



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO
POSTGRADO DE BOTÁNICA**

**ESTUDIO COMPARATIVO DE LA ANATOMÍA FLORAL
EN OPUNTIOIDEAE K. SCHUM.
(CACTACEAE)**

MIREYA FUENTES PÉREZ

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS**

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2008

La presente tesis titulada: **ESTUDIO COMPARATIVO DE LA ANATOMIA FLORAL EN OPUNTIOIDEAE K. SCHUM. (CACTACEAE)**. Realizada por la alumna **MIREYA FUENTES PEREZ**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS
BOTÁNICA**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO: _____


DR. LAURO LOPEZ MATA

ASESOR: _____


DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO

ASESOR: _____


DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES

ASESOR: _____


DRA. HEIKE VIBRANS LINDEMANN

Montecillo, Texcoco, Edo. de México, Mayo 2008

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA ANATOMÍA FLORAL EN OPUNTIOIDEAE K. SCHUM.
(CACTACEAE)

Mireya Fuentes Pérez, M en C.
Colegio de Postgraduados, 2008

Se estudio la anatomía floral de 13 especies que representan a ocho clados de la subfamilia Opuntioideae K.Schum. (Cactaceae) y a *Mahuienia* de la subfamilia Maihuenioideae con el objetivo de describir y comparar su anatomía floral y reconocer posibles caracteres apomórficos que apoyen dichos clados. Dos o más botones florales se procesaron con la microtecnia convencional de inclusión en parafina. Entre los resultados más relevantes se observó que los tépalos externos presentan estomas, pero son raros en los internos. *Maihueniopsis* es el único género con haces vasculares de tipo anficribal en ambos tépalos. Las características anatómicas del pericarpelo son semejantes a las de los tallos vegetativos; interpretándose que los géneros que presentan aréolas invaginadas en el pericarpelo son más primitivos, y lo comparten con la subfamilia Maihuenioideae, mientras que las aréolas más superficiales se comparten con la subfamilia Cactoideae, considerándose como derivadas. El tejido secretor de néctar se arregla en nectarios tipo disco y embudo. La forma del lóculo del ovario varía entre los géneros estudiados; compartiendo la placentación parietal y abundantes óvulos campilótrofos. El estilo es abierto con un número de haces vasculares que corresponden al número de lóbulos del estigma, el lumen la célula epidérmica interna está ocluido por taninos, carácter compartido por todos los géneros. Varios de los caracteres mencionados se comportan como posibles sinapomorfias al mapearlos en la filogenia molecular existente; por lo que se concluye que los caracteres anatómicos de la flor contribuyen en la sistemática de la subfamilia Opuntioideae.

Palabras clave: anatomía floral, Opuntioideae, epidermis, estilo, néctar, lóbulo

COMPARATIVE STUDY THE FLORAL ANATOY OF THE OPUNTIOIDEAE K. SCHUM. (CACTACEAE)

Mireya Fuentes Pérez, M en C.

Colegio de Postgraduados, 2008

The anatomy of 13 floral species representing eight clades of the subfamily Opuntioideae K. Schum. (Cactaceae) and *Mahuienia* of the subfamily Maihuenioideae were studied. The main objectives were to describe and to compare their anatomy and to identify potential floral apomorphic characters that support these clades. Two or more floral buds prepared with the standard paraffin microtechnique. Among the most relevant results are that the external tepals in all species have stomata, but they are rare in the inner tepals. *Maihueniopsis* is the only genus that presents amphicribal vascular bundles in both tepals. The anatomical characteristics of the pericarpel are similar to those in vegetative stems, suggesting that genera with invaginated areoles in the pericarpel are more primitive and that they share this character with the subfamily Maihuenioideae. The more superficial areoles are shared with the subfamily Cactoideae and they are considered derived. The tissue secreting nectar is arranged in a disc and funnel-shaped type nectary. The funnel-shaped type varies among the genera studied. Sharing the parietal placentation and the abundant campylotropous ovules. The style is open with a number of vascular bundles that corresponds to the number of the stigma lobules. The epidermal cell lumen is occluded by tannins. This characteristic is shared by all the genera. Several of the characters mentioned behave as possible synapomorphies when mapped in the existing molecular phylogeny. In conclusion the anatomical characters of the flower contribute to the systematics of the subfamily Opuntioideae.

Keywords: floral anatomy, Opuntioideae, epiderm, style, nectar, locules

A MARÍA FERNANDA Y EMILIO ANTONIO:
LAS PERSONITAS MÁS HERMOSAS QUE DIOS A PUESTO EN MI CAMINO.
POR COMPARTIR TANTOS MOMENTOS FELICES, SU AMOR Y POR
RECORDARME QUE LA VIDA ESTA LLENA DE COSAS SENCILLAS
Y MARAVILLOSAS COMO UNA SIMPLE SONRISA.
USTEDES SON MI FUERZA Y MI ÚNICA ALEGRIA,
LOS AMO.



AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

Al Colegio de Postgraduados que me abrió sus puertas para realizar mis estudios de Maestría.

Al grupo de asesores y revisores de la presente tesis; por el tiempo invertido en su revisión y por los comentarios que ayudaron a mejorarla sustancialmente.

En primer lugar un infinito agradecimiento a la DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO, por su tiempo, apoyo, consejos, paciencia y sobre todo, por que gracias a ella, esta tesis se pudo lograr; es un gran ejemplo a seguir.

Al DR. LAURO LOPEZ MATA, por sus aportaciones que ayudaron a concluir esta tesis y principalmente por su amabilidad para poder consumir los trámites académicos.

Al DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES, por su tiempo, ya que a pesar de ser una persona muy ocupada, lo invirtió en innumerables visitas a campo, en busca de muestras y en correcciones precisas que ayudaron a mejorar esta tesis.

A la DRA. HEIKE VIBRANS LINDEMANN, por su colaboración y correcciones que fueron de gran ayuda para la elaboración de esta tesis.

A todos sinceramente GRACIAS.

CONTENIDO



	Página
Indice Cuadros	vii
Indice Figuras	viii
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	3
Flores en angiospermas: anatomía y desarrollo	3
Flores en cactáceas: características	4
Anatomía floral en Cactaceae	5
La subfamilia Opuntioideae	7
OBJETIVOS	11
MATERIAL Y METODO	12
Recolecta	12
Trabajo de laboratorio	12
Observaciones y mediciones	14
RESULTADOS	16
Morfología y anatomía	16
Perianto	16
Pericarpelo	23
Androceo	27
Nectario	30
Ovario	33
Columna	35
Estilo	35
Estigma	37
Los caracteres	40
DISCUSION	41
CONCLUSIONES	50
BIBLIOGRAFIA	52



INDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Tribus, géneros y número de especies reconocidos para Opuntioideae por Anderson (2001) y Wallace y Dickie (2001).	9
2	Especies estudiadas su procedencia y número de colecta.	13
3	Características morfológicas de las especies estudiadas.	18
4	Valores de la media (μm) para el espesor de la pared celular de la epidermis en los tépalos, pericarpelo estambres y estilo.	20
5	Número de estratos hipodérmicos en pericarpelo, número de haces vasculares en el pistilo y número de lóbulos del estigma en las especies estudiadas.	26
6	Caracteres y estados de carácter para los verticilos florales de Opuntioideae.	40



INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Diagrama de un corte longitudinal de una flor de <i>Tunilla corrugata</i> (tomado de Kiesling & Meglioli, 2003).	5
2	Cladograma de consenso estricto de la subfamilia Opuntioideae <i>sensu</i> Wallace y Dickie (2001).	10
3	Tépalos externos, cortes transversales.	17
4	Haces vasculares en tépalos, cortes transversales.	19
5	Tépalos internos, cortes transversales.	22
6	Pericarpelo y sus areolas, cortes longitudinales.	24
7	Pericarpelo, cortes transversales.	25
8	Androceo, cortes longitudinales notar liberación de filamentos.	28
9	Filamentos forma y tejido fundamental, cortes transversales.	29
10	Anteras, cortes transversales.	31
11	Nectario. A-D. Tipo de nectario, cortes longitudinales.	32
12	Ovario. A-D. Forma del lóculo del ovario, cortes longitudinales.	34
13	Columna. A-B. <i>Opuntia</i> sp., esquema y dibujo que indica la región de la columna. C-E. Detalle del tejido parenquimatoso de la columna.	36
14	Estilo. A-C. Forma, cortes longitudinales. D-E. Cavidad estilar, cortes transversales.	38
15	Estilo y estigma, cortes transversales.	39
16	Mapeo de las posibles sinapomorfias de la anatomía floral de la subfamilia Opuntioideae <i>sensu</i> Wallace y Dickie (2001).	43



INTRODUCCION

Los miembros de la familia Cactaceae se distribuyen especialmente en las regiones áridas y semiáridas desde el sur de Canadá hasta la Patagonia en Argentina, y de uno a 4,000 m (Schneck, 1998).

En este grupo de plantas se presentan características exclusivas como la presencia de aréolas (Bravo-Hollis, 1978). Además, comparten atributos con otras suculentas como son una cutícula gruesa, tallo carnoso, raíces largas y superficiales, presencia de espinas y un metabolismo ácido-crasuláceo (MAC) (Bravo-Hollis, 1978). Las cactáceas se han diversificado en número de especies y formas de vida, desarrollando adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten enfrentar condiciones climáticas adversas de las zonas áridas (Becerra, 2000; Bravo-Hollis, 1978; Larcher, 1977).

Existen aproximadamente 1,500 especies de las cuales el 68 % se distribuyen en México y de éstas, el 45 % son endémicas de las zonas áridas de nuestro país (Bravo-Hollis, 1978). La familia Cactaceae tradicionalmente se divide en tres subfamilias Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae. Sin embargo, Wallace (2002) propone una cuarta subfamilia, Maihuenioideae, que incluye exclusivamente el género *Maihuenia*.

Dentro de Cactaceae, la subfamilia Opuntioideae representa cerca del 16 % de las especies de la familia y es quizá la más distintiva por ser la única en presentar glóquidas, como hacen notar varios autores (Barthlott & Hunt, 1993; Stuppy, 2002; Wallace & Gibson, 2002). Opuntioideae se distribuye en todo el continente Americano, excepto en Alaska, aunque varias de las especies del género *Opuntia* han sido introducidas en muchas otras regiones del mundo con climas mediterráneos o semiáridos.

La monofilia de la familia Cactaceae si se ha apoyado con las evidencias moleculares (Nyfeller, 2002; 2007). Además, las subfamilias Opuntioideae y Cactoideae son también grupos monofiléticos con base en caracteres moleculares (Applequist & Wallace, 2002; Wallace & Dickie, 2001). Los estudios que han puesto a prueba los caracteres estructurales propuestos como sinapomorfías dentro de Cactaceae y, en especial, en la subfamilia Opuntioideae son escasos (Terrazas & Arias, 2002).

Entre los caracteres morfológicos están las flores, estructuras importantes para la determinación taxonómica (Boke, 1980). Más aún, los caracteres anatómicos junto con los morfológicos y ontogénicos son valiosos en la definición de grupos a diferentes niveles jerárquicos de clasificación en angiospermas (Dickison, 1989). Estudios de la morfología y anatomía de los verticilos que componen la flor de especies de Opuntioideae producirán información que posiblemente contribuya a apoyar o refutar propuestas filogenéticas para esta subfamilia (Wallace & Dickie, 2001).



ANTECEDENTES

Flores en angiospermas: anatomía y desarrollo

Existen diversos estudios de ontogenia, anatomía y morfología floral realizados en diversas familias de angiospermas (Endress, 1994; 1999, 2002; Rudall, 2002); dentro de estos trabajos es importante destacar los siguientes. De Wet *et al.* (1990) estudiaron sobre la estructura del estilo y el estigma en *Mangifera indica* (Anacardiaceae), en el que describieron tanto morfológica como anatómicamente la flor, reportando por primera vez para este género la existencia de un estilo semiabierto. Concluyen que en angiospermas existen principalmente tres tipos de estilos: sólido, abierto y semiabierto, confirmando las observaciones de Hanf (1935) para un mayor número de especies. Weber (1994) en su estudio acerca del tubo polínico, estilo y estigma en *Smyrniium perfoliatum* (Apiaceae), describieron las características morfo-anatómicas y señalan que esta especie presenta un estilo sólido, sin papilas y que el polen es transportado por medio del tejido de transmisión.

Hermann y Palser (2000) caracterizan el desarrollo de los filamentos en Ericaceae y concluyen que para esta familia todos los filamentos presentan haces vasculares de tipo anfigasal.

Smets y Cresens (1988) estudiaron los tipos de nectarios florales y su concepto como carácter útil en la taxonomía de las especies. Además describen al tejido nectarífero como nectarios de tipo caduco, persistente, septal y tricomal. Ellos concluyen que las características del nectario tipo tricomal son suficientes para poder considerarlo como un carácter con valor taxonómico.

Wunnachit *et al.* (1992) investigaron la producción del néctar en *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae), donde describen los dos tipos de nectarios, el floral y el extrafloral. Estos autores

señalan que existen también otros tipos de estructuras secretoras como son las glándulas ubicadas en las anteras y el estigma y concluyen que se debe analizar la interacción de las secreciones del néctar con sus polinizadores.

Flores en cactáceas: características

Las flores de Cactaceae son hermafroditas, aunque por atrofia de los estambres pueden ser unisexuales (Bravo-Hollis & Scheinvar, 1995; Nuñez-Mariel, 2004; Strittmatter *et al.*, 2002). No obstante, las flores en Cactaceae tienen uno de los más discutidos tipos de morfología (Tiagi, 1955), porque no se consideran flores en un sentido estricto sino partes especializadas del tallo que en su interior contienen los órganos reproductivos: androceo y gineceo (León de la Luz & Valiente, 1994). Las flores aparecen generalmente en primavera y brotan del meristemo apical comúnmente ubicado en las aréolas (Boke, 1980).

Las flores en la familia Cactaceae tienen un perianto integrado por tépalos externos e internos (Fig. 1); el androceo es compuesto por los estambres que varían de 20 a 4000, surgen en una o dos series a lo largo del tubo receptacular, se forman en las paredes internas del mismo y su color varía. El gineceo se constituye por un ovario ínfero, aunque en algunas especies de *Pereskia* es ligeramente súpero, es formado por la fusión de varios carpelos. Es unilocular y los óvulos se disponen en placentación parietal (Boke, 1980). Externamente el ovario está rodeado por tejido del tallo, denominado pericarpelo y por lo regular es verde. Hacia arriba se proyecta un tubo más o menos largo. A menudo el pericarpelo y el tubo presentan escamas, imbricadas, grandes y foliares o fuertemente reducidas. Las aréolas producen comúnmente espinas rígidas y punzantes, cerdas y tricomas largos o cortos (Anderson, 2001).

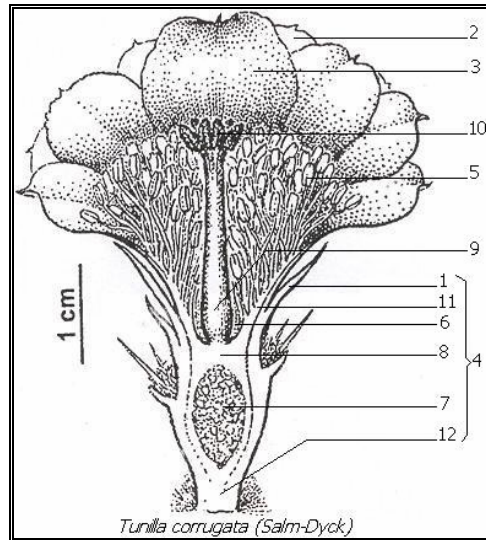


Fig. 1. Diagrama de un corte longitudinal de una flor de *Tunilla corrugata* (tomado de Kiesling & Meglioli, 2003). 1=escamas; 2=tépalos externos; 3=tépalos internos; 4=pericarpelo; 5=estambres; 6=cámara nectarífera; 7=ovario; 8=columna; 9=estilo; 10=lóbulos del estigma; 11=tubo receptacular; 12=pedicelo.

En numerosas especies, sobre todo en las de floración nocturna, existe una cámara nectarial entre el ovario y la inserción de los estambres o una pseudocámara por constricción de los mismos. Buxbaum (1953) describe nectarios tipo embudo y disco. De acuerdo con este autor, el tipo embudo es común en los géneros *Acanthocalycium*, *Lophophora*, *Mammillaria*, *Strombocactus*, *Thelocactus*, *Toumeyia* y *Turbinicarpus* y el nectario tipo disco es reconocido en el género *Rhipsalis*. El néctar es secretado como un mecanismo para atraer a los polinizadores (Bravo-Hollis & Scheinvar, 1995); aunque en algunos casos los nectarios secretan aromas (Stefano *et al.*, 2001).

Anatomía floral en Cactaceae

Es importante mencionar que además de las descripciones de las estructuras florales en monografías y floras (Arias *et al.*, 1997; Anderson, 2001; Kiesling & Meglioli, 2003), hay diversos estudios sobre la biología floral en Cactaceae (Fleming *et al.*, 1994; Nassar *et al.*, 1997; Valiente-

Banuet *et al.*, 1997; Clark-Tapia & Molina-Freaner, 2004), los cuales cada vez son más frecuentes; no así los estudios específicos de anatomía de los verticilos florales en esta familia (Terrazas & Arias, 2002) o los de embriología (Hernández-García & García-Villanueva, 1991; Negron-Ortiz & Strittmatter, 2004; Nuñez-Mariel *et al.*, 2001; Strittmatter *et al.*, 2002, 2007; Nuñez-Mariel, 2004;). Negron-Ortiz y Strittmatter (2004) investigan la embriología de *Consolea corallicola* para entender los procesos responsables de la carencia de semillas producidas sexualmente. Las autoras identificaron dos formas de flores; las primarias son bisexuales y son producidas a lo largo del margen de los cladodios. Las segundas son producidas en las aréolas del pericarpelo y de manera numerosa; ambas se consideran viables, siendo las primarias de mejor y mayor calidad productiva.

En 1955, Tiagi describe la anatomía vascular de la flor de cuatro especies de cactáceas y concluye que *Pereskia* es el género más primitivo de esta familia, mientras que *Opuntia*, *Mammillaria* y *Rhipsalis* son consideradas como flores más avanzadas, ya que no existe una separación del haz carpelar del anillo de los haces vasculares internos. El estilo y estigma en *Pereskia* muestran que el suplemento vascular está fusionado por seis haces vasculares recurrentes en la región superior. Además, *Mammillaria* y *Rhipsalis* sólo tienen dos haces vasculares en el estilo. Boke (1963, 1966, 1968) estudió la anatomía y el desarrollo de la flor de varias especies de *Pereskia* y hace una descripción morfo-anatómica, concluyendo que el gineceo es fundamentalmente súpero, amplio, liso y consta de diez a 18 carpelos y contiene de ocho a 16 óvulos por cada paquete locular; su placentación es axilar. Además, observó que el eje floral retiene sus características meristemáticas más allá de la antesis; el margen de la tasa floral crece, mientras que el eje floral residual se vuelve una eminente clavija como la columna. Comúnmente se observa la formación de numerosas células de mucílago y a consecuencia de ello, el ovario se divide y las semillas se encuentran en una sola cavidad que parece ser un ovario ínfero.

Fuentes-Pérez (2004) reporta un estudio anatómico de los verticilos florales de siete especies de cactáceas columnares representativas de la tribu Pachycereeae y encuentra que hay caracteres anatómicos que aportan información filogenética importante para apoyan grupos monofiléticos en esta tribu. Ejemplos son la presencia de taninos en las células epidérmicas del funículo y del tegumento externo dorsal para el clado formado por *Escontria*, *Myrtillocactus*, *Polaskia* y *Stenocereus*; la presencia de una epidermis papilosa para el clado donde se ubica *Lophocereus schottii* y el tejido del nectario con dos tipos celulares en el clado del género *Neobuxbaumia*.

El escaso conocimiento que se tiene de la anatomía floral en la familia Cactaceae es un elemento importante para evaluar su contribución en la sistemática de la familia, en específico para la subfamilia Opuntioideae para la cual sólo se han descrito pocas especies de los géneros *Consolea* y *Opuntia*.

La subfamilia Opuntioideae

Opuntioideae se distribuye naturalmente en todo el continente Americano, aunque el género *Opuntia* principalmente ha sido introducido en muchas otras regiones del mundo con climas mediterráneos o semiáridos. Las especies de esta subfamilia habitan diversas comunidades vegetales, pero se encuentran con mayor frecuencia en zonas semidesérticas y frecuentemente en hábitats degradados.

Son plantas arborescentes, arbustivas o rastreras, con tallos segmentados más de una vez, de formas cilíndricas, claviformes, globosas o redondeadas más o menos ramificados, con la presencia de aréolas circulares hasta elípticas, con tricomas, cerdas y espinas más o menos largas. Las espinas se encuentran dispuestas uniformemente sobre toda la superficie del tallo, además se observan glóquidas con vaina a veces papirácea, así como hojas con limbo pequeño, cilíndrico-

subulado y caducas o raramente persistentes. El desarrollo que da las características a las flores de los géneros de la subfamilia Opuntioideae inicia por una yema axilar, de la cual se diferencian tres zonas meristemáticas: la zona pedicular situada abajo del ovario; la zona pericarpelar que rodea dicho órgano y la zona receptacular situada arriba de la pericarpelar. Entre estas dos últimas, existe una angosta zona llamada nectarial porque hacia el interior da origen al anillo nectarial. El eje floral es una rama, ya que presenta podarios, escamas, aréolas y los verticilos florales están incluidos en la rama. Las zonas pedicular y pericarpelar adquieren mayor o menor desarrollo según los géneros; la pericarpelar produce series espiraladas de podarios que en forma de tubérculos llevan, en ocasiones, escamas diminutas y en sus axilas, a veces prolíferas, aréolas con tricomas, espinas setosas y glóquidas. El fruto es seco o carnoso, a veces prolifero. Las semillas son negras, discoides, con arilo duro, globosas; son pilosas en *Pereskiopsis*. El embrión es curvo con cotiledones grandes y perisperma bien desarrollado (Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001).

De acuerdo con la propuesta de Anderson (2001) para la subfamilia Opuntioideae se reconocen 351 especies pertenecientes a 15 géneros; sin embargo, de acuerdo a la propuesta de Wallace y Dickie (2001) son 16 géneros (Cuadro 1). La mayoría de las 351 especies pertenecen al género *Opuntia*. Once géneros se distribuyen en Sudamérica. Para México Bravo-Hollis (1978) reconoce tres géneros: *Nopalea*, *Opuntia* y *Pereskiopsis*, pero más recientemente, Guzmán *et al.* (2003) registran cuatro: *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Opuntia* y *Pereskiopsis*.

Cuadro 1. Tribus, géneros y número de especies reconocidos para Opuntioideae por Anderson (2001) y Wallace y Dickie (2001).

Anderson (2001)		Wallace & Dickie (2001)	
Género	Número de especies	Tribu	Género
<i>Austrocylindropuntia</i>	11	Austrocylindropuntieae	<i>Austrocylindropuntia</i>
<i>Cumulopuntia</i>	20		<i>Cumulopuntia</i>
<i>Pterocactus</i>	9	Pterocactae	<i>Pterocactus</i>
<i>Cylindropuntia</i>	42	Cylindropuntieae	<i>Cylindropuntia</i>
<i>Grusonia</i>	17		<i>Grusonia</i>
<i>Pereskiaopsis</i>	8		<i>Pereskiaopsis</i>
<i>Quiabentia</i>	2		<i>Quiabentia</i>
<i>Maihueiopsis</i>	18	Tephrocactae	<i>Maihueiopsis</i>
<i>Tephrocactus</i>	6		<i>Tephrocactus</i>
<i>Brasiliopuntia</i>	1	Opuntieae	<i>Brasiliopuntia</i>
<i>Consolea</i>	9		<i>Consolea</i>
<i>Miqueliopuntia</i>	1		<i>Miqueliopuntia</i>
			<i>Nopalea</i>
<i>Opuntia</i>	191		<i>Opuntia</i>
<i>Tacinga</i>	7		<i>Tacinga</i>
<i>Tunilla</i>	9		<i>Tunilla</i>

Los miembros de la subfamilia Opuntioideae se reconocen por compartir características del grupo como son la presencia de espinas dorsales que fácilmente pueden ser separadas, la presencia de glóquidas (Gibson & Nobel, 1986), la morfología de los estomas (Eggl, 1984), la morfología de la semilla (Stuppy, 2002), granos de polen porados, así como las drusas de oxalato de calcio en la epidermis y la hipodermis de tallos y hojas (Gibson & Nobel, 1986; Monje & Baran, 1997). Sin embargo, poco se argumenta sobre las sinapomorfias potenciales de los 16 géneros reconocidos para la subfamilia.

Applequist & Wallace (2002) y Wallace & Dickie (2001) analizan las relaciones filogenéticas en la subfamilia Opuntioideae, basándose en caracteres moleculares. En el cladograma de consenso estricto de Wallace y Dickie (Fig. 2), los valores de soporte son altos para todos los clados que recuperan a los géneros como grupos monofiléticos.

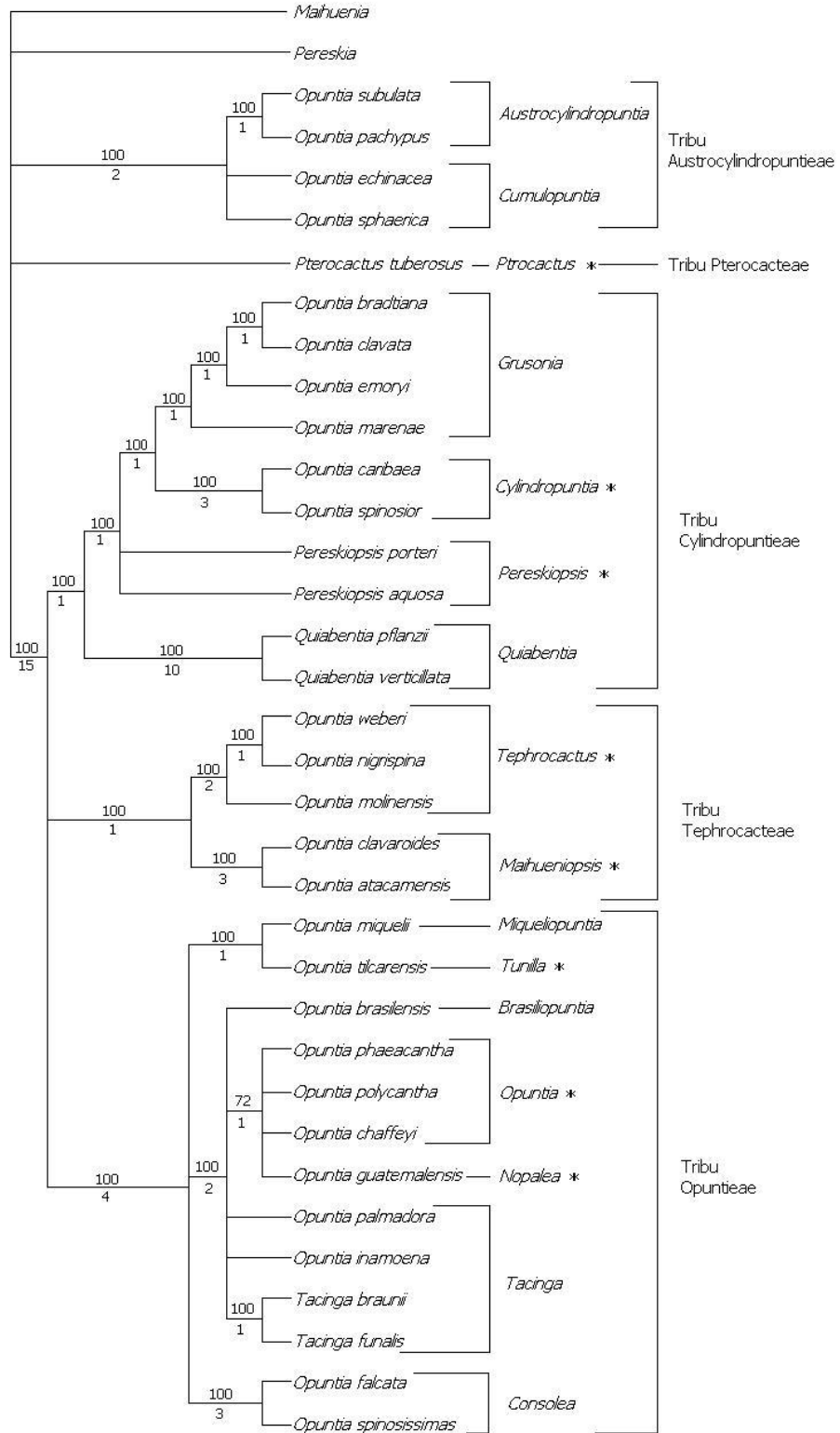


Figura 2. Cladograma de consenso estricto de la subfamilia Opuntioideae *sensu* Wallace y Dickie (2001). Con asterisco se indican los géneros estudiados.

Bajo esta hipótesis de relaciones de parentesco surgen varias interrogantes: ¿hay caracteres anatómicos en las flores que se recuperen como posibles sinapomorfias y apoyen los clados de Opuntioideae?, ¿qué caracteres anatómicos de la flor son plesiomórficos y se comparten con los miembros de la subfamilia Maihuenioideae?, ¿hay caracteres anatómicos de la flor que permitan distinguir *Nopalea* de *Opuntia*? Para responder estas preguntas se plantearon los siguientes objetivos:



OBJETIVOS

- Describir y comparar la anatomía de los verticilos florales de 13 especies pertenecientes a siete géneros ubicados en cuatro de las cinco tribus de la subfamilia Opuntioideae.
- Describir la anatomía de dos especies de la subfamilia Maihuenioideae y comparar sus atributos con los encontrados en los miembros de la subfamilia Opuntioideae, con el propósito de reconocer caracteres potencialmente plesiomórficos.
- Evaluar si existen caracteres anatómicos en las flores que sean potencialmente sinapomorfias de los siete clados evaluados de la subfamilia Opuntioideae.



MATERIAL Y METODO

Recolecta

Se estudiaron de una a tres especies pertenecientes a siete géneros ubicados en cuatro tribus de Opuntioideae, de las cinco propuestas por Wallace y Dickie (2001). También se estudió *Nopalea* que es parte del clado de *Opuntia s. str.*, pero que estos autores lo reconocen como género válido, haciendo parafilético a *Opuntia* (Fig. 2). Además se estudiaron dos especies de *Mahuienia* de la subfamilia Maihuenioideae con fines comparativos.

Botones florales y flores en anthesis de cada especie a estudiar fueron recolectados en sus áreas de distribución (Cuadro 2). Todas las muestras se fijaron en una solución de ácido acético, formaldehído y alcohol etílico (Johansen, 1940).

Trabajo de laboratorio

Tanto los botones como las flores en anthesis se cortaron transversal y longitudinalmente. De los cortes transversales se hicieron segmentos de cerca de 1 cm de ancho, de la base a la región apical de la flor, teniendo de tres hasta siete segmentos dependiendo del tamaño de la flor. Para los cortes longitudinales, únicamente se dividió a la flor por la mitad. Todos los segmentos se colocaron en rejillas de plástico por separado y se etiquetaron. Se procedieron a lavar en alcohol etílico al 50 % durante una semana y enseguida los tejidos fueron deshidratados mediante inmersiones cada 12 horas en un procesador de tejidos automático (modelo Leica TP1020).

Cuadro 2. Especies estudiadas su procedencia y número de colecta.

Tribu/Especie	Colector	Procedencia
Subfamilia Opuntioideae		
Pterocacteeae		
<i>Pterocactus araucanus</i> A. Castellanos	Kiesling y Terrazas 10086 Kiesling 9983a	Neuquén, Argentina
<i>Pterocactus fischeri</i> Britton & Rose	Kiesling 9987 Kiesling y Terrazas 10091	Argentina
Cylindropuntieae		
<i>Cylindropuntia imbricata</i> (Haw.) F. M. Knuth	Terrazas 647, 655a, 724	Aguascalientes, Hidalgo, México
<i>Pereskiaopsis diguetii</i> (F. A. C. Weber) Britton & Rose	Arias 1147	Oaxaca, México
Tephrocacteeae		
<i>Tephrocactus aoracanthus</i> (Lemaire) Lemaire	Kiesling 10099	San Juan, Argentina
<i>Tephrocactus geometricus</i> Backeberg	Kiesling y Terrazas 10104a	San Juan, Argentina
<i>Maihueniopsis clavarioides</i> Pfeiffer	Kiesling y Terrazas 10100	Neuquén, Argentina
<i>Maihueniopsis darwinii</i> (Henslow) F. Ritter	Kiesling y Terrazas 10090	Neuquén, Argentina
Opuntieae		
<i>Tunilla corrugata</i> (Salm-Dyck) D. R. Hunt & Iliff	Kiesling y Terrazas 1010a	San Juan, Argentina
<i>Opuntia cantabrigiensis</i> Lynch	Terrazas 723	Hidalgo, México
<i>Opuntia pilifera</i> F. A. C. Weber	Terrazas 737	Oaxaca, México
<i>Opuntia pubescens</i> H. L. Wendl. ex Pfeiff.	Terrazas 729	Oaxaca, México
<i>Nopalea dejecta</i> (Salm-Dyck) Salm-Dyck	Terrazas 728	Oaxaca, México
Subfamilia Maihuenioideae		
<i>Maihuenia patagonica</i> Britton & Rose	Kiesling y Terrazas 10082	Neuquén, Argentina
<i>Maihuenia poeppigii</i> K. Schumann	Kiesling y Terrazas 10087, 10089	Neuquén, Argentina

Posteriormente se incluyeron en parafina líquida y una vez que solidificó la parafina se hicieron cortes transversales y longitudinales con un micrótopo rotatorio, a un grosor de 12 ó 14 μm . Se colocaron en portaobjetos y se pegarán con adhesivo de Haup (Johansen 1940). Se continuó con inmersiones en diferentes concentraciones de xileno y alcohol etílico (de 100 % a 50 %) para eliminar la parafina. Se tiñeron los tejidos se con safranina acuosa (0.05 % con 2 % de cloruro de sodio, disueltos en agua) y verde rápido (Johansen, 1940). Posteriormente, se montaron con resina sintética; una vez secas y limpias se observaron.

Observaciones y mediciones

Para generar la descripción anatómica de los verticilos florales se observaron y registraron los siguientes caracteres:

Perianto (tépalos externos e internos, estructuras que integran el perianto y a su vez protege los verticilos más internos; Boke, 1980). Epidermis abaxial y adaxial: forma y espesor de las paredes anticlinales y periclinales; presencia o ausencia de estomas y su disposición en relación a las otras células epidérmicas. Tipo de mesofilo: número de estratos, tipo de hipodermis, presencia de idioblastos y su contenido (mucílagos). Tejido vascular: disposición y tipo de haces vasculares.

Pericarpelo (tejido que rodea a los carpelos; Buxbaum, 1953). Epidermis: forma y espesor de sus paredes; presencia o ausencia de estomas y su disposición en relación a las otras células epidérmicas. Tejido fundamental: hipodermis (presencia, número de estratos y tipo), características del parénquima, número y distribución de células especializadas como esclereidas, idioblastos y su contenido. Tejido vascular: distribución, tipo y arreglo de haces vasculares.

Androceo. Para el filamento: forma de células epidérmicas, tejido parenquimatoso, idioblastos y su contenido, tipo y arreglo de los haces vasculares. Para las anteras: forma, tamaño y disposición en relación al conectivo; conectivo: tipo y orientación de sus células en relación al filamento, idioblastos y su contenido y disposición del haz vascular; tecas: forma de células epidérmicas, distribución del endotecio y engrosamientos secundarios.

Nectario (base modificada de los estambres del verticilo inferior, los cuales están fusionados a la pared interna del tubo receptacular; Buxbaum, 1953). Disposición, extensión y forma; características de las células epidérmicas y de las productoras del néctar y su conexión con los haces vasculares.

Gineceo. Forma de ovario, estilo y estigma. Ovario: características de epidermis interna del lóculo, tejido parenquimatoso, su distribución y forma. Número, distribución y tipo de haces vasculares, idioblastos y su contenido. Estilo: epidermis externa e interna, tejido parenquimatoso, características de la cavidad estilar, del tejido de transmisión y número y tipo de haces vasculares. Estigma: características de la epidermis, del tejido de transmisión, del haz vascular y de las inclusiones.

Con fines comparativos se midieron el grosor de cutícula, de la epidermis, de la hipodermis y del colénquima en caso de estar presente. Todas las mediciones se hicieron con un analizador de imágenes IMAGE - Pro Plus versión 3.1 (Media Cybernetics, 1997), adaptado a un microscopio Olympus BX – 50. Además se tomaron fotografías en este equipo para ilustrar las diferencias anatómicas encontradas entre las especies estudiadas.



Morfología y anatomía

Las flores estudiadas tienen una simetría actinomorfa, con una forma campanulada, con una longitud que va de 1.5 cm en *Opuntia pubescens* y *Tephrocactus aoracanthus* hasta 6 y 8 cm en *Nopalea dejecta* y *Opuntia cantabrigiensis*, respectivamente; su diámetro varía de 2.5 cm en *Pereskiopsis diguetii* a 8 cm en *Opuntia cantabrigiensis*. El color del perianto también es variable teniendo desde el blanco hasta el rojo oscuro o magenta (Cuadro 3); otros rasgos de la flor se sintetizan en el cuadro 3.

Perianto

Los tépalos varían de color blanco en el género *Tephrocactus*, amarillo en *Opuntia*, naranja en *Tunilla* hasta tonos magenta o rojo oscuro en *Cylindropuntia* y *Nopalea*. Los tépalos se encuentran unidos por la base y tienen una forma elíptica en la mayoría de las especies estudiadas, con un ápice acuminado, excepto en los géneros *Maihueniopsis* y *Tephrocactus*, en los cuales es agudo y mucronato, respectivamente. Generalmente, el margen es liso, que cambia ligeramente hacia el ápice a eroso en las especies con ápice mucronato. Los tépalos tienen una vena central y gruesa y numerosas venas secundarias; las venas secundarias se unen para formar aréolas, quedando libres hacia el margen. Morfológicamente los tépalos internos son muy semejantes a los externos, pero varían en grosor.

Anatomía de tépalos externos. En corte transversal se distingue una epidermis adaxial simple con células generalmente rectangulares, pero cuadradas en *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis clavarioides*, *Opuntia pilifera*, *Pereskiopsis* y *Pterocactus*; así como en *Maihuenia* y papilosas en

Opuntia cantabrigiensis y *O. pubescens*, sólo se observaron divisiones secundarias escasas en *Maihueniopsis darwinii* (Fig. 3).

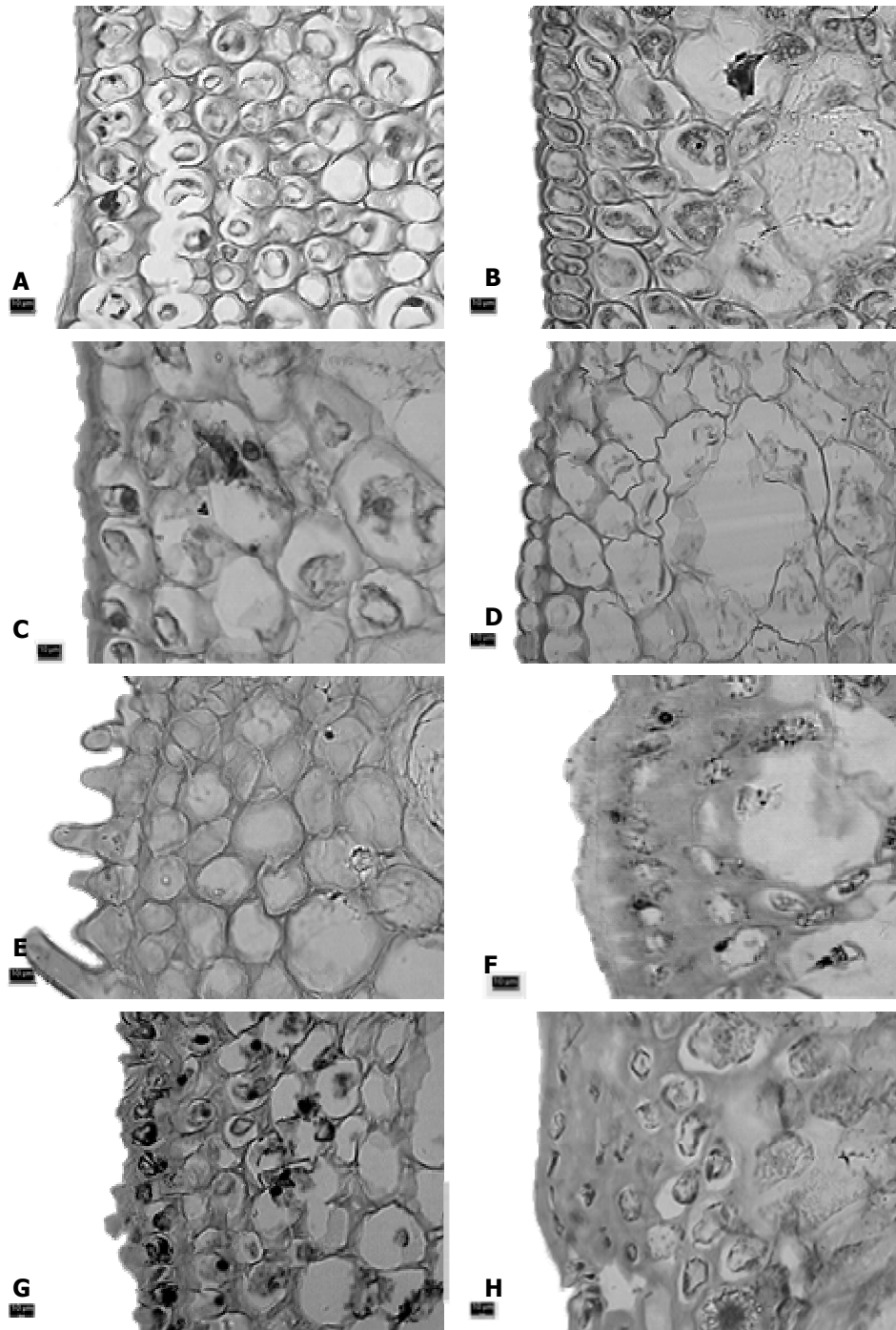


Fig. 3. Tépalos externos, cortes transversales. A. *Cylindropuntia imbricata*. B. *Maihueniopsis clavarioides*. C. *Pereskopsis diguetii*, D. *Nopaela dejecta*. E. *Opuntia pubescens*. F. *Maihueniopsis darwinii*. G. *Opuntia pilifera*. H. *Tephrocactus aoracanthus*.

Cuadro 3. Características morfológicas de las especies estudiadas. Información complementada con la proporcionada por varios autores (Anderson, 2001; Arias *et al.*, 1997; Bravo-Hollis, 1978; Britton y Rose, 1920; Kiesling, 2003. (l: largo; d: diámetro; a: ancho)

Especie	Posición de la flor en el tallo	De la base pericarpelo a anteras (l) (cm)	Pericarpelo tamaño, (l X d), (cm); forma; ornamento	Tépalos: color; forma; ápice	Tépalos Externos (l X a) (cm)	Tépalos Internos (l X a) (cm)	Estambres (l) (cm); color	Estilo (l) (cm)	No. lóbulos estigma; color
<i>Pterocactus araucanus</i>	Terminal	3 x 8	1-1.5 x 4-5; tuberculado, espinas	Amarillo a rojos; ápice acuminado	1.5-2 x 1.5-2	Ca 2 x 0.8	1.5; verde claro	2	5-9; rojos
<i>Pterocactus fischeri</i>	Apical	3 x 7	1-1.5 x 4-5; tuberculado; espinas	Amarillo sobre a café claro; ápice acuminado	1-1.5 x 0.5	Ca 2 x 0.8	1.5; verde claro	Ca 2	5-8; rojo a vino
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	Solitaria	4 x 5	Ca 2 x ca 1.5; ovoide; glabro, brácteas y espinas amarillas deciduas	Verde claro a rojo oscuro; ápice acuminado	5-2 x 0.5- 1.5	Ca 2.5 x 1.5- 2	0.6-8; verde claro a púrpura	1.5- 2	6-7; verde claro a amarillo
<i>Pereskioopsis diguetii</i>	Solitaria	2 x 5	1.5-2 x 0.5-1; subgloboso; glabro, brácteas, tricomas y glóquidas	Amarillos; ápice acuminado	0.5-2 x 0.5 -2	1.5-2.5 x 1-2	0.4-0.9; amarillo claro	1-1.5	4; amarillo verdoso
<i>Tephrocactus aracanthus</i>	Apical	3 x 6	Ca 2 x 1-1.5; globoso; tricomas y espinas	Blancos a rosa claro; ápice mucronado	2-2.5 x 1.5	Ca 4 x 2-2.5	2.5-3; blanco	3.5- 4.5	7; verde
<i>Tephrocactus geometricus</i>	Apical	3 x 6	Ca 2 x 1-1.5; globoso; tricomas y espinas	Blancos; ápice mucronado	2.5 x 1.5	3.5 -4 x 2- 2.5	1-1.5; blanco	2-2.5	7; verde
<i>Maihueniopsis darwinii</i>	Apical	3 x 6	Ca 3 x 1-1.5; glabro; espinas y tricomas	Amarillos a café; ápice agudo	0.5-1 x 1-1.5	0.5-1 x 1-1.5	0.5-1; verde	0.5	5-10; morado
<i>Maihueniopsis clavarioides</i>	Lateral	3 x 4	Escamas; tricomas cortos SIN ESPINAS	Amarillo a verde oliva; ápice agudo	Ca 2 x ca 1	1-1.5 x 1	Ca 1.5; verde claro,	Ca 2	6; verde
<i>Tunilla corrugata</i>	Apical	3 x 4	1.5-2 x 1.5; tuberculado; espinas	Rojos a naranja rojizo; ápice acuminado	1.5-2 x 1.5	Ca 2 x 1.5	Ca 1; verde claro	2-2.5	6-8; verde
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	Solitaria	5 x 7	SIN ESPINAS, tricomas	Amarillos; ápice agudo	1.5-2.5 x ca 1.5	2-3 x 1-1.5	Ca 1.5; verde	2-3	8; verde
<i>Opuntia pilifera</i>	Solitaria	4.2 x 6	2-3.5 x 1.5-2; ovoide; tricomas y espinas caducas	Rosa a rojo púrpura; ápice acuminado	1-1.8 x 1-1.6	2.5-2.8 x 1- 1.7	0.5- 1; verde claro a amarillo	1.5-2	7; verde claro
<i>Opuntia pubescens</i>	Solitaria	1.5 x 4	1.5-2.5 x 1-1.5; ovoide; pubescente y espinas	Amarillos, rojos al secar; ápice acuminado	1-1.8 x 1-1.5	1.5-2.2 x 1.3- 1.5	5-8; verde- amarillentos	1-1.7	6-10; verde a amarillo
<i>Nopalea dejecta</i>	Solitaria	3 x 5	2-3 x 1-1.5; globoso; podarios poligonales, cortos, glóquidas	Rojo oscuro; ápice acuminado	1-1.5 x ca 1	1.5 x 2, ca 1	EXCERTOS. 3.5- 4; rosas a amarillos	4-4.5	6-8; verde claro
<i>Maihuenia patagonica</i>	Terminal	2.8 x 3	2-2.5 x 1-1.5; brácteas, tricomas y espinas	Naranja a amarillos; ápice ensanchado acuminado	0.5 x 1, 1	0.5- 2.5 x ca 1	1.5-2; verde claro	Ca 2	11; verde a rojo
<i>Maihuenia poeppigii</i>	Terminal	5 x 6	6 x 1.5; espinas, hojas y tricomas	Naranja a amarillos; ápice acuminado	1- 1.5 x ca 1	1.5-2 x 1.5	1.5- 2.5; verde claro	2-3	11; verde

La cutícula es variable en grosor, la pared periclinal es lisa y también de grosor variable (Cuadro 4). Notoriamente el engrosamiento de la pared periclinal puede encontrarse en ambas paredes o solamente en la pared externa (Fig. 3A, F, H), mientras las anticlinales se conservan delgadas; en el citoplasma se observan cloroplastos evidentes. Los estomas de tipo paralelocítico son escasos y se ubican al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas. Se depositan cristales prismáticos escasos y pequeños en el lumen celular en *Maihueniopsis darwinii*, hay presencia de escasos granos de almidón en *Maihuenia* y algunos contenidos de color rojo en *Cylindropuntia*, *Opuntia pilifera* y *Pereskiopsis* (Fig. 3A, C, G).

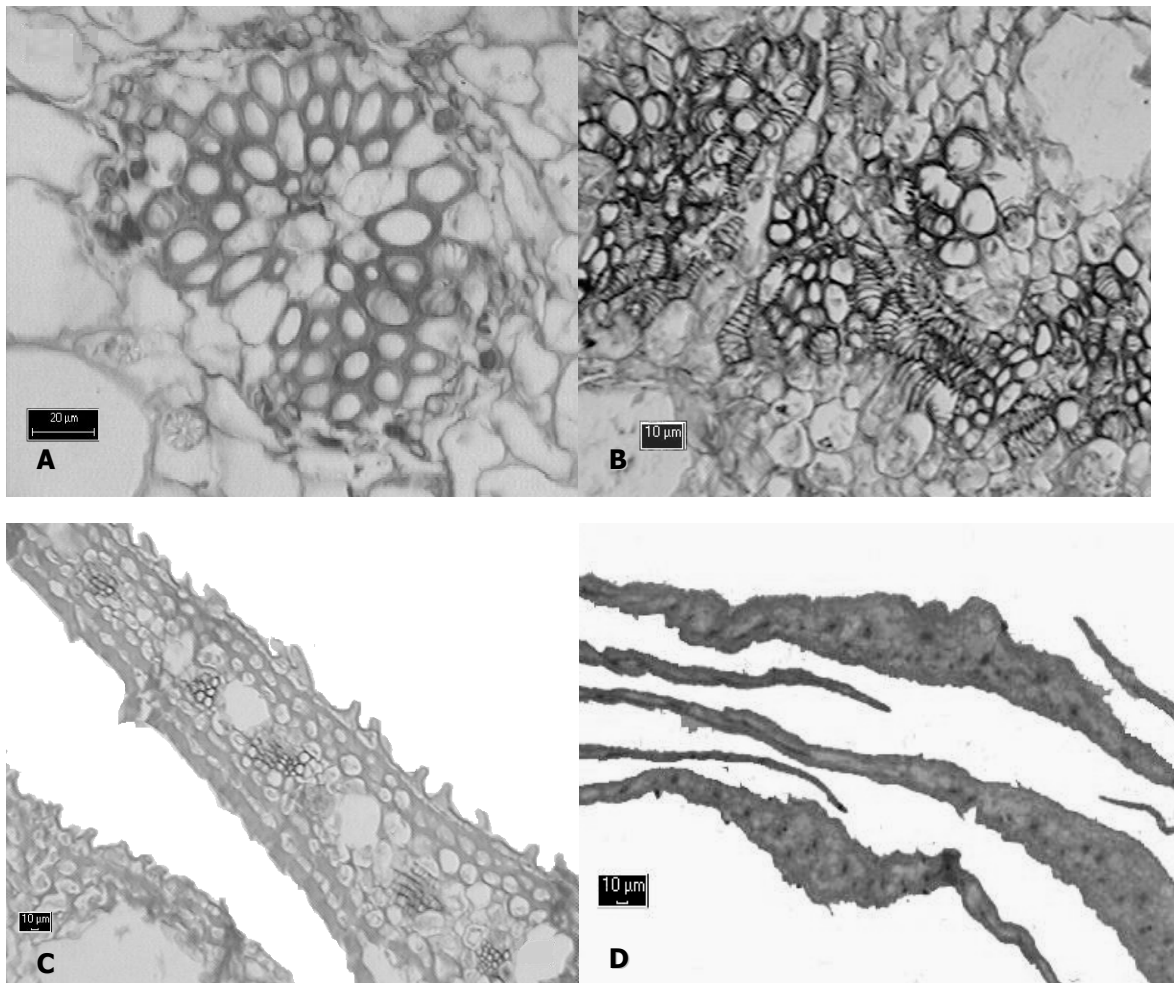


Fig. 4. Haces vasculares en tépalos, cortes transversales. A. *Maihueniopsis darwinii*, anficribal. B. *Opuntia pubescens*, colateral. C. *Opuntia cantabrigiensis*, arreglo lineal. D. *Maihuenia patagonica*, distribución al azar.

La epidermis abaxial es semejante a la adaxial, con células más pequeñas y paredes ligeramente más delgadas; sin papilas, sólo con paredes periclinales gruesas en *Maihueniopsis darwinii* y *Opuntia cantabrigiensis*. En todas las especies estudiadas se observó una menor abundancia de estomas paralelocíticos, .

Cuadro 4. Valores de la media (μm) para el espesor de la pared celular de la epidermis en los tépalos, pericarpelo estambres y estilo. Las letras mayúsculas indican el valor de la pared periclinal externa y las minúsculas la pared periclinal interna. *en la medición se consideraron células papilosas.

Especies	ADAXIAL				Estilo		Filamento		Antera		Pericarpelo	
	Tépalo externo		Tépalo interno		C	c	D	d	E	e	F	f
	A	a	B	b								
<i>Pterocactus araucanus</i>	4.16	0.92	1.37	0.72	3.58	0.60	2.22	0.58	2.01	0.47	5.16	1.74
<i>Pterocactus fischerii</i>	8.68	0.48	2.84	0.48	--	0.43	2.71	0.61	1.98	0.66	9.86	0.91
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	8.01	0.85	7.87	0.64	12.22	1.22	1.52	0.68	0.78	0.53	17.34	0.82
<i>Pereskiaopsis diguetii</i>	7.01	0.38	3.18	0.34	5.47	0.36	1.88	0.50	11.21	0.30	1.44	0.31
<i>Tephrocactus aoracanthus</i>	20.47	0.52	9.44	0.42	53.21	0.62	62.94	0.63	2.10	0.78	3.99	0.55
<i>Tephrocactus geometricus</i>	5.45	0.60	5.52	0.59	29.38	0.51	12.32	3.96	2.76	1.01	4.26	--
<i>Maihueniopsis darwinii</i>	11.69	1.34	7.13	1.12	--	0.54	1.60	0.53	1.32	0.67	7.58	1.29
<i>Maihueniopsis clavarioides</i>	4.56	0.63	2.41	0.63	4.59	0.82	5.97	0.97	0.98	0.623	3.88	0.63
<i>Tunilla corrugata</i>	2.55	0.34	1.48	--	4.14	0.45	1.24	0.36	0.43		3.54	
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	4.07	0.92	3.53	0.39	3.72	0.44	1.27	0.55	0.61	--	1.40	0.35
<i>Opuntia pilifera</i>	9.78	0.42	7.28	0.41	26.76	0.55	9.37	0.55	1.90	0.26	4.11	1.99
<i>Opuntia pubescens</i>	9.21	0.65	5.43	0.54	8.56	0.45	0.38	0.35	13.22	6.49	3.252	0.58
<i>Nopalea dejecta</i>	3.64	0.64	3.18	0.52		0.85	2.56	0.65	1.14	1.01	1.54	0.84
<i>Mahuinia patagonica</i>	11.08	0.45	5.41	0.45	7.95	0.40	0.45	0.45	0.90	0.33	8.65	0.81
<i>Mahuinia poeppigii</i>	11.30	0.47	8.68	0.41	16.27	0.71	0.37	0.37	14.12	5.68	3.48	0.62

El mesofilo está compuesto de células isodiamétricas de tamaño variable, con cloroplastos; la mayoría pueden ser parenquimatosas como en *Maihueniopsis clavarioides*, *Nopalea* (Fig. 3B, D) y *Pterocactus*; pero algunas o todas son colenquimatosas como en *Cylindropuntia*, *Opuntia*, *Pereskiopsis*, *Tephrocactus* (Fig. 3A, C, E-H) y *Tunilla*. Se observaron abundantes células de mucílago y drusas (Fig. 3B, D, F, H); así como una acumulación de contenido de color rojo en algunas células en *Cylindropuntia*, *Opuntia pilifera* y *Pereskiopsis* (Fig. 3A, C, G) y abundantes granos de almidón exclusivamente en *Maihuenia*.

Los haces vasculares son de tipo anficribal en *Maihuenia* y *Maihueniopsis* (Fig. 4A) y colaterales (Fig. 4B) en el resto de las especies estudiadas. Los haces muestran un arreglo lineal dentro del tépalo en las especies estudiadas, excepto *Maihuenia* que tiene una distribución al azar (Fig. 4C, D); siendo en todas las especies el haz vascular central es de mayor tamaño que el resto.

Anatomía de tépalos internos. En corte transversal se distingue una epidermis adaxial simple con células de forma cuadrada a rectangular y cutícula de diferente espesor (Fig. 5). La pared periclinal externa es gruesa a excepción de *Maihueniopsis clavarioides*, *Pterocactus* y *Tunilla* (Cuadro 4), mientras las anticlinales se conservan delgadas. Las células epidérmicas se distinguen por presentar de manera visible cloroplastos, además de acumular contenido de color oscuro en *Cylindropuntia* (Fig. 5C), *Opuntia pilifera* y *Maihueniopsis darwinii*. La epidermis abaxial es semejante a la adaxial, pero con células de menor tamaño y las paredes periclinales y anticlinales delgadas (<2 μm); los estomas son paralelocíticos al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas, pero en menor abundancia que los tépalos externos.

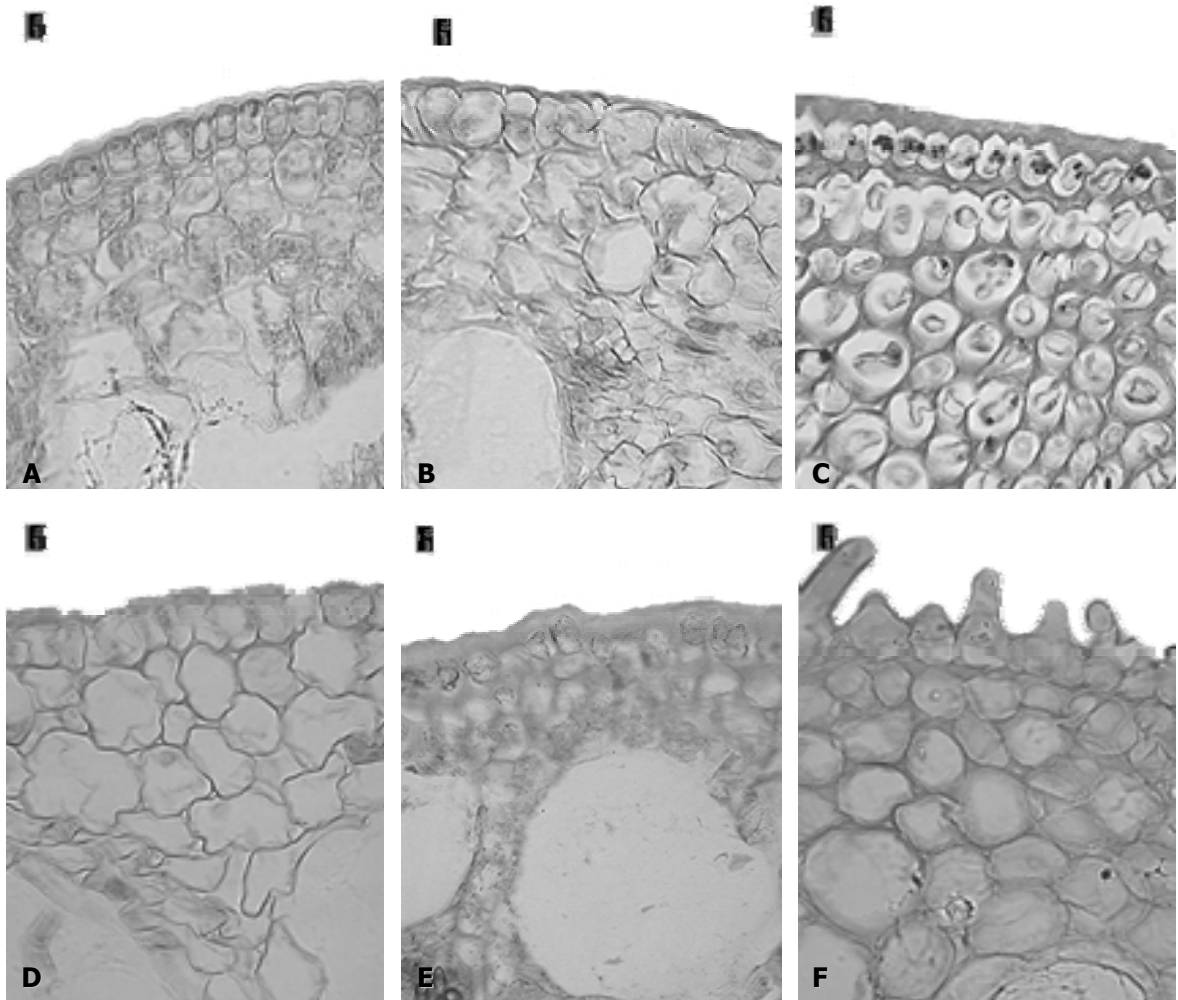


Fig. 5. Tépalos internos, cortes transversales. A-E. Epidermis simple. A. *Maihueiniopsis clavarioides*, mesofilo parenquimatoso. B. *Tunilla corrugata*, mesofilo parenquimatoso C. *Cylindropuntia imbricata*, mesofilo colenquimatoso. D. *Nopalea dejecta*, mesofilo parenquimatoso E. *Tephrocactus geometricus*, mesofilo parenquimatoso. F. *Opuntia pubescens*, epidermis papilosa y mesofilo colenquimatoso.

El mesofilo se distingue por presentar células de parénquima de forma isodiamétrica y de tamaño variable, con cloroplastos evidentes, excepto en *Cylindropuntia Opuntia* y *Tephrocactus*, cuyas células suelen ser colenquimatosas (Fig. 5C, E, F). Se observan abundantes células de mucílago en todas las especies. Escasos granos de almidón se presentan exclusivamente en *Cylindropuntia*, *Nopalea*, *Opuntia cantabrigiensis* y *O. pubescens*. Además, las especies de *Opuntia*

se distinguen por tener las drusas. Al igual que en el tépalo externo, los haces vasculares son de tipo colateral en todas las especies; a excepción *Maihuenia* y *Maihueniopsis darwinii*, que presentan haces de tipo anficribal. Los haces se distribuyen linealmente, excepto en *Maihuenia*, que presenta una distribución al azar dentro del tépalo; el haz vascular central es de mayor tamaño que el resto, como en el tépalo externo (Fig. 4C).

Pericarpelo (Tubo receptacular)

Esta región del tallo que cubre el gineceo tiene una forma que varía de globosa a turbinada (Fig. 6A, B), en ella se distinguen las aréolas, con glóquidas, espinas y tricomas; hay escamas papiráceas, carnosas y pequeñas de forma lanceolada con el ápice acuminado.

Anatomía del pericarpelo. La epidermis del pericarpelo se interrumpe por los meristemas activos ubicados en la aréola. La aréola está comúnmente invaginada en el córtex del pericarpelo (Fig. 6), excepto en *Cylindropuntia*, *Opuntia* y *Pereskiopsis* donde se encuentran casi superficiales, invaginándose pocos estratos celulares en el córtex (Fig. 6E, F). En cada aréola se aprecia el tejido meristemático que da origen a las espinas y cerdas y el resto de las células epidérmicas se diferencian en tricomas.

La epidermis del pericarpelo también es simple (Fig. 7A-D), excepto en *Pterocactus* que es papilosa (Fig. 7E), de células cuadradas en la mayoría de las especies estudiadas y rectangulares en *Maihueniopsis darwinii*, *Nopalea* y *Maihuenia*. La cutícula es lisa, pero en *Opuntia* y *Tunilla* es ligeramente rugosa (Fig. 7D), comúnmente delgada, excepto en *Opuntia pilifera* y *Pterocactus aoracanthus*. Además, el grosor de las paredes epidérmicas varía desde delgadas en *Nopalea* y *Pereskiopsis* (Cuadro 5) hasta gruesas ($> 9 \mu\text{m}$) en *Cylindropuntia* y *Pterocactus*. Los estomas son

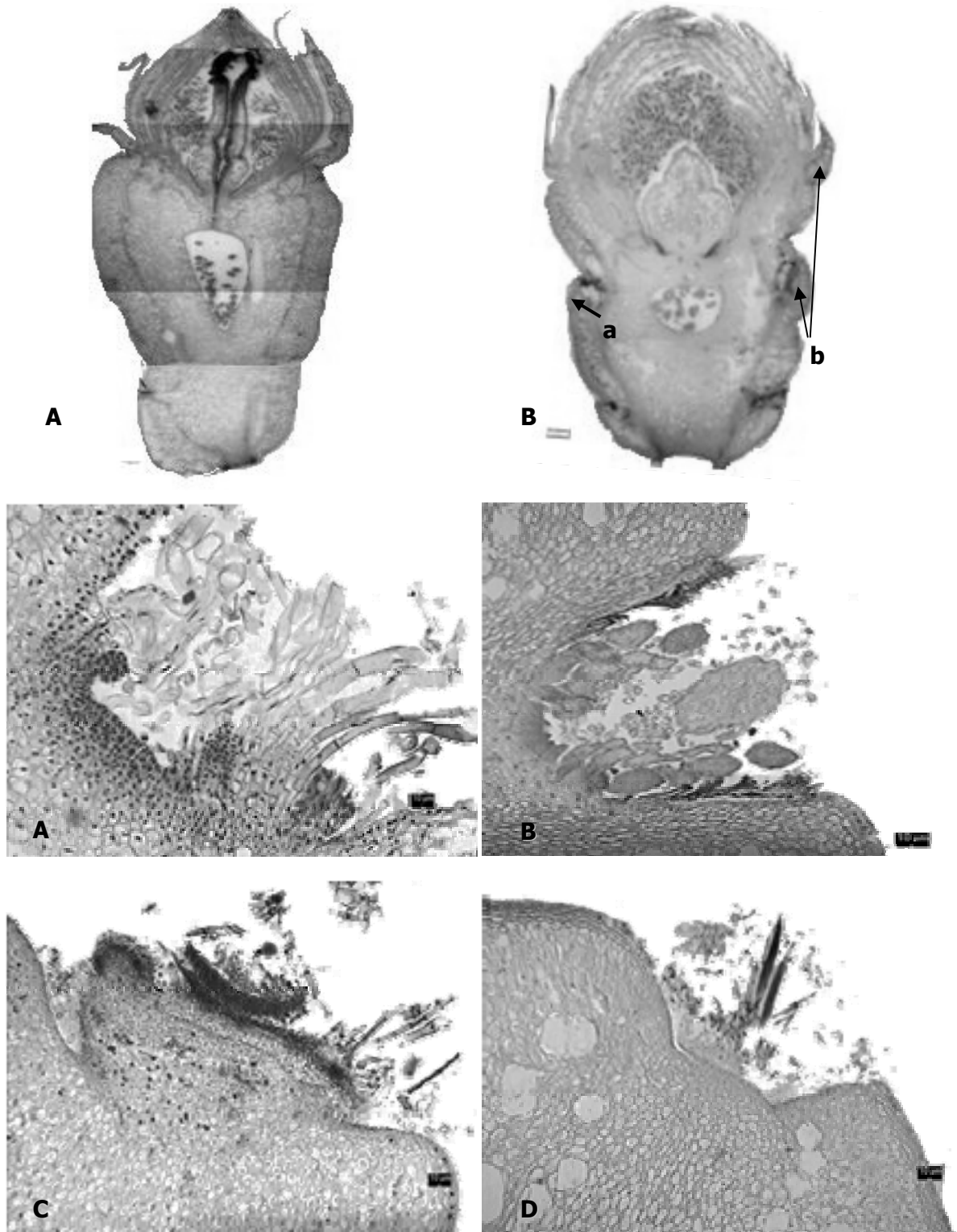


Fig. 6. Pericarpelo y sus aréolas, cortes longitudinales. A. *Cylindropuntia imbricata*, pericarpelo globoso. B. *Tephrocactus aoracanthus*. C-F. Aréolas. C. *Pterocactus fischeri*. D. *Nopalea dejecta*. E. *Pereskiopsis diguetii*. F. *Cylindropuntia imbricata*. a=aréola invaginada, b=escamas papiráceas.

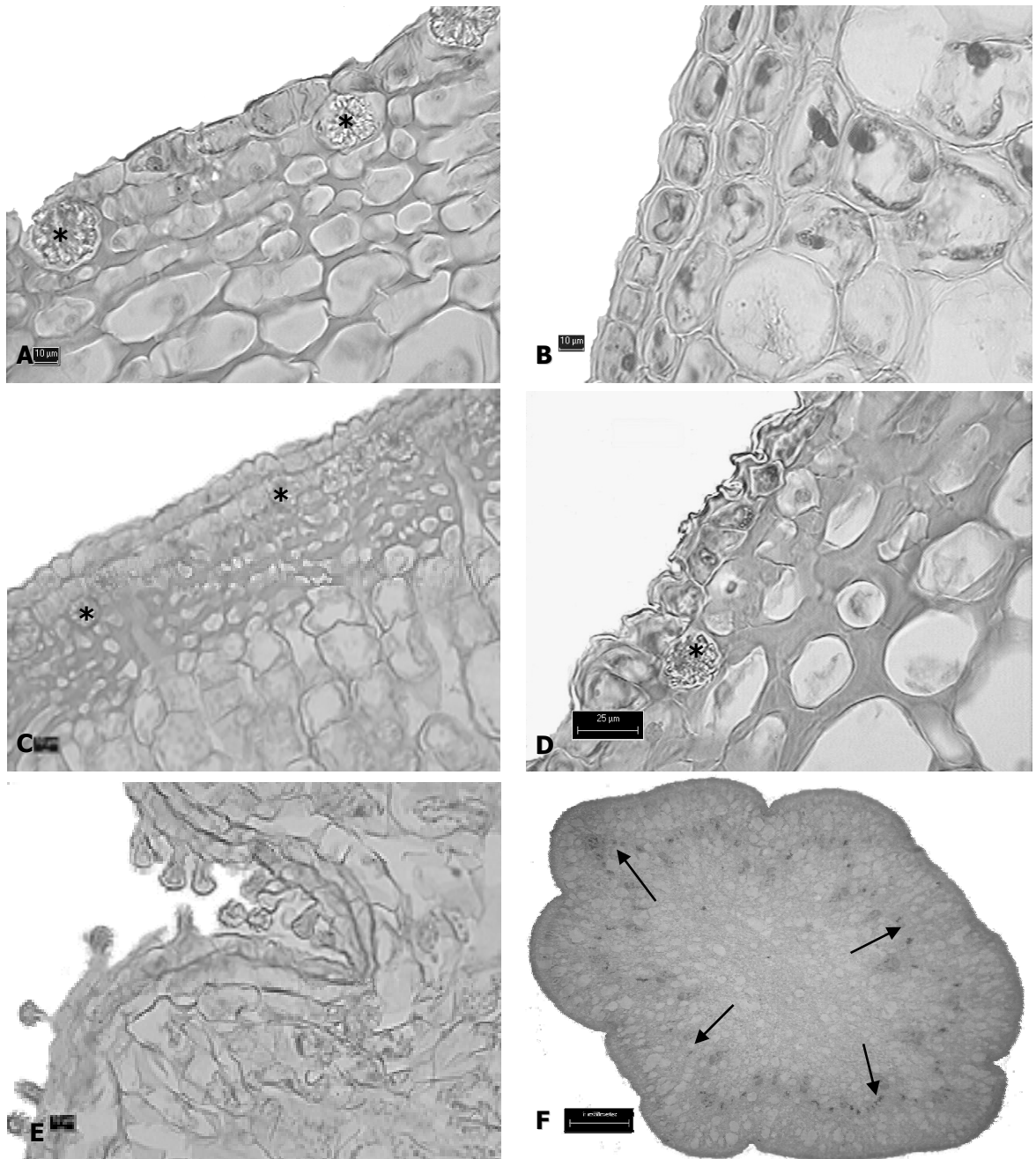


Fig. 7. Pericarpelo, cortes transversales. A-C. Epidermis y cutícula lisas. A. *Nopaela dejecta*. B. *Maihueniopsis clavarioides*. C. *Cylindropuntia imbricata*. D. *Tunilla corrugata*, epidermis lisa y cutícula rugosa. E. *Pterocactus fischeri*, epidermis papilosa y cutícula lisa. F. *Opuntia cantabrigiensis*, anillo de haces vasculares (flechas). *=drusas, hc=hipodermis colenquimatoso.

escasos y al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas.

escasos y al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas. Taninos y granos de almidón únicamente se observaron en *Maihuenia*. Por debajo de la epidermis se encuentra una hipodermis lagunar colénquimatosa que varía de uno a dos estratos en *Maihueniopsis clavarioides* hasta ocho en *Cylindropuntia* (Cuadro 5, Fig. 7A, C, D). El único contenido celular son drusas, exclusivamente presentes en el primer estrato de células de la hipodermis, a excepción de *Pterocactus*, *Maihueniopsis clavarioides* (Fig. 7B, E) y *Maihuenia* que carecen de ellas.

Cuadro 5. Número de estratos hipodérmicos en el pericarpelo, número de haces vasculares en el pistilo y número de lóbulos del estigma en las especies estudiadas.

Especie	Número estratos hipodermis pericarpelo	Número de haces pistilo	Número de lóbulos estigma
<i>Pterocactus araucanus</i>	3	7	7
<i>Pterocactus fischeri</i>	3	7	7
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	5	7	7
<i>Pereskiaopsis diguetii</i>	3	4	4
<i>Tephrocactus aoracanthus</i>	7	7	7
<i>Tephrocactus geometricus</i>	4	14	7
<i>Maihueniopsis darwinii</i>	5	11	11
<i>Maihueniopsis clavarioides</i>	2	5	5
<i>Tunilla corrugada</i>	4	7	7
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	6	8	8
<i>Opuntia pilifera</i>	4	7	7
<i>Opuntia pubescens</i>	4	10	10
<i>Nopalea dejecta</i>	5	8	8
<i>Maihuenia patagonica</i>	3	10	10
<i>Maihuenia poeppigii</i>	3	10	10

Entre la hipodermis y el tejido vascular se encuentran las células de parénquima semejantes en disposición a las del tallo. Las denominadas células en empalizada se distinguen por presentar abundantes cloroplastos y las del parénquima reservante son de forma isodiamétrica y de tamaño variable; además hay abundantes células de mucílago y drusas, pero *Pterocactus*, *Maihueniopsis clavarioides*, *Tephrocactus* y *Tunilla* carecen de estos contenidos minerales. Así mismo, *Maihueniopsis darwinii*, *Nopalea*, *Pereskiopsis* y *Tephrocactus* presentan escasos granos de almidón y las únicas especies que se distinguen por presentar taninos son *Cylindropuntia* y *Maihueniopsis clavarioides*. Anatómicamente, el pericarpelo se encuentra delimitado del tejido que conforma el ovario por haces vasculares colaterales que forman un anillo (Fig. 7F).

Androceo

Los estambres son numerosos y de tamaño variable. Por ejemplo, son exsertos exclusivamente en *Nopalea*; se encuentran de la misma altura que el estigma en *Pereskiopsis*, *Tephrocactus* y *Tunilla* y en el resto de las especies estudiadas son de menor tamaño que los tépalos y de mayor que el estigma. Los estambres se encuentran libres sobre el tejido de néctar (Fig. 8), por arriba de la cintura, una constricción del pericarpelo. Esta cintura se presenta generalmente entre el ovario y la liberación de estambres y estilo en *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis clavarioides* y *Tephrocactus*, entre otras, dicha constricción puede repetirse por abajo el ovario y por encima del mismo o estar ausente como en *Pterocactus*.

Anatomía de filamentos. Transversalmente los filamentos tienen forma redonda en su mayoría, pero de forma cuadrada en *Cylindropuntia* y *Maihueniopsis clavarioides*, ovado-depresa en *Pereskiopsis*, elíptica en *Nopalea* y redondo-elíptica en *Opuntia* (Fig. 9).

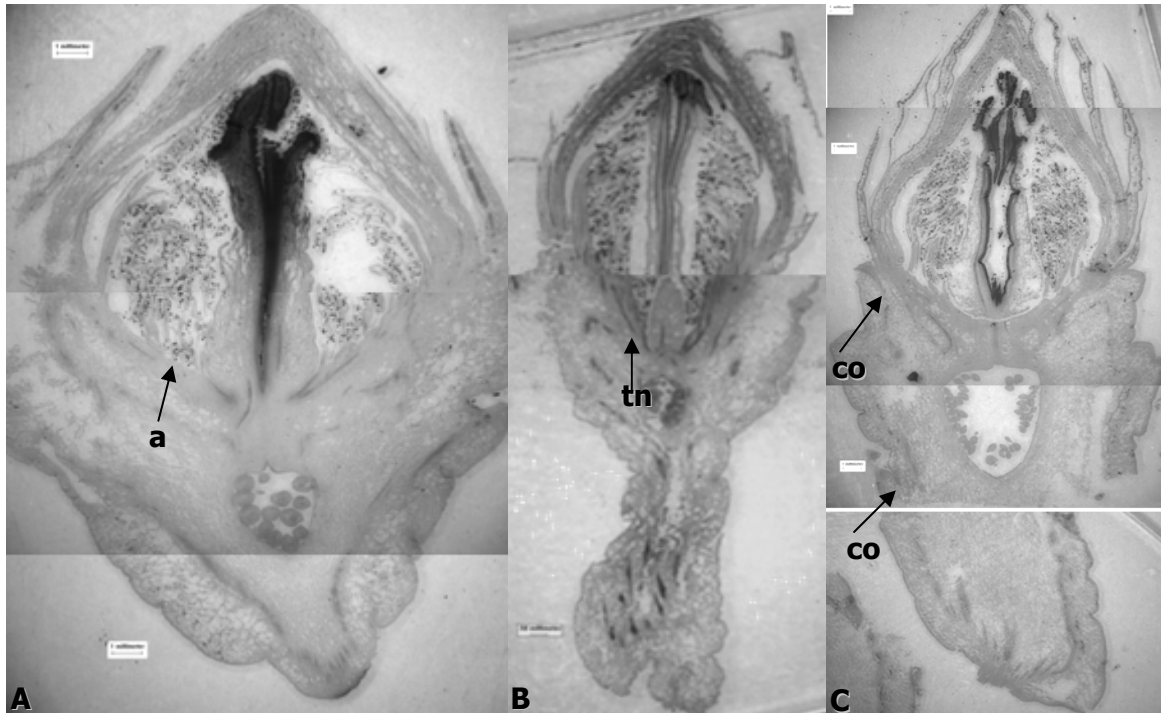


Fig. 8. Androceo, cortes longitudinales notar la liberación de los filamentos. A. *Maihueniopsis darwinii*. B. *Maihueniopsis clavarioides*. C. *Opuntia cantabrigiensis*. a=liberación de los filamentos, tn=tejido de néctar, co=constricción del pericarpelo

Todos tienen una epidermis simple de células cuadradas, excepto en *Cylindropuntia*, *Opuntia pilifera* y *Pterocactus*, los cuales presentan células rectangulares en sentido vertical. La mayoría de las especies tienen la epidermis lisa, excepto en *Cylindropuntia*, *Opuntia pilifera*, *O. pubescens* y *Tephrocactus* con epidermis ligeramente rugosa (Fig. 9G, H). Sus paredes son delgadas (Cuadro 4) excepto en *Tephrocactus* ($>9 \mu\text{m}$). Un contenido de color rojo se presenta sólo en *Pereskiopsis*, *Pterocactus* y *Tephrocactus*. El parénquima está conformado por células de forma isodiamétrica y llega a constituir cerca del 80 % del filamento; inmersas en el parénquima se observan células de mucílago (Fig. 9A, C), escasos granos de almidón exclusivamente en *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis* y *Opuntia pilifera* y al centro de cada filamento un haz vascular de tipo anficribal (Fig. 9A-F).

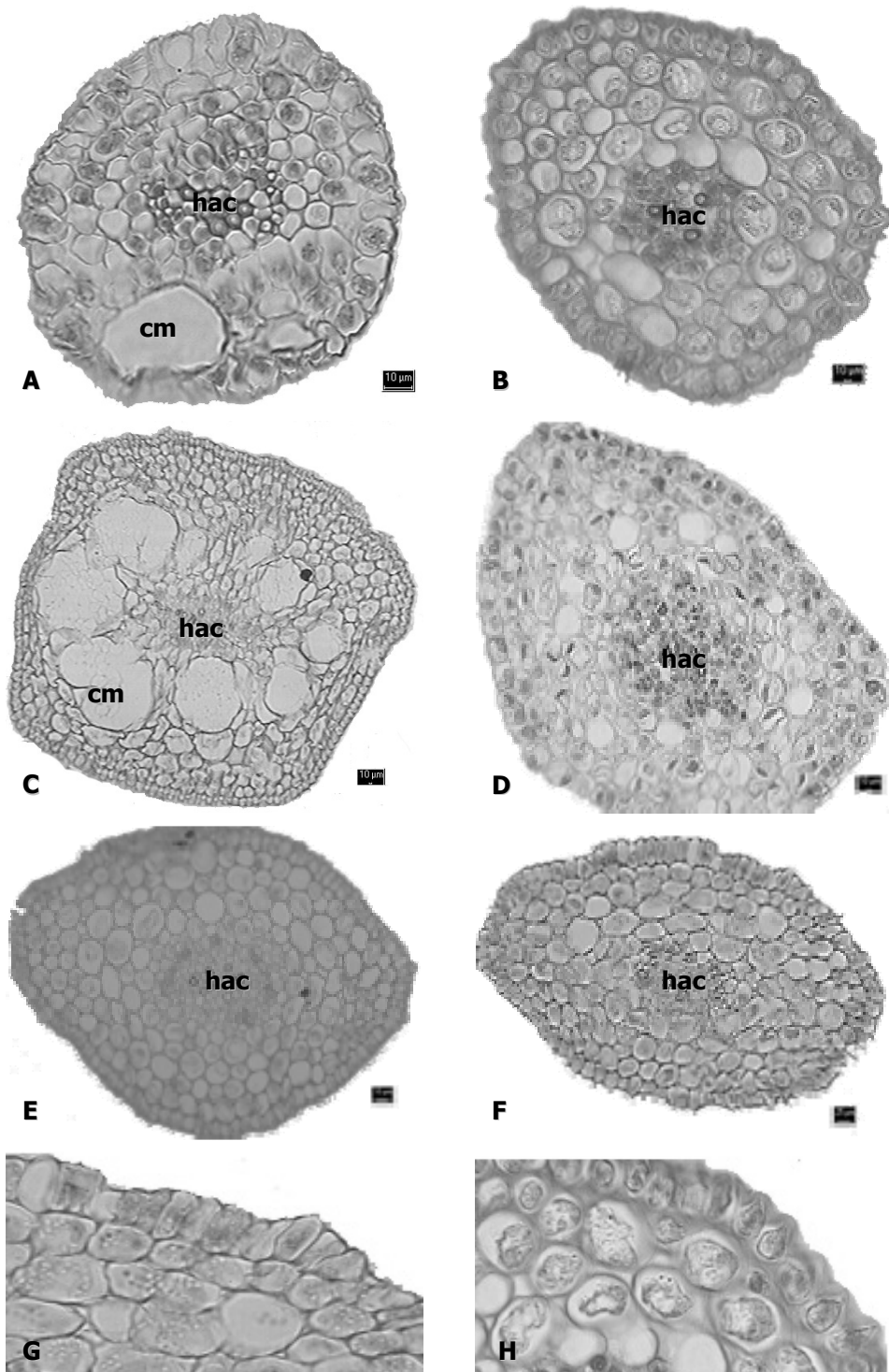


Fig. 9. Filamentos forma y tejido fundamental, cortes transversales. A. *Maihueniopsis darwinii*, redonda B. *Tephrocactus geometricus*, redonda. C. *Cylindropuntia imbricata*, cuadrada. D. *Peresklopsis diguetii*, Ovado-depresa. E. *Nopalea dejecta*, elíptica. F. *Opuntia pilifera*, redonda-elíptica. G-H. Epidermis. G. *Opuntia pilifera*, paredes delgadas. H. *Tephrocactus aoracanthus*, paredes gruesas. cm=célula de mucílago, hac=haz vascular anficribal.

Anatomía de anteras. Las anteras son tetrasporangiadas, con epidermis simple, papilosa y cuya pared varía en espesor (Cuadro 4, Fig. 10). Las células epidérmicas contienen granos de almidón únicamente *Tunilla* y drusas en *Pterocactus* el resto de las especies carece de alguna inclusión. El endotecio presente hasta el ostiolo tiene un estrato de células con sus típicos engrosamientos helicoidales (Fig. 10C); el conectivo se conforma por células de parénquima con numerosas drusas y al centro de cada tétrada termina el haz vascular de tipo anficribal (Fig. 10B).

Nectario

En corte longitudinal de la flor se distingue una modificación en la base de los estambres más internos, los cuales se encuentran fusionados en la pared del tubo receptacular (Buxbaum, 1953); esta modificación se reconoce como el nectario (Fig. 11); el cual está constituido por células secretoras. El nectario es de tipo disco en *Maihueniopsis darwinii*, *Opuntia* y *Maihuenia*, ya que en vista longitudinal las células secretoras del néctar se distribuyen sólo en la base y alrededor del estilo. *Maihueniopsis clavarioides*, *Nopalea*, *Pterocactus*, *Pereskiopsis* y *Tunilla* tienen un nectario tipo embudo parcialmente cerrado y un nectario tipo embudo abierto se presenta en *Cylindropuntia* y *Tephrocactus* (Fig. 11A-E).

Anatomía del nectario. El nectario se diferencia por presentar una epidermis simple con células de forma cuadrada a rectangular, de pared delgada (Fig. 11F), con abundantes taninos que ocluyen su lumen celular exclusivamente en *Nopalea* (Fig. 11G) y *Tephrocactus*. Las células que conforman el nectario se distinguen por ser de forma isodiamétrica, pequeñas y muy compactas, con su núcleo y vacuola evidentes (Fig. 11F-H). Estas células pueden tener drusas; granos de almidón exclusivamente en *Cylindropuntia* o un contenido de color oscuro en *Maihueniopsis clavarioides*, *Pereskiopsis*, *Pterocactus* y *Tephrocactus* (Fig. 11) y se aprecian abundantes haces vasculares (Fig. 11H, I).

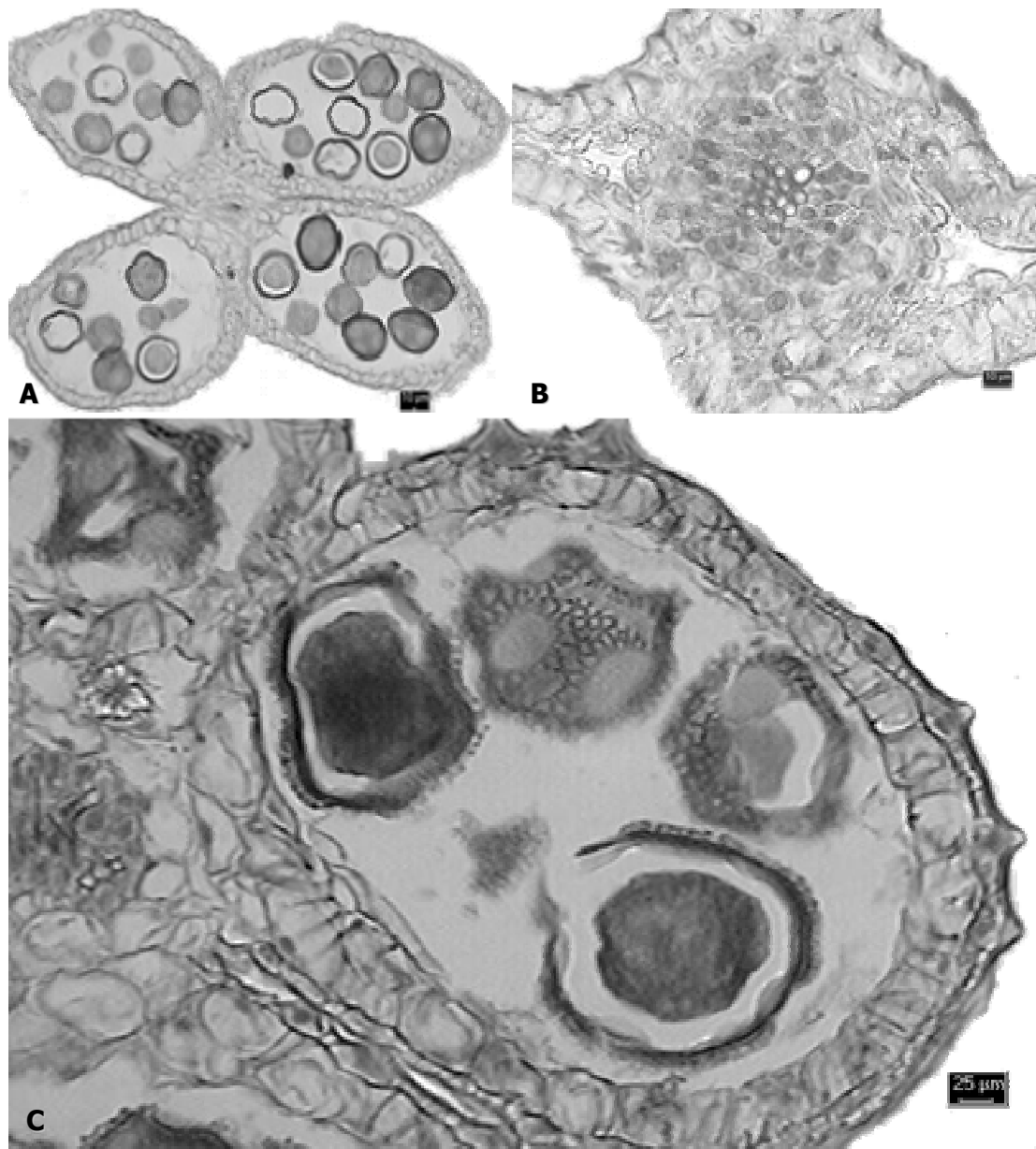


Fig. 10. Anteras, cortes transversales. A. *Cylindropuntia imbricata*, tetrasporangiadas. B. *Maihueniopsis clavarioides*, haz vascular anficribal. C. *Opuntia pilifera*, epidermis papilosa y endotecio.

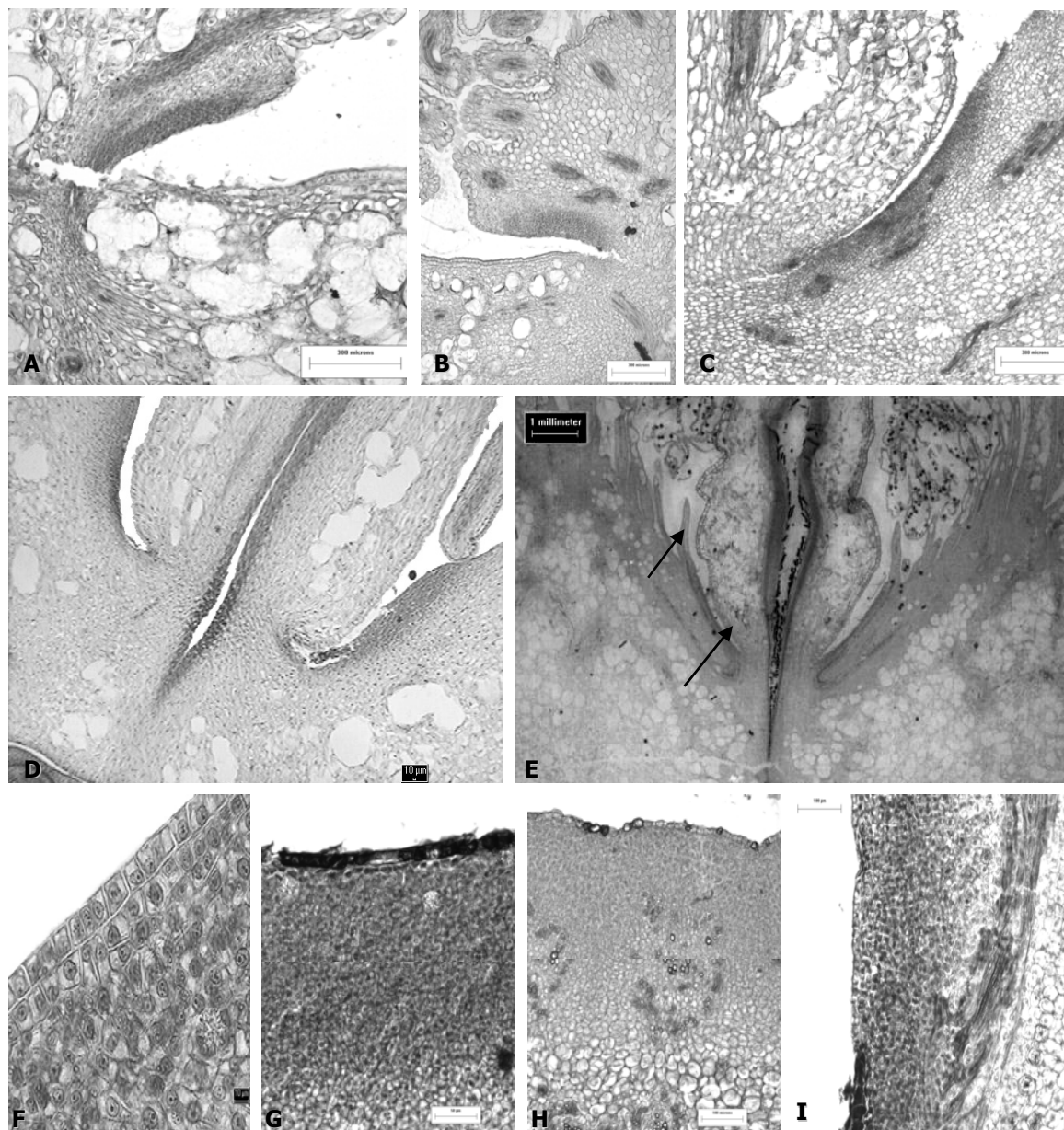


Fig. 11. Nectario. A-D. Tipo de nectario, cortes longitudinales. A. *Maihuenia patagonica*, disco, B. *Maihuenia poeppigii*, disco. C. *Opuntia cantabrigiensis*, disco. D. *Cylindropuntia imbricata*, embudo abierto. E. *Maihueniopsis clavarioides*, embudo cerrado. F-H. Detalles del nectario, cortes transversales. F. *Pereskiopsis diguetii*, células con citoplasma denso. G. *Nopalea dejecta*, células epidérmicas con taninos. H. *Opuntia cantabrigiensis*, tejido vascular en el nectario. I. *Nopalea dejecta*, corte longitudinal, detalle del tejido vascular.

Ovario

El ovario se encuentra embebido en el pericarpelo. La forma del lóculo es elíptica en *Nopalea*, *Opuntia pubescens*, *Pereskiopsis* y *Tunilla*, ovada-depresa en *Maihueniopsis*, *O. cantabrigiensis*, *O. pilifera* y *Tephrocactus*; circular en *Pterocactus*; arriñonada en *Cylindropuntia* y ovada en *Maihuenia* (Fig. 12A-D).

Anatomía del ovario. El ovario se distingue del tejido que corresponde al tallo, por estar delimitado por un anillo de haces vasculares de tipo colateral (Fig. 12E). Hacia el lóculo hay una epidermis simple con cutícula lisa y delgada, excepto *Opuntia pubescens*, *Pterocactus* y *Tunilla*, en las cuales es ligeramente rugosa y en *Tephrocactus aoracanthus* papilosa (Fig. 12F). Subyaciendo a la epidermis se encuentra un parénquima conformado por células de forma isodiamétrica, muy compactas, en el que se presentan drusas sólo en *Cylindropuntia*, *Nopalea*, *Opuntia* y *Maihuenia*; algunos granos de almidón se observan en *Maihueniopsis*, *Opuntia pilifera*, *O. pubescens*, *Pterocactus* y *Maihuenia* y un contenido de color oscuro ocluye el lumen celular exclusivamente en *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis clavarioides* (Fig. 12G) y *Pereskiopsis*.

Los óvulos son campilótropos, bitégmicos, con un funículo largo y encorvado sobre la calaza (Fig. 12H). La forma de las células de la epidermis externa del funículo es rectangular o cuadrada en *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis darwinii* y *Opuntia pubescens*. Entre los contenidos que se observaron en la epidermis están las drusas en *Cylindropuntia*, *Nopalea* y *Opuntia*, taninos en el funículo de *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis clavarioides* y *Opuntia pilifera*, en la calaza de *Cylindropuntia*, *Nopalea* y *Pterocactus* y, en la epidermis del tegumento externo y la calaza en *Tephrocactus* (Fig. 12I) y en *Maihuenia*.

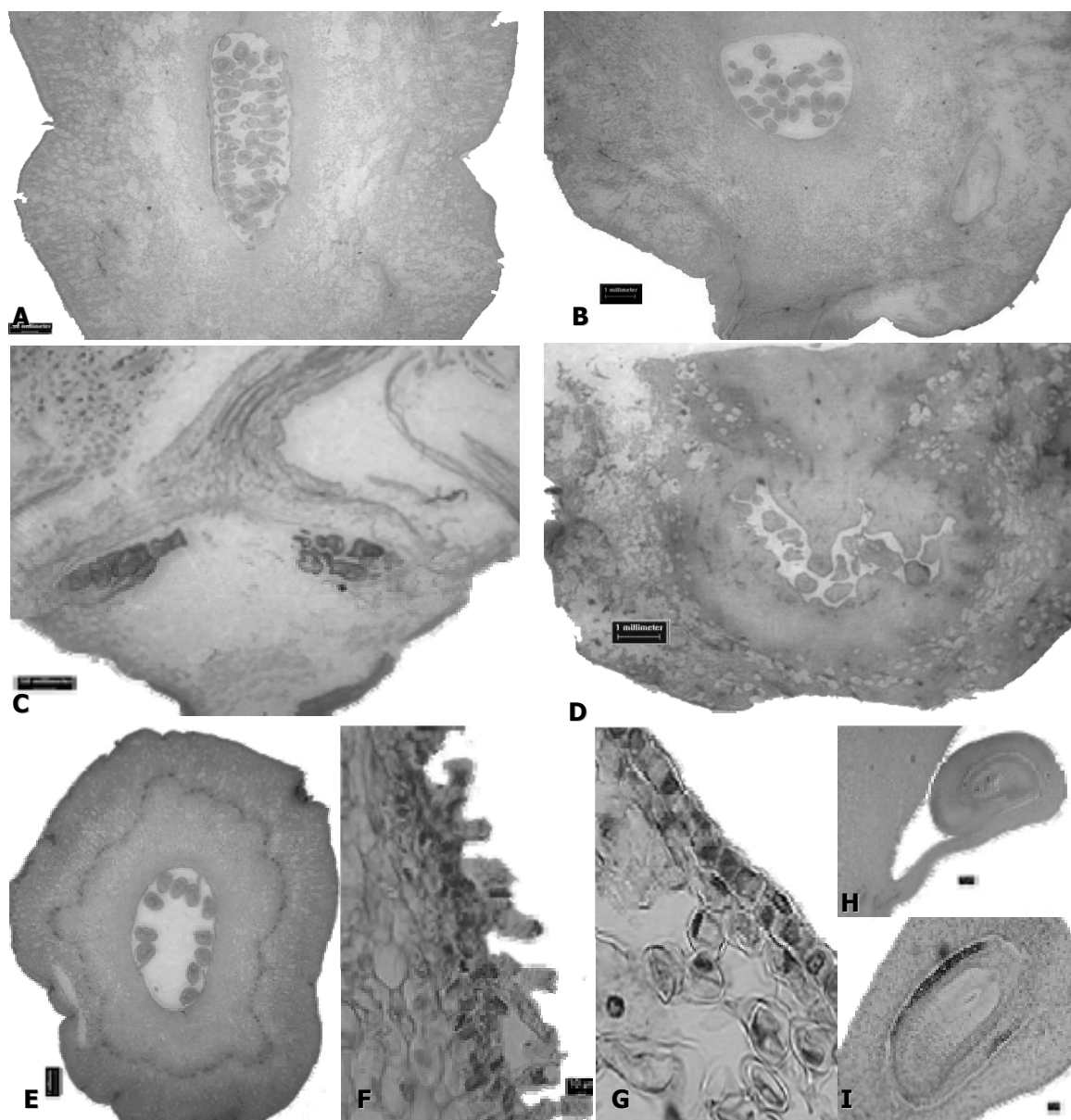


Fig. 12. Ovario. A-D. Forma del lóculo del ovario, cortes longitudinales. A. *Nopalea dejecta*, elíptica ovada B. *Opuntia pilifera*, depresa. C. *Cylindropuntia imbricata*, arriñonada. D. *Maihuenia patagonica*. Ovada. E-I. Detalles del ovario, cortes transversales. E. *Opuntia pubescens*, haces cilindro de haces vasculares que limitan el ovario. F. *Tephrocactus aoracanthus*, epidermis papilosa. G. *Maihueniopsis clavarioides*, contenido de color oscuro en epidermis. H. *Opuntia pubescens*, óvulo campilótrofo. I. *Tephrocactus aoracanthus*, contenido de color oscuro en epidermis del tegumento externo.

Columna

La columna se define como la región de fusión y adelgazamiento de los carpelos que se encuentra sobre el ovario hasta donde se comienza a distinguir el pistilo (Fig. 13A, B). Esta región se encuentra sobre la cintura de la flor en *Maihueniopsis darwinii* y *Maihuenia*; bajo la constricción que se da en el tubo floral en *Cylindropuntia*, *Nopalea* y *Opuntia* y a la altura de la misma constricción en el resto de las especies estudiadas.

Anatomía de la columna. Esta región se constituye exclusivamente por células de parénquima de forma isodiamétrica con numerosas células de mucílago (Fig. 13C-E) y drusas en *Cylindropuntia*, *Nopalea*, *Opuntia*, *Pereskiaopsis* y *Tunilla*, abundantes granos de almidón en *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis* y *Pterocactus* y ambos contenidos celulares en *Maihuenia*.

Estilo

Por su morfología, visto longitudinalmente y con relación a su base, el estilo se considera columnar con forma umbonada en *Maihuenia patagonica*, globoso en *Nopalea* y *Tephrocactus*, clavado con ensanchamiento hacia la base exclusivamente en *Opuntia* y clavado sin ensanchamiento en su base en el resto de las especies estudiadas (Fig. 14A-C).

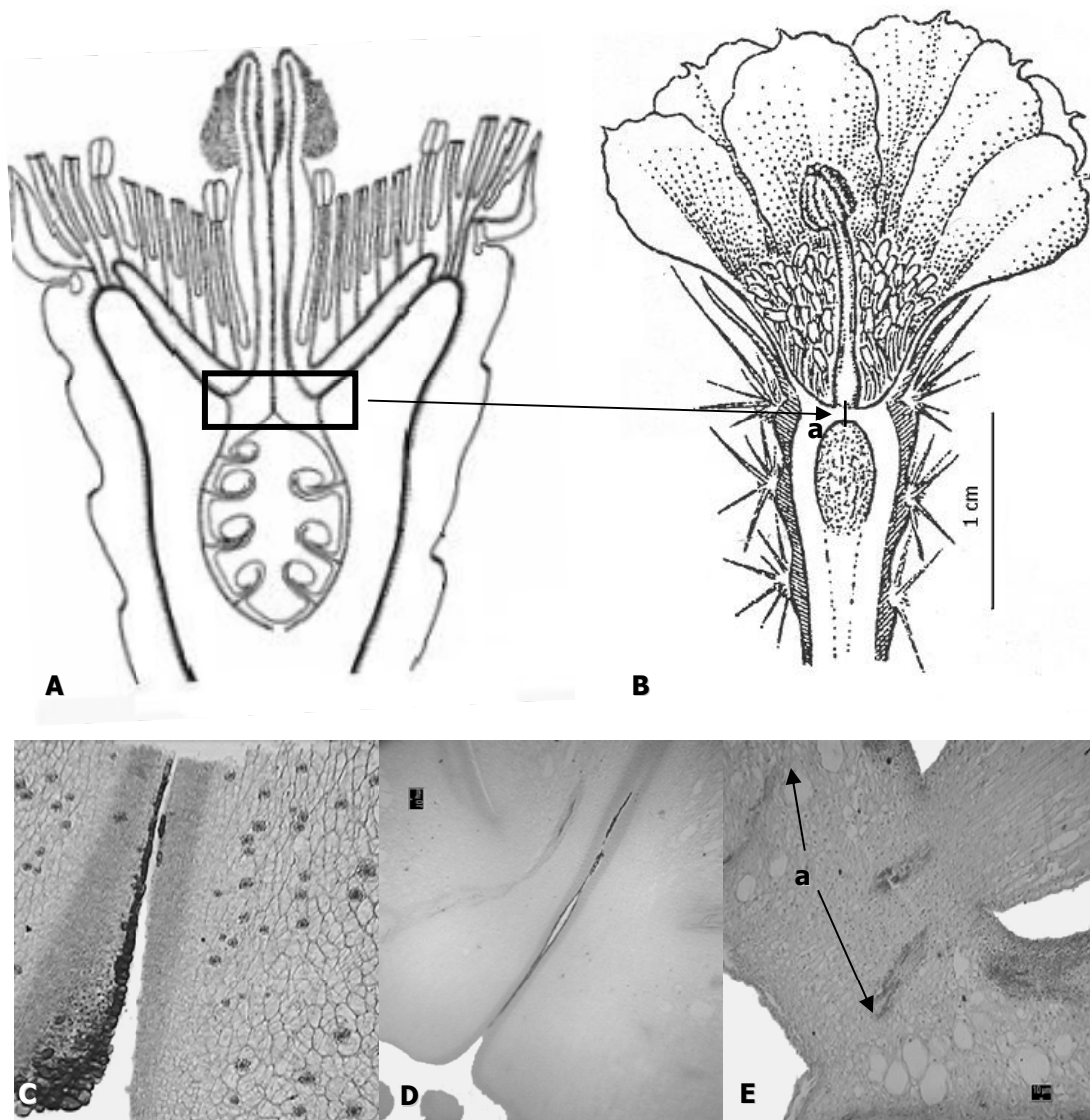


Fig. 13. Columna. A-B *Opuntia* sp., esquema y dibujo, la flecha indica la región de la columna. C-E. Detalle del tejido parenquimatoso de la columna, cortes longitudinales. C. *Cylindropuntia imbricata*, abundantes drusas. D. *Maihueiopsis darwinii*, cordón vascular. E. *Pterocactus fischeri*, células de mucílago.

Anatomía del estilo. En corte transversal se aprecia un estilo abierto excepto en *Nopalea* (Fig. 14D, E), que presenta una cavidad estilar semiabierta porque es sólido cerca del ovario y se abre hacia los lóbulos del estigma. La epidermis externa tiene células de forma cuadrada con una cutícula gruesa (Cuadro 4) y lisa, excepto en *Maihuenia* (Fig. 15A) y con la presencia de contenido de color oscuro en su lumen celular y algunos granos de almidón en *Maihueniopsis*. La epidermis de la cavidad estilar consiste de células de tamaño variable que se hacen papilosas cerca de los lóbulos del estigma y están ocluidas completamente por taninos (Fig. 15B, C). Entre la cavidad estilar y la epidermis externa se distinguen células de parénquima con cloroplastos, algunas células de mucílago (Fig. 15B) y haces vasculares que varían en número de cinco en *Pereskiopsis* hasta 11 en *Maihuenia* (Cuadro 5). Los haces vasculares son anficribales (Fig. 15D), excepto en *Maihueniopsis clavarioides* con haces colaterales. Subyacente a la epidermis de la cavidad estilar se distingue el tejido de transmisión, compuesto por células pequeñas, compactas y con su citoplasma denso, cuya distribución es circular, pero al aproximarse a la región donde se separan los lóbulos del estigma se observa de forma lobulada. Notoriamente en *Nopalea* y *Opuntia* hay de cuatro a cinco estratos celulares de parénquima entre el tejido de transmisión y la epidermis de la cavidad estilar (Fig. 15C, E).

Estigma

Los estigmas son lobados y filiformes, el número de lóbulos en el estigma varía desde cinco en *Pereskiopsis* hasta 11 en *Maihueniopsis* (Cuadro 5), tienen colores oscuros en la mayoría de las especies y se aprecian fuertemente papilosos en *Opuntia* y *Pterocactus*.

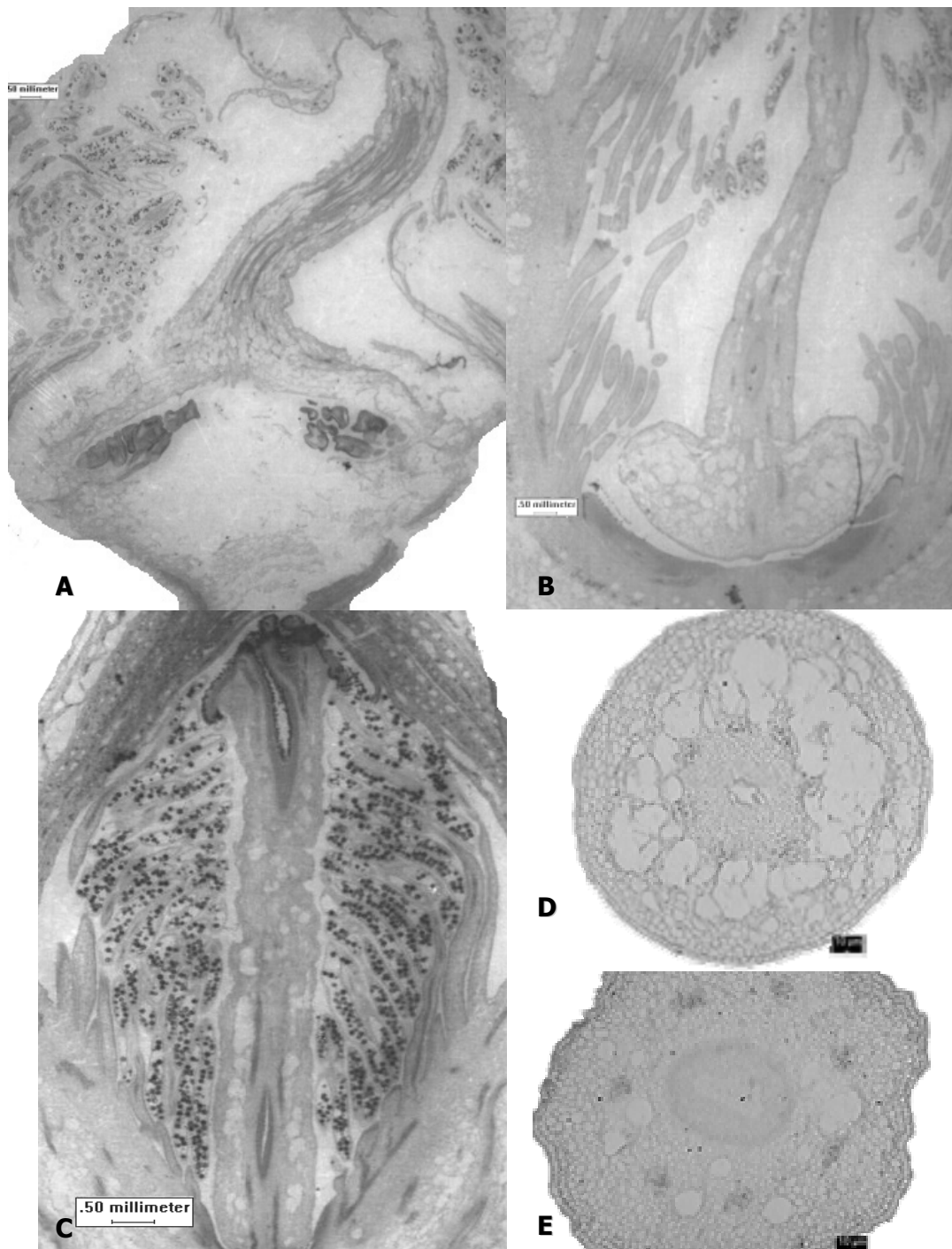


Fig. 14. Estilo. A-C. Forma, cortes longitudinales. A. *Maihuenia poeppigii*, columnar umbonado. B. *Cylindropuntia imbricata*, globoso. C. *Maihueniopsis clavarioides*, clavado sin ensanchamiento. D-E. Cavidad estilar, cortes transversales. D. *Tunilla corrugata*, abierta con abundantes células de mucílago. E. *Nopalea dejecta*, cerrada.

Anatomía del estigma. Cada lóbulo se distingue en corte transversal por tener una forma triangular; la epidermis en las caras más largas es papilosa con el lumen ocluido por abundantes taninos y por debajo de ella se encuentra el tejido de transmisión (Fig. 15F). En la cara más corta, la epidermis tiene células de forma cuadrada sin taninos y subyacente a ésta se observa un paquete de células parenquimatosas de forma isodiamétrica y tamaño variable que se extienden hasta rodear el haz vascular; además hay un número variable de células de mucílago en *Pereskiopsis*, *Tephrocactus* y *Tunilla*.

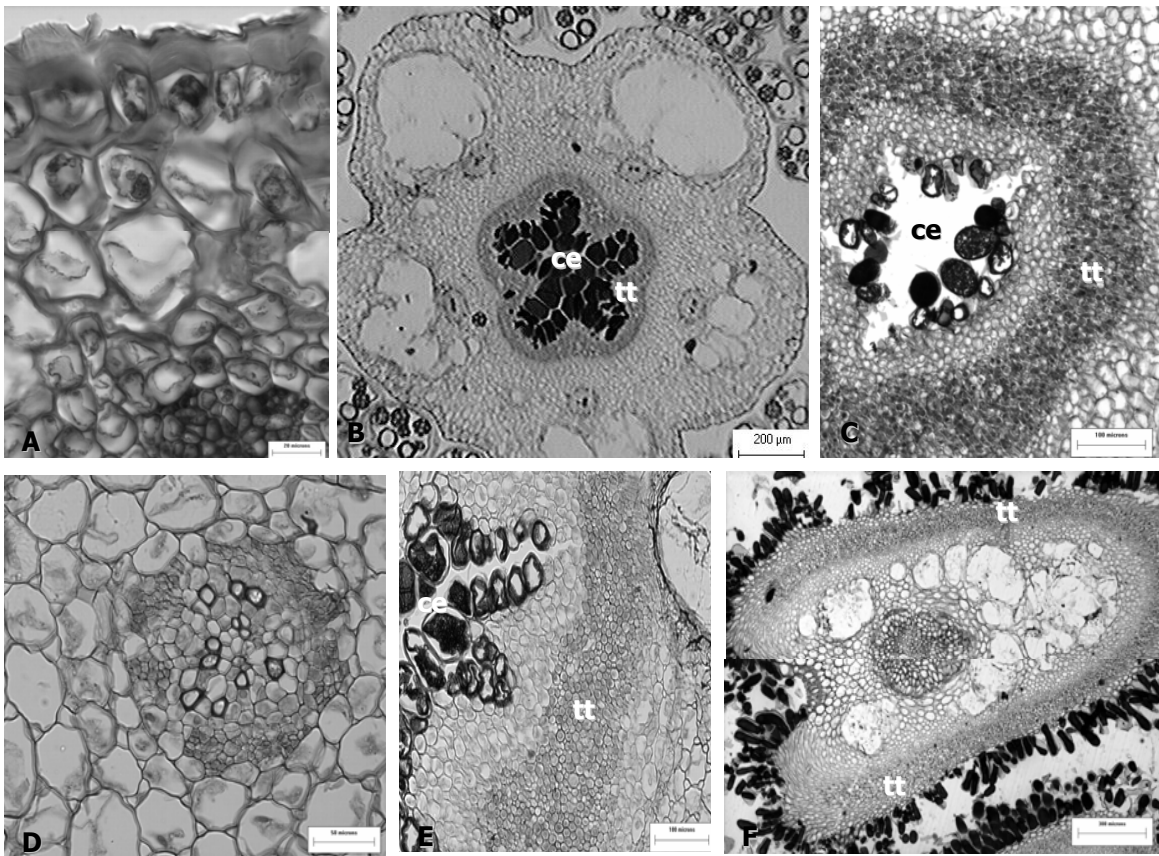


Fig. 15. Estilo y estigma, cortes transversales. A-E. Estilo. A. *Maihuenia patagonica*, epidermis de pared gruesa. B. *Pereskiopsis diguetii*, epidermis de cavidad estilar con contenido oscuro. C. *Opuntia cantabrigiense*, epidermis de cavidad estilar, estratos parenquimatosos y tejido de transmisión. D. *Opuntia pilifera*, haz vascular anficribal. E. *Opuntia pilifera*, tejido de transmisión. F. *Opuntia pubescens*, lóbulo. ce=cavidad estilar, tt=tejido de transmisión.

Los caracteres

Se encontraron 77 caracteres en los diferentes verticilos florales de las especies analizadas. De ellos a 20 se les reconoció como binarios y 57 como multiestado (Cuadro 6). Algunos caracteres anatómicos de la flor al ser mapeados en el cladograma de consenso estricto de Wallace y Dickie (2002) se revelan como posibles caracteres apomórficos (Fig. 16).

Cuadro 6. Caracteres y estados de carácter para los verticilos florales de Opuntioideae

Carácter	Estados de Carácter
Epidermis de pericarpelo	Simple (0), papilosa (1) <i>Pterocactus</i>
Contenidos oscuros en la epidermis del pericarpelo	Ausentes (0) <i>Pterocactus</i> , presentes (1)
Contenidos oscuros en la epidermis adaxial del tépalo externos	Ausentes (0), presentes (1) <i>Cylindropuntia</i> y <i>Pereskiopsis</i>
Forma del filamento	Redonda (0), cuadrada (1) <i>Cylindropuntia</i> , ovado-depresa (2) <i>Pereskiopsis</i> , elíptica (3) <i>Nopalea</i> , redondo-elíptica (4) <i>Opuntia</i>
Forma del lóculo del ovario	Ovada (0) <i>Maihuenia</i> , circular (1) <i>Pterocactus</i> , elíptica (2) <i>Nopalea</i> , <i>Opuntia pubescens</i> , <i>Pereskiopsis</i> y <i>Tunilla</i> , ovada-depresa (3) <i>Maihueniopsis</i> , <i>O. cantabrigiensis</i> , <i>O. pilifera</i> y <i>Tephrocactus</i> , arriñonada (4) <i>Cylindropuntia</i>
Drusas en el nectario	Ausentes (0), presentes (1) <i>Pereskiopsis</i>
Drusas en la columna	Ausentes (0), presentes (1) <i>Pereskiopsis</i>
Meristemos en pericarpelo	Superficial (0), invaginados (1) <i>Tephrocactus</i>
Pared del ovario	Lisa (0), papilas (1) <i>Tephrocactus</i>
Pared periclinal en epidermis de tépalos	Delgada (0), gruesa (1) <i>Tephrocactus</i>
Pared periclinal en epidermis de filamentos	Delgada (0), gruesa (1) <i>Tephrocactus</i>
Haces vasculares en tépalos	Colateral (0), anficribal (1) <i>Maihueniopsis</i> y <i>Maihuenia</i>
Cristales en epidermis adaxial de tépalos externos	Ausentes(0), presente (1) <i>Maihueniopsis</i>
Cutícula de pericarpelo	Lisa (0), rugosa (1) <i>Tunilla</i> y <i>Opuntia</i>
Epidermis abaxial de tépalos externos	Lisa (0), papilas (1) <i>Opuntia</i>
Forma de estilo	Umbonado (0) <i>Maihuenia</i> , Globoso (1) <i>Nopalea</i> ; clavado (3)
Cavidad estilar	Abierta (0), semiabierta (1) <i>Nopalea</i>
Granos de almidón en mesofilo de tépalos	Ausentes (0); presentes (1) <i>Maihuenia</i>
Arreglo de los haces vasculares en tépalos	Lineal (0), azar (1) <i>Maihuenia</i> ,
Contenidos de color oscuro en epidermis de pericarpelo	ausentes (0); presentes (1) <i>Maihuenia</i>



DISCUSION

Las flores de las especies estudiadas de Opuntioideae comparten características morfológicas anatómicas con Maihuenioideae como son la presencia de estomas paralelocíticos en los tépalos externos, la notable disminución de los mismos en los tépalos internos; los meristemas activos en las areólas del pericarpelo; los numerosos filamentos con anteras tetrasporangiadas; el ovario ínfero con óvulos campilótrpos; el estilo abierto, la epidermis de la cavidad estilar papilosa con taninos en su lumen celular, entre otras características; pero se encontraron diferencias respecto a su tamaño y características específicas que a continuación se discuten. Además, de las glóquidas presentes en las aréolas del pericarpelo se encontró que la disposición lineal de los haces vasculares en el perianto son caracteres que comparten las Opuntioideae estudiadas.

Valor filogenético de los caracteres anatómicos florales

Algunos caracteres anatómicos de la flor al ser mapeados en el cladograma de consenso estricto de Wallace y Dickie (2002) se revelan como posibles caracteres apomórficos (Fig. 16). Por ejemplo, el clado *Pterocactus* se podría apoyar por la ausencia de contenido de color oscuro en las células epidérmicas del pericarpelo y la presencia de la epidermis papilosa del pericarpelo (Fig. 16b).

El clado de la tribu *Cylindropuntieae*, que incluye a *Cylindropuntia* y *Pereskiopsis*, se apoya por la presencia de contenido de color oscuro ocluyendo el lumen celular de las células que conforman la epidermis adaxial y el mesofilo de los tépalos externos (Fig. 16c). Las posibles sinapomorfias para *Cylindropuntia* son la forma cuadrada del filamento y el lóculo del ovario de forma arriñonada (Fig. 16d). Para *Pereskiopsis* las posibles sinapomorfias son la presencia de drusas en el nectario y en la columna (Fig. 16e). Sin embargo estos carácter solo podrán refutarse o reconocerse en un análisis filogenético que incluya las especies de todos los géneros de la tribu.

El clado de la tribu Tephrocacteeae se distingue por tener el lóculo de forma ovada-depresa y los meristemas del pericarpelo fuertemente invaginados (Fig. 16f). La posible sinapomorfia para *Tephrocactus* es la presencia de papilas en el ovario y las paredes periclinales gruesas ($>9 \mu\text{m}$) de la epidermis de los tépalos y los filamentos (Fig. 16g). Para *Maihueniopsis* la presencia de haces vasculares de tipo anficribal en ambos tépalos (Fig. 16h). Es un estado de carácter que se comparte con *Maihuenia* y por ello se considera plesiomórfico. En *Maihueniopsis clavarioides* una posible autapomorfia es la presencia de pequeños cristales prismáticos en las células epidérmicas adaxiales de los tépalos externos. Las diferencias encontradas entre *Maihueniopsis clavarioides* y *M. darwinii* deberán de confirmarse al estudiar un mayor número de especies de este género.

El clado de la tribu Opuntieae, donde se encuentran *Tunilla* y *Opuntia* se apoya por tener la epidermis con cutícula rugosa en el pericarpelo (Fig. 16i). El género *Opuntia* tendría como posible sinapomorfia la presencia de papilas en la epidermis abaxial de los tépalos externos (Fig. 16k). *Nopalea* no comparte con las especies estudiadas de *Opuntia*, el estilo globoso con la base en forma de copa, la epidermis papilosa y la cavidad estilar semiabierta (Fig. 16l). Estos rasgos junto con otras evidencias morfológicas al estudiar un mayor número de especies de *Nopalea* y de *Opuntia*, deberán de incluirse en futuros análisis de parsimonia con la finalidad de refutar la parafilia del género *Opuntia* y apoyar el reconocimiento del género *Nopalea* como un grupo monofilético.

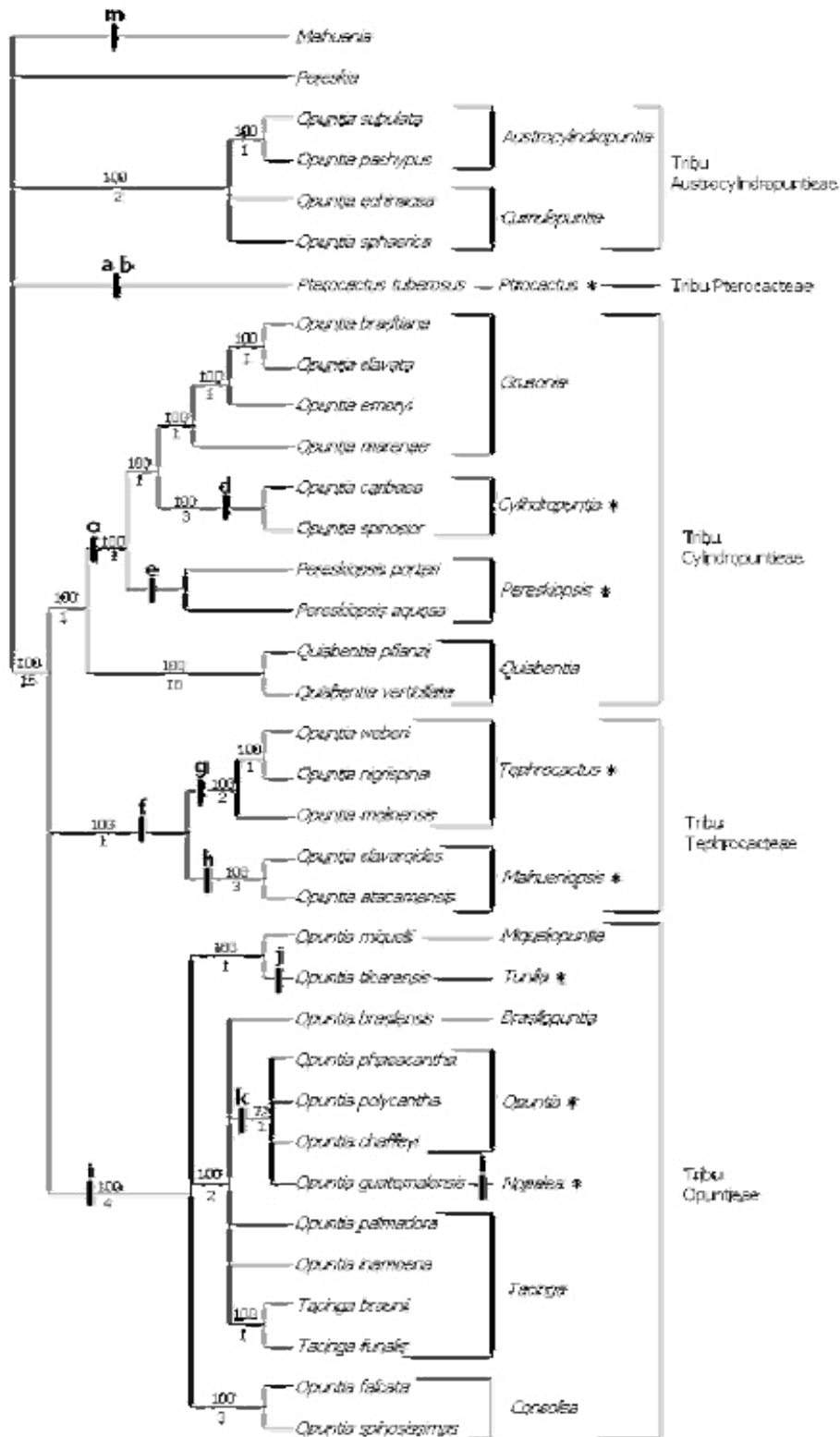


Fig. 16. Mapeo de las posibles sinapomorfias de la anatomía floral de la subfamilia Opuntioideae *sensu* Wallace y Dickie (2001). Se marcan las posibles sinapomorfias con una letra (en el texto se da la información).

Por otra parte el clado de *Maihuenia* presenta como posibles sinapomorfias la presencia de granos de almidón en tépalos externos e internos y el arreglo al azar de los haces vasculares en ambos tépalos, así como el contenido de color oscuro en las células epidérmicas del pericarpelo (Fig. 16m).

Los caracteres anatómicos

Perianto. De acuerdo con Tiagi (1955) el perianto en la familia Cactaceae está conformado por hojas diferenciadas o bien escamas derivadas que presentan modificaciones y discrepancias marcadas a través de las series que forman tanto los tépalos externos como los internos. Esta aseveración se corrobora en los taxones estudiados, ya que se distingue una ligera diferencia en cuanto al grosor de los tépalos externos, en comparación con los internos.

La vascularización en los tépalos, por considerarse hojas modificadas y a su vez extensiones del tallo, es similar a la de las hojas, pero más simple (Dickison, 1993). En general, puede ser abierta cuando las últimas ramificaciones de los nervios terminan libres o cerrada cuando las nervaduras se anastomosan entre sí (Dickison, 1993; Lindorf *et al.*, 1991). En las especies estudiadas, los tépalos revisados cuentan con numerosas nervaduras secundarias que se derivan de una central, la cual se distingue del resto por ser de mayor grosor. Las nervaduras se ramifican y tienen una distribución por la superficie del tépalo uniéndose para formar aréolas; mismas que hacia el margen del tépalo se observan libres. La disposición y el tipo de los haces vasculares varía entre especies. Por ejemplo, la disposición de los haces vasculares observada es lineal en todos los miembros de Opuntioideae, pero en *Maihuenia* la disposición es al azar y en varios miembros de Cactoideae se han registrado ambas, como en *Escontria chiotilla*, *Lophocereus schottii*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Polaskia chichipe* (Fuentes-Pérez, 2004). Los haces vasculares son colaterales tanto en tépalos externos como en internos; en la mayoría de las especies estudiadas y concuerda con lo reportado por Tiagi (1955) para otras cactáceas y para los

haces corticales y medulares de los tallos (Terrazas & Mauseth, 2002). Solamente en *Maihuenia* y *Maihueniopsis* se observaron haces vasculares del tipo anficribal en tépalos externos e internos.

De acuerdo con Endress (1994) y Dickison (1975), las inclusiones minerales en las células epidérmicas se consideran un carácter con valor diagnóstico, como es el caso de los cristales prismáticos de *Maihueniopsis clavarioides*. En el mesofilo todos los miembros de Opuntioideae presentaron drusas, pero no en *Maihuenia*. La presencia de granos de almidón en las especies estudiadas es variable y pueden observarse no sólo en tépalos externos e internos, sino también en otros verticilos. Su presencia seguramente está relacionada con la actividad metabólica de la flor y no puede considerarse un carácter con valor diagnóstico (Esau, 1987).

Notoriamente la pared periclinal de las células epidérmicas puede ser gruesa y de naturaleza exclusivamente celulósica. Por ello, se interpreta como una epidermis colenquimatosa (Haberlandt, 1914). La presencia de colénquima se hace evidente en todas las células de mesofilo de *Cylindropuntia* y *Opuntia* y seguramente esta pared de celulosa ayuda a la economía hídrica de la flor antes y durante de la polinización.

Pericarpelo. En cortes transversales, se distingue la presencia de meristemas activos, ubicados en las aréolas. A diferencia de lo que ocurre en Cactoideae (Fuentes-Pérez, 2004), en Opuntioideae la aréola está invaginada en el córtex del pericarpelo. Este rasgo de la posición de la aréola en el pericarpelo se comparte entre la mayoría de los miembros de Opuntioideae y *Maihuenia*. Estos resultados sugieren que los miembros de Opuntioideae con aréolas completamente invaginadas en el pericarpelo son más primitivas al compartir este atributo con *Maihuenia*. Únicamente, *Opuntia pilifera* y *Pereskiopsis* tienen los meristemas de las aréolas relativamente superficiales. Se sugiere estudiar un mayor número de especies de ambos géneros para confirmar la posición de las aréolas en el pericarpelo. Las características anatómicas del pericarpelo en la epidermis, hipodermis, cortex y tejido vascular son similares a lo descrito para el

tallo de Opuntioideae (Mauseth, 2005) y los haces vasculares de tipo colateral son similares a los descritos por Tiagi (1955) para *Pereskia bleo*, *Mammillaria tenuis* y *Rhipsalis cassutha*.

Androceo. En las especies observadas se distinguen numerosos estambres exsertos exclusivamente en *Nopalea*; en *Pereskiopsis*, *Tephrocactus* y *Tunilla* se distinguen de la misma altura que el estigma. En un corte longitudinal los filamentos se encuentran libres sobre el tejido de néctar y por arriba de donde se da una constricción del pericarpelo en la flor (cintura). Los estambres son numerosos y se forman en las paredes internas del tubo receptacular en las cactáceas (Boke, 1980).

La forma del filamento, vista en corte transversal, resultó ser un carácter diagnóstico que permite separar a los géneros. Además, la epidermis papilosa distingue a *Cylindropuntia*, *Opuntia* y *Tephrocactus*, así como sus paredes periclinales gruesas en *Tephrocactus* y *Opuntia pilifera*. El haz vascular anficribal de cada filamento ya había sido registrado para otras Cactaceae (Tiagi, 1955; Fuentes-Pérez, 2004); pero difiere de lo registrado para los géneros de otras familias como Commelinaceae (Hardy *et al.*, 2000), Ericaceae (Hermann y Palser, 2000) y Hamamelidaceae (Mione y Bogle, 1990).

Comúnmente se observa una o dos capas de células del endotecio (Fahn, 1978), pero se pueden observar hasta cinco en algunas especies de la familia Buxaceae (Baltasar & Endress, 2002). En las Opuntioideae estudiadas solamente se observó un estrato de células que conforman el endotecio y semejante a lo registrado en miembros de Cactoideae (Fuentes-Pérez, 2004).

Nectario. En las Opuntioideae estudiadas solamente se encontraron los tipos disco y embudo. Este último es el más común y se comparte con varios géneros de Cactoideae como *Acanthocalycium*, *Lophophora*, *Mammillaria*, *Strombocactus*, *Thelocactus*, *Toumeyia* y *Turbinicarpus*. El nectario tipo embudo se distingue por ser una cámara más o menos abierta o cerrada; dicha cavidad generalmente está cerrada por la base encorvada de los estambres más

internos o por una proyección del tejido receptacular, misma que da forma a un diafragma que cierra más o menos la cavidad nectarial, dejando únicamente paso al estilo (Buxbaum, 1953; Smets & Cresens, 1988). El nectario tipo disco sólo se encontró en *M. darwinii* y las especies de *Opuntia*; en este caso las células secretoras de néctar se distribuyen entre el espacio que se forma de los estambres al pericarpelo, es decir, en la base y alrededor del estilo. Este tipo de nectario se encuentra presente en *Maihuenia* y fue registrado en *Rhipsalis* por Buxbaum (1953). Se interpreta que el nectario disco apareció independientemente dos veces en Opuntioideae a partir del nectario tipo embudo.

Comúnmente el tejido secretor del néctar puede estar restringido a la epidermis o en varios estratos celulares por debajo de la epidermis, cubierta por una delgada cutícula (Esau, 1987; Lindorf *et al.*, 1991). Usualmente las células epidérmicas tienen un citoplasma denso y pueden o no modificarse en tricomas (Vogel, 1974; Rudall, 1992) y subyacente a la epidermis, las células son pequeñas, con paredes delgadas, citoplasma granular denso y núcleos relativamente grandes (Fahn, 1979; Esau, 1987; Lindorf *et al.*, 1991). Estas características de las células subyacentes a la epidermis se observaron en las especies de Opuntioideae estudiadas y son semejantes a otros miembros de las familias Caryophyllaceae (Fahn, 1979; Weberling, 1992), Leguminosae (Pascal *et al.*, 2000); Ranunculaceae, Valerianaceae, Lauraceae y Passifloraceae (Fahn, 1979; Weberling, 1992; Flores, 1999). Además en todos los miembros de Opuntioideae estudiadas la célula epidérmica del nectario es simple, pero los taninos que ocluyen el lumen de estas células es un carácter compartido por *Nopalea* y *Tephrocactus*.

Gineceo. El ovario ínfero típico de Cactaceae se observó en las Opuntioideae estudiadas. La forma del lóculo es un carácter diagnóstico para las Opuntioideae estudiadas; por ejemplo, es elíptica en *Nopalea*, *Pereskiaopsis* y *Tunilla*, ovada-depresa en *Maihueniopsis* y *Tephrocactus* y circular en *Pterocactus*. Notablemente, las especies estudiadas de *Opuntia* presentan más de una

forma del lóculo; por ello, se sugiere estudiar un mayor número de especies de este género para entender la variación de este rasgo. Además, la epidermis del lóculo es papilosa exclusivamente en *Tephrocactus*. Barthlott y Hunt (1993) indican que externamente el ovario está rodeado por el pericarpelo y limitado por un anillo de haces vasculares. Esta disposición se confirmó en las especies de Opuntioideae estudiadas, donde el parénquima del ovario se encuentra limitado por un anillo de haces vasculares de tipo colateral.

En todas las especies estudiadas se observaron óvulos de tipo campilotrópico, bitégmico con un funículo simple, largo y encorvado sobre la calaza, confirmando que este tipo de óvulos es el más común en Cactaceae (Boke, 1963; Hernández-García & García-Villanueva, 1991; Núñez-Mariel *et al.*, 2001). A diferencia de Núñez-Mariel (2004) no se observan tricomas en el funículo. De acuerdo al tipo señalado, los óvulos tienen dos tegumentos distinguibles, donde *Cylindropuntia*, *Nopalea* y *Opuntia* se distinguen por presentar drusas en la epidermis del funículo. La presencia de taninos en el funículo es compartida por *Cylindropuntia*, *Maihueniopsis clavarioides* y *Opuntia pilifera*; mientras que se prolongan hasta la calaza en *Cylindropuntia*, pero se restringe a la calaza en *Nopalea*, *Pterocactus* y *Tephrocactus*. Este carácter distintivo fue llamado células aperladas del funículo por Buxbaum (1953), quien las registró en varios géneros de Pachycereeae de la subfamilia Cactoideae. Núñez-Mariel (2004) reporta para *Myrtillocactus geometrizans* el mismo tipo de contenido, el cual se deposita desde las primeras etapas de la megagametogenesis. Se sugiere realizar estudios de embriología para confirmar si también en Opuntioideae se presentan en las primeras etapas de la megagametogenesis.

En las especies estudiadas de Opuntioideae se encontró un estilo abierto similar a lo registrado para *Pereskia* (Boke, 1963, 1966, 1968) y en varios miembros de Cactoideae (Fuentes-Pérez, 2004) y es común en las monocotiledóneas (Hanf, 1935). Notoriamente, *Nopalea* fue el único miembro de Opuntioideae con la cavidad estilar semi-abierta, similar a lo reportado para

Cereus tortuosus (Hanf, 1935) y *Myrtillocactus geometrizans* (Fuentes-Pérez, 2004). Este tipo es poco común pero también se ha registrado para *Mangifera indica* (De Wet *et al.*, 1990) y *Persea americana* (Sedgley y Buttrose, 1978).

El tejido de transmisión presenta células isodiamétricas, pequeñas y compactas, con un citoplasma denso y núcleo evidente en todas las especies estudiadas y rodea a la cavidad estilar como en otras dicotiledóneas (Lindorf *et al.*, 1991). La presencia de taninos que ocluyen el lumen celular de la epidermis de la cavidad estilar es un atributo que se comparte con *Mahuienia* y *Pereskia* (Boke, 1963, 1966, 1968). El número de haces vasculares que corren por el estilo corresponden al número de lóbulos y confirman lo registrado por Tiagi (1955) para otras Cactaceae.

Una de las diferencias más significativas para la flor de cactáceas se ha descrito para el desarrollo y organización del pistilo y por consiguiente del estigma debido a la diferencia en fusión de los carpelos y la especialización de su tejido (Buxbaum, 1953; Boke, 1980). En la mayoría de las cactáceas el estigma está integrado por lóbulos regulares más o menos largos (Bravo-Hollis, 1978). Más aún, las características estructurales y fisiológicas del estigma varían entre familias (Fahn, 1978; Lindorf *et al.*, 1991); no obstante como extensión del estilo, el estigma se encuentra organizado de manera muy similar con epidermis, parénquima, tejido de transmisión y haces vasculares. Los lóbulos en la mayoría de las familias tienen una epidermis papilosa (Esau, 1987) y una escasa epidermis lisa, en adición a una hipodermis que puede ser colenquimatosa. En las especies estudiadas se confirman dichas característica de los estigmas lobados.



CONCLUSIONES

La descripción anatómica y morfológica de cada una de las flores de las especies de Opuntioideae estudiadas permitió encontrar caracteres distintivos para género y otros comunes para la familia Cactaceae. Por ejemplo, en los tépalos externos se encontraron estomas paralelocíticos, mesofilo con abundantes cloroplastos y haces vasculares de tipo colateral; en el pericarpelo se observaron los rasgos típicos de los tallos; en los filamentos un solo haz vascular anficribal; en las anteras tetrasporangeadas la epidermis papilosa y un estrato de células del endotecio y el ovario ínfero con óvulos campilótropos. Los miembros de Opuntioideae comparten con *Maihuenia* epidermis adaxial simple con células cuadradas en tépalos externos; aréolas con meristemas activos en el pericarpelo; filamentos con características similares; un nectario del tipo disco; ovario embebido en el pericarpelo con numerosos óvulos campilotropos y de placentación parietal; un estilo columnar abierto y numerosos lóbulos papilosos.

Los caracteres que comparten los miembros de Opuntioideae estudiadas en los verticilos florales son: ausencia de contenidos en las células epidérmicas del pericarpelo en el clado formado por *Pterocactus* incluyendo *Maihuiniopsis clavarioides*; presencia de contenidos de color rojo en el lumen de células epidérmicas y mesofilo de tépalos externos en el clado que incluye a *Cylindropuntia* y *Pereskiopsis*, mientras que el clado conformado por *Tephrocactus* y *Maihueniopsis* se distingue por la forma del lóculo que es ovada-depresa y tener meristemas invaginados en el pericarpelo; el clado de *Tunilla* y *Opuntia* es respaldado por tener una epidermis rugosa en el pericarpelo. Estos se añaden a las posibles sinapomorfias de la subfamilia. Se encontraron estados de carácter que pueden interpretarse como sinapomorfias para los géneros *sensu* Wallace y Dickie (2001). Se sugiere estudiar los géneros *Austrocylindropuntia*, *Brasilopuntia*, *Consolea*, *Cumulopuntia*, *Grusonia*, *Miquelopuntia*, *Quiabentia* y *Tacinga* con la finalidad de confirmar las

posibles sinapomorfias de la subfamilia y encontrar los atributos en la anatomía floral que permitan apoyar el reconocimiento de estos géneros.



BIBLIOGRAFIA

- Anderson, E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press. Portland.
- Appelquist, W.L. y Wallace, R.S. 2002. Deletions in the plastid *trnT-trnL* intergenic spacer define clades within Cactaceae subfamily Cactoideae. *Plant Systematics and Evolution* 231: 153-162.
- Arias, S., Gama, S. y Guzmán-Cruz, L.U. 1997. Cactaceae. Pp. 1-146 in P. Dávila, J. L. Villaseñor, R. Medina y O. Téllez. (eds) Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, fascículo 14. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.
- Baltasar, V.M. y Endress K.P. 2002. Reproductive structures and systematics of Buxaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 193-228.
- Barthlott, W. y Hunt, D.R. 1993. Cactaceae. Pp. 161-197. En: Kubitzki, J. (ed) The families and genera of vascular plants. Springer-Verlag. Berlin.
- Becerra, R. 2000. Las Cactáceas plantas amenazadas por su belleza. *Biodiversitas, Boletín bimestral de la CONABIO* 39: 2-5.
- Boke, H.N. 1963. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*. *American Journal of Botany* 50: 843-858.
- Boke, H.N. 1966. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia aculeata*. *American Journal of Botany* 53: 534-542.
- Boke, H.N. 1968. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia diaz-romeroana*. *American Journal of Botany* 55: 1254-1260.
- Boke, H.N. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience* 30: 605-610.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

- Bravo-Hollis, H. y Scheinvar, L. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Britton, N.L. y Rose, J.N. 1920. The Cactaceae, descriptions and illustrations of plants of the cactus family. Vol. I and II. Dover, New York.
- Buxbaum, F. 1953. Morphology of Cacti. Section II: Flower. Abbey Garden Press, Pasadena, California.
- Clark-Tapia, R. y Molina-Freaner, F. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* 247: 155-164.
- De Wet, E., Roberts, J.P. y Coetzee, J. 1990. Ultrastructure of the stigma and style of *Mangifera indica* L. *South African Journal of Botany* 56: 206-213.
- Dickison, W.C. 1975. Studies on the floral anatomy of the Cunoniaceae. *American Journal of Botany* 62: 433-447.
- Dickison, W.C. 1989. Steps toward the natural system of dicotyledons: vegetative anatomy. *Aliso* 12: 545-556.
- Dickison, W.C. 1993. Floral and anatomy of the Styracaceae, including observations on intra-ovarian trichomes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 112: 223-255.
- Eggl, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146: 197-214.
- Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. Cambridge.
- Endress, P.K. 1999. Symmetry in flowers: Diversity and evolution. *International Journal of Plant Science* 160: S3-S23.
- Endress, P.K. 2002. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era. *The Botanical Review* 68: 545-570.

- Esau, K. 1987. Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- Fahn, A. 1978. Anatomía vegetal. Editorial H. Blume. Madrid.
- Fahn, A. 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press. San Francisco, California.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Buchmann, S.L. y Tuttle, M.D. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). American Journal of Botany 81: 858-867.
- Flores, V.E. 1999. La planta. Estructura y Función. Vol. I. Ed. Lur. San José, Costa Rica.
- Fuentes-Pérez, M. 2004. Anatomía floral de siete especies de la tribu *Pachycereae* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Autónoma de México. México, D. F.
- Gibson, A.C. y Nobel, P. S. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Guzmán-Cruz, U., Arias, S. y Dávila, P.D. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Hanf, M. 1935. Vergleichende Cactaceae entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. Beihefte zur botanischen Zentralblatt A 54: 99-141.
- Hardy, R.CH., Stevenson, M.W.D. y Kiss, G.H. 2000. Development of the gametophytes, flower, and vasculature in *Dichorisandra thyrsoiflora* (Commelinaceae). American Journal of Botany 87: 1228-1239.
- Hermann, M.P. y Palser, F.B. 2000. Stamen development in the Ericaceae. I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. American Journal of Botany 87: 934-957.

- Hernández-García, G. y García-Villanueva, E. 1991. Anatomía comparada de óvulos y semillas de dos especies del género *Mammillaria* (Cactaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México 51: 25-38.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. Mc Graw Hill. New York.
- Kiesling, R. y Meglioli, S. 2003. Flora de San Juan. República Argentina. Vol. II: Dicotiledóneas dialipétalas (segunda parte: oxalidáceas a umbelíferas). Buenos Aires.
- Larcher W. 1977. Eco-fisiología Vegetal. Omega. Barcelona.
- León de la Luz, J.L. y Valiente Banuet, A. 1994. Las Cactáceas un recurso natural diverso y predominante mexicano. Ciencia y Desarrollo 117: 58-65.
- Lindorf, H., de Parisca, L. y Rodríguez, P. 1991. Botánica: clasificación, estructura y reproducción. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Mauseth, J.D. 2005. Anatomical features, other than wood, in Opuntioideae (Cactaceae). Haseltonia 11: 113-125.
- Media Cybernetics. 1997. Image Pro Plus, Reference Guide. Version 3.0 for Windows. Silver Spring, Maryland.
- Mione, T. y Bogle, L.A. 1990. Comparative ontogeny of the inflorescence and flower of *Hamamelis virginiana* and *Loropetalum chinense* (Hamamelidaceae). American Journal Botany 77: 77-91.
- Monje, P.V. y Baran, E.J. 1997. On the formation of whewellite in the Cactaceae species *Opuntia microdasys*. Zeitschrift Fur Naturforschung Plant 52: 267-269.
- Nassar, J.M., Ramírez, N. y Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. American Journal of Botany 84: 918-927.

- Negrón-Ortiz, V. y Strittmatter, L.I. 2004. Embryology of floral dimorphism and gender system in *Consolea carallicola* (Cactaceae), a rare species of the Florida keys. *Halsentonia* 10: 16-25.
- Núñez-Mariel, C.Y. 2004. Cactáceas columnares de México: Estudio embriológico comparativo de cinco especies de la tribu Pachycereeae. Tesis de doctorado, Postgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Núñez-Mariel, C.; Engleman M.E. y Márquez-Guzmán, J. 2001. Embriología de *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 51: 25-38.
- Rudall, P. 2002. Unique floral structures and iterative evolutionary themes in Asparagales: Insights from a morphological cladistic analysis. *The Botanical Review* 68: 488-509.
- Schneck, M. 1998. *Cactus*. Ed. Susaeta. Singapur.
- Sedgley, M. y Buttrose, M.S. 1978. Structure of the stigma and style of the avocado. *Australian Journal of Botany* 26: 663-682.
- Smets, F.E. y Cresens, M.E. 1988. Types of floral nectarines and the concepts 'character' and 'character-state' a reconsideration. *Acta Botanica Neerlandica*.37: 121-128.
- Stefano, M., Papini, A., Andalò, C. y Brighigna, L. 2001. Ultrastructural aspects of the hypanthial epithelium of *Selenicereus grandiflorus* (L.) Britton & Rose (Cactaceae). *Flora* 195: 194-203.
- Stuppy, W. 2002. Seed characters and the generic classification of the Opuntioideae. *Succulent Plant Research* 6: 25-60.
- Strittmatter, L.I., Negrón-Ortiz, V. y Hickey, R.J. 2002. Subdioecy in *Consolea spinosissima* (Cactaceae): breeding system and embryological studies. *American Journal of Botany* 89: 1373-1387.

- Strittmatter, L. I. , Hickey, R.J. y Negrón-Ortiz, V. 2007. Heterochrony and its role in sex determination in cryptically dioecious *Consolea* (Cactaceae) staminate flowers. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 305-326.
- Terrazas, T. y Arias, S. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* 68: 444-473.
- Terrazas, T. y Mauseth D.J. 2002. Shoot anatomy and morphology. p 23-40. En: Nobel. (ed) *Cacti: Biology and Uses*. California University Press. Los Angeles.
- Tiagi, D.Y. 1955, Studies in floral morphology, II Vascular anatomy of the flower of certain species of the Cactaceae. *Journal of Indian Botanical Society* 34: 408-428.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M.C. y Dávila, P. 1997. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und olsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7: 287-577.
- Wallace, R. 2002. The phylogeny and systematics of columnar cacti: an overview. Pp 42-65. En: Fleming T.H. y Valiente-Banuet, A. (eds) *Evolution, Ecology, and Conservation of the Columnar Cacti and their Mutualisms*. Arizona University Press. Tucson.
- Wallace, R.S. & Dickie, S.L. 2001. Systematic implications of DNA variation in Cactaceae, subfamily Opuntioideae. *Succulent Plant Research & Sherbone*, England: David Hunt.
- Wallace, R.S. & Gibson, A.C. 2002. Phylogeny and systematics of the Cactaceae. En: Nobel, P. (ed) *Cacti: Biology and Uses*. California University Press. Los Angeles.

- Weber, M. 1994. Stigma, style, and pollen tube pathway in *Smyrniium perfoliatum* (Apiaceae).
International Journal of Plant Sciences 155: 437-444.
- Weberling, F. 1992. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press, Cambridge.
Massachusetts.
- Wunnachit, W., Jenner, F.C. y Sedley, M. 1992. Floral and extrafloral nectar in *Anacardium occidentale*
L. (Anacardiaceae): an andromonoecious species. International Journal of Plant Sciences 153:
413-420.