

DESARROLLO Y ANATOMÍA FLORAL DE DOS ESPECIES DE *ECHINOCEREUS* DE LA SIERRA DE JUÁREZ, CHIHUAHUA, MÉXICO

FLORAL DEVELOPMENT AND ANATOMY OF TWO *ECHINOCEREUS* SPECIES OF SIERRA DE JUAREZ, CHIHUAHUA, MEXICO

✉ MARLEE CORAL VILLALPANDO-MARTÍNEZ¹, ✉ SHEILA DE LA TORRE¹, ✉ TERESA TERRAZAS², ✉ COYOLXAUHQI FIGUEROA^{1*}

¹Herbario UACJ, Departamento de Ciencias Químicas Biológicas, Instituto de Ciencias Biomédicas, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Chihuahua, México.

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

*Autor para correspondencia: cfigueroa@uacj.mx

Resumen

Antecedentes: La investigación sobre la ontogenia floral en cactáceas es escasa; ésta es fundamental para conocer la identidad de los órganos florales e identificar caracteres taxonómicos valiosos. En esta investigación se analizó y comparó el desarrollo floral de dos especies de *Echinocereus*.

Hipótesis: El desarrollo de los verticilos florales de las dos especies de *Echinocereus* será en orden centripeto.

Especies de estudio: *Echinocereus stramineus* (Engelm.) F. Seitz, 1870 (Sección *Costati*) y *E. coccineus* Engelm., 1848 (Sección *Triglochidiati*).

Sitio de estudio: Sierra de Juárez, Ciudad Juárez, Chihuahua, México, año 2019.

Métodos: Se recolectaron yemas, botones florales y flores en antesis y se procesaron por medio de técnicas de microscopía óptica y electrónica de barrido.

Resultados: Se establecieron ocho etapas del desarrollo floral, desde la organogénesis temprana hasta la antesis. Las yemas florales son errumpentes. La organogénesis es centripeta en el siguiente orden: tépalos externos, tépalos internos, estambres y carpelos. La diferenciación de los estambres es centrífuga, con particularidades en cada especie. Los carpelos muestran fusión congénita, desarrollando un gineceo sincárpico, unilocular y con placentación parietal. La porción apical de los carpelos forma los lóbulos del estigma (8-12). Se observó constantemente la bifurcación de uno de los lóbulos del estigma en ambas especies.

Conclusiones: El lóbulo estigmático bifurcado podría tener valor taxonómico, pero deberá ser evaluado posteriormente en estudios comparativos que incluyan otras especies de *Echinocereus*. Esta investigación permitió comprender como se forma cada órgano floral y detectar caracteres con importancia taxonómica como la epidermis taninífera de los tépalos y el grosor de la columna.

Palabras clave: Lóbulo estigmático bifurcado, organogénesis, yemas errumpentes.

Abstract

Background: Research on floral ontogeny in cacti is scarce; this is essential to know the identity of the floral organs and to identify valuable taxonomical characters. In this research the floral development of two species of *Echinocereus* was analyzed and compared.

Hypothesis: The development of the floral whorls of the two species of *Echinocereus* will be in centripetal order.

Study species: *Echinocereus stramineus* (Engelm.) F. Seitz, 1870 (*Costati* section) and *E. coccineus* Engelm., 1848 (*Triglochidiati* section).

Study site: Sierra de Juarez, Ciudad Juarez, Chihuahua, Mexico, year 2019.

Methods: Buds, floral buds and flowers in anthesis were collected and processed by optical and scanning electron microscopies.

Results: Eight stages of floral development were established from early organogenesis to anthesis. The floral buds are erumpent. Organogenesis is centripetal in the following order: outer tepals, inner tepals, stamens and carpels. The stamens differentiation is centrifugal, with particularities in each species. The carpels show congenital fusion by developing a unilocular syncarpous gynoecium with parietal placentation. The apical portion of the carpels formed the stigma lobes (8-12). The bifurcation of one of the stigma lobes in both species constantly was observed.

Conclusions: The bifurcated stigmatic lobe could have taxonomic value, but it should be evaluated in a comparative study that includes other species of *Echinocereus*. This research allowed us to understand how each floral organ is formed and to detect possible characters with taxonomic importance as for taniniferous epidermis in the tepals and the columnar width.

Keywords: Bifurcated stigmatic lobe, erumpent bud, organogenesis.

Las descripciones morfológicas de las flores en la familia Cactaceae son comunes en los tratamientos taxonómicos (Fuentes-Pérez 2004, Hunt *et al.* 2006), pero aún se carece de suficiente información acerca del desarrollo floral, lo que ha derivado en la incomprensión de la morfología de las flores maduras y genera confusión taxonómica entre los miembros de la familia (Buxbaum 1953, Guzmán *et al.* 2003). Los estudios acerca de la anatomía y del desarrollo de los verticilos florales en Cactaceae, se han enfocado en especies de los géneros *Pereskia* (Boke 1963, 1964, 1966, 1968) y *Opuntia* (Boke 1964, 1980, Ross 1982, Fuentes-Pérez *et al.* 2009), mientras que, en los demás géneros, la ontogenia floral sólo se ha examinado brevemente (Barrón-Pacheco 2017, Hernández-Cruz *et al.* 2018) o se ha enfocado en una estructura floral, por ejemplo los nectarios (Torres-Sánchez 2013, Camacho-Velázquez *et al.* 2019). El desarrollo floral es un tema fundamental en la morfología vegetal, al proveer un mejor entendimiento de la biología y evolución de las angiospermas, describir la iniciación de los órganos florales, explicar los cambios en la configuración morfológica de las flores y proporcionar caracteres morfológicos para la sistemática (Endress 1994, Kaplan 2001, Iwamoto & Bull-Hereñu 2018, Ronse De Craene 2018).

Se eligió investigar el desarrollo floral de *Echinocereus* porque es el tercer género más diverso de Cactaceae, con 44 a 71 especies dependiendo del autor (Taylor 1985, Blum *et al.* 1998, Hunt *et al.* 2006, Sánchez *et al.* 2014, 2018). Las diferencias entre las propuestas taxonómicas existentes son resultado de la carencia de estudios comparativos que describan minuciosamente la morfología y la variación de las especies (Sánchez 2015); así como la evolución convergente de las características morfológicas, que ha generado la agrupación de especies parecidas solo superficialmente (Taylor 1985, Sánchez *et al.* 2019). La monofilia del género *Echinocereus* y la de sus secciones se ha sustentado recientemente (Sánchez *et al.* 2018). Se seleccionó a *E. stramineus* y *E. coccineus* por coexistir y tener abundantes poblaciones en la región de estudio (Sierra de Juárez, Chihuahua); así como pertenecer a dos secciones del género, *Costati* y *Triglochidiati*, respectivamente (Sánchez *et al.* 2019). El objetivo de esta investigación fue analizar el desarrollo floral de *E. stramineus* y *E. coccineus* con morfología floral y biología reproductiva contrastante (hermafrodita y dioica respectivamente), para entender sus diferencias durante las etapas de desarrollo floral.

Materiales y métodos

Colecta. Se recolectaron individuos en antesis de *E. stramineus* y *E. coccineus*, para ser procesados como ejemplares de herbario y se ingresaron en el Herbario UACJ de la Universidad Autónoma de Ciudad Juárez con los

siguientes números 2,412 y 2,413 respectivamente (altitud 1388 m snm, coordenadas: 31° 39.383' N, 106° 34.748' W), ambas especies se obtuvieron en el mismo sitio, en el año 2019. La recolección de las yemas en *E. coccineus* se realizó la primera semana de marzo, los botones florales y las flores en antesis se obtuvieron a mediados de abril. Las yemas en *E. stramineus* se recolectaron durante febrero y marzo, los botones florales en abril y las flores en antesis hasta finales de mayo. Todas las muestras se fijaron inmediatamente en FAA estándar (formol, ácido acético y alcohol, Ruzin 1999) por 48 horas y se almacenaron en etanol al 50 % hasta su procesamiento.

Exomorfología de las yemas. A partir de las observaciones morfológicas se seleccionaron ocho etapas del desarrollo floral que se describen a continuación: etapa 1, protuberancia en la costilla, cambio de coloración de verde a rosa o violáceo; etapa 2, adelgazamiento de la epidermis, se observan brácteas florales a través de ella; etapa 3, yema errumpente, hay ruptura de la epidermis; etapa 4, yema visible, con brácteas y tricomas; etapa 5, crecimiento de botón floral, espinas blanquecinas y brácteas; etapa 6, crecimiento del pericarpelo, se observan brácteas más separadas y porciones verdes del tejido del pericarpelo; etapa 7, cambio de tonalidad en tépalos, naranja o magenta y etapa 8, flor en antesis (Figura 1). Posteriormente, las flores abiertas se disectaron bajo un estereomicroscopio (VELAB UV S5, Velab Co., Texas, McAllen, Estados Unidos de Norteamérica) y fotografiaron con una cámara digital (Canon EOS 6D Mark II, Canon Inc., Tokyo, Japón). La descripción de la morfología floral se basó en la terminología de Buxbaum (1953) y se complementó con las descripciones realizadas por Moore (1967), Bravo-Hollis (1978) y Taylor (1985).

Microscopía electrónica de barrido. Para la observación de los meristemas florales se removieron las brácteas que los protegían. Enseguida, las muestras se deshidrataron en una serie de alcohol etílico (50 hasta 100 %), cinco horas en cada cambio. Posteriormente se secaron a punto crítico con CO₂ en una secadora (Emitech K850, Quorum Technologies Ltd, Lewes, Reino Unido) y se recubrieron con oro utilizando un metalizador/evaporador (Quorum Q150R ES, Quorum Technologies Ltd, Lewes, Reino Unido). Las muestras fueron observadas y fotografiadas en un microscopio electrónico (Hitachi S-2460 N, Hitachi, Tokyo, Japón), operado a 15 kv en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Anatomía. Las muestras fijadas fueron deshidratadas en alcohol butílico en un procesador de tejidos (TP1020, Leica, Wetzlar, Alemania) por 24 horas en cada cambio para después ser incluidas en parafina. Se realizaron cortes

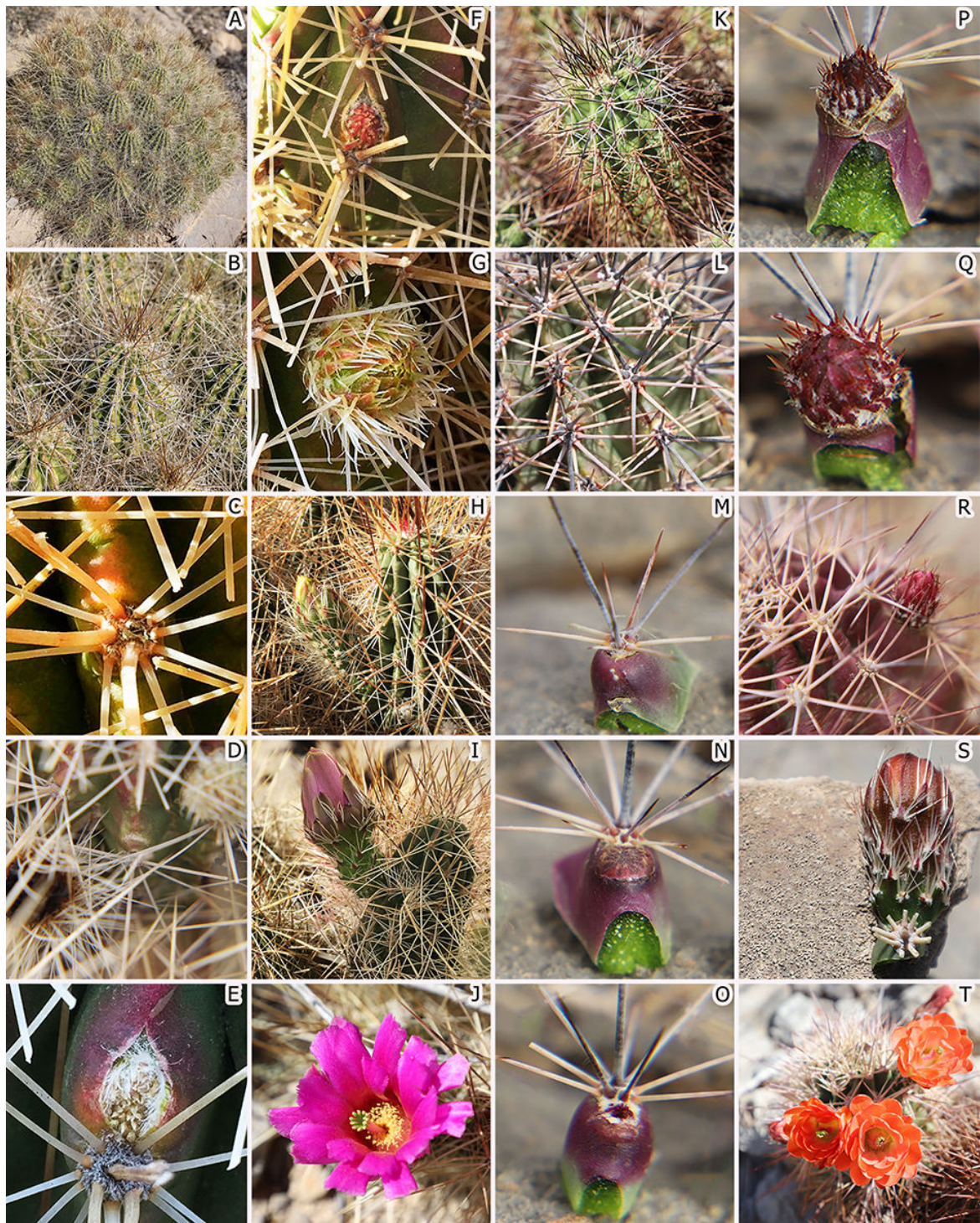


Figura 1. Exomorfoloía del desarrollo floral de *E. stramineus* A. Tallos en estado vegetativo. B. Aréolas y fase vegetativa. C. Etapa 1, protuberancia en la costilla, adyacente a la aréola. D. Etapa 2, adelgazamiento de epidermis. E. Etapa 3, yema errumpente. F. Etapa 4, yema con brácteas y tricomas. G. Etapa 5, crecimiento de botón floral, espinas blanquecinas. H. Etapa 6, crecimiento del pericarpelo. I. Etapa 7, cambio de tonalidad en tépalos. J. Etapa 8, flor en antesis. *E. coccineus* (K-T). K. Tallo en estado vegetativo. L. Aréolas y fase vegetativa. M. Etapa 1, protuberancia. N. Etapa 2, adelgazamiento de epidermis. O. Etapa 3, yema errumpente. P. Etapa 4, yema con brácteas y tricomas. Q. Etapa 5, crecimiento de botón floral, espinas naranjas. R. Etapa 6, crecimiento del pericarpelo. S. Etapa 7, cambio de tonalidad de tépalos. T. Etapa 8, flor en antesis.

longitudinales de 12-14 µm para las yemas florales y cortes transversales y longitudinales para los botones florales y flores en antesis con un micrótopo rotatorio (Leica RM2125, Leica, Wetzlar, Alemania). La tinción de los tejidos se realizó con safranina/verde rápido (Johansen 1940).

Observaciones y mediciones. Las preparaciones permanentes fueron observadas y fotografiadas en un microscopio óptico (OMAX M83EZ-C03S, China) con cámara digital integrada. Se analizó la aparición de los primordios definidos como la primera etapa visible de los órganos florales (Endress 1994) y las características de sus tejidos.

Resultados

Exomorfología de las yemas y botones florales. Durante las primeras cuatro etapas, el desarrollo de ambas especies estudiadas es similar. En estado vegetativo, las costillas del tallo de *E. stramineus* son comúnmente de color verde claro con ligeras tonalidades rosas, mientras que en *E. coccineus* son verde oscuro con tonos guindas (Figura 1A-B, K-L). El tamaño de las costillas varía entre 10-20 mm en ambas especies.

Las yemas florales (meristemo floral y brácteas que lo protegen) en *Echinocereus* surgen individualmente en la región adaxial de las aréolas laterales de los tallos. Las aréolas son circulares con espinas (*E. stramineus* = 9-12; *E. coccineus* = 11-14) y abundantes tricomas blancos, cortos (Figura 1B, L). Durante la primera fase del desarrollo floral aparece una protuberancia en la región adaxial de la aréola, de color verde a rosado en *E. stramineus* o color guinda claro en *E. coccineus* (Figura 1C, M).

Durante la etapa 2, la epidermis de la costilla se adelgaza tornándose translúcida y las brácteas de la yema floral se observan a través de ella (Figura 1D, N). En la tercera etapa, las yemas florales emergen a través de la epidermis del tallo por la ruptura de las células del tejido epidérmico y cortical, denominadas yemas errumpentes (Figura 1E, O). Para la cuarta etapa, es posible observar las brácteas y tricomas que acompañan a la yema y protegen al meristemo floral a través de la apertura epidérmica (Figura 1F, P).

En las etapas posteriores (5-8) ocurre el crecimiento del botón floral y la prolongación del pericarpelo para la formación del tubo floral y las especies estudiadas muestran diferencias en algunos caracteres. A medida que el botón floral aumenta de tamaño, las brácteas comienzan a separarse unas de otras por el crecimiento del pericarpelo y del ovario, éstas cambian gradualmente de color rosado a verde en la base y con el ápice amarillento *E. stramineus* (Figura 1H); además, las espinas del pericarpelo se muestran blanquecinas durante todo el desarrollo

(Figura 1G-I). En cambio, en *E. coccineus* las brácteas permanecen de color guinda en todas las etapas (Figura 1Q-S) y el pericarpelo es verde con espinas naranjas en fases tempranas y después se tornan blanquecinas con la punta oscura en etapas tardías (Figura 1R-S). Cerca de la antesis, en *E. stramineus* la superficie abaxial de los tépalos internos comienzan a adquirir un color rosa púrpuro (Figura 1I) para finalmente tornarse de color magenta en flores en antesis (Figura 1J), mientras que los tépalos externos tienen apariencia de bráctea, de color verde claro al centro, con márgenes morados (Figura 1I). En *E. coccineus*, los tépalos internos cambian de coloración guinda a naranja (Figura 1S, T) y los tépalos externos permanecen de color guinda al centro, con los márgenes naranja (Figura 1S).

Morfología de la flor en antesis. *E. stramineus* tiene flores cíclicas, actinomorfas, hermafroditas, homoclamídeas, epíginas, infundibuliformes, de 6 a 11 cm de longitud, de color magenta brillante (Figura 2A-C), que surgen en la región subapical, entre la tercera y sexta aréola (Figura 1I-J). En *E. stramineus*, los segmentos del perianto son gamopétalos, con las bases fusionadas formando el tubo receptacular (Figura 2A-C). Éstos se disponen en espiral y hay cuatro tamaños diferentes, organizados en dos filas aparentes; los tépalos externos, son oblongos a obovados, con ápice agudo, algunas veces redondo, de color magenta con el nervio central verde. Los tépalos internos, son más largos que los exteriores, de color magenta, oblanceolados, con el margen lateral sinuado, ligeramente emarginado-dentado en la porción distal, apiculado (Figura 2B), de color magenta brillante, a menudo más pálidos hacia la base (Figura 2C). En contraste, las flores de *E. coccineus* son dioicas, campanuladas, de 4 a 6 cm, de color naranja brillante (Figura 2D-F) y surgen en la porción apical del tallo, una cerca de la otra formando una corona alrededor del ápice (Figura 1T). Los tépalos externos son más cortos y angostos que los internos, lanceolados con un ápice rígido, de color carmesí y con la base verdusca, tienen una zona central más oscura. Los tépalos internos son clavados, de color naranja brillante con las bases blanquecinas a amarillentas y una línea central naranja oscura (Figura 2D, E). El androceo en *E. stramineus* está compuesto por estambres poliandros organizados en varias series en espiral; los más internos con filamentos cortos y delgados, ligeramente rosas, o amarillos; incluidos en la corola por debajo de la altura del estigma; soldados por la base del filamento al tubo floral (Figura 2B, C). Las anteras son bitecas, basifijas, versátiles, adnatas y oblongas. En *E. coccineus* los filamentos son rosas en la porción media apical y blancos en la base. Las anteras son rosas (Figura 2E), pero no tienen polen. Se analizaron flores femeninas, debido a que en la época de recolección (13 de abril de 2019) las flores masculinas ya se habían deshidratado.

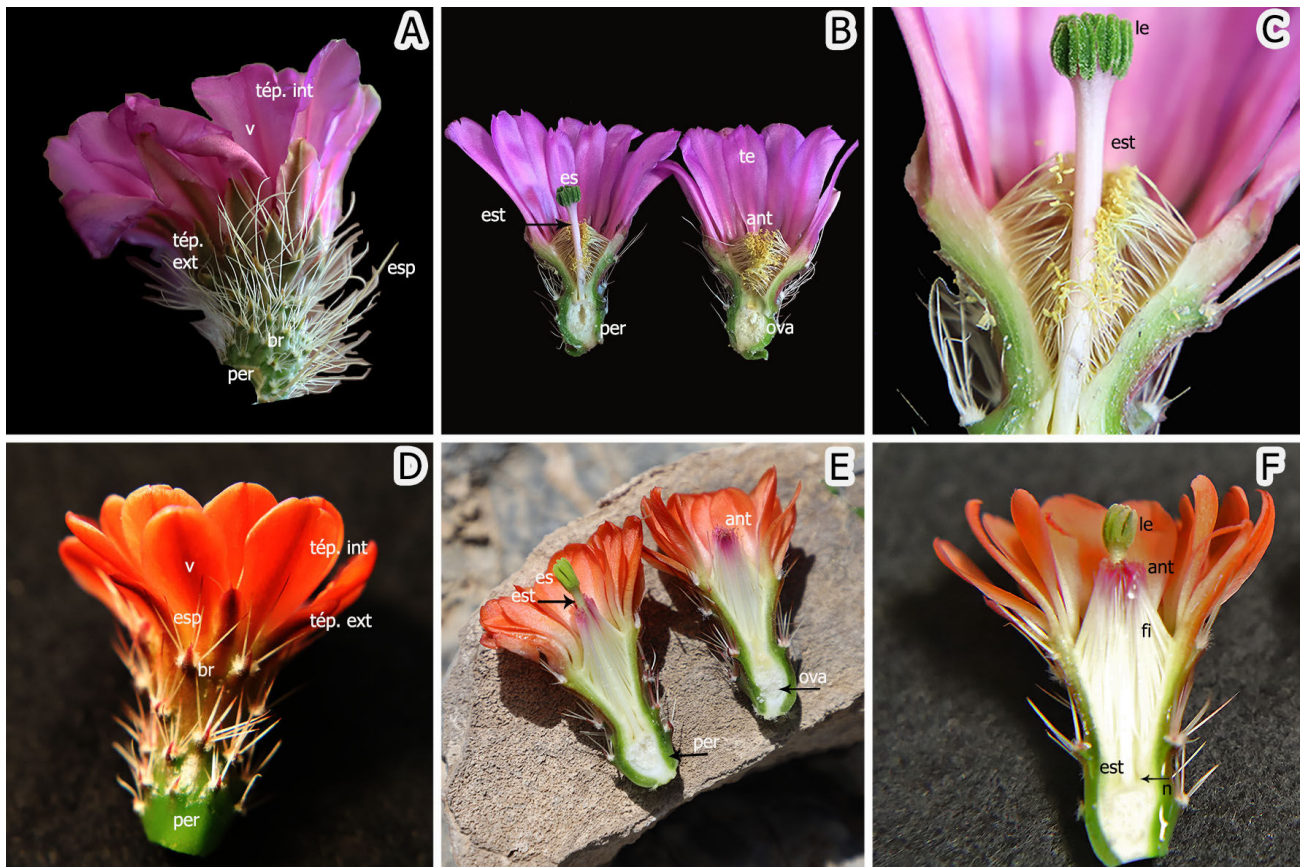


Figura 2. Morfología floral. *E. stramineus*, A-C. A. Vista general de la flor hermafrodita. B. Corte longitudinal de flor. C. Acercamiento al androceo y gineceo. *E. coccineus*, D-F. D. Vista general de la flor femenina. E. Corte longitudinal de flor. F. Acercamiento al androceo y gineceo. ant = anteras, br = brácteas, es = estigma, esp = espinas, est = estilo, fi = filamentos, le = lóbulos del estigma, n = nectario, ova = ovario, per = pericarpelo, te = tépalos, tép. ext = tépalos externos, tép. int = tépalos internos.

Micromorfología y anatomía del meristemo y botones florales. El meristemo floral se desplaza hacia la porción adaxial de la areola y es envuelto por el crecimiento diferencial de la epidermis y córtex que lo rodea (Figuras 3A-C, 4A). Las primeras en emerger son las brácteas, que envuelven y protegen al meristemo floral interno, las zonas en división activa presentan una mayor intensidad de la tinción y el meristemo floral está rodeado por parénquima cortical con grandes células mucilaginosas (Figuras 3D-E, 4A). Los primordios de los órganos florales se forman en el reborde de un meristemo floral convexo con diferenciación centrípeta. La organogénesis floral temprana mostró la siguiente secuencia: primordios de los tépalos externos, tépalos internos, estambres y carpelos (Figuras 5A, 6A), con algunas particularidades en cada especie que se mencionan a continuación.

Los primordios de los tépalos se diferencian en secuencia centrípeta con filotaxia en espiral en ambas especies, por lo que se observan de diferentes tamaños (Figuras 5A-B, 6A). Los primordios de los estambres y carpelos emergen casi simultáneamente (Figuras 3G, 4B-C). Los estambres se diferencian en secuencia centrífuga. Sin embargo, algunos

estambres se diferencian primero en algunas regiones que en otras adyacentes, pero conforme continua la iniciación se forma un aparente primer anillo interno de mayor tamaño y después, aparecen el resto de los primordios de los estambres con arreglo en espiral (Figuras 5A-B, 6A-C). En *E. coccineus*, una vez que todos los estambres han surgido comienzan a diferenciarse las anteras de forma secuencial, primero las más internas seguidas por las más externas, distinguiéndose las tecas y el tejido conectivo (Figura 6D-E). Aunque, en etapas tardías, las anteras se observan deformes, indehiscentes y sin polen (Figura 6I). *E. coccineus* es una especie dioica y aunque la población que se estudió si tenía plantas de los dos morfos sexuales, cuando se colectaron las flores en antesis, solo había femeninas. En *E. stramineus*, la diferenciación de las anteras no es uniforme, se da por regiones, es decir algunas anteras se diferencian primero que otras (Figura 5B-C); en etapas tardías se produce el polen (Figura 5D-E), teniendo una flor hermafrodita (Figura 2C). Los filamentos se diferencian junto con las anteras, pero se alargan hasta que estas se han diferenciado en ambas especies (Figuras 3K, 4H).

Desarrollo floral de *Echinocereus*

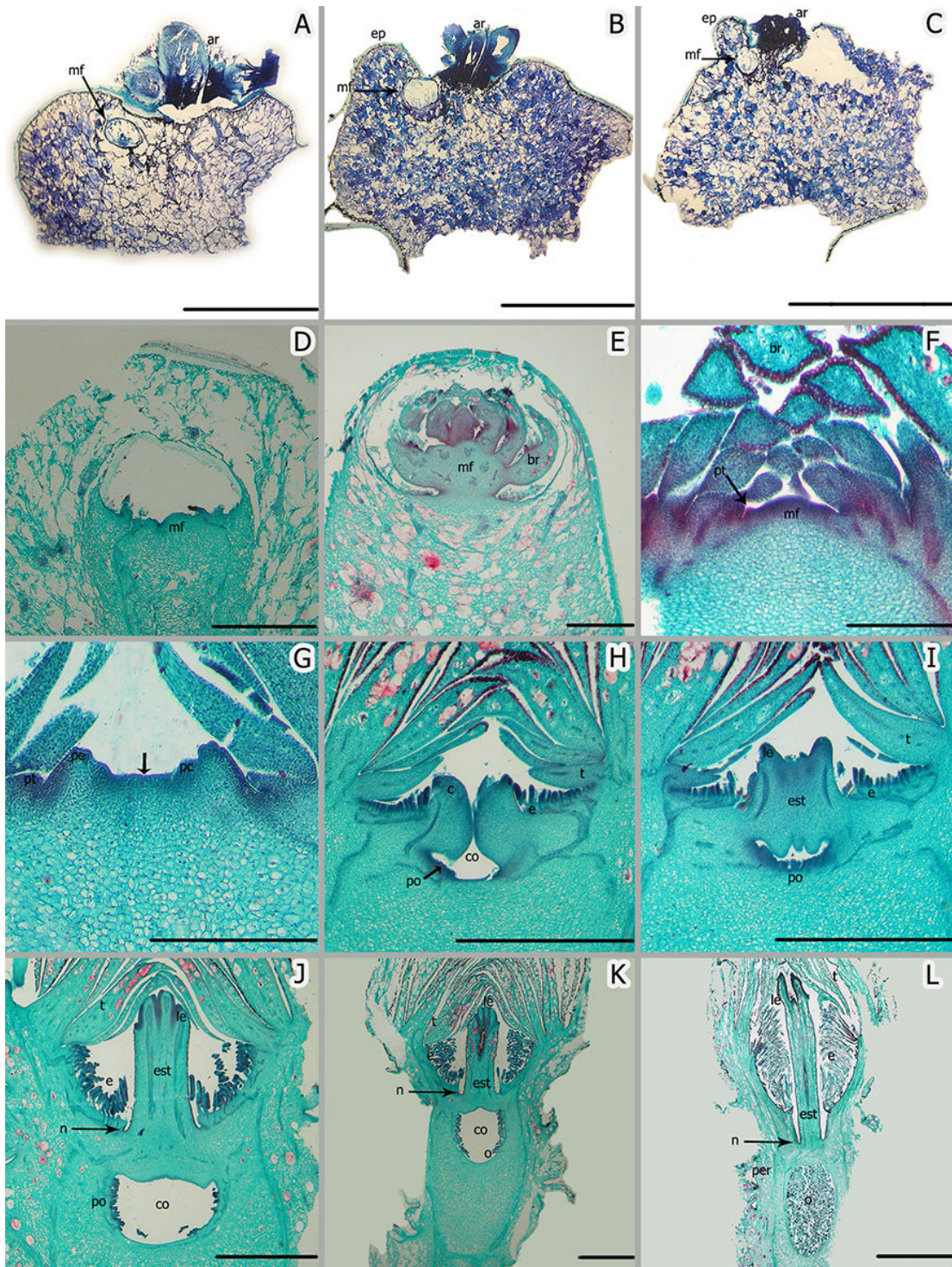


Figura 3. Anatomía del meristemo floral, yemas y botones florales de *E. stramineus*. A-C. Meristemo floral adyacente a la aréola, sección longitudinal. D. Diferenciación del meristemo floral. E. Meristemo floral, brácteas. F. Tépalos dispuestos en espiral, flecha señala un primordio de tépalo. G. Primordios de estambres y carpelos, la flecha indica el inicio de la cavidad ovárica. H. Invaginación de cavidad ovárica. I. Iniciación de lóbulos del estigma, cierre de cavidad ovárica. J. Alargamiento de estilo y diferenciación de las papilas estigmáticas. K. Desarrollo de gineceo. L. Botón en etapa preantética, mostrando todos los verticilos florales diferenciados y el nectario. ar = aréola, br = brácteas, c = carpelos, co = cavidad ovárica, e = estambres, ep = epidermis, est = estilo, le = lóbulos del estigma, mf = meristemo floral, n = nectario, o = óvulos, pc = primordios de carpelos, pe = primordios de estambres, per = pericarpelo, po = primordios de óvulos, pt = primordios de tépalos, t = tépalos. Escalas: A-B, K = 4 mm, C = 5 mm, D-F, H-I = 2 mm, G = 1 mm, J = 3 mm, L = 1 cm.

En etapas tardías de desarrollo, los estambres más externos se ubican en un nivel más alto del pericarpelo, mientras que los más internos se posicionan en un nivel más bajo. Dicha reubicación es causada por el alargamiento del pericarpelo, los estambres no rebasan la altura del estigma en ninguna etapa de desarrollo (Figuras 2C, F, 3L, 4I).

Los primordios de los carpelos surgen simultáneamente como pequeñas protuberancias de tejido con fusión congénita (Figuras 5A-B, 6A-B). Cada carpelo está plegado y es posible distinguir cada uno de ellos (Figuras 5B, 6B). En la porción central del meristemo se forma una depresión que dará lugar a la cavidad ovárica (Figuras 3H, 4D, 5B, 6B), el tejido se invagina para formar una cavidad más grande (Figura 4E-F) y posteriormente empiezan a diferenciarse los lóbulos del estigma (Figuras 3I, 4G, 5E, 6E), éstos aumentan su tamaño, se inicia la elongación del tejido que formará el estilo y la cavidad ovárica comienza a cerrarse (Figuras 3J, 4G, 5H, 6G). Los lóbulos del estigma continúan alargándose apicalmente, comienza la diferenciación de las papilas, el estilo supera en longitud a los estambres (Figura 5H) y en la cavidad ovárica cerrada se observan óvulos en desarrollo (Figuras 3K, 4H). Durante las fases tardías, los lóbulos del estigma desarrollan numerosas papilas (Figuras 5I, 6H) con taninos (Figuras 3L, 4I). En los estigmas de algunos individuos de *E. stramineus* se mostró un lóbulo estigmático bifurcado; mientras que en *E. coccineus* se observó en todos los especímenes. Por lo tanto, parecen tener un lóbulo extra, *E. stramineus* tienen 10 a 12 lóbulos (Figura 5G) y *E. coccineus* de 8 a 11 (Figura 6H).

La diferenciación del nectario ocurre a partir de la sexta etapa de desarrollo, por abajo de la fusión de la base de los filamentos de los estambres más internos ubicados cerca del estilo, formando un margen ligeramente proyectado en el borde de la zona nectarial, la cual se alarga a medida que el botón floral aumenta de tamaño (Figuras 3J-L, 4H, I). Se presentan diferencias morfo-anatómicas entre las dos especies que se describen adelante (Tabla 1). A partir de la sexta etapa, en *E. stramineus* los tépalos y el tejido estilar continúan su elongación y las células epidérmicas están ocluidas por taninos (Figura 7B, M); en el tejido fundamental de las brácteas, tépalos y estilo, hay abundantes idioblastos con mucílago (Figura 3J); mientras que en *E. coccineus* el mucílago aparece primero en las brácteas y hasta la séptima etapa en los tépalos y en el estilo. Los tépalos no presentan epidermis con taninos (Figura 7C), pero si los hay en la epidermis del estilo (Figura 4H).

Anatomía del botón floral. Pericarpelo.- En ambas especies, el pericarpelo (tejido que se encuentra rodeando al ovario, Buxbaum 1953), tiene tejido fundamental formado de parénquima esponjoso con células isodiamétricas de diferentes tamaños y abundantes células de mucílago (Figuras 3L, 4I, 7A). Los haces vasculares que delimitan el pericarpelo forman un anillo y son de tipo colateral (Figura 7A).

Perianto.- En *E. stramineus* la epidermis de los tépalos es uniestratificada integrada por células cuadradas a rectangulares, ocluidas por taninos, con una cutícula delgada y estriada. Los estomas paralelocíticos están presentes en ambas superficies. El mesofilo tiene parénquima laxo, con células isodiamétricas y abundantes células de mucílago; los haces vasculares son numerosos y de tipo colateral (Figura 7B). Contrario a *E. stramineus* en *E. coccineus*, las células epidérmicas de los tépalos no tienen taninos en ambas epidermis, solo algunas células taníferas dispersas en el tejido parenquimatoso (Figura 7C).

Androceo.- En *E. stramineus*, transversalmente, los filamentos son circulares con una epidermis simple de células taníferas y una cutícula estriada. Las células del parénquima son isodiamétricas y de tamaño irregular, algunas con taninos. El haz vascular de tipo anficribal está en el centro del filamento (Figura 7D). Las anteras, en corte transversal, son tetrasporangiadas (Figura 7E). La epidermis es simple y muy delgada de células cuadradas a ligeramente fusiformes por la presencia de papilas. En etapa inmadura, las células del endotecio son rectangulares con engrosamientos desiguales y se observan restos del tapete. El conectivo tiene células irregulares y de tamaño variable, también con taninos. En el centro del tejido conectivo se encuentra un haz vascular de tipo anficribal (Figura 7E). Los granos de polen son tricolpados con espínulas y perforaciones en la exina (Figura 7F, G).

Nectario.- En *E. stramineus* el nectario es de tipo cámara abierta, situado por debajo de la región de inserción de los filamentos más internos y cercano a la base del estilo (Figuras 3L, 7H). En corte transversal, la epidermis tiene células cuadradas a rectangulares con taninos y estomas secretores de néctar (Figura 7I, J). El parénquima nectarífero consta de más de diez estratos de células pequeñas e isodiamétricas muy compactas, con vacuolas grandes y citoplasma denso (Figura 7H). Aunque el nectario de *E. coccineus* comparte la mayoría de las características de *E. stramineus*, la diferencia principal es que la región de células nectaríferas está más cerca de la base del estilo y presenta una apertura más cerrada (Figura 4I).

Desarrollo floral de *Echinocereus*

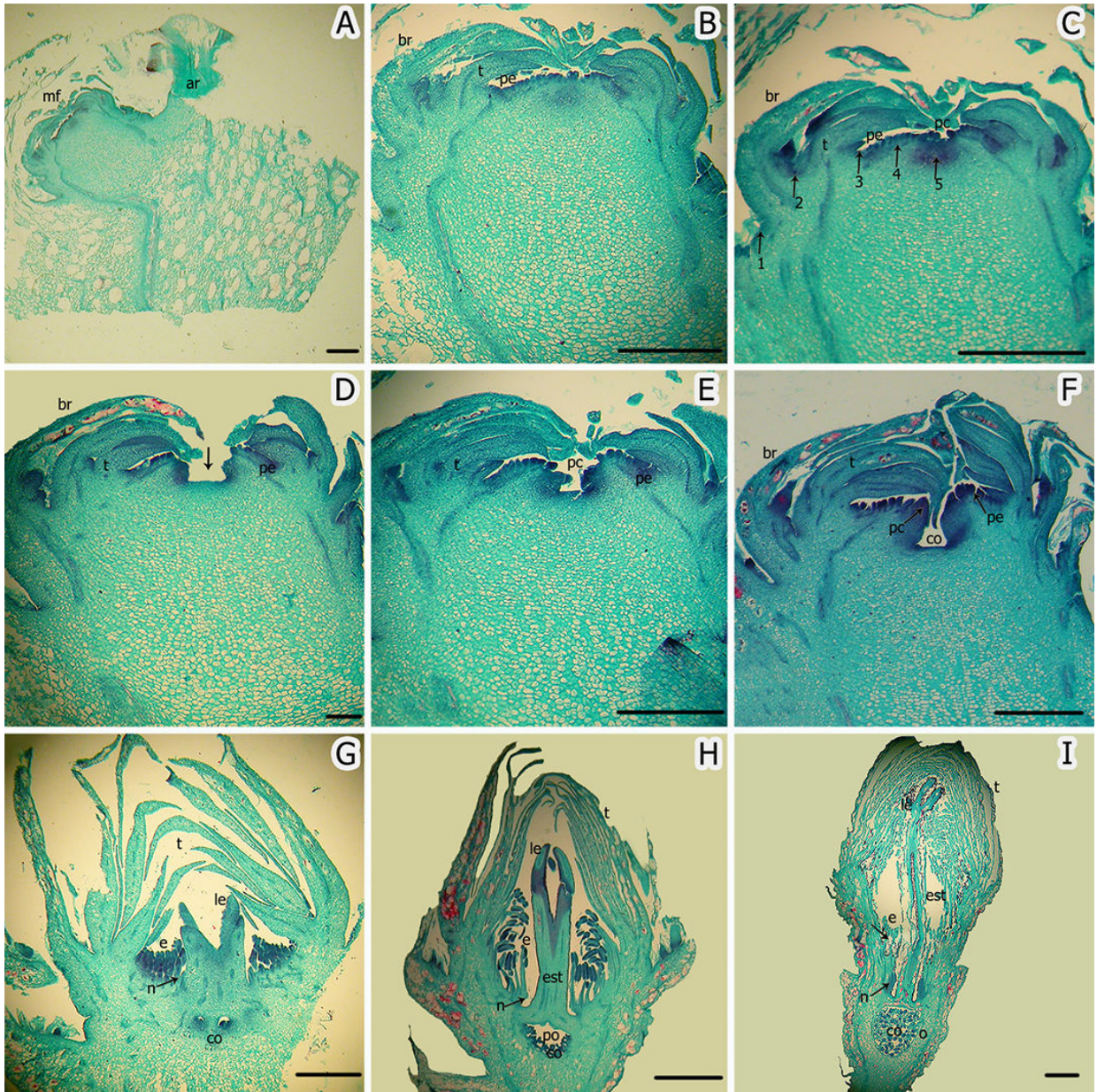


Figura 4. Anatomía del meristemo floral, yemas y botones florales de *E. coccineus*. A. Meristemo floral adyacente a la aréola. B. Brácteas, tépalos y primordios de estambres. C. Desarrollo de tépalos, se muestra región con actividad meristemática en zonas de diferenciación del pericarpelo (flecha 1), tubo floral (flecha 2), tépalos (flecha 3) androceo (flecha 4) y gineceo (flecha 5). D. Depresión en región central del meristemo floral (flecha). E. Primordios de los estambres y carpelos. F. Se muestra invaginación que dará lugar a la cavidad ovárica. G. Diferenciación de lóbulos del estigma, papilas y estambres. H. Alargamiento del estilo y cierre de cavidad ovárica. I. Botón en etapa preantética, mostrando todos los verticilos florales diferenciados, ver estambres atrofiados (flecha). ar = aréola, br = bráctea, co = cavidad ovárica, e = estambres, est = estilo, le = lóbulo del estigma, n = nectario, o = ovario, pc = primordios del carpelo, pe = primordios de estambres, po = primordio de óvulos, t = tépalos. Escalas: Escalas: A-E, G = 1 mm, F, H-I = 2 mm.

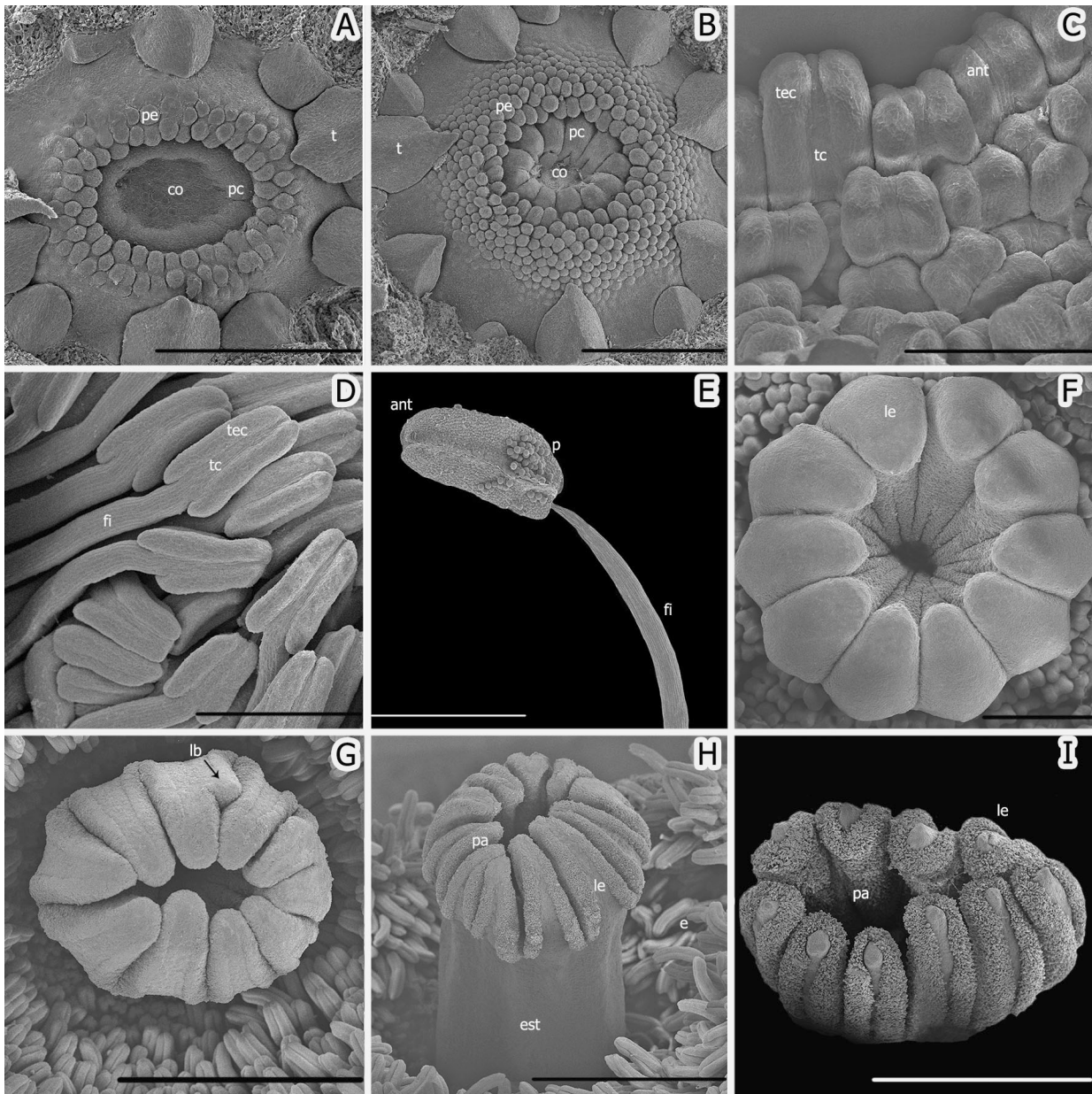


Figura 5. Microscopía electrónica de barrido de la organogénesis floral temprana en *E. stramineus*. A. Tépalos, iniciación de estambres (nótese arreglo en espiral) y carpelos con fusión congénita. B. Diferenciación de estambres adicionales en dirección centrífuga, distinción de los carpelos e iniciación de la cavidad ovárica. C. Acercamiento a estambres mostrando la diferenciación de anteras más internas, tejido conectivo y tecas (nótese grupos de anteras de diferentes tamaños). D. Estambre con antera y filamento alargado. E. Estambre con antera dehiscente, nótese los granos de polen. F. Diferenciación de lóbulos del estigma, iniciación de papilas. G. Lóbulos estigmáticos con papilas ya desarrolladas, inicio de la bifurcación de un lóbulo. H. Alargamiento de estilo. I. Estigma maduro, lóbulos con numerosas papilas. ant = antera, co = cavidad ovárica, e = estambres, est = estilo, fi = filamento, lb = lóbulo bifurcado, le = lóbulo del estigma, p = polen, pa = papilas, pc = primordios del carpelo, tc = tejido conectivo, tec = teca. Escalas: A-B, D, F = 500 μ m, C = 300 μ m, E = 1 mm, G-H = 2 mm, I = 3 mm.

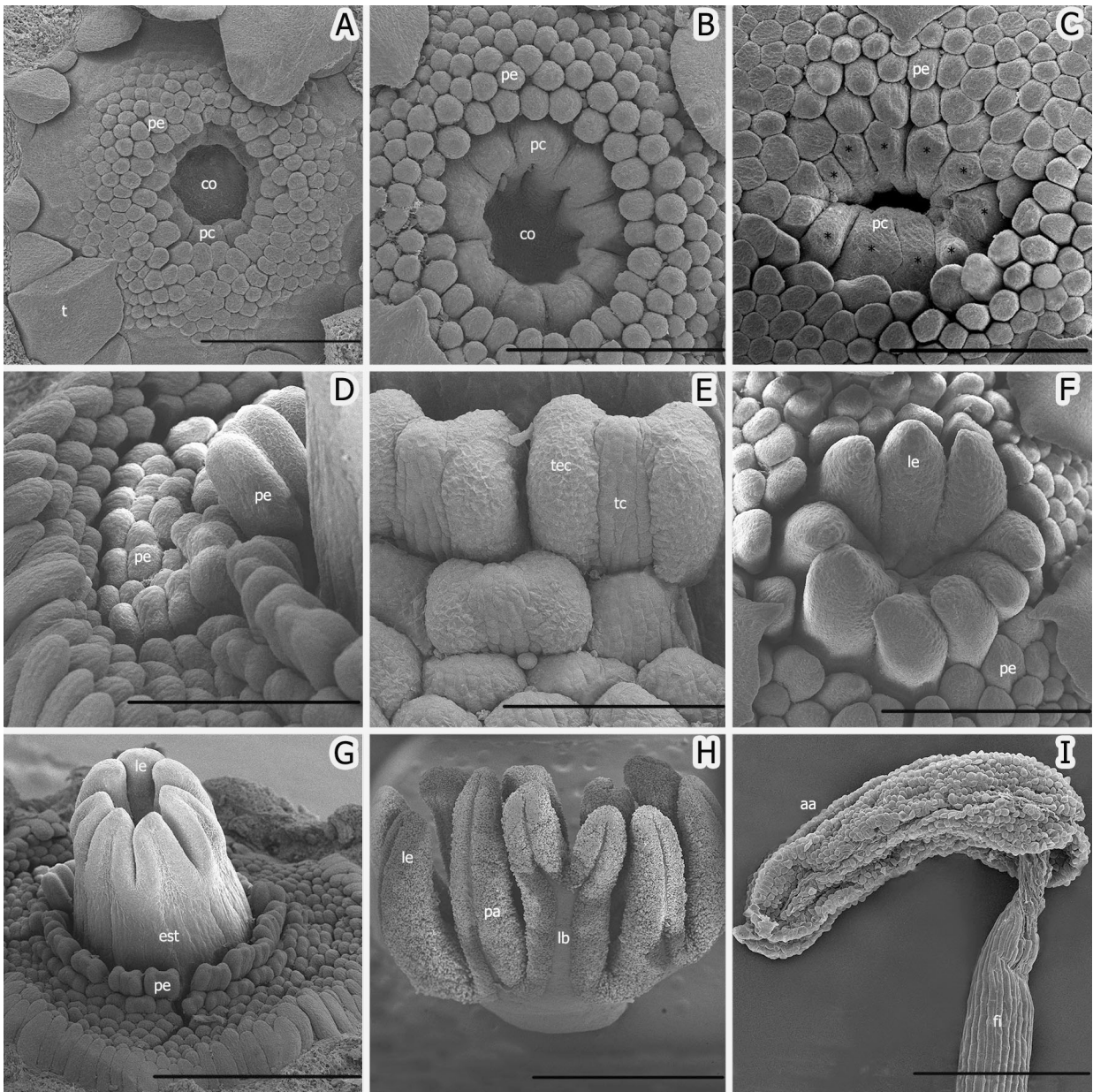


Figura 6. Microscopía electrónica de barrido de la organogénesis floral temprana en *E. coccineus*. A. Primordios de órganos florales, tépalos, estambres (arreglo en espiral) y carpelos. B. Diferenciación centrífuga de estambres, primordios de carpelos y cavidad ovárica. C. Cavidad ovárica casi cerrada. D. Inicio de diferenciación de las anteras, las más internas de mayor tamaño que las externas. E. Tecas y tejido conectivo. F. Diferenciación de lóbulos del estigma, cierre de cavidad ovárica. G. Crecimiento apical de lóbulos del estigma y alargamiento del estilo. H. Estigma maduro con numerosas papilas, se muestra bifurcación de uno de los lóbulos. I. Antera de una flor femenina, madura, atrofiada, indehiscente, nótese deformidad de las tecas. aa = antera atrofiada, co = cavidad ovárica, est = estilo, fi = filamento, lb = lóbulo bifurcado, le = lóbulos del estigma, pa = papilas, pc = primordios de los carpelos, pe = primordios de estambres, t = tépalo, tc = tejido conectivo, tec = teca. Escalas: A, C, F = 500 μ m, B, D = 400 μ m, E = 200 μ m, G = 1 mm, H = 2 mm, I = 300 μ m.

Gineceo.- El gineceo es sincárpico, formado por un ovario ínfero inmerso en el pericarpelo, con placentación parietal y unilocular (Figura 7K). Los óvulos son campilótrofos, bitégmicos, crasinucelados, con funículo largo y curvado (Figura 7L). La columna es la región de fusión y adelgazamiento de los carpelos, desde la parte superior del ovario hasta el estilo, presenta células de parénquima con mucílago y es más ancha, vista en corte longitudinal en *E. stramineus* que en *E. coccineus* (Figuras 3L, 4I; Tabla 1). El estilo es columnar, ligeramente ensanchado hacia el ápice, con abundantes células mucilaginosas y haces vasculares anficribales. Las células epidérmicas externas y del canal estilar están llenas de taninos y contiguo a la epidermis papilosa del canal estilar se encuentra el tejido de transmisión (Figura 7M).

En *E. stramineus*, cada lóbulo estigmático es triangular, visto corte transversal; la epidermis en la porción receptiva es papilosa con el lumen ocluido también por abundantes taninos y subyacente se encuentra el tejido de transmisión constituido por células pequeñas, isodiamétricas y compactas. Hay una porción pequeña del lóbulo donde la epidermis tiene células lisas taniníferas y no hay tejido de transmisión (Figura 7N). Más internamente, hay parénquima laxo, con células de mucílago y al centro el haz vascular. En *E. coccineus*, los lóbulos estigmáticos son similares.

Discusión

Exomorfología de las yemas y botones florales. El desarrollo temprano del meristemo floral es claramente interno al tallo y permanece latente hasta que se diferencia en una yema floral y errumpe la epidermis, como ya había sido mencionado por Ross (1982) y corroborado por

Sánchez *et al.* (2015). La exomorfología de las yemas documentada minuciosamente en este trabajo para *E. stramineus* y *E. coccineus*, coincide con la descripción de Sánchez *et al.* (2015) para diferentes especies del género.

En este trabajo se dividió la ontogenia floral en ocho etapas, considerando la diferenciación del meristemo floral inicial. Hernández-Cruz *et al.* (2018) también establecieron ocho etapas en *Echinocereus*, pero se enfocaron en la identificación y descripción de etapas críticas del desarrollo que permiten identificar como se forman las flores unisexuales en cuatro de las cinco especies de *Echinocereus* que presentan dioicismo funcional (*E. coccineus*, *E. polyacanthus*, *E. pacificus* y *E. mombergerianus*).

Micromorfología y anatomía del meristemo y botones florales. La organogénesis floral temprana de ambas especies de *Echinocereus* coincide, en general, con los reportes de Ross (1982), quien señaló que en *Echinocereus reichenbachii* var. *albispinus* el meristemo inicial es convexo, pero luego sufre una depresión en el centro, los primordios de los tépalos tienen desarrollo centrípeto y en espiral, mientras que los estambres muestran desarrollo centrífugo y los carpelos muestran fusión congénita. En esta investigación se observó que los estambres más internos son los primeros en formarse y parecen constituir un verticilo, de igual manera Ross (1982) notó esto, aunque en realidad los estambres tienen filotaxia en espiral.

Con base en secciones longitudinales anatómicas, se observó que el surgimiento de los primordios estaminales se inician un poco antes que los primordios carpelares, congruente con lo reportado por Buxbaum (1953) en *Nopalxochia*. En contraste, Ross (1982) afirmó que el desarrollo de estambres y carpelos se da de manera simultánea en los géneros de *Echinocereus* y *Mammillaria*.

Tabla. 1. Comparación de algunas características florales y del desarrollo de *E. stramineus* y *E. coccineus*.

Característica	<i>E. stramineus</i>	<i>E. coccineus</i>
Disposición de las flores	Sexta aréola	Apicales
Dioicismo	Ausente	Presente
Longitud de la flor (cm)	6-11	3-6
Color del perianto	Magenta	Naranja brillante
Color de las brácteas del pericarpelo	Verde amarillento	Guinda
Color de las espinas del pericarpelo	Blanquecinas	Blancas con ápice oscuro
Apertura del nectario	Abierto	Abierto con apertura menor
Posición del nectario	Hasta donde comienza la primera fila de estambres	La mitad de la longitud entre la base del estilo y los primeros estambres
Estomas paralelocíticos en el nectario	Presentes	Presentes
Ancho de la columna en sección longitudinal	2 mm	0.5 mm
Número de lóbulos del estigma	10-12	8-11
Taninos en la epidermis de los tépalos	Presentes	Ausentes

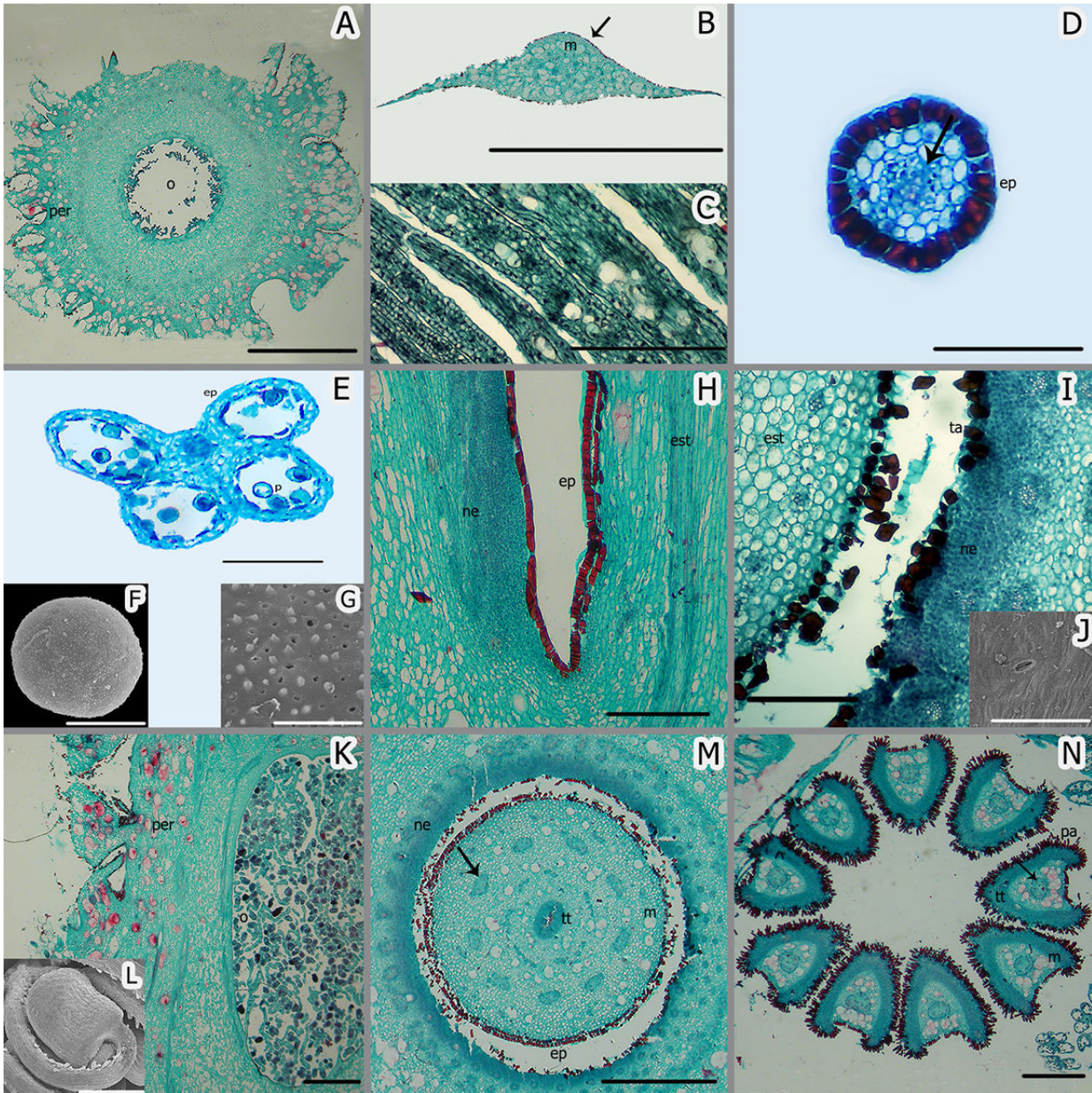


Figura 7. Anatomía de botón floral en pre-antesis, microscopía óptica y electrónica de barrido. *E. stramineus* (A-B, D-I, K-N). *E. coccineus* (C, J). A. Pericarpelo y ovario, sección transversal, ST. B. Tépalos con epidermis taninífera, ST. C. Tépalos sin taninos en la epidermis, ST. D. Filamento de estambre, ST. E. Antera, ST. F. Grano de polen. G. Ornamentación de la exina del polen, espínulas y poros. H. Nectario y estilo, sección longitudinal, SL. I. Nectario, ST. J. Estoma del nectario. K. Ovario, SL. L. Óvulo campilótropo. M. Estilo, ST. N. Lóbulos del estigma, ST. a = antera, en = endotecio, ep = epidermis, est = estilo, le = lóbulos del estigma, m = mucilago, ne = nectario, o = ovario, p = polen, per = pericarpelo, t = tépalos, ta = taninos, tt = tejido de transmisión. Escalas: A = 3 mm, B = 8 mm, C, H, K, M-N = 1 mm, D-E = 100 μ m, F = 30 μ m, G = 5 μ m, I = 500 μ m, J = 20 μ m, L = 250 μ m.

Sería pertinente documentar mejor con series de cortes en etapas de desarrollo menos espaciadas para confirmar si es o no simultáneo el surgimiento de los primordios carpelares y estaminales. Los carpelos se observaron individualmente solo en etapas tempranas del desarrollo ya que después sus márgenes se fusionan formando un tejido continuo. [Ross \(1982\)](#) también reportó tal distinción y después la fusión congénita para otras especies de *Echinocereus*, *Mammillaria* y *Pereskia*. La bifurcación de uno de los lóbulos del estigma en fases tardías del desarrollo se observa por primera vez en *E. stramineus* y *E. coccineus*; existen trabajos previos dedicados al estudio de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (en la cual se incluye a *E. coccineus*) y en ninguno de ellos se menciona la presencia de un lóbulo estigmático bifurcado ([Hoffman 1992](#), [Hernández-Cruz et al. 2018](#)). La bifurcación de los lóbulos estigmáticos fue descrita por [Britton & Rose \(1920\)](#) en las flores de *Hylocereus monacanthus* e *Hylocereus lemairei*, posteriormente [Buxbaum \(1953\)](#) lo confirmó en la segunda especie. Además, [Shurly \(1946\)](#) reportó lóbulos estigmáticos divididos en el género *Mammillaria*. [Buxbaum \(1953\)](#), destacó la alta variación morfológica del estigma en Cactaceae y su posible valor taxonómico si eran estudiados todos los tipos. A partir del estudio del estigma se podrían obtener algunos caracteres con importancia taxonómica, pero éstos deberán ser evaluados en un contexto filogenético y en un mayor número de especies por género. Aunque la apariencia del lóbulo estigmático es bifurcada, aun sería pertinente aclarar si se trata de un único lóbulo dividido, o más bien dos lóbulos fusionados. En este trabajo se observó en un corte transversal de dicho lóbulo en *E. stramineus*, la presencia de dos haces vasculares, evidencia que sugiere dos lóbulos fusionados.

En este trabajo, se analizó el morfo floral femenino de *E. coccineus* y no el masculino. Aunque este aspecto podría ser cuestionable, según [Hoffman \(1992\)](#) no se reportaron diferencias significativas intersexuales en el número de lóbulos del estigma, el volumen del ovario y la media de la longitud del óvulo. Sin embargo, el área de los lóbulos estigmáticos es mayor en las flores femeninas y, además los estambres presentan anteras colapsadas sin polen, similar a lo documentado en esta investigación. Por lo que se considera que este factor no afecta la interpretación de la ontogenia de la especie. Además, el análisis de la diferenciación de los sexos ha sido documentada detalladamente por [Hernández-Cruz et al. \(2018\)](#).

Anatomía del botón floral. Las descripciones anatómicas para los órganos florales de *E. stramineus* y *E. coccineus* coinciden en general con las realizadas por [Hernández-Cruz et al. \(2018\)](#) para las especies de *Echinocereus* dioicas y con [Fuentes-Pérez \(2004\)](#) para otros miembros de la tribu Echinocereae. La presencia de taninos en la epidermis en

los tépalos fue observada en *E. stramineus*, pero estos taninos no están en la epidermis de los tépalos de *E. coccineus*. La epidermis taninífera se ha registrado en los miembros de la sección *Costati* de *Echinocereus* y es uno de los caracteres que apoya la monofilia de esta sección ([Sánchez et al. 2018](#)); además se han registrado en *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Polaskia chichipe*, especies de Echinocereae ([Fuentes-Pérez 2004](#)).

La epidermis con células cuadradas a rectangulares en el pericarpelo de *Echinocereus stramineus* es un carácter que se comparte con seis de las siete especies estudiadas por [Fuentes-Pérez \(2004\)](#). Además, la presencia de células de mucílago y haces vasculares de tipo colateral también se comparten con *E. stramineus*, a excepción de *Polaskia chichipe*. Asimismo, la epidermis papilosa de las anteras en *E. stramineus* también se comparte con la mayoría de las especies estudiadas por [Fuentes-Pérez \(2004\)](#), a excepción de *E. chiotilla* y *P. chichipe*.

En el nectario de la flor de *E. coccineus* y *E. stramineus* se observa una epidermis simple taninífera con estomas secretores de néctar como en la mayoría de las especies estudiadas por [Fuentes-Pérez \(2004\)](#). Dentro de la familia Cactaceae, *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Lophocereus schotti*, *Cephalocereus mezcalaensis*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Stenocereus pruinosus* ([Fuentes-Pérez 2004](#)), *Hattiora gaertneri*, varias especies de *Lepismium*, *Rhipsalis* y *Schlumbergera* ([García de Almeida et al. 2012, 2013](#)) y *Strombocactus* ([Camacho-Velázquez et al. 2019](#)), siempre presentan estomas como forma de secreción del néctar al igual que las especies de *Echinocereus* aquí estudiadas. En investigaciones previas, a los estomas secretores de néctar se les llamó nectarostomas ([Torres-Sánchez 2013](#), [Camacho-Velázquez et al. 2019](#), [Gudiño et al. 2018](#)). Estos estomas sirven exclusivamente para secretar néctar y han perdido su función de intercambio gaseoso ([Nepi 2007](#), [Leins & Erbar 2010](#)). En *E. stramineus* y *E. coccineus* las flores presentan un nectario de tipo cámara, lo cual coincide con las descripciones realizadas por [Moore \(1967\)](#) y [Taylor \(1985\)](#); así como para otras especies de la tribu Echinocereae ([Fuentes-Pérez 2004](#), [Arias & Terrazas 2006](#), [Torres-Sánchez 2013](#)).

El estilo con la cavidad estilar semiabierta en *E. stramineus* y en *E. coccineus* es un carácter que se comparte con *Escontria chiotilla*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Stenocereus pruinosus*, mientras que otras especies de Echinocereae y especies de *Opuntia* y *Pereskia* tienen la cavidad estilar abierta ([Boke 1963, 1966, 1968](#), [Fuentes-Pérez 2004](#), [Fuentes-Pérez et al. 2009](#)) y en *M. geometrizans* es cerrada ([Fuentes-Pérez 2004](#)). Considerando la diversidad en la cavidad estilar, ésta deberá de estudiarse en un mayor número de taxa con la finalidad de conocer si la apertura se relaciona con el tamaño del tubo floral. La presencia de una epidermis papilosa con taninos"

en los lóbulos estigmáticos en ambas especies analizadas, también se observó en las especies estudiadas por Fuentes-Pérez (2004), siendo poco frecuentes en *C. mezcalaensis*. Los lóbulos del estigma en esta familia, son usualmente coloridos y presentan una textura papilosa (Sánchez et al. 2014). El color verde representa una sinapomorfia para *Echinocereus* y su documentación ha sido invariable dentro de sus especies (Cota 1993, Sánchez et al. 2014, 2015, 2018). Sin embargo, también ha sido reportado en *Opuntia robusta* (Bravo-Hollis 1978) y *Mammillaria dioica* (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991).

Se concluye que los lóbulos estigmáticos bifurcados son documentados por primera vez para el género *Echinocereus*. Algunas características que se pensaban comunes en grandes grupos de especies, podrían ser variables, tal como la posición del nectario. El estudio del desarrollo floral es necesario para comprender como se forman los órganos florales. Con base en estudios morfológicos minuciosos es posible obtener caracteres con importancia taxonómica.

Agradecimientos

Se agradece a la Secretaría de Educación Pública el financiamiento del proyecto PRODEP “Estudio florístico de la Sierra de Juárez, Ciudad Juárez, Chihuahua” otorgado a CF; a la Academia Mexicana de Ciencias y a la Universidad Autónoma de Ciudad Juárez por la beca para realizar un verano de investigación en Instituto de Biología de la UNAM a MV; a Berenit Mendoza Garfías por la captura de fotografías en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido y fotografía de la Biodiversidad y a Alicia Rojas por su asesoría en el laboratorio de Botánica Estructural, ambas del Instituto de Biología de la UNAM.

Literatura citada

- Arias S, Terrazas T. 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia* **58**: 197-216. DOI: [https://doi.org/10.1663/0007-196X\(2006\)58\[197:ACDGPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0007-196X(2006)58[197:ACDGPC]2.0.CO;2)
- Barrón-Pacheco F. 2017. *Desarrollo floral de Echinocereus mombbergerianus* (Cactaceae). BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Blum WD, Lange M, Rischer W, Rutow J. 1998. *Echinocereus, Monographie*. Fa. Proost N. V., Turnhout. ISBN-10: 3000019103/ ISBN-13: 978-3000019104
- Boke NH. 1963. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pittache*. *American Journal of Botany* **50**: 843-858. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1963.tb10655.x>
- Boke NH. 1964. The cactus gynoeceum: A new interpretation. *American Journal of Botany* **51**: 598-610. DOI: <https://doi.org/10.2307/2439986>
- Boke NH. 1966. Ontogeny and structure of the flower and fruit of *Pereskia aculeata*. *American Journal of Botany* **53**: 534-542. DOI: <https://doi.org/10.2307/2440002>
- Boke NH. 1968. Structure and development of the flower and fruit of *Pereskia diaz-romeroana*. *American Journal of Botany* **55**: 1254-1260. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1968.tb07494.x>
- Boke NH. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience* **30**: 605-610. DOI: <https://doi.org/10.2307/1308111>
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México, Vol. I*. México, D.F: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las cactáceas de México, Vol. II*. México, D.F: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN 10: 9683617581/ ISBN 13: 9789683617583
- Britton NL, Rose JN. 1920. *The Cactaceae, Vol. II*. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington.
- Buxbaum F. 1953. *Morphology of Cacti, Section II: Flower*. Pasadena, California: Abbey Garden Press.
- Camacho-Velázquez A, Arias S, Márquez-Guzmán J, Vázquez-Santana S. 2019. The structure of nectaries in the genus *Strombocactus* (Cactaceae). *Botanical Sciences* **97**: 100-109. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2077>
- Cota JH. 1993. Pollination syndromes in the genus *Echinocereus*: A review. *Cactus and Succulent Journal (U.S.)* **65**: 19-26.
- Endress PK. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge, Massachusetts: Cambridge University Press. ISBN: 10: 0521565103/ ISBN 13: 9780521565103
- Fuentes-Pérez M. 2004. *Anatomía floral de algunas especies de la tribu Pachycereeae (Cactaceae)*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fuentes-Pérez M, Terrazas T, Arias S. 2009. Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae) de México. *PoliBotánica* **27**: 89-102.
- García de Almeida O, Sartori-Paolia A, Cota-Sánchez J. 2012. A macro- and micromorphological survey of floral and extrafloral nectaries in the epiphytic cactus *Rhipsalis teres* (Cactoideae: Rhipsalideae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **207**: 119-125. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.11.004>
- García de Almeida O, Sartori-Paolia A, Cota-Sánchez J. 2013. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereeae and Rhipsalideae (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **15**: 255-268. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.08.001>
- Gudiño W, de la Barrera E, Márquez-Guzmán J. 2018. Estructura de los nectarios florales y el néctar en la

- familia Cactaceae. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **63**: 100-126.
- Guzmán U, Arias S, Dávila P. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. México, DF: Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 970-9000-20-9
- Hernández-Cruz R, Barrón-Pacheco F, Sánchez D, Arias S, Vázquez-Santana S. 2018. Functional dioecy in *Echinocereus*: ontogenetic patterns, programmed cell death, and evolutionary significance. *International Journal of Plant Sciences* **179**: 257-274. DOI: <https://doi.org/10.1086/697072>
- Hoffman MT. 1992. Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding system, sex ratios, and geographic range of floral dimorphism. *American Journal of Botany* **79**: 1382-1388. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb13748.x>
- Hunt DR, Taylor NP, Charles G. 2006. *The new cactus lexicon*. DH Books, Milborne Port. ISBN: 9780953813490
- Iwamoto A, Bull-Hereñu K. 2018. Floral development: re-evaluation of its importance. *Journal of Plant Research* **131**: 365-366. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1034-9>
- Johansen DA. 1940. *Plant microtechnique*. USA: MacGraw Hill.
- Kaplan DR. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany* **88**: 1711-1741. DOI: <https://doi.org/10.2307/3558347>
- Leins P, Erbar C. 2010. Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers. ISBN-13: 978-3510652617
- Moore WO. 1967. The *Echinocereus enneacanthus-dubis-stramineus* complex (Cactaceae). *Brittonia* **19**: 77-94. DOI: <https://doi.org/10.2307/2805086>
- Nepi M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. In: Nicolson SW, Nepi M, Pacini E, eds. *Nectaries and Nectar*. New York: Springer, 129-166. ISBN: 978-90-481-7481-2
- Ronse De Craene L. 2018. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physiodynamic perspective. *Journal of Plant Research* **13**: 367-393. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1021-1>
- Ross R. 1982. Initiation of stamens, carpels, and receptacle in the Cactaceae. *American Journal of Botany* **69**: 369-379. DOI: <https://doi.org/10.2307/2443142>
- Ruzin ES. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. New York: Oxford University Press. ISBN 13: 9780195089561
- Sánchez D. 2015. *Sistemática de Echinocereus (Cactaceae)*. PhD Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez D, Arias S, Terrazas T. 2014. Phylogenetic relationships in *Echinocereus* (Cactaceae, Cactoideae). *Systematic Botany* **39**: 1183-1196. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364414X683831>
- Sánchez D, Grego-Valencia D, Terrazas T, Arias S. 2015. How and why does the areole meristem move in *Echinocereus* (Cactaceae)? *Annals of Botany* **115**: 19-26. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu208>
- Sánchez D, Terrazas T, Grego-Valencia D, Arias S. 2018. Phylogeny in *Echinocereus* (Cactaceae) based on combined morphological and molecular evidence: taxonomic implications. *Systematics and Biodiversity* **16**: 28-44. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772000.2017.1343260>
- Sánchez D, Arias S, Vázquez-Sánchez M, Terrazas T. 2019. Combined phylogenetic analysis in *Echinocereus* (Cactaceae), the use of morphology, and taxonomic implications. In: Ramawat K, eds. *Biodiversity and Chemotaxonomy. Sustainable Development and Biodiversity*. Springer, Cham. **24**: 239-269. ISBN-10: 303030745X; 13: 978-3030307455 DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-30746-2_11
- Shurly E. 1946. *Mammillarias. The Cactus and Succulent Journal of Great Britain*. **8**: 50-58.
- Taylor NP. 1985. *The genus Echinocereus*. Kew Magazine Monograph. Portland: Timber Press, ISBN-10: 0881920525
- Torres-Sánchez DE. 2013. *Estructura de los nectarios florales en miembros de la Tribu Pachycereeae (Cactaceae Juss.)*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.

Editor de sección: Monserrat Vázquez Sánchez

Contribuciones de los autores: MVM y SD realizaron el trabajo de campo y el procesamiento de las muestras para microscopía de luz y electrónica de barrido. TT la asesoría para procesar las muestras en el laboratorio de Botánica Estructural del Instituto de Biología de la UNAM, interpretarlas y la revisión del manuscrito. CF integró la primera versión del manuscrito. Las autoras revisaron y aprobaron el manuscrito.