de los tipos de pitahaya más cultivados en la Península de Yucatán, México, difieren principalmente por el color de su cáscara, el primero es de color rojo (Uqroo1), perteneciente a *Hylocereus undatus*, mientras que en el segundo es color amarillo claro (Uqroo2), hasta el momento también identificado como *H. undatus*; este último es más dulce. En ambos tipos de pitahayas, se realizaron autopolinizaciones y polinizaciones cruzadas directas y recíprocas, con el propósito de evaluar el efecto en la cantidad de frutos que lograron su desarrollo. Se midieron algunas variables para detectar la influencia del progenitor paterno en

algunas características del fruto. Los testigos se obtuvieron de flores polinizadas libremente. El diseño experimental utilizado fue completamente al azar, con 15 repeticiones por tratamiento. Se encontró que Uqroo1 es autocompatible, mientras que Uqroo2 es autoincompatible. Los testigos de ambos tipos alcanzaron el mismo peso, y los frutos de Uqroo2 logrados por polinización cruzada tuvieron un peso similar al de los testigos o fueron significativamente más pesados. Algunas variables resultaron positivamente correlacionadas; el coeficiente entre el número de semillas y el peso total del fruto fue de $r = 0.84$. La correlación más alta ($r = 0.97$) resultó entre el peso total y el peso de la pulpa. En los frutos obtenidos por polinización cruzada prevalecieron las características del progenitor materno. Se recomienda cultivar la Pitahaya blanca con otro tipo de pitahaya, además de Uqroo1.

REFERENCIAS

- Aneja, M., T. Gianfagna, E. Ng & I. Badillo. 1994. Carbon dioxide treatment partially overcomes self-incompatibility in cacao genotype. *HortSci.* 29: 15-17.
- Baker, R.P., K.H. Hasenstein & M. S. Zavada. 1997. Hormonal changes after compatible and incompatible pollination in *Theobroma cacao*. *L. HortSci.* 32: 1231-1234.
- Benerji I. & S. Sen. 1955. A contribution to the cytology and embryology of *Hylocereus undatus* (Haw) Br. & R. *Bull. Bot. Soc. Berg.* 8: 18-23.
- Breubaker, J.L. 1957. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. *J. Hered.* 48: 271-277.
- Cálix De D., H. 1996. I simposio internacional sobre pitayas y frutos afines. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 83 p.
- Castillo M.R., H. Cálix De D. & A. Rodríguez C. 1996. Guía técnica para el cultivo de pitahaya. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Universidad de Quintana Roo, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Universidad Autónoma Chapingo. 158 p.
- Denney, J.O. 1992. Xenia, includes metaxenia. *HortSci.* 27: 722-728.
- Ganders, F.R. 1976. Self-incompatibility in the Cactaceae. *Cactus Succulent J. (G. Britain).* 38: 38-40.
- Gupton, G.L. & J.M. Spiers. 1994. Interspecific and intraspecific pollination effects in Rabbiteye and Southern Highbush Blueberry. *HortSci.* 29: 324-326
- Haring, V., J.E. Gray, B.A. McClure, M.A. Anderson & A.E. Clarke. 1990. Self-incompatibility: a self-recognition system in plants. *Science* 250: 937-941.
- Haug, Y. H., C.E. Johnson, G.A. Lang & M.D. Sundberg. 1997. Pollen sources influences on early fruit growth of Southern Highbush Blueberry. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122: 625-629.
- Helsop-Harrison, J. 1975. Incompatibility and the pollen-stigma interaction. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26: 403-425.
- Hill-Cottingham, D.G. & R.R. Williams. 1967. Effect of time of application of fertilizer nitrogen on the growth flower development and fruit set of maiden apple trees, var. Lord Lambourne, and on the distribution of total nitrogen within the trees. *J. Hort. Sci.* 42: 319-338.
- Kahn, T.L., C.J. Adams & M.L. Arpaia. 1994. Paternal effects on fruit and seed characteristics in cherimoya (*Annona cherimoya* Mill.). *Scientia Hort.* 59: 11-25.
- Lichtenzveig, J., S. Abbo, A. Nerd, N. Tel-Zur & Y. Mizrahi. 2000. Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *Am J. Bot.* 87: 1058-1065.
- Matton, D.P., N. Nass, A.E. Clarke & E. Newbiggin. 1994. Self-incompatibility: How plants avoid illegitimate offspring. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91: 1992-1997.
- Newbiggin, E., M.A. Anderson & A.E. Clarke. 1993. Gametophytic self-incompatibility systems. *Plant Cell.* 5: 1315-1324.
- Ramírez M. & F. De J. 1999. Caracterización y compatibilidad en pitahaya *Hylocereus* sp. Tesis de Maestría en Ciencias en Horticultura. Universidad Autónoma, Chapingo, México.
- Schopfer, Ch.R., M.E. Nasrallah & J.B. Nasrallah. 1999. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica*. *Science* 286: 1697-1699.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants. *Evolution* 40: 117-128.
- Swingle, W.T. 1928. Metaxenia in the date palm, possibly a hormone action by the embryo or endosperm. *J. Hered.* 19: 257-268.
- The-hui, K. & A.G. McCubbin. 1997. Molecular and biochemical bases of gametophytic self-incompatibility in Solanaceae. *Plant Physiol. Biochem.* 35: 171-176.
- Tromp, J. & O. Borsboom, 1994. The effect of autumn and spring temperature on fruit set and the effective pollination period in apple and pear. *Scientia Hort.* 60: 23-30.
- Weiss J., A. Nerd & Y. Mizrahi. 1994a. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. *HortSci.* 29: 1487-1492.
- Weiss J., A. Nerd & Y. Mizrahi. 1994b. Flowering and pollination requirements in *Cereus peruvianus* cultivated in Israel. *Isr. J. Plant Sci.* 42: 149-159.

