

## UN RARO CASO DE DICLINIA EN RHODOCACTUS CUBENSIS (BRITT. ET ROSE) KNUTH, S. LAT.

A.E. Areces

Empresa de Perforación y Extracción  
de Petróleo del Centro

### RESUMEN

Se mencionan los escasos reportes de la segregación de los sexos en diferentes flores (diclinas) en las *Cactaceae*, en orden cronológico. Se revisa la historia de la especie cubana de *Rhodocactus*, en cuanto a descubrimiento y taxonomía. Se reportan por vez primera el patrón floral diclino y la condición dioica de *R. cubensis*, basados en el estudio detallado de algunas poblaciones densas de Cuba Central y oriental, en plena y llamativa floración. Teniendo en consideración este descubrimiento, se completa la diagnosis original del taxon, carente de la descripción detallada de los órganos reproductores.

### ABSTRACT

The few references of our knowledge of the segregation of sexes on different flowers (diclinous) in the *Cactaceae* are given and dealt with in chronological order.

As regards discovery and taxonomy, the particular history of the cuban species of *Rhodocactus* is reviewed. The diclinous flower pattern and dioecious condition of *R. cubensis* are reported for the first time, on the basis of the detailed study of some dense populations in full outstanding bloom from central and eastern Cuba. Taking into consideration this discovery, the original diagnosis of the taxon, lacking detailed description of the reproductive organs, is then completed.

En las *Cactaceae* es muy excepcional que los dos sexos que concurren a formar una flor completa (monoclina) se hallen separados en tálamos diferentes. Esta particular disposición de androceos y gineceos ha sido reportada en unos pocos géneros y especies de *Cereoideae* y *Opuntioideae*: en *Boreocactinae* y *Austrocactinae*, y en las *Platyopuntinae*, respectivamente.

En 1958 G. Engelmann instituyó el subgénero *Stenopuntia* para un reducido número de *Opuntia* de flores pequeñas, unisexuadas, y tépalos estrechos, cortos y carnosos. Al decir de N.L. Britton y J.N. Rose (1919), quienes por demás consideraron anómalas a estas plantas, el autor quedó "muy impresionado por la peculiar estructura de las flores del grupo". *O. stenopetala* Eng. se describe con flores masculinas y femeninas: las primeras con pistilos abortados; las segundas con estilos funcionales muy desarrollados, gruesos y vistosamente coloreados.

Considerado estrictamente, la separación de los sexos en las *Stenopuntia* es más fisiológica que orgánica; los elementos del sexo complementario están presentes en el tálamo floral, aunque por su desarrollo incompleto, abortado, no son funcionales. Esto es válido no solamente para el subgénero de Engelmann, sino para todos los taxa reportados como "dioicos" en la Familia.

Más aún, la mal denominada dioecia<sup>(1)</sup> de la mayoría de las especies de *Cactaceae* que muestran este carácter, en realidad se manifiesta de manera incompleta o esporádica.

Así, en *Gymnocalycium netrelianum* (Monville) Britt. et Rose, especie suramericana, se observan flores productoras de abundante polen, con ramas estigmáticas algo atrofiadas, y otras que por el contrario poseen estigmas bien desarrollados y anteras abortadas carentes de polen (Castellanos y Lelong, 1943).

*Mamillaria dioica* Brand. posee con frecuencia flores dioicas o unisexuales incompletas, según R.T.Craig (1945) Las masculinas alcanzan mayor tamaño y muestran colores más brillantes que las femeninas. Los tépalos de estas últimas son siempre más estrechos.

(1)

Las flores masculinas y femeninas no se reportan expresamente sobre pies distintos (?). Por ello conviene mejor denominar monoicas a las especies, y diclinas o unisexuales a sus flores, cuando no pueda precisarse la separación neta de los sexos en los individuos.

También *Opuntia glaucescens* SD., del mismo subgénero *Stenopuntia* de Engelmann, es generalmente dioica (Bravo-Hollis, 1978).

En *Peireskioideae* no existen referencias de la segregación de los sexos en plantas o flores independientes. Las especies de *Maihuenia* Phil., *Peireskia* (Plum.) Mill. y *Rhodocactus* (Berg.) Knuth descritas hasta la fecha, no han modificado la conocida concurrencia de androceos y gineceos (monoclinia) en los caracteres diagnósticos genéricos, siquiera con la preponderancia del desarrollo de los órganos de un sexo sobre el otro.

Los autores de *Peireskia cubensis* (Britton y Rose, 1912) basónimo original de nuestra especie, nunca registraron tendencias diclinas, ni en el exsiccatum de C. Wright n. 205 seleccionado para tipo, ni en los demás ejemplares examinados (Britton n. 2013 y Eggers n. 5441), lo que nos permite suponer que durante las colectas no pudieron hacerse observaciones minuciosas de la flor, y menos probablemente se pudo disponer de material vivo (o conservado en soluciones preservantes) para detallar como mayor precisión los caracteres diagnósticos en el momento de la descripción, cuestión ésta muy recomendable cuando de plantas suculentas se trata.

Es bien sabido que las flores y los órganos carnosos de las *Cactaceae* sufren bastante el prensado y la desecación. Cuando son herborizados se pierde con el proce-

dimiento mucha información. Los pigmentos naturales, al igual que los tejidos, se alteran sensiblemente, unas veces por cambio de color y otras por decoloración.

Resulta evidente que la pobreza de caracteres florales de la descripción original, y sobre todo las dudas acerca de los tonos del perigonio, debiéronse a las limitaciones que impuso el estudio de la flor en material seco, sin referencias a fuentes vivas. En contraste con la gran cantidad de información vegetativa, la literatura original (Britton y Rose, loc. cit.) sólo se refiere a "flores pequeñas, blancas (?), solitarias", si exceptuamos la descripción detallada del pedicelo.

Por otra parte, los caracteres originalmente atribuidos al eje pedicelar: "pedúnculo muy corto (2-3 mm de largo), carnoso, articulado cerca de la base, portando 1-3 brácteas foliosas", son válidos sólo para las flores distintamente masculinas -como se verá más adelante- teniendo en cuenta que en las verdaderas pistiladas la porción superior del eje floral se ensancha en un hipanto subglobular de más de 1 cm de diámetro, del que no existe referencia alguna. El hipanto porta las brácteas, no así la zona peduncular, reducidísima (las flores ovulíferas son poco menos que sentadas). Estas cuestiones habrían sido advertidas por los autores del taxon de haber dispuesto de ejemplares orgánicamente femeninos en sus descripciones, lo cual sugiere que el tipo de Wrigh fue colectado en

pie masculino, y probablemente también las exsiccata de Britton y Eggers si corresponden a plantas florecidas (?), hecho este último que no se consigna en el texto de la obra (Britton y Rose, loc. cit.).

En mayo de 1917 una planta colectada por J.F.Cowell y el propio Britton en la Ensenada de La Mora, al este de Pílon, en la actual provincia Granma, floreció en el Jardín Botánico de Nueva York. Fueron estas flores las que completaron la diagnosis de *Peireskia cubensis* s. lat. en el primer volumen de la extensa monografía de N.L.Britton y J.N.Rose sobre la familia (1919). Después de los detalles del perigonio, los autores señalan: "estambres numerosos de cerca de 6 mm de largo; anteras amarillas; ovario turbinado, desnudo, inerme; fruto no observado".

También corresponde esta descripción de 1919, enmendada y ampliada, a una flor masculina; la longitud de los estambres de las plantas poliníferas colectadas en años recientes en la gran población de Santa Cruz del Sur (HAJB n. 32053-54), en la provincia de Camagüey, es muy similar, y lo mismo la forma del hipanto. Las flores ovulíferas de esta población de Santa Cruz (HAJB n. 32051-52) muestran por el contrario estambres abortados de longitud bastante menor, sobre hipantos muy diferentes. No es por tanto casual que Britton y Rose omitieran los detalles del pistilo, y por supuesto, ignoraran los frutos.

Años después, F.M.Knuth (Backeberg y Knuth, 1935) elevaron al rango genérico un antiguo subgénero de A.Berguer, *Rhodocactus*, distinguiendo numerosas especies arbóreas o arbustivas con ovario ínfero, de otro grupo mucho más reducido, de trepadoras y arbustivas con ovario súpero o semiínfero. La planta cubana segrega al nuevo género *Rhodocactus*, conociéndose en lo sucesivo como *R. cubensis* (Britt. et Rose) Knuth. Alain y León (1953) lo tratan de esta manera, tomando las descripciones de Britton y Rose como fuente bibliográfica principal. Si bien ahora hay breves referencias al fruto, aún no se describen los pistilos ni se adicionan nuevos elementos diagnósticos a los ya conocidos caracteres florales.

En cuanto a los órganos reproductores se refiere, no hay duda de que las diagnosis poco detalladas y carentes de observaciones anatómicas (v.g. en el corte longitudinal del hipanto), basadas mayormente en material seco, explican en alguna medida que la concurrencia de los sexos en las flores supuestamente monoclinas de *R. cubensis*, haya sido erróneamente interpretada<sup>(1)</sup>. Sin embargo, la causa que en última instancia determinó que hasta la fecha no se reparara en la independencia de androceos y gineceos con respecto a tálamos y pies, parece que se debió al hecho simple y fortuito de no haber nunca colec

(1) El corte longitudinal del hipanto masculino hubiera hecho sospechar en un caso de pleogamia, o al menos de androcinamia.

tado individuos femeninos en floración. Esta casualidad es tanto más sorprendente, al tenerse la evidencia del hallazgo de plantas fructificadas con posterioridad a los trabajos originales que sentaron pauta.

Sin los recursos de la disección, o de una acuciosa observación en vivo, se creyó funcional el pistilo reducido y abortado de las flores masculinas, lo que era por decirlo así, casi de esperar, si de los 16 taxa del género (Backeberg, 1974) no había uno solo reportado con flores diclinas o pleógamas (en cualesquiera de los tipos de poligamia conocidos), ni siquiera con tendencia andro o ginodínamas, incluido *Rhodocactus portulacifolius* (L.) Knuth, de Haití, especie relativamente próxima a la nuestra, de la que se conocen bien flores, frutos y semillas.

La gran cantidad de ejemplares florecidos estudiados en las comunidades de Santa Cruz del Sur, en Camagüey, y en la provincia de Sancti Spiritus, así como los hábitos y flores de individuos provenientes de las regiones orientales del país, cultivados en el Jardín Botánico de Cienfuegos y en el Nacional, no dejan lugar a dudas de que la separación de los sexos en *Rhodocactus cubensis* s. lat. lejos de ser un hecho fortuito o variable, es presumiblemente un carácter de muy alta constancia en la especie; aunque desde el punto de vista estrictamente taxonómico la diclinia no es atributo de

trascendencia al compararlo con los más esenciales caracteres distintivos, por su constancia en nuestra especie y su fácil caracterización, y por el significado que adquiere en una familia donde su expresión es de excepcional rareza, tiene para *R. cubensis* indiscutible valor diagnóstico. Por ello la diagnosis original del taxon, carente de la descripción detallada de los órganos reproductores, se completa con los atributos orgánicos adscritos al patrimonio hereditario -hasta ahora desconocidos- que distinguen a una planta masculina, de una femenina de su misma especie.

*Rhodocactus cubensis* (N.L.Britton et J.N.Rose) F.M.Knuth in Backeberg, K. et F.M.Knuth, Kaktus-ABC, 48, 96, (1935).

Bas: *Peireskia cubensis* N.L.Britton et J.N.Rose, Torreya 12: 13 (1912).

*Adde ad descriptionem:* Arbor dioeca; *floribus masculinis* expansis 3-4 cm diam. solitariis terminalibus e ramis abbreviatis plerumque 0.7-13 cm long. erumpentibus breviter pedunculatis; pedunculo 2.5-4.5 mm long. et 1.6-2.4 mm diam. saepe inermi glabro, 1-2 raro 3 phyllis ellipticis, elliptico-rhomboideis vel oblanceolatis 1.1-2 cm long. et 0.6-1.3 cm lat., basi leviter attenuatis sed brevissime petiolatis, apice acutis carnosis concoloribus, nervo medio et lateralibus utrinque haud vel vix manifeste percursis, laxe spiraliter dispositis, in axilla tomentum badium et aculeos pungentes singulos

vel binos strictos 1-4 mm long. et circa 0.4 mm diam.  
aliquando gerentibus munito; receptaculo late obconico  
inermi 5-8 mm long. et 6.1-9.5 mm diam. summo, foliis 0-2  
plerumque ellipticis parvis 0.6-1 cm long. et 4-6 mm lat.  
carnosis insidentibus illis in tepala perigonii abrupte  
transeuntibus; tepalis exterioribus perigonii 4-5, in-  
fimis carnosulis aovatis vel oblongo-aovatis apice sae-  
pissime rotundatis aliquando subemarginatis 6-12 mm long.  
et 5-10 mm lat. viridulis interdum margine minute por-  
phyreis usque roseo-lilacinis, mediis elliptico-oblongis  
vel oblongis basi carnosulis pallide aut flavide viri-  
dulis margine extensis subpetaloideis laete roseo-lila-  
cinis apice rotundatis vel leviter emarginatis 11-18 mm  
long. et 8-11 mm lat., interioribus 7-11 subspatulatis  
oblongo-obovatis vel obovatis aliquatenus inaequilateris  
apice late emarginatis interdum rotundatis petaloideis  
laete roseo-lilacinis basi pauxillum pallidis margine  
aliquantum undulatulis priora duplo et ultra superanti-  
bus usque subaequantibus vel paulo superantibus  
1.6-2.1 cm long. et 8-13 mm lat.; staminibus subaequi-  
longis exterioribus paululum decrescentibus tepalis in-  
terioribus brebioribus 4-9 mm long., filamentis fili-  
formibus roseolilacinis basi etiam pauxillum pallidis,  
antheris oblongis valde polliniferis albide ermineo  
flavis circa 1 mm long., stylis admodum ut videtur  
nullimodo fungentibus deminutis quam staminibus multo  
minoribus plus minusve 3 mm long., stigmatibus minutis-  
simis vestigialibus 0.4 mm long. apicem lacinosam

referentibus, ovario nullo; *floribus foemineis* mallu-  
viatis 2-3 cm diam.; pedunculo 2-3 mm long. et  
1.8-3 mm diam. etiam plerumque 1-2 phyllis; receptaculo  
dilatato late ovato vel subgloboso 0.9-1.4 cm long.  
et. 0.9-1.3 cm lat., foliis 1-3 ellipticis vel late  
ellipticis aut elliptico-rhomboideis usque oblanceolatis  
carnosis 0.8-1.7 cm long. et 0.4-0.8 cm lat. insiden-  
tibus illis in tepala perigonii statim transeuntibus;  
tepalis exterioribus perigonii plerumque 5, infimis  
carnosulis saepe orbiculatis vel aovatis apice omnino  
rotundatis 4-8 mm long. et 4-7 mm lat. viridulis in-  
terdum margine minute porphyreis usque roseo-lilacinis,  
mediis aovatis vel elliptico-oblongis basi carnosulis  
pallide aut flavide viridulis margine extensis subpeta-  
loideis laete roseo-lilacinis apice rotundatis 8-15 mm  
long. et 6-10 mm lat., interioribus 8-11 subspatulatis  
oblongo obovatis vel obovatis nonnumquam paululum inae-  
quilateris apice late emarginatis raro rotundatis aut  
truncatis basi interdum quodammodo aliquid attenuatis  
petaloideis laete roseo-lilacinis basi pauxillum palli-  
dis margine aliquantum undulatis 1.1-1.8 cm long. et  
5-12 mm lat.; staminibus abnormalibus nullo modo fer-  
tilibus paucis minutissimis vix conspicuis circa 2 mm  
long., antheris tantummodo punctiformibus omnino vacuis;  
stylo valido tereti minute striato stamina superante  
3-5 mm long. et 1-2 mm diam., stigmatibus 7-10-radiato pa-  
llide viridulo 6-10 mm diam., radiis plus minusve diva-  
ricatis cylindraneo-depressis dorso fere plano-rotunda-

tis facie minutissime denseque papillosis tamquam 3-8 mm long. et 1 mm diam. apice praecipue obtusis vel rotundatis interdum quodammodo paululum emarginatis vel raro incisus nunc scilicet bifidis; ovario intus subgloboso 4-7 mm diam., ovulis numerosis lateraliter affixis; fructibus inermibus glabris plerumque subsphaeroideis aut sphaeroideo-obovatis vel oblatis 1.8-3 cm diam., viridibus nitidis, foliis receptaculorum 0-3 saepe 2 persistentibus, cicatricibus perigoniorum delapsorum paulum recavis fuscis 6-9 mm diam.; seminibus complanato-subrotundatis nigricantibus plus minusve 2.5 mm diam. minutissime lineolis reticulatis sub microscop. exsculptis.

*Spicimina visa*: Prov. Oriente (Santiago de Cuba), alrededores de la laguna de Baconao, cerca de Sigua, en un potrero, m. marzo 1959, fl. masculinas: M.López-Figueiras n. 2990 HAJB; Prov. Oriente (Guantánamo), al oeste de la Bahía de Guantánamo, en monte seco, m. junio 1967, estéril: J.Bisse y L.Rojas n. 2341 HAJB; Prov. Cienfuegos, cultivado en el Jardín Botánico de Cienfuegos, m. marzo 1974, estéril: A.E.Areces n. 25006 HAJB; *ibid.*, m. julio 1974, estéril: A.E.Areces n. 25036 HAJB; Prov. Camagüey, 1 Km al noreste de Santa Cruz del Sur, en sabanas, m. febrero 1975, estéril: A.E.Areces y A.Álvarez n. 25362 HAJB; Prov. Sancti Spíritus, 2 Km al oeste del Central 7 de Noviembre (antiguo Natividad), en sabanas de *Copernicia gigas*, m. noviembre 1975, estéril:

A.E.Areces n. 31163 HAJB; Prov. Guantánamo, Baracoa, Cajobabo, en el camino de Cajobabo a Arroyón, m. febrero 1976, estéril: A.E.Areces n. 31164; Prov. Camagüey, Santa Cruz del Sur, en sabanas a 1 Km al norte de la Ciudad, m. mayo 1976, fl. femeninas y frutos: A.E.Areces n. 32051 HAJB; ibid., fl. femeninas y frutos: A.E.Areces n. 32052; ibid., fl. masculinas: A.E.Areces n. 32053 HAJB; ibid., fl. masculinas: A.E.Areces n. 32054 HAJB; et multis in locis naturalibus praet. vidi.

### *Discusión*

Es muy evidente que el desarrollo desigual de los sexos de *Rhodocactus cubensis*, en diferentes pies, hace que los individuos pistilados (con estambres vestigiales y abortados, carentes de polen), y aquellos con androceos normales (carentes de ovario), se distingan a tenor de sus posibilidades fisiológicas, en individuos femeninos e individuos masculinos, respectivamente. Por lo que puede deducirse de la experiencia de haber observado plantas adultas en cultivo durante varios años, esta distinción es inconvertible y se mantiene como tal durante toda la vida del individuo. No se han registrado diferencias somáticas entre ejemplares de uno y otro sexo que permitan reconocerlos sobre la base de caracteres vegetativos (holándricos u hológinos), por los métodos tradicionales.

*R. cubensis* lat. s. es por tanto una especie dioica, con los sexos perfectamente separados en ambas generaciones. La polinización de sus flores diclinas debe considerarse a la vez eufíllica y oligofíllica, en razón a que siendo por una parte obligadamente regular, por otra intervienen en ella vectores de varios grupos zoológicos (hemos observado Himenópteros y Lepidópteros sobre las flores). Su condición de dioica la separa en alguna medida del tipo común de especie arbórea tropical, en general caracterizada por un sistema de polinización no muy especializada, pero donde la autogamia es bastante frecuente.

Salvando la opinión de aquellos que aseguran que los principios de la distribución del sexo en las plantas, muy raramente son de una consistencia absoluta, no puede dudarse de que la dioecia de nuestro *Rhodocactus* le permite sortear con seguridad las inconveniencias de la autofecundación; si bien la eficacia de este mecanismo adquirido secundariamente se logra, como es lógico, a expensas del porcentaje relativamente alto de la población que no produce semillas (del orden del 60-65 %), tiene por otra parte la incuestionable ventaja de asegurar en todos los casos el intercambio génico en las poblaciones de cada residencia continua, sacando los mayores beneficios al mecanismo de la polinización. Los cruzamientos alógamos tienen lugar entre los individuos de un mismo grupo o colonia, y en menor, pero significativo grado, entre las colonias de la población.

La distribución independiente de los sexos en *R. cubensis* parece ser en sí misma irrelevante en la ecología de su polinización. Bien entendido que por razones prácticas limitamos la consideración de los sexos a las dos funciones básicas; la deposición del polen, y su recepción. Tanto como a la polinización concierne, el efecto de la separación de los pistilos y estambres realmente significa la separación de las dos funciones. Si tenemos en cuenta que la evolución morfológica de las flores unisexuales está fuertemente influida por las demandas contrastantes de estas dos funciones, no nos resultará difícil explicar las grandes diferencias entre las flores de uno y otro sexo, en lo que a hipanto, androceo y gineceo se refiere. Exceptuamos de este proceso de evolución divergente al perigonio, puesto que, como aparato de reclamo de corte corolino, cumple en ambos tipos florales con la misma función. De no haber mediado este, serían las flores diclinas de nuestro *Rhodocactus* exponentes extremos de las dos funciones sexuales básicas, y en conformidad, muy probablemente lo serían también de la disimilitud morfológica.

Por haber alcanzado el *Rhodocactus* de Cuba (s. lat.) la condición de especie dioica, grado extremo de la diversificación sexual, debe considerarse en ese sentido, evolutivamente diferenciada de las 15 especies restantes del género. Habrá que sumarla también al reducidísimo número de miembros de las *Cactaceae* que muestran, completa o incompletamente, este interesante carácter.



Figura 1.

Flor masculina de *R. cubensis*, de un ejemplar del mismo sexo procedente de las cercanías del central Siete de Noviembre (Natividad) al Sur de la provincia de Sancti Spíritus.

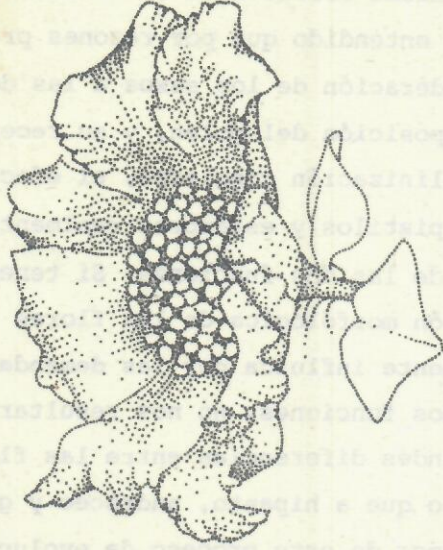


Figura 2.

Flor masculina (algo esquematizada) de un ejemplar del mismo sexo. Tanto a este dibujo como los restantes (Fig. 3-6) fueron tomados de árboles florecidos, procedentes de la gran población de Santa Cruz del Sur, de la provincia de Camagüey. Original.

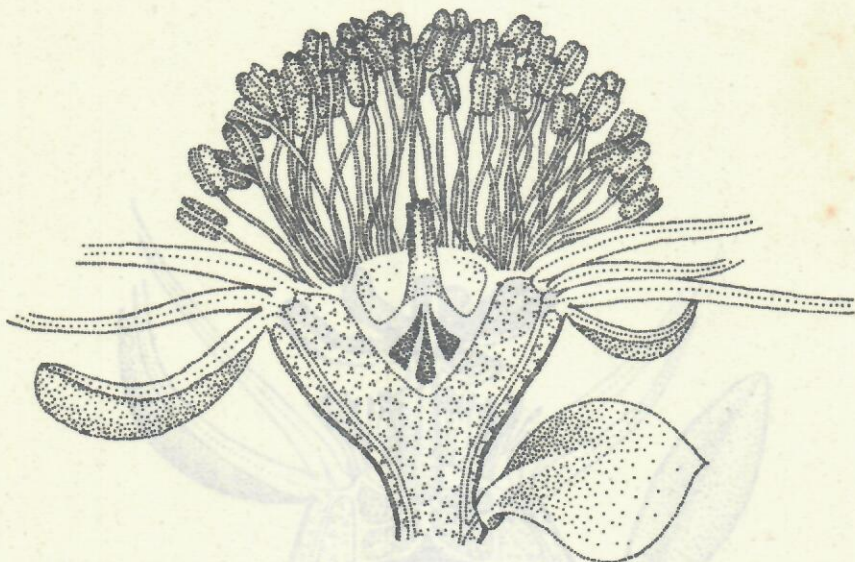


Figura 3. Sección media (algo esquematizada) de la flor masculina.

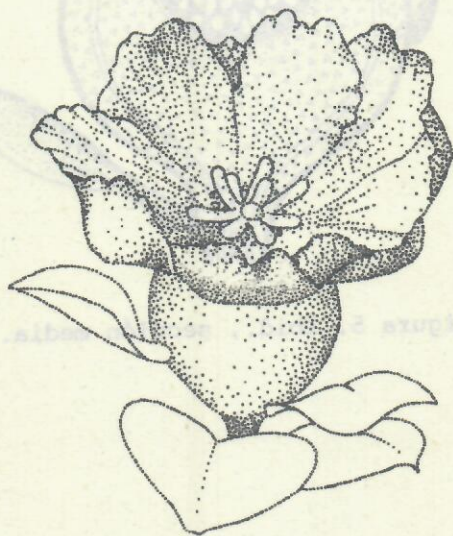


Figura 4. Flor femenina (algo esquematizada) de un ejemplar del mismo sexo.

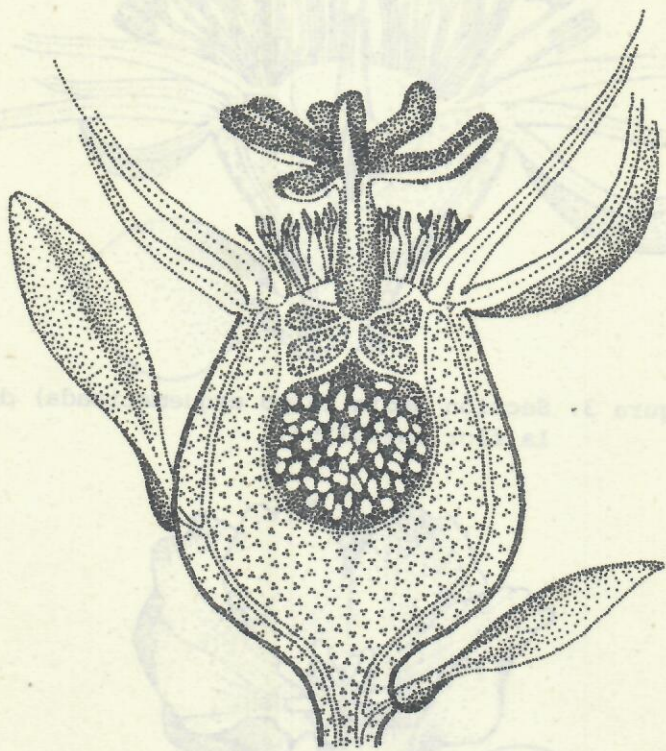


Figura 5. Ibid., sección media.

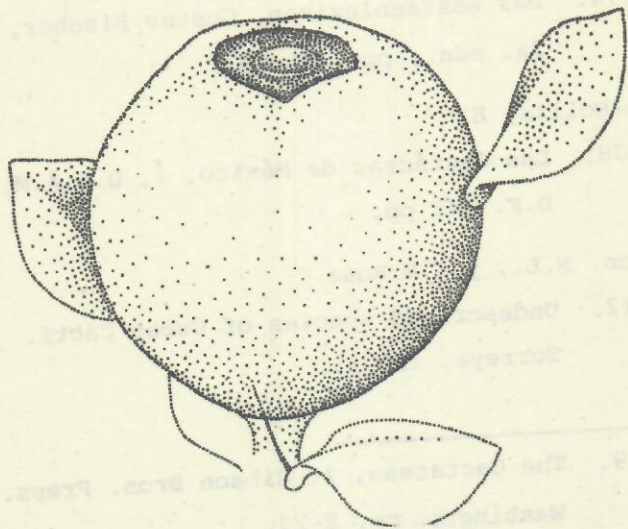


Figura 6. Fruto maduro, de un ejemplar femenino (del material conservado en solución fijadora FAA).

## BIBLIOGRAFÍA

Backeberg, K., y F.M. Knuth

1935. Kaktus-ABC. Gyldendalske Boghandel,  
Copenhage. 432 pp.

Backeberg, K.

1974. Das Kakteenlexikon, Gustav Fischer, Jena  
3a. edn., pp. 395-397.

Bravo-Hollis, H.

1978. Las Cactáceas de México, 1. U.N.A.M., México  
D.F. 743 pp.

Britton, N.L., y J.N. Rose

1912. Undescribed species of Cuban Cacti.  
Torreya, 12: 13.

---

1919. The Cactaceae, 1. Gibson Bros. Press.,  
Washington pp. 8-24.

Castellanos, A., y H. Lelong

1943. Cactaceae en Descolei. Gen. Spec. Plant.  
Argent., 1. G. Kraft Ltda., Buenos Aires.  
pp. 47-142.

Craig, R.T.

1945. The Mamillaria Handbook. Abbey Garden Press.,  
Pasadena, Cal. 390 pp.

Faegri, K., y L. Van der Pijl

1966. The Principles of Pollination Ecology.

Pergamon Press, Londres. 1a. edn., 248 pp.

León, Hno., y Hno. Alain

1953. Flora de Cuba, III. Cont. Ocas. Museo Hist.

Nat. Colegio "De La Salle", 13: 357-360.

Recibido: 18 de abril de 1983.