



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Anatomía de los nectarios florales de once especies
de *Echeveria* D.C. (Crassulaceae) y su posible valor
taxonómico**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Jessica Edith Solis de la Cruz



DIRECTORA DE TESIS:

Dra. Estela Sandoval Zapotitla

Ciudad Universitaria, CD. MX. 2024



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

“Solo aquellos que intentan lo absurdo logran lo imposible”

Albert Einstein

Agradecimientos

A mi querida Universidad Nacional Autónoma de México que desde el bachillerato me ha acogido en sus instalaciones y me ha dado la oportunidad de seguir creciendo como profesionista y persona con sus múltiples actividades y servicios que ofrece.

A mi hermosa Facultad de Ciencias donde me pude formar como bióloga y a todos mis profesores de las diferentes materias cursadas, en especial a los del área de botánica: la Dra. Aurora Zlotnik por mostrarme el maravilloso mundo de las plantas y la anatomía vegetal, al profesor José Manuel Pino por llevarme a la biblioteca del Instituto de Biología donde empezó toda esta aventura llamada tesis. A la Dra. Teresa Terrazas y a la M. C. Rosa María Fonseca porque por su gran sabiduría por las plantas hicieron que las amara aún más.

A mi directora de tesis, la Dra. Estela Sandoval Zapotitla por compartir sus amplios conocimientos y gran experiencia conmigo y su amor por las plantas, así como por su apoyo para la realización de este trabajo, por su infinita paciencia, por siempre desearme lo mejor y querer que me convierta en una gran profesionista y persona. Infinitas gracias por abrirme las puertas del laboratorio y darme la oportunidad de participar en los diferentes proyectos que se llevaban a cabo y permitirme pertenecer al gran equipo que hemos formado.

Al Biól. Jerónimo Reyes Santiago y a la Biól. María de los Angeles Islas por proporcionarme el material biológico de la colección de cactáceas y crassuláceas del Jardín Botánico del IB, UNAM.

A la Biól. María Concepción Guzmán Ramos por contribuir a mi formación profesional y personal, por enseñarme todo lo que sabe del procesamiento histológico vegetal y siempre

estar presente para cualquier duda que se me presentara, sin tu ayuda no hubiera sido posible todo esto. Muchas gracias por tu infinita paciencia y sensatez. Eres mi ejemplo a seguir.

A los miembros de mi jurado: Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado, Dra. Sonia Vázquez Santana, Dr. Gabriel Arroyo Cosultchi y Biól. María Concepción Guzmán Ramos por sus valiosas aportaciones y comentarios para mejorar este trabajo. A la Dra. Teresa por sus sugerencias para analizar mis datos y al Dr. Gabriel por darme seguimiento y guiarme en la realización de los análisis estadísticos.

A la Biól. Bárbara Estrada porque siempre estuvo apoyándonos con la preparación de los reactivos, colorantes para poder procesar mi material.

Agradecimientos personales

Este trabajo de tesis está dedicado a mis padres que tanto admiro, a mi mamá, Juana de la Cruz y mi papá, Damián Solis, muchas gracias por inculcarme buenos valores, por hacer de mí una buena persona y por darme tanto para llegar a ser una profesionista, sin ustedes no lo hubiera logrado. También a mi hermano Alan por estar presente a lo largo de mi vida, que aunque nos peleamos, siempre estaremos el uno para el otro, muchas gracias por estar presente. Y por supuesto a mi gatito Diego que siempre me saca una sonrisa y la parte más cursi de mi ser, ha sido mi mejor antidepressivo y mi mejor amigo. Los amo mucho, mi querida familia.

Agradezco infinitamente a mi psicóloga Alma López por su acompañamiento durante la carrera y la vida, muchas gracias por hacerme ver lo valioso que es mirarse desde adentro y poder transmitirlo, por hacerme ver que es posible caerse las veces que sea necesario y levantarse sabiendo que me esperan cosas mejores, por siempre recordarme que todos mis logros son valiosos, por ayudarme a nunca despegar los pies de la tierra y por enseñarme infinidad de habilidades para seguir disfrutando de la vida.

Tely, de nuevo, infinitas gracias por tu acompañamiento durante mi formación como bióloga y mi crecimiento personal, muchas gracias por ayudarme a creer en mi, a saber que soy capaz de cualquier cosa que me proponga, a enfrentar mis miedos y a prepararme para mi

futuro profesional. Agradezco mucho que me hayas ayudado a superar las dificultades que yo misma me ponía, te quiero mucho.

Agradezco a mi amiga Cony por siempre estar conmigo, en las buenas y en las malas, por siempre escucharme y darme sus consejos, que para mí son muy valiosos, muchas gracias por confiar en mí siempre, por abrirme las puertas de tu casa. También agradezco a tu esposo Miguel por los sabios consejos que me da y por su comida maravillosa que prepara, muchas gracias Miguel.

A mi amiga Karina Chávez por siempre estar ahí cuando la necesito, por escuchar mis múltiples quejas, por siempre alentarme a terminar la carrera y regañarme cuando no quería estudiar para mis exámenes, por darme asesorías para pasar mis exámenes de química.

A mis amigas del CCH Azcapotzalco, Alehida y Jhenifer que, aunque ya no nos veamos, las sigo llevando en mi corazón. A mi amiga Keila por su acompañamiento estos últimos días y por escucharme y aconsejarme.

A mis amigas de la Facultad, por siempre estar presentes, por regañarme cuando quería tirar la toalla, por siempre alentarme a seguir adelante en la carrera y por las risas que nunca faltaron. Muchas gracias Selma, Ana Isabel, Evelyn, Miña, Dany y Grizel.

A mi amiga Melania y su mami Emili, muchas gracias por todo el cariño que me tienen y que siempre me demuestran.

A mis amigos y compañeros del laboratorio de anatomía vegetal por las risas que nunca faltan y por su apoyo: Diana Elisa, Janeth Zamora, Aurora, Carmen, Alberto, Andy, a Vic por ayudarme a entenderle a la genética y así poder aprobar la materia, Lore y su hermanita Yessi, Sebastián y Citli.

A amiga Ana Lucia de mi clase de francés en la ENALLT por enseñarme a divertirme y por hacerme ver que siempre nos tenemos que destacar de los demás con nuestras habilidades. También por ayudarme a estudiar para mis exámenes de química orgánica.

A la Dra. Alicia Rojas, que aunque no convivimos mucho tiempo, siempre me escucho y me dio los mejores consejos y alentó a terminar la carrera, así como compartir su experiencia en la histología vegetal.

Y por último pero no menos importantes, a mis compañeros y amigos de Rappi-Costco:
Eduardo, Carlos, Laura, Jheny y Andrea.

ÍNDICE GENERAL

Resumen

II.	INTRODUCCIÓN	1
III.	ANTECEDENTES	2
	Descripción y taxonomía de la familia Crassulaceae.....	2
	Taxonomía de <i>Echeveria</i>	4
	Distribución y hábitat de <i>Echeveria</i>	6
	Morfología e importancia de <i>Echeveria</i>	9
	Anatomía vegetativa y reproductiva de <i>Echeveria</i>	10
	Nectarios en Angiospermas, anatomía y su importancia taxonómica.....	10
	Nectarios en la familia Crassulaceae.....	13
	Importancia de los análisis estadísticos para la delimitación de especies.....	13
IV.	JUSTIFICACIÓN	15
V.	HIPÓTESIS	15
VI.	OBJETIVO GENERAL	15
	Objetivos particulares.....	15
VII.	MATERIALES Y MÉTODOS	16
	Trabajo de gabinete.....	16
	Procesamiento del material biológico.....	18
	Obtención de datos y análisis estadísticos.....	19
VIII.	RESULTADOS	25
	Caracterización anatómica general de los nectarios florales de las especies de <i>Echeveria</i>	25

Análisis de varianza (GLM), prueba Post Hoc de Tukey.....	32
Análisis discriminante canónico (ADC).....	35
Análisis de conglomerados.....	40
IX. DISCUSIÓN.....	43
Anatomía de los nectarios florales de las especies de <i>Echeveria</i>	43
Variación de los caracteres anatómicos del nectario entre las accesiones de <i>Echeveria</i>	46
X. CONCLUSIONES.....	49
XI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50
ANEXO 1.....	56
ANEXO 2.....	57

Índice de figuras

Figura 1. Estado de los nombres de especies y de todos los nombres contenidos en <i>WFO Plant List</i> (2023) para la familia Crassulaceae.....	3
Figura 2. Estado de los nombres de especies de <i>Echeveria</i> contenidos en <i>WFO Plant List</i> (2023)	5
Figura 3. Porcentaje de especies por estado del género <i>Echeveria</i> , de un total estimado de 248 especies (Reyes-Santiago, <i>et al.</i> , 2011)	7
Figura 4. Distribución actual estimada del género <i>Echeveria</i> en México. Puntos rosas: información de GBIF (corroborado en febrero 2024). Puntos anaranjados: observaciones verificables. (Reyes-Santiago, <i>et al.</i> , 2011)	8
Figura 5. Sección longitudinal del nectario floral de <i>E. aff. gibbiflora</i> que representa las regiones analizadas. (RA=Región Apical. RB=Región Basal).....	19
Figura 6. Flor de <i>Echeveria aff. gigantea</i> que muestra la posición de los nectarios. A: Flor en antesis; B: N= Nectario, C= Carpelo; C: N= Nectario.....	25
Figura 7. Secciones longitudinales de las flores de <i>Echeveria</i> (Flechas). A y B. <i>E. guerrensis</i> (JE6623 y JE7531); C y D. <i>E. cerrograndensis</i> (EF3749 y EK3751); E, F y G. <i>E. fulgens</i> JE5667, JE5549 y JE6986; H. <i>E. roseiflora</i> ; I. <i>E. aff. gibbiflora</i>	27
Figura 8. Secciones longitudinales de las flores de <i>Echeveria</i> (Flechas). A, B y C. <i>E. aff. fulgens</i> (JE6744, JE5562 y JE6096); D. <i>E. crenulata</i> ; E. <i>E. aff. gigantea</i> . F. <i>E. altamirae</i> ; G. <i>E. michihuacana</i>	28
Figura 9. Secciones longitudinales. Forma de nectarios. A. Reniforme, <i>E. guerrensis</i> (JE6623). B. Oblongo, <i>E. guerrensis</i> (JE7531). C. Deltado, <i>E. crenulata</i> . D. Falcado, <i>E. aff. fulgens</i> (JE6095). E. Lobulada. <i>E. aff. gigantea</i> . F. Elíptico, <i>E. aff. fulgens</i> (JE6089). (Moreno, 1984)	29
Figura 10. Anatomía de los nectarios en secciones longitudinales mostrando los diversos tejidos que los componen. A. <i>E. aff. fulgens</i> ; B. <i>E. roseiflora</i> , estomas a nivel de la epidermis (flechas); C. <i>E. aff. fulgens</i> papilas (flechas); D. <i>E. guerrensis</i> trazas de floema (flechas); E. <i>E. aff. fulgens</i> estoma emergente (flecha); F. <i>E. aff. gigantea</i> cutícula; G. <i>E. aff. gibbiflora</i> hipodermis; H. <i>E. aff. gigantea</i> cutícula en contraste de fases. PN = Parénquima nectarífero, PSN = Parénquima subnectarífero, E = Epidermis, H = Hipodermis, P = Papilas, C = Cutícula	30
Figura 11. Representación gráfica de la variación de los cuatro caracteres anatómicos de los nectarios con mayor peso en los dos primeros ejes canónicos para las once especies de <i>Echeveria</i> . A. Eje canónico 1. B. Eje canónico 2	34
Figura 12. Diagrama de dispersión de puntos en el espacio bidimensional del Análisis Discriminante Canónico con diez caracteres anatómicos cuantitativos del nectario evaluados para once especies de <i>Echeveria</i>	37

Figura 13. Secciones longitudinales de *Echeveria*. Caracteres anatómicos del nectario con mayor peso en el eje canónico 1. ANCEB, **A.** *E. altamirae* (JE6095) valor menor; **B.** *E. fulgens* (JE6986) valor mayor. ACPN, **C.** *E. crenulata* (JE5676) menor valor; **D.** *E. fulgens* (JE5549) mayor valor**38**

Figura 14. Secciones longitudinales de *Echeveria*. Caracteres anatómicos del nectario con mayor peso en el eje canónico 2. AN: **A.** *E. crenulata* (JE5676) valor menor de AN; **B.** *E. altamirae* (JE6095) valor mayor; GC: **C.** *E. crenulata* (JE5676) valor menor. **D.** *E. aff. gigantea* (JE5979) valor mayor**39**

Figura 15. Fenograma con 21 caracteres anatómicos del nectario floral de *Echeveria* de las once especies evaluadas con el coeficiente de distancia taxonómica promedio y el algoritmo de agrupamiento por ligamiento promedio (UPGMA)**42**

Índice de Tablas

Tabla 1. Lista de especies de *Echeveria* incluidas en el presente estudio y sus respectivos números de colecta**17**

Tabla 2. Caracteres anatómicos cualitativos de los nectarios florales de *Echeveria* con sus respectivos estados de carácter y sus acrónimos. RA= región apical del nectario**23**

Tabla 3. Caracteres anatómicos cuantitativos de los nectarios florales de *Echeveria* y sus acrónimos**24**

Tabla 4. Promedio \pm una desviación estándar de los diez parámetros anatómico-cuantitativos de las once especies de *Echeveria*. Letras desiguales indican grupos distintos en la prueba de Tukey ($P < 0.05$)**31**

Tabla 5. Resumen del análisis discriminante canónico (ADC) de los 10 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados para las once especies de *Echeveria***35**

Tabla 6. Representatividad de los 10 caracteres anatómicos cuantitativos por especie en cada una de las dos primeras funciones del análisis discriminante canónico (ADC). En negritas los caracteres de mayor peso**36**

Resumen

El género *Echeveria* es exclusivo de América y su hábitat abarca desde el sur de los Estados Unidos hasta el noreste de Sudamérica y está conformado de 140 a 145 especies, de las cuales el 95% se encuentran en México, que es el centro de diversidad y endemismo. En 2003 Kimmach reconoce 17 series con base en afinidades morfológicas y citológicas. Sin embargo, la clasificación dentro de niveles más específicos en *Echeveria* aún es tema de discusión, por lo que resulta importante combinar caracteres de diversas áreas de estudio. El propósito del presente trabajo es describir la anatomía del nectario floral de once especies del género para evaluar si existe al menos un carácter con posible valor taxonómico que contribuya a la delimitación de especies o grupos de ellas. Se examinaron los nectarios de 17 flores en antesis y se llevó a cabo el procesamiento de acuerdo a las técnicas histológicas convencionales en paraplast para obtener preparaciones permanentes, las cuales se observaron con un fotomicroscopio. Se obtuvieron 11 caracteres cualitativos y 10 caracteres cuantitativos, a estos últimos se les aplicó un análisis de varianza (GLM), y las diferencias significativas entre ellos, así mismo fueron evaluados estadísticamente a partir de un Análisis Discriminante Canónico (ADC) para conocer los caracteres de mayor peso en la conformación de grupos. Además, se realizó un análisis de conglomerados con una matriz mixta usando el índice de Distancia Taxonómica Promedio para poder observar el nivel de similitud entre las especies de *Echeveria*. El ADC mostró que las tres primeras funciones canónicas explican el 82.72% de la variación y que los caracteres que muestran mayor peso para la separación de las once especies fueron cuatro, así mismo nos permitió observar la conformación de dos grupos. Este trabajo es el primero en analizar la anatomía de los nectarios florales de *Echeveria* utilizando caracteres cualitativos y cuantitativos a partir de análisis uni y multivariados lo que representa un aporte a la biología del género.

I. INTRODUCCIÓN

El género *Echeveria* D.C. es exclusivo de América y se encuentra de forma natural desde el sur de los Estados Unidos hasta el noreste de Sudamérica. *Echeveria* está conformado por 140 a 145 especies, el 95% de las cuales se encuentran en México, que es el centro de diversificación y endemismo (Jimeno-Sevilla *et al.*, 2019). En 1972, Walther propuso una clasificación infragenérica en 14 grupos denominados series. Actualmente, Kimmach (2003) reconoce 17 series con base en afinidades morfológicas. En particular, la Serie Gibbiflorae contiene especies ampliamente distribuidas, eventos prominentes de hibridación y variación morfológica. La clasificación dentro de niveles específicos del género *Echeveria* aún está en discusión, por lo que resulta importante incorporar características de diversas áreas de estudio para comprender la delimitación taxonómica de sus especies y sus relaciones evolutivas (Reyes-Santiago *et al.*, 2011). En este contexto, los rasgos anatómicos han tenido un papel tradicional y sustancial en la taxonomía a diferentes niveles de diversos grupos vegetales. De tal forma que, desde los primeros análisis de clasificación, se utilizaron estos rasgos para dar respuesta a preguntas relacionadas con las relaciones entre géneros y entre especies (Dickison, 1975, 1989). Los datos anatómicos junto con los datos morfológicos, a menudo proporcionan confiabilidad a los estudios comparativos al poner de manifiesto caracteres diagnósticos (Dickison, 1975; Stuessy, 2009). *Echeveria* ha sido objeto de estudio debido a su diversidad y endemismo en México. Sin embargo, su taxonomía infragenérica sigue siendo un tema debatido.

En este contexto, los caracteres anatómicos vegetativos y reproductivos han demostrado ser útiles en la taxonomía de plantas con flor, proporcionando caracteres diagnósticos adicionales a otras fuentes de información. En el caso particular de los nectarios, su anatomía puede variar significativamente entre especies por lo que ofrece caracteres distintivos con posible valor taxonómico. Por lo tanto, en esta tesis se propone realizar un estudio basado en el uso de caracteres anatómicos del nectario floral para examinar once especies de *Echeveria*.

II. ANTECEDENTES

Descripción y taxonomía de la familia Crassulaceae

La familia Crassulaceae, establecida en 1801 por Agustín Pyramus De Candolle, está dentro de las Eudicotiledóneas que pertenece a las Gunnéridas dentro del orden Saxifragales. Hasta ahora, este orden aun es considerado como monofilético (Reyes-Santiago *et al.*, 2011; APG, 2016; Christenhusz y Byng, 2016).

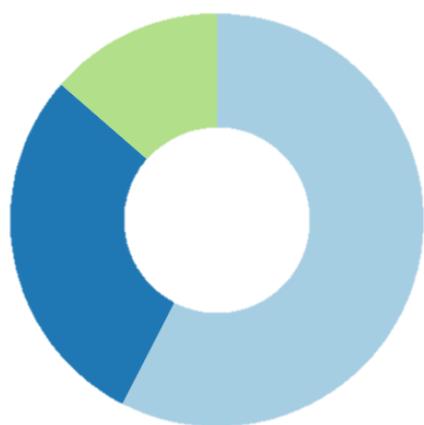
Aunque se encuentra en casi todo el mundo, la mayoría de sus especies se concentran en cinco áreas de gran diversidad: en México (aproximadamente 330 especies), la región mediterránea (alrededor de 100 especies), las Islas de la Macaronesia en el norte del Océano Atlántico (aproximadamente 63 especies), África del sur (alrededor de 250 especies) y Asia oriental (aproximadamente 300 especies). Por el contrario, es rara en el sur de América y Australia. Estas especies suelen crecer en ambientes montañosos distinguidos por aridez y semi-aridez, así como en hábitats de montaña en regiones templadas y subtropicales (Mort *et al.*, 2001)

Esta familia está conformada por plantas con hojas dispuestas en una roseta basal o apical en las ramas, también pueden presentarse distribuidas a lo largo del tallo en un arreglo opuesto, alterno o verticilado; sus flores presentan simetría radial, son completas ya que presentan todos sus verticilos florales, usualmente pentámeras y a veces tetrámeras; presentan uno o dos verticilos de estambres; el gineceo es apocárpico, con ovario súpero, con los carpelos libres y en el mismo número que sépalos y pétalos; presenta una escama nectarífera en la base de cada carpelo (Mort *et al.*, 2001; Carrillo-Reyes *et al.*, 2009; Reyes-Santiago *et al.*, 2011). Si bien, a nivel de familia son fácilmente reconocibles, definir grupos monofiléticos dentro de ella ha sido extremadamente difícil debido a la extensa diversidad en morfología, citología y hábito. No solo los límites genéricos no están claros, sino que las relaciones entre géneros también son poco comprendidas debido a la frecuente intergradación de caracteres morfológicos entre los taxones (Mort *et al.*, 2001)

Para el año 2013, en *The Plant List* (2013), se registran 5,557 denominaciones científicas que corresponden a especies de la familia Crassulaceae, agrupadas en 50 géneros. Sin embargo, solo 1,482 de estas denominaciones son consideradas como nombres aceptados de

especies. En esta misma base de datos se mencionan 1,072 nombres científicos de plantas que tienen un rango intraespecífico en Crassulaceae.

De acuerdo con la APGIV en el año 2016 y reportado por por Christenhusz y Byng (2016) estiman una cifra diferente. En dicho estudio, calcularon que hasta ese momento había alrededor de 35 géneros y aproximadamente 1,400 especies identificadas en esta familia.



ESTADO	TOTAL	%
SINÓNIMO	3,397	58%
ACEPTADO	1.702	29%
NO COLOCADO	802	14%
TOTAL	5.901	

Figura 1. Estado de los nombres de especies y de todos los nombres contenidos en *WFO Plant List* (2021) para la familia Crassulaceae

Recientemente, en *The World Flora Online (WFO), Plant List* (2021) se registran 1702 nombres aceptados de especies, 3397 sinonimias y 802 no resueltos (Figura 1). También se menciona que la familia contiene 140 nombres de géneros, donde el 62% son sinónimos y el 38% están aceptados

A pesar de que la ubicación taxonómica de la familia ha sido establecida de manera consistente, las relaciones evolutivas en varios de sus grupos internos siguen siendo desconocidas. En 2007, Thorne y Reveal identificaron dos subfamilias, Crassuloideae y Sempervivoideae. En el mismo año, Thiede y Eggli propusieron la idea de una tercera subfamilia, Kalanchoideae, con un concepto restringido de Sempervivoideae. Esta propuesta ha llevado a la creación de una clasificación filogenética ampliamente reconocida en la actualidad (Carrillo-Reyes *et al.*, 2009; Reyes-Santiago *et al.*, 2011).

En Crassulaceae, la subfamilia Sempervivoideae destaca como la más extensa, y en México, la gran mayoría de las especies de esta familia se encuentran en esta subfamilia. Sempervivoideae se divide en cinco tribus: uno de ellos es Sedeae, donde se encuentra el género *Echeveria*. Este género se ubica en una subcategoría informalmente conocida como "clado Acre", que contiene ocho géneros en total (Mort *et al.*, 2001; Carrillo-Reyes *et al.*, 2009; Reyes-Santiago *et al.*, 2011).

Taxonomía de *Echeveria*

El género *Echeveria* DC. fue propuesto hace aproximadamente 200 años por el botánico suizo Agustín Pyramus De Candolle (Reyes-Santiago *et al.*, 2011) y está conformado de 140 a 145 especies, el 95% de las cuales se encuentran en México, donde tienen su centro de diversidad y endemismo (Jimeno-Sevilla *et al.*, 2019). En 1972, Walther propuso una clasificación infragenérica en 14 grupos denominados series y Kimnach (2003) reconoce 17 series con base en semejanzas morfológicas y cromosómicas, y han permanecido sin cambios durante casi 50 años.

La Serie Gibbiflorae contiene plantas glabras, tallos gruesos y altos o no evidentes, rosetas medianas a grandes, pero sobre todo por su inflorescencia paniculada con varios cincinos. Esta serie comprende cerca de 22 especies con distribución geográfica en su mayoría en el Altiplanicie Mexicana, Eje Neovolcánico Transversal y Sierra Madre del Sur (Kinnach, 2003). Un ejemplo es *Echeveria* aff. *gigantea* Rose & Purpus que tiene una amplia

distribución en los estados de Oaxaca, Puebla y Michoacán (México) y habita en una amplia gama de ambientes áridos y templados, dentro de suelos rocosos y matorrales densos. Debido a su distribución, esta especie muestra una gran variabilidad morfológica, lo que dificulta su identificación taxonómica (Reyes-Santiago *et al.* 2011).

The Plant List (2013) incluye 370 nombres científicos de especies para *Echeveria*. De estos, 170 son nombres que están aceptados, uno está registrado como inválido y cinco como ilegítimos. Asimismo, se incluyen 34 nombres infraespecíficos para este grupo. En 2023, *The WFO Plant List* incluye en total 397 nombres de especies entre los cuales el 47% están aceptados (Figura 2). Actualmente el conocimiento de la diversidad del grupo sigue incompleto y por lo tanto, no existe una filogenia exhaustiva que permita la correcta asignación infragenérica ni hay entendimiento de las relaciones dentro y entre las series reconocidas para el género, esto se debe a que el género presenta: gran diversidad de formas, es difícil lograr buenos ejemplares de herbario por la succulencia de sus hojas, los eventos de hibridación dificultan la delimitación de los grupos, hay un gran número de sinonimias y son escasas las exploraciones de campo (Reyes-Santiago *et al.*, 2011; Jimeno-Sevilla *et al.*, 2019).

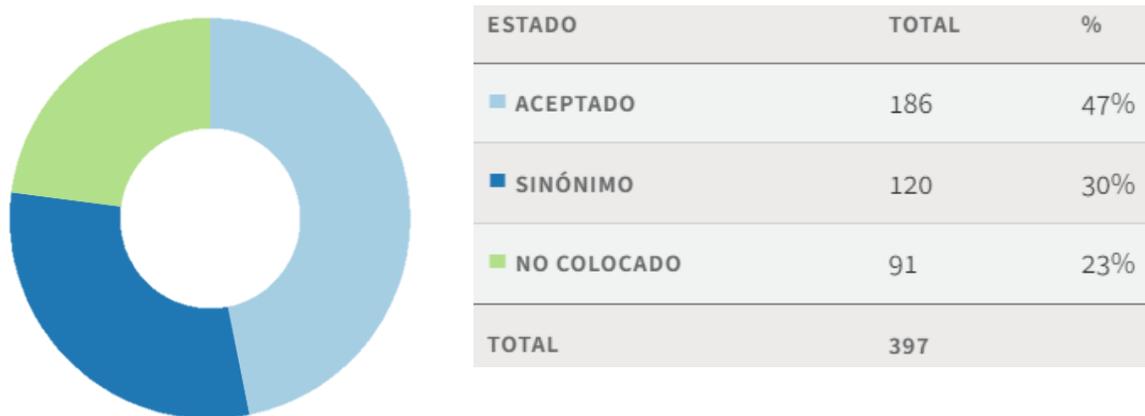


Figura 2. Estado de los nombres de especies de *Echeveria* contenidos en *WFO Plant List* (2021)

Hasta el momento aún no se realizan investigaciones exhaustivas sobre la filogenia de este género, pero se han utilizado secuencias de ADN, caracteres morfológicos o una combinación de ambos para la subtribu llamada el “clado Acre”, donde está incluido *Echeveria* y otros géneros: *Cremonophila*, *Graptopetalum*, *Sedum* y *Thompsonella* (Carrillo-Reyes *et al.*, 2009). Estos estudios indican que el género *Echeveria* no es monofilético y “que los géneros *Cremonophila*, *Graptopetalum* y *Thompsonella* así como algunos representantes de *Sedum*, pertenecen al mismo linaje y están estrechamente relacionados con distintas especies de *Echeveria*” (Reyes-Santiago *et al.*, 2011).

Existen diversos estudios donde se menciona la gran diversidad en el número de cromosomas de especies del género, Uhl en 1992 registró más de 50 números gaméticos, que van desde $n = 12 - 34$ hasta $n = 260$ en plantas poliploides de diferentes especies del género. Debido al amplio rango en números cromosómicos (n y $2n$), algunas de las especies que han sido descritas como diploides muestran un número de cromosomas tan alto como se esperaría en plantas poliploides (Uhl, 1982 y 2006).

La clasificación a nivel de especie dentro del género continúa siendo un tema de discusión, y resulta importante combinar características de diversas áreas de estudio (como ecología, palinología, citogenética, genética, etc.) para comprender las relaciones evolutivas en este grupo (Reyes-Santiago *et al.*, 2011). En este contexto, los caracteres anatómicos han tenido gran relevancia en la taxonomía de las plantas. En los primeros análisis de clasificación, se utilizaron estos caracteres para abordar preguntas relacionadas con la taxonomía entre géneros y especies (Dickison, 1975, 1989). Los datos anatómicos a menudo proporcionan confiabilidad a los estudios comparativos, al sugerir caracteres diagnósticos junto con los datos morfológicos. Además, en algunos casos, contribuyen a la comprensión de patrones evolutivos y así facilitar la interpretación de posibles relaciones filogenéticas a través de la evaluación de caracteres anatómico-vegetativos (Dickison, 1975; Stuessy, 2009).

Distribución y hábitat de *Echeveria*

El género *Echeveria* es exclusivo de América y se encuentra de forma natural desde el sur de los Estados Unidos hasta el noreste de Sudamérica. Según un estudio recopilatorio sobre este género realizado por Reyes-Santiago y sus colaboradores en 2011, *Echeveria* se extiende por todo México, desde los estados de Sonora, Chihuahua y Tamaulipas hasta

Chiapas. Entre estos estados, Oaxaca, Puebla e Hidalgo son los que cuentan con la mayor diversidad de especies, mientras que Baja California, Tabasco y Colima no tienen ningún registro conocido (Figura 3). Para 2019 ya se han identificado al menos dos especies en el estado de Colima (Reyes-Santiago *et al.*, 2011; Jimeno Sevilla *et al.*, 2019).

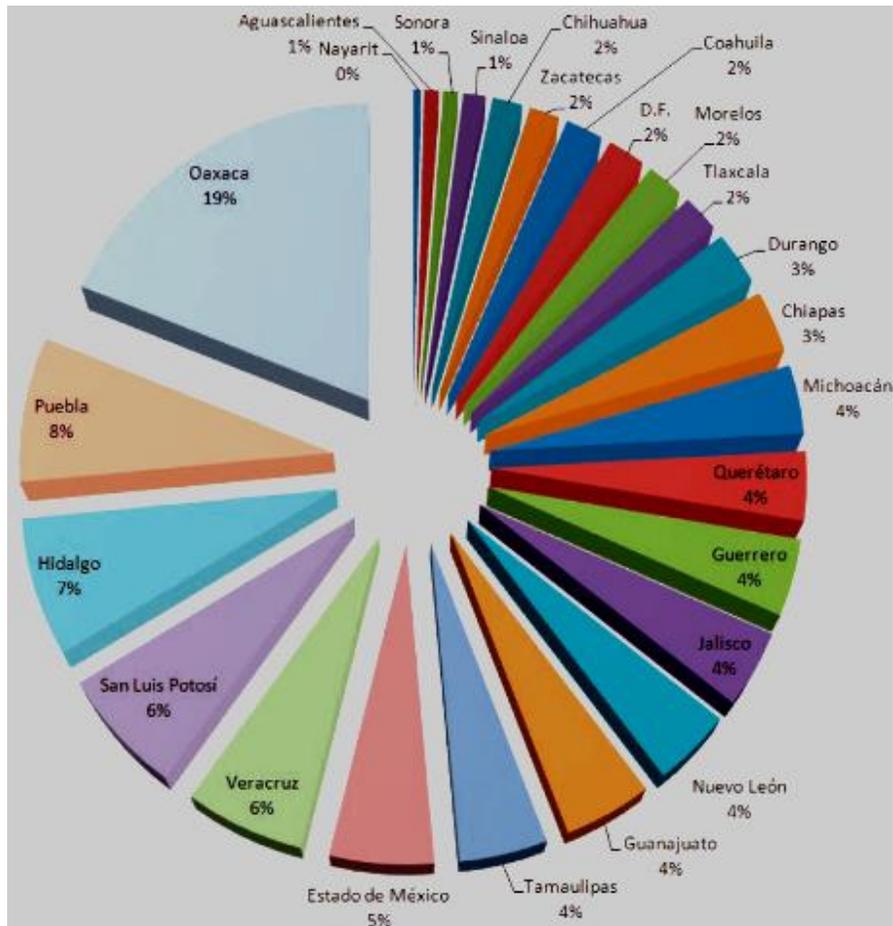


Figura 3. Porcentaje de especies por estado del género *Echeveria*, de un total estimado de 248 especies (Reyes-Santiago, *et al.*, 2011).

Actualmente, “Naturalista” cuenta con datos de GBIF (Global Biodiversity Information Facility) que contiene información internacional de publicaciones científicas. A través de esta base de datos se pueden obtener mapas que sirvan para estimar la distribución actual de *Echeveria* (consultado en febrero 2024) (Figura 4). Las especies tienen una marcada preferencia por afloramientos rocosos, como pendientes pronunciadas, cañones y rocas con poca profundidad y humedad. Esta preferencia topológica se atribuye a la succulencia en sus órganos, una adaptación para soportar déficits prolongados de agua (Reyes-Santiago *et al.* 2011).



Figura 4. Distribución actual estimada del género *Echeveria* en México. Puntos rosas: información de GBIF (corroborado en febrero 2024). Puntos anaranjados: observaciones verificables. (Reyes-Santiago, *et al.*, 2011).

La mayoría de sus especies se encuentran en México, mientras que unas pocas especies y formas intermedias se encuentran en los Andes de América del Sur. Las condiciones ambientales volátiles, tales como: la erosión, los deslizamientos de tierra y los cambios climáticos, han hecho que la distribución de las poblaciones de las especies de este género varíe a lo largo del tiempo (Uhl, 2006).

Morfología e importancia de *Echeveria*

En su estudio sobre el género *Echeveria* en Veracruz, México. Jimeno- Sevilla en 2008 afirmó sobre la morfología de las plantas del género, lo siguiente:

“Plantas herbáceas perennes algunas veces sufrutescentes o arbustivas, suculentas, frágiles, glabras o pubescentes. Raíces fibrosas a veces engrosadas, fusiformes. Tallos simples o ramificados; Hojas aplanadas, carnosas, dispuestas en espiral, formando rosetas densas o laxas de color verde claro a oscuro, lustrosas, pruinosas o glaucas, algunas veces papilosas o muriculadas, a veces teñidas de rojo, principalmente en los márgenes y el ápice, usualmente siempre verdes, rara vez semidecíduas, margen principalmente entero, rara vez lacerados o fimbriados, glabras o pubescentes. Inflorescencia lateral, en cincino, panícula, espiga, o racimo; tallo floral o pedúnculo de color verde, amarillento o rojizo, con brácteas alternas, sésiles, con frecuencia las flores provistas de una hoja reducida o brácteola subyacente; flores hermafroditas, hipóginas, actinomorfas, con 5 sépalos, con frecuencia desiguales y unidos brevemente en la base; corola de 5 pétalos, formando un tubo definido de longitud variable, de color amarillo, anaranjado, rojizo, rosa, blanco, verde o la combinación de estos colores, lóbulos erectos o extendidos en el ápice, imbricados, o rara vez valvados; estambres 10, 5 de ellos insertos en la base de la corola, opuestos a los lóbulos y 5 parcialmente unidos a la base y alternando con los lóbulos; escamas nectaríferas presentes; carpelos 5, connados en la base; fruto en folículo, oblongo, erectos o divergentes, semillas pequeñas, numerosas.”

Echeveria es popular en la jardinería ornamental, gracias a sus hermosas flores y hojas. Algunas especies, como *E. elegans* Rose y *E. coccinea* (Cav.) DC. son comunes en la propagación de plantas de interior y exterior. Además, varias especies se utilizan en la medicina tradicional para tratar dolencias como heridas, quemaduras y enfermedades respiratorias (Kimmach, 2003).

Anatomía vegetativa y reproductiva de *Echeveria*

Actualmente, sólo se tiene conocimiento de una publicación sobre anatomía del género en la cual se describe la variación de caracteres foliares en siete accesiones de *E. gibbiflora* DC. y una accesión de *E. aff. gigantea*, donde se encontró que el 65 % de los rasgos anatómicos son heterogéneos entre las unidades taxonómicas. El análisis mostró que *E. gibbiflora* y algunas accesiones de *E. aff. gigantea* comparten extensas similitudes anatómicas. Hubo variación dentro de *E. aff. gigantea*, lo que sugiere que al menos una de las accesiones es un grupo taxonómico independiente. Los rasgos que contribuyeron más a la variación entre los grupos estaban relacionados con la epidermis, la hipodermis, el tipo de haces vasculares y el colénquima asociado a los haces vasculares. También se cuantificó la variación en la forma de la hoja. Se encontró correlación entre la forma de las hojas y los rasgos anatómicos, sino que además estos caracteres aportan información que refleja la variación infragenérica lo que puede ser de importancia taxonómica (Sandoval-Zapotitla *et al.*, 2019).

Said (1982) menciona que los nectarios florales se presentan morfológicamente como escamas en la parte posterior inferior de los carpelos, y el néctar se libera a través de estomas ubicados en la parte superior y adaxial del nectario, aunque en algunas especies, esto ocurre solo en la parte apical. El tejido glandular está altamente especializado y puede contener almidón, a menudo se encuentran inclusiones fenólicas, como los taninos en las vacuolas celulares. Además, los nectarios siempre reciben nutrientes a través del floema proveniente del sistema vascular de los carpelos cercanos.

Nectarios en Angiospermas, anatomía y su importancia taxonómica

En la taxonomía de angiospermas, los caracteres florales generalmente han sido preferidos sobre los caracteres vegetativos. Los caracteres reproductivos están más conservados y son más constantes que los caracteres vegetativos; esto es debido a que los caracteres reproductivos sexuales son producidos en muchas especies sólo por un breve período y por tanto están sujetos a menor grado de presión evolutiva que las partes vegetativas (Benítez de Rojas *et al.*, 2006). Existen diversos trabajos en grupos de plantas donde se han estudiado caracteres anatómicos de la flor para considerarlos como diagnósticos en niveles específicos, tal es el caso del trabajo realizado por Tantawy y colaboradores en

2021, donde mencionan que la vascularización floral de los sépalos, pétalos, estambres, nectarios y carpelos pueden ser utilizados como caracteres diagnósticos y fiables a nivel específico en 25 especies de la familia Brassicaceae.

El nectario floral es una estructura compuesta por tejidos especializados que secreta néctar, el cual está compuesto de monosacáridos, disacáridos, aminoácidos, proteínas y trazas de otros componentes (Gomes y Lombardi, 2013) y es producido por la planta, para atraer y recompensar a los animales que actúan como visitantes florales, los responsables de la polinización. El nectario está presente en muchas especies de angiospermas y muestra una gran diversidad de formas, estructura, funciones y contenidos (Freitas *et al.*, 2000). En las angiospermas, la diversidad de los nectarios puede estar vinculada a varias causas que abordan tres aspectos fundamentales de la biología de los nectarios: la manera en que se presenta el néctar, la estructura del nectario y el destino final del mismo. En conjunto, la conexión entre estas variaciones y la delimitación histórica de grupos emparentados de plantas no ha sido completamente explorada. A pesar de ello, todos estos aspectos podrían revelar patrones significativos y deben ser considerados al tratar de comprenderlas. Además, la simetría, el número y el color de los nectarios son elementos de interés al evaluar la diversidad de estos.

Casparry (1848), fue el primero en proponer una clasificación de nectarios basada en su topografía. Reconoció nectarios florales localizados en las flores y nectarios extra-florales sobre órganos vegetativos, criterio que aún predomina en los trabajos publicados sobre el tema.

Morfológicamente, el nectario floral puede ser reconocible como glándulas ubicadas en diferentes partes de la flor (Fahn, 1979, 1985; Bernardello, 2007), que en general, difieren histológicamente de sus tejidos adyacentes y varían entre las especies en términos de su posición, tipo de tejidos que lo constituyen, contenidos celulares y mecanismos de secreción.

La estructura anatómica del nectario incluye los tres tejidos básicos: dérmico, fundamental y vascular. Estos tres tejidos anatómicos pueden variar según el tipo de nectario y la especie (Pacini *et al.*, 2003). Además, el tipo de tejidos que componen el nectario puede diferir en aspectos como: la presencia y proporción de tejidos asimiladores o almacenadores, el número y tipo de haces vasculares que alimentan el nectario lo cual también influye en el

volumen del néctar, la dinámica de la secreción y la composición química del néctar (Nepi, 2007).

Aunque Gomes y colaboradores (2013) mencionan que la ausencia o presencia de tejido vascular está estrechamente relacionado con el tamaño del nectario, en algunas especies, el volumen total del nectario puede estar relacionado con la cantidad de néctar producido (Gulyás *et al.*, 1976; Dafni *et al.*, 1988; Orosz-Kovács *et al.*, 1996; Petanidou *et al.*, 2000).

Para contribuir al conocimiento de la biología floral de la flora chilena, lo que es útil para estudios de apicultura y las interacciones entre plantas y polinizadores, Díaz-Forestier, (2016) realizaron un análisis de los nectarios florales en cuatro géneros de plantas nativas de Chile: sus observaciones indicaron que *Eucryphia cordifolia* Cav. (Cunoniaceae) y *Quillaja saponaria* Molina (Quillajaceae) tienen el mayor volumen de nectario. Por otro lado, *Escallonia pulverulenta* Ruiz & Pav. Pers. y *Q. saponaria* tienen cutículas gruesas y nectarostomas. El tejido secretor en el nectario de *E. cordifolia* era rico en almidón, mientras que en *E. pulverulenta*, *Q. saponaria* y *Gevuina avellana* Molina (Proteaceae) eran ricos en células taniníferas. Con excepción de *G. avellana*, los haces vasculares siempre están presentes en el parénquima subnectarífero, todas ellas son visitadas por una amplia diversidad de insectos, incluyendo abejas melíferas, mencionan que estas plantas son responsables de la principal producción de miel monofloral en Chile, Las cuatro especies estudiadas tienen el néctar expuesto y sus flores exhiben características morfológicas similares, como color y coherencia de los pétalos. El gran número de visitantes florales en nuestras especies estudiadas, incluida *A. mellifera*, podría estar asociado con estas características del néctar y los rasgos de la flor, entre otros.

En las subfamilias Dodonaeoidea y Paullinioideae (Sapindaceae) se realizó la descripción anatómica de los nectarios de 11 géneros neotropicales, así como los cambios en la coloración del nectario en diferentes fases de desarrollo, para contribuir al entendimiento de los patrones de evolución de los nectarios florales y la sistemática de la familia. Los resultados mostraron que hay una ligera variación en los caracteres anatómicos, comparada con la gran variación detectada respecto a la morfología del nectario (Solís *et al.*, 2017). Un trabajo realizado por Lattar *et al.*, (2009), tuvo como objetivo comparar la morfo-anatomía de los nectarios florales y extraflorales de *Triumffeta rhomboidea* Jacq (Malvaceae,

Grewioideae). Las diferencias observadas entre ellos están dadas por el tamaño y la forma de las células epidérmicas basales, el número de las células del pie y de la cabezuela de los tricomas glandulares, los idioblastos del parénquima secretor y el tejido vascular que inerva los nectarios. El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre los nectarios florales y extraflorales en las siguientes variables: longitud y diámetro de la cabezuela, longitud y ancho del pie, pared periclinal de las células epidérmicas basales. Estos resultados fueron congruentes con el análisis de componentes principales (ACP).

Nectarios en la familia Crassulaceae

Existen diversos trabajos donde se realizó la anatomía floral de algunos géneros de la familia Crassulaceae, tales como el realizado en el género *Sedum* donde se revisaron aspectos sobre la micromorfología floral de su epidermis y la morfología del polen en diferentes especies (Giuliani *et al.*, 2018). Esta publicación hace referencia a diferentes trabajos morfológicos y anatómicos del mismo grupo que han influenciado en su taxonomía. Se encontró una amplia variabilidad en la morfología de los nectarios y de los tricomas glandulares, información que, al combinarse con diagramas y fórmulas florales, son útiles para saber qué tanta variabilidad existe en el género (Giuliani *et al.*, 2017).

Dentro del complejo *Jovibarba heuffelii* (Schott) Á. Löve & D. Lövey se realizó un análisis morfométrico entre las 14 poblaciones analizadas con caracteres cuantitativos de los nectarios florales, estos mostraron gran variabilidad en su forma y la distancia que hay entre ellos (Nikolić *et al.*, 2015).

Importancia de los análisis estadísticos para la delimitación de especies

Los análisis multivariados de los caracteres estructurales, han permitido separar a diversos niveles taxonómicos. Este tipo de análisis permite reconocer si la variación dentro de un taxón forma grupos discretos con lo cual se argumenta sobre el reconocimiento de especies o categorías infraespecíficas (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010).

A través de un análisis de conglomerados Sandoval (1999) demuestra la importancia de los caracteres anatómicos foliares para conocer las similitudes y agrupaciones taxonómicas de las especies que se estudiaron dentro del clado Lophiaris (Oncidiinae). En la misma familia, pero a nivel interespecífico, Castellanos y colaboradores (2023) realizaron un estudio incluyendo caracteres estructurales vegetativos de 12 especies en el género *Laelia*

en México para el nivel de similitud del género lo que permitió reconocerlo como un grupo homogéneo y su relación con posibles adaptaciones ecológicas. En este mismo estudio, se realizó un análisis discriminante canónico donde se mostró que las tres primeras funciones canónicas contribuyeron al 90% de la variación, lo que indica que los parámetros evaluados contribuyeron en gran medida a la discriminación de las especies de *Laelia* donde los caracteres que mostraron mayor peso fueron: el área de las células epidérmicas abaxiales, el grosor de la cutícula abaxial y el grosor del mesófilo. Así mismo se obtuvieron resultados de un análisis de conglomerados donde se muestra la separación del género *Laelia* de las especies de *Broughtonia* y *Cattleya*. Se evidenció que existen caracteres estructurales propios de las especies de *Laelia* que habitaban en cierto gradiente altitudinal.

En la familia Cactaceae Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2010) a través de los análisis multivariados, delimitaron las especies del género *Neobuxbamia*. En este estudio se evaluaron 46 caracteres en 290 individuos de *N. mezcalaensis*, *N. multiareolata*, *N. polylopha* y *N. squamulosa*. Donde menciona que *Neobuxbamia multiareolata* ha cambiado de clasificación dentro del género, tratándola como sinónimo de *N. mezcalaensis*, como subespecie de esta o como especie diferente. El análisis de componentes principales arrojó que las tres primeras variables explicaron 100% de la variación total. Posteriormente, en el análisis discriminante canónico permitió reconocer a las cuatro especies a partir de 13 caracteres cuantitativos. El análisis clasificatorio mostró que 100% de los individuos evaluados fueron asignados correctamente dentro de sus respectivas especies.

III. JUSTIFICACIÓN

La familia Crassulaceae es conocida por su complejidad morfológica, sistemática y citológica, *Echeveria* dentro de esta familia ha sido objeto de estudio debido a su diversidad y endemismo en México. Sin embargo, su taxonomía infragenérica sigue siendo un tema debatido.

En este contexto, los caracteres anatómicos vegetativos y reproductivos han demostrado ser útiles en la taxonomía de plantas con flor, proporcionando caracteres diagnósticos adicionales a otras fuentes de información. En el caso particular de los nectarios, su anatomía puede variar significativamente entre especies por lo que ofrece caracteres distintivos con posible valor taxonómico.

Si bien, se han realizado estudios anatómicos de algunas especies en la familia, incluyendo el género *Echeveria*, donde se da la descripción general y se describe la variación de los caracteres anatómicos en la hoja, hasta la fecha no se han investigado a profundidad caracteres en los nectarios específicamente de este género. Dado la importancia de esta estructura y que muestran una gran diversidad en otras especies de angiospermas, es de esperar que en este género también puedan existir características anatómicas distintivas que apoyen a la delimitación y determinación taxonómica de sus especies, por lo cual, la presente investigación resulta un aporte a la taxonomía del género

IV. HIPÓTESIS

Si existe diferencia en al menos un carácter anatómico del nectario floral entre las once especies seleccionadas de *Echeveria*, entonces podrán ser utilizados como posibles caracteres con valor taxonómico.

V. OBJETIVO GENERAL

Describir anatómicamente la estructura de los nectarios de once especies de *Echeveria* pertenecientes a la serie Gibbiflorae, para evaluar si existe al menos un carácter con valor taxonómico que contribuya a la delimitación de especies o grupos de ellas.

Objetivos particulares

- Caracterizar la anatomía general de los nectarios florales de las once especies estudiadas del *Echeveria*.

- Documentar y evaluar la variabilidad inter-específica de las once especies de *Echeveria*.
- Evaluar si existen caracteres anatómicos del nectario que permitan distinguir las once especies del género.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de gabinete

Se realizó una investigación bibliográfica sobre estudios taxonómicos relacionados con la familia Crassulaceae, enfocándose en el género *Echeveria*. El material proviene de plantas vivas pertenecientes a la Colección Nacional de Cactáceas y Crassuláceas del Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM, a cargo del curador de la colección, el Biólogo Jerónimo Reyes. El estudio de estas plantas con ejemplares de herbario presenta ciertas dificultades debido a la succulencia de sus órganos, ya que al ser herborizadas cambian considerablemente su aspecto, por esta razón es recomendable trabajar con ejemplares vivos, recién colectados o en cultivo (Walther, 1972).

Tabla 1. Lista de especies de *Echeveria* incluidas en el presente estudio con sus números de colecta y sus respectivos lugares de origen.

Especie	#Colecta	Lugar de origen.
1. <i>E. cerrograndensis</i>	EK3749	Tolimán, Jalisco
	EK3751	Minatitlán, Colima
2. <i>E. guerrerensis</i>	JE6623	San Miguel Totolapan, Guerrero
	JE7531	Zihuatanejo de Azueta, Guerrero
3. <i>E. fulgens</i>	JE5549	Huitzilac, Morelos
	JE6986	Huitzilac, Morelos
	JE5667	Temascaltepec. Edo. Méx
4. <i>E. aff. fulgens</i>	JE6096	Santa María Ixtepeji, Oaxaca
	JE6744	Morelia, Michoacán
	JE5562	Temascaltepec. Edo. Méx
5. <i>E. crenulata</i>	JE5676	Ocuilán, Edo. Mex
6. <i>E. aff. gigantea</i>	JE5979	San Juan Mixtepec, Oaxaca
7. <i>E. aff. gibbiflora</i>	JE8240	Santiago Yosondúa, Oaxaca
8. <i>E. altamirae</i>	JE6095	San Vicente Nuñú, Oaxaca
9. <i>E. triquiana</i>	JE6089	Santiago Juxtlahuaca, Oaxaca
10. <i>E. roseiflora</i>	EK3824	Mascota, Jalisco
11. <i>E. michihuacana</i>	JE8214	Cd. Hidalgo, Michoacán

Procesamiento del material biológico

El procesamiento histológico se llevó a cabo de acuerdo a las técnicas mencionadas por Sandoval y colaboradores (2005), las cuales se describen a continuación:

Las muestras de flor se cortaron a la mitad conservando todas sus estructuras (sépalos, pétalos, anteras, carpelos, etc.) y se fijaron en FAA (Formaldehído-Alcohol-Ácido acético-Agua) por 24 horas, pasado este tiempo se enjuagaron con agua hasta retirar el exceso del fijador, se procedió a deshidratar con cambios graduales de diferentes concentraciones de Alcohol Ter-butílico (ATB), desde el 35% hasta ATB absoluto, permaneciendo 24 horas en cada cambio. Estas muestras se infiltraron e incluyeron en paraplast, generando bloques que se montaron en cubos de madera; se cortaron secciones longitudinales a 5 μm (parte media del nectario), de cada una de ellas con un micrótopo de rotación (American Optical, modelo 820); se colocaron de 4 a 10 secciones aproximadamente en cada portaobjetos, posteriormente se desparafinaron para teñir con safranina y verde rápido; se montaron como preparaciones permanentes en resina sintética; para el secado de las preparaciones se colocaron en una estufa con una temperatura de 56°C a 60°C durante 3 a 4 semanas, después de este tiempo se procedió a limpiarlas y etiquetarlas. El material biológico procesado pasó a ser parte del acervo de preparaciones Histológicas del Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM. Para propósitos de estudio, en sección longitudinal del nectario se ubicaron dos regiones la basal y la apical (Fig. 5).

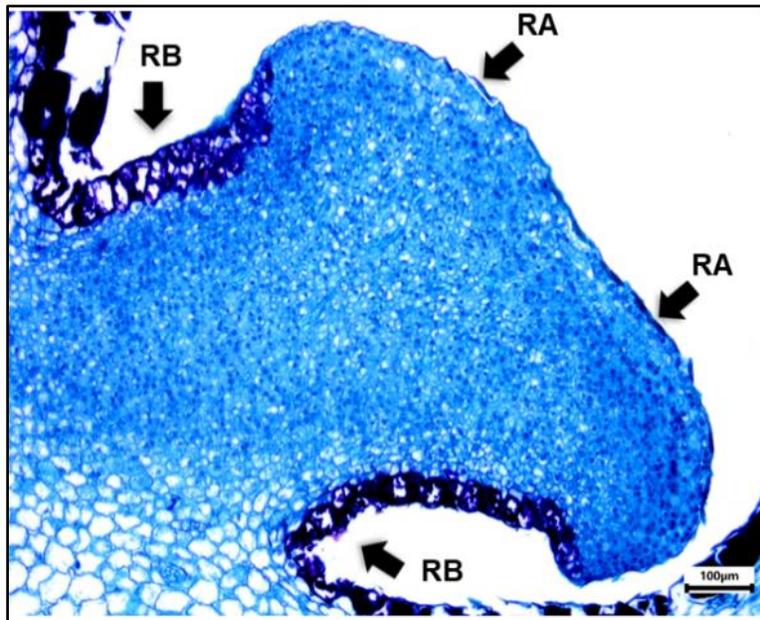


Figura 5. Sección longitudinal del nectario floral de *E. aff. gibbiflora* que representa las regiones analizadas. (RA=Región Apical. RB=Región Basal).

La observación y fotomicrografías de los nectarios se realizó con un Fotomicroscopio Carl Zeiss, Axioskop a partir de secciones longitudinales del nectario con la cámara PointGrey

Para la descripción anatómica general se consideró la información obtenida de Pacini y Nicolson (2007), quienes describen la anatomía básica de los nectarios en varias familias, tomando en cuenta la presencia de tejido epidérmico, fundamental (parénquima nectarífero y subnectarífero) y tejido vascular.

Obtención de datos y Análisis estadísticos

Se llevó a cabo un muestreo aleatorio múltiple en el cual se recolectaron 17 flores en anthesis en total para las once especies que corresponden a la serie Gibbiflora (Kimmach, 2003) (Tabla 1), estas se obtuvieron a partir de observaciones directas, hechas por el curador de las colecciones vivas, quien determinó que las especies que se trabajaron mostraron una gran variación en los colores de los nectarios, estos son: blancos, rojos y guindas, hasta hialinos; así mismo determinó que la forma también es variable, mencionando que morfológicamente se distinguen: reniformes, ligulados, estipitados y cordados. Se analizaron anatómicamente los nectarios de las once especies propuestas.

A partir de la propuesta de Nikolić *et al.* (2015) y de observaciones personales, se establecieron 11 caracteres anatómicos cualitativos bi y multi estado, con sus respectivos estados de carácter y 10 caracteres anatómicos cuantitativos continuos, ambos se incluyeron en una matriz básica de datos (Tabla 2 y 3 respectivamente). A partir de observaciones de las secciones longitudinales de los nectarios, se estableció que es posible diferenciar la epidermis del nectario en dos regiones de tal forma para su análisis, se estableció la región basal y apical para cada uno de ellos. Donde se estimó el ancho y alto de las células epidérmicas de cada una de las regiones, así como el grosor de la cutícula solo en la región apical. Las mediciones de los parámetros anatómicos se hicieron con el programa Image-J v.1.48 (Schneider *et al.*, 2012). Para los caracteres cuantitativos, se registraron 20 datos por carácter, para cada individuo de cada especie, teniendo así, un total de 340 datos, de estos se obtuvieron los valores de la estadística descriptiva básica univariada (Tabla 4), así como una prueba de normalidad para todos los caracteres (Shapiro -Wilks) para conocer la distribución de datos de cada carácter, los datos resultaron ser no paramétricos ($P \leq 0.05$).

Se evaluó si existen diferencias significativas entre las especies de *Echeveria* de los caracteres anatómicos cuantitativos del nectario, a través de un análisis de varianza con el Modelo General Lineal (GLM por sus siglas en inglés). Debido a que el número de individuos por especie no es el mismo, se seleccionó este modelo porque permite evaluar conjuntos de datos no balanceados. Para cada variable se realizó un histograma de frecuencias con el fin de poder visualizar el tipo de distribución de sus datos y así poder elegir el GLM correspondiente. De los diez caracteres cuantitativos analizados, y a partir de su distribución en el histograma de frecuencias se encontró que cinco caracteres son continuos y positivos, tuvieron una distribución sesgada a la derecha de acuerdo a un modelo de distribución Gamma (Nelder *et al.*, 1972), mientras que los cinco restantes tienen una distribución de los errores que tiende a ser normal según un modelo de distribución Gaussiana (Nelder *et al.*, 1972).

En el caso del modelo con distribución Gamma, se utilizó una función de enlace logarítmica ("log") porque la escala logarítmica suele ser apropiada para modelar variables positivas que tienen una varianza que aumenta con la media. La función de enlace "log" transforma la variable de respuesta de manera que el modelo lineal pueda predecir el

logaritmo de la media de la variable de respuesta en función de las variables predictoras (Nelder *et al.*, 1972) (Anexo 2).

En la distribución Gaussiana se utilizó la función de enlace identidad ("identity"), el modelo asume que la variable de respuesta se relaciona linealmente con los predictores sin ninguna transformación. Se usa comúnmente con este tipo de distribución para ajustar modelos lineales estándar y cuando la variable de respuesta es continua y simétrica alrededor de su media. Es una opción adecuada cuando los residuos se distribuyen normalmente y no hay violaciones importantes de los supuestos de normalidad (Nelder *et al.*, 1972) (Anexo 2).

Para confirmar si los modelos seleccionados para cada conjunto de datos son los adecuados, se aplicó el Criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés). Este es una medida de calidad relativa de un modelo estadístico para un conjunto de datos. Cuanto menor sea el valor del AIC, mejor se considera el ajuste del modelo. Por lo tanto, al seleccionar el modelo con el valor más bajo de AIC para cada variable, se está eligiendo el modelo que proporciona un mejor equilibrio entre ajuste y complejidad del modelo (Burnham *et al.*, 2004).

Dado que los datos de los caracteres cuantitativos no están balanceados y con el propósito de conocer el nivel de variabilidad entre las especies, se calculó el coeficiente de determinación (pseudo R^2) donde este puede variar de 0 a 1, o si es expresado como porcentaje de 0% a 100%, de manera que aquellos valores cercanos a 100% denotan mayor variabilidad (McCullagh *et al.*, 1989) (Anexo 2). Con la finalidad de conocer entre que pares de especies existen diferencias significativas, se hizo una prueba de comparación de medias aplicando la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

Tanto la estadística descriptiva la prueba de normalidad Shapiro Wilks, los histogramas, ajustes del modelo (GLM, Gamma y Gaussiana), el estadístico AIC, el coeficiente de determinación (pseudo R^2) y la prueba de Tukey se realizó con el programa R-StudioInc® v.1.4.16 (RStudioPBC, 2009).

Para poder visualizar si es posible distinguir a las once especies a partir de los caracteres anatómicos y conocer cuáles son los caracteres de mayor peso en esta separación, se realizó un análisis discriminante canónico (ADC). La matriz básica de datos cuantitativos

continuos se transformó a logaritmo natural con el objetivo de mejorar la distribución y homogeneizar las varianzas (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010). Este análisis discriminante canónico se realizó con el programa JMP® v.7 (SAS Institute Inc.).

Para evaluar las relaciones de similitud entre las once especies se elaboró un análisis de conglomerados a partir de los 21 caracteres anatómicos del nectario (cualitativos y cuantitativos), para lo cual se generó una matriz de datos mixta. Se aplicó el coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio debido a que la matriz de datos incluye ambos tipos de caracteres (Crisci *et al.*, 1983) y se realizó un fenograma donde se utilizó el ligamiento promedio UPGMA como algoritmo de agrupamiento con el programa NTSYSpc 2.1.

Tabla 2. Caracteres anatómicos cualitativos de los nectarios florales de *Echeveria* con sus respectivos estados de carácter y sus acrónimos. RA= región apical del nectario.

CARÁCTER Y ESTADO DE CARÁCTER	ACRÓNIMO
1. Forma de Nectario: 0. Falcado; 1. Deltado; 2. Lobulado; 3. Estipitado y Deltado; 4. Reniforme y Oblongo; 5. Elíptico	FN
2. Forma de células epidérmicas (RA): 0. Tetragonal-elongada; 1. Tetragonales	FCEA
3. Contenidos celulares (RA): 0. Ausentes; 1. Presentes	CCEA
4. Abundancia de contenidos celulares (RA): 0. Escasos; 1. Abundantes	AbCCA
5. Tipo de epidermis (RA): 0. No papilosa; 1. Papilosa	TE
6. Estomas (RA): 0. Escasos; 1. Abundantes	E
7. Hipodermis (RA): 0. Ausentes; 1. Presentes	H
8. Posición de los estomas con respecto al resto de las células epidérmicas: 0. A nivel; 1. Emergentes y al nivel	PECE
9. Diferenciación celular en regiones del parénquima nectarífero: 0. Ausente; 1. Presente	DCRPN
10. Ramales floemáticos en el parénquima nectarífero: 1. Escasos. 2. Abundantes	RFPN
11. Contenidos celulares del parénquima nectarífero: 0. Ausentes; 1. Presentes	CCPN

Tabla 3. Caracteres anatómicos cuantitativos de los nectarios florales de *Echeveria* y sus acrónimos. RA= región apical del nectario. RB= región basal del nectario.

CARÁCTER	ACRÓNIMO
1. Área del nectario (μm^2)	AN
2. Alto de células epidérmicas (RA) (μm)	ALCEA
3. Ancho de células epidérmicas (RA) (μm)	ANCEA
4. Grosor de cutícula (μm)	GC
5. Grosor de la pared de las células del parénquima nectarífero (μm)	GPCPN
6. Área de células del parénquima nectarífero (μm^2)	ACPN
7. Alto de células epidérmicas (RB) (μm)	ALCEB
8. Ancho de células epidérmicas (RB) (μm)	ANCEB
9. Grosor de pared de las células del parénquima sub-nectarífero (μm)	GPCPSN
10. Área de células del parénquima sub-nectarífero (μm^2)	ACPSN

VII. RESULTADOS

Caracterización anatómica general de los nectarios florales de las especies de *Echeveria*

En cada flor de *Echeveria* se observó que los nectarios son glándulas abultadas que sobresalen de la parte baja de los carpelos y se ubican en posición adnada al ovario que es súpero (Figs. 6, 7 y 8), morfológicamente, en promedio miden de 1 a 2.5 mm de largo, son de color rojo, rojo intenso, blanco y hialino.

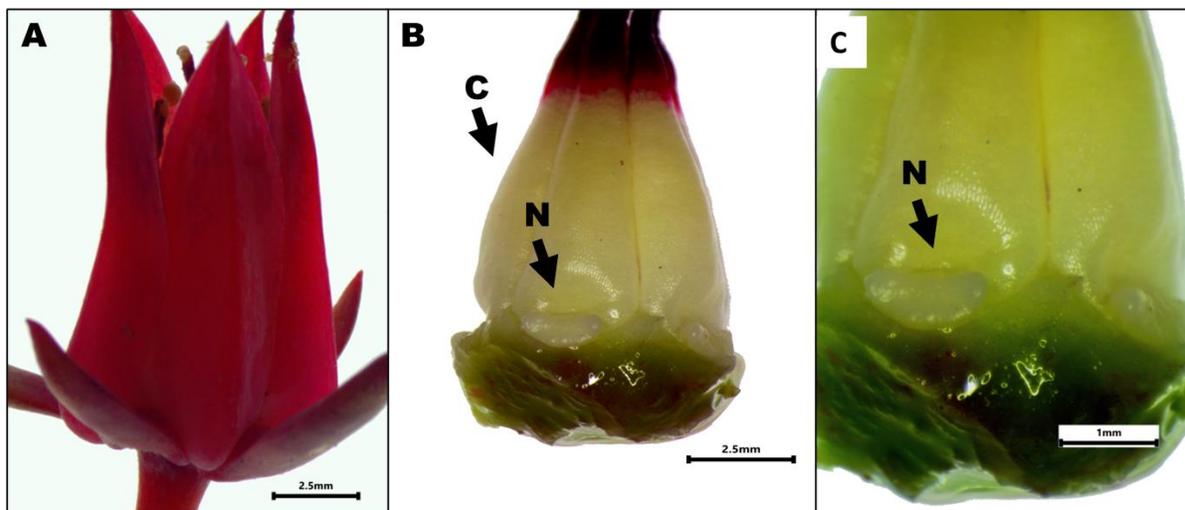


Figura 6. Flor de *Echeveria* aff. *gigantea* que muestra la posición de los nectarios. A. Flor en antesis; B. N= Nectario, C= Carpelo; C. N= Nectario.

En el presente estudio se han encontrado al menos seis variantes de nectarios (Fig. 9). Anatómicamente, estos tienen una epidermis monoestratificada con estomas al nivel y emergentes en relación a la epidermis, en algunas especies son escasos; generalmente la epidermis no es papilosa excepto en *E. cerrograndensis* y *E. guerrerensis*, tanto los estomas como la condición de la epidermis se observaron solamente en la región apical del nectario. Algunas especies presentan una hipodermis con dos estratos en la región apical (*E. aff. gigantea*, *E. aff. fulgens* y *E. aff. gibbiflora*; Fig. 10). Las células epidérmicas en ambas regiones tienen contenidos celulares y presentan una cutícula uniforme y lisa.

La epidermis está compuesta por células que en la base del nectario son tetragonales-elongadas, donde *E. altamirae* y *E. aff. fulgens* tienen células más altas que anchas mientras que en el resto de las especies las células son casi iguales en alto y ancho o son más anchas

que altas (Tabla 4). En la región apical del nectario las células epidérmicas son tetragonales y/o tetragonales-elongadas.

El parénquima nectarífero subyacente se caracteriza por la presencia de varios estratos de células isodiamétricas con paredes delgadas, de $1.20 \pm 0.25 \mu\text{m}$ de grosor promedio y pocos espacios intercelulares. El citoplasma es denso y posee núcleos conspicuos, dando como resultado un tejido compacto que cubre todo el nectario. El área de las células es más grande que las de la epidermis, pero más pequeñas que las células del parénquima sub-nectarífero (Tabla 4).

El parénquima sub-nectarífero se encuentra debajo del parénquima nectarífero y tiene varios estratos de células relativamente grandes con espacios intracelulares considerables, paredes celulares delgadas que forman un tejido menos compacto que el otro parénquima. La vascularización del nectario está compuesta de trazas de floema que tienden a llegar hasta el parénquima nectarífero (Fig. 10).

Dentro de las 11 especies estudiadas de la serie Gibbiflorae se pudo observar que tienen en común una diferenciación en región apical y basal, una epidermis apical y basal monoestratificada con células tetragonales elongadas y contenidos celulares, en la epidermis apical los estomas son evidentes, el parénquima se diferencia en nectarífero y subnectarífero, los ramales flemáticos se pueden observar hasta el parénquima nectarífero.

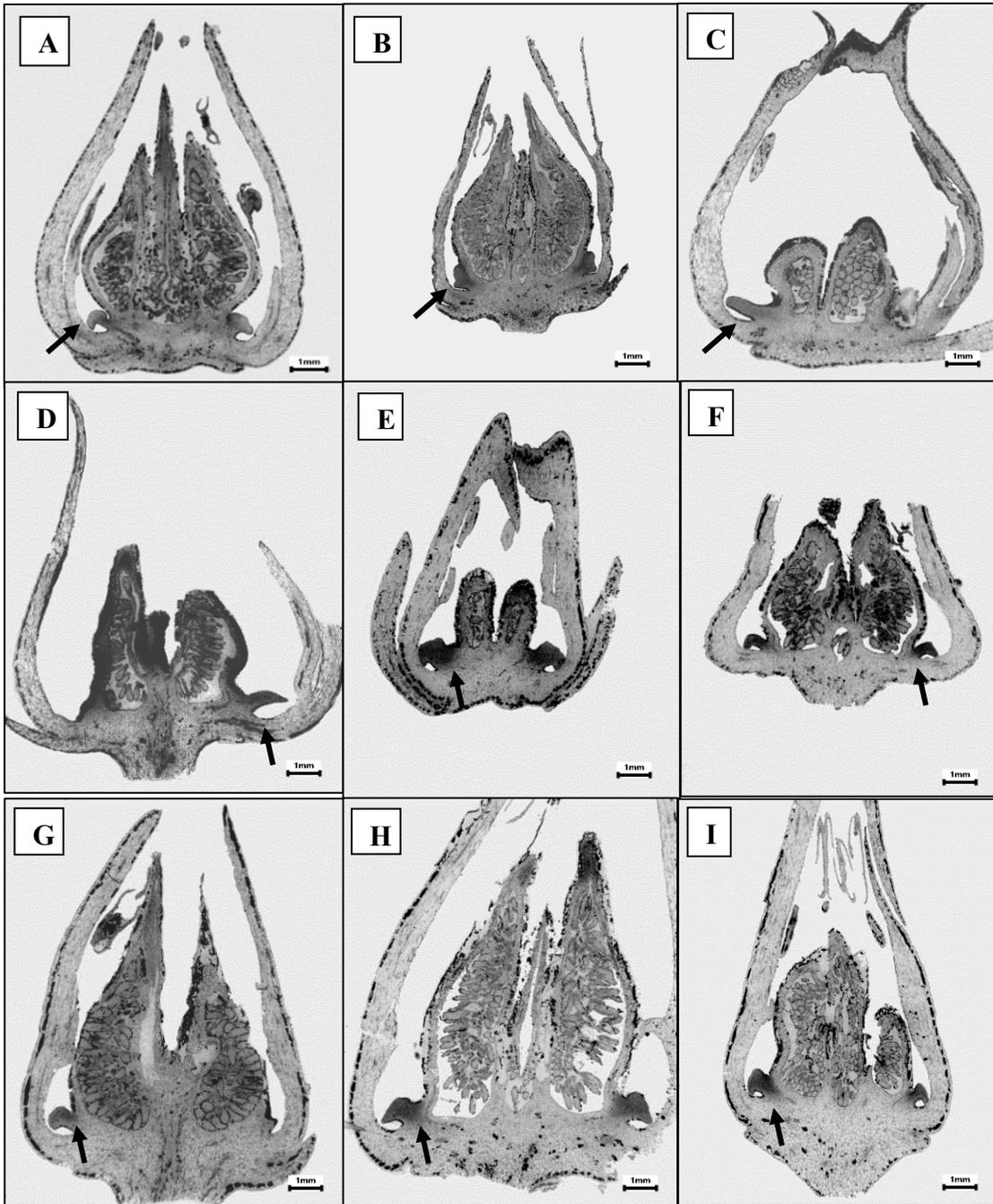


Figura 7. Secciones longitudinales de las flores de *Echeveria* (Flechas) **A y B.** *E. guerrerensis* (JE6623 y JE7531); **C y D.** *E. cerrograndensis* (EF3749 y EK3751); **E, F y G.** *E. fulgens* JE5667, JE5549 y JE6986; **H.** *E. roseiflora*; **I.** *E. aff. gibbiflora*.

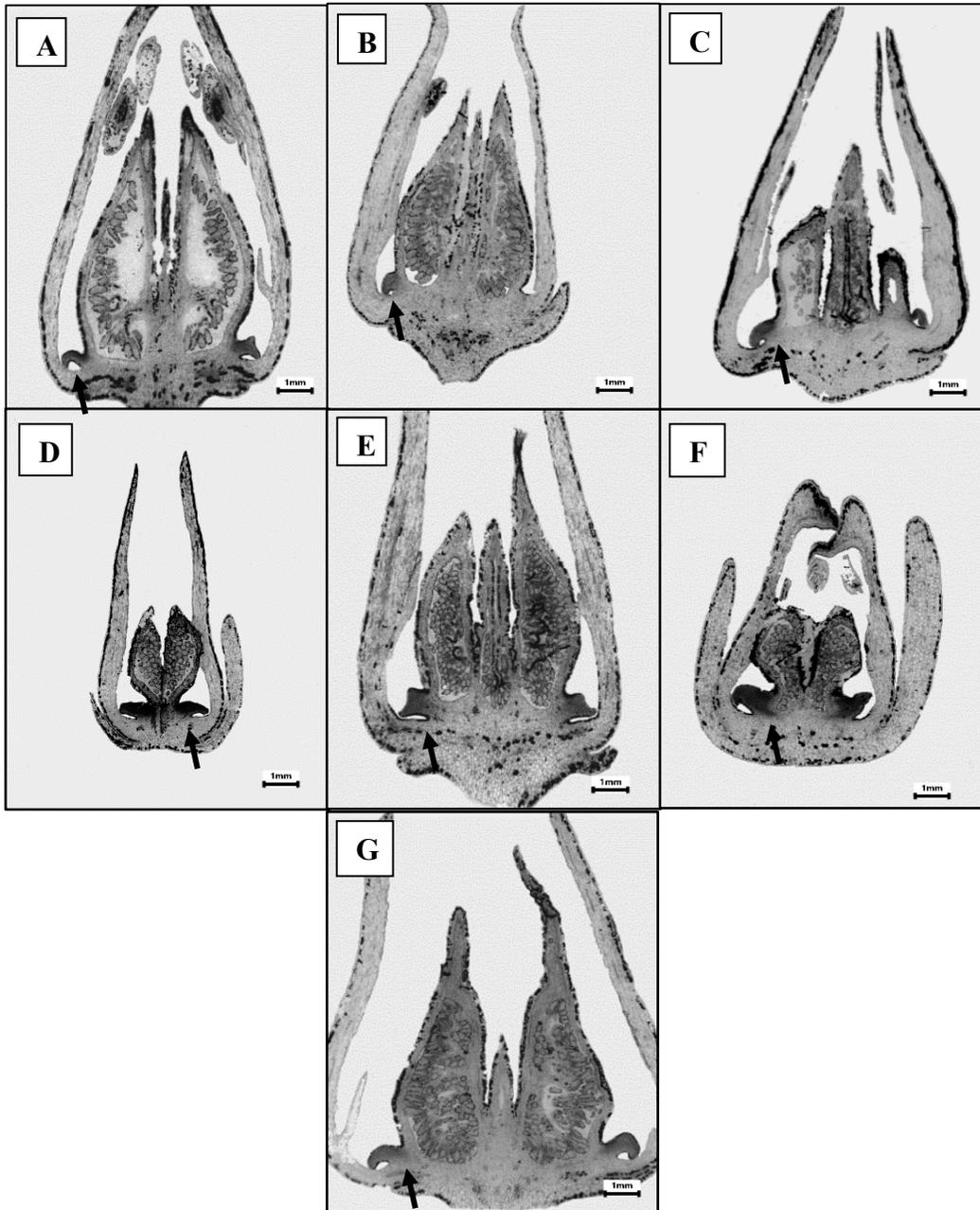


Figura 8. Secciones longitudinales de las flores de *Echeveria* (Flechas). **A, B y C.** *E. aff. fulgens* (JE6744, JE5562 y JE6096); **D.** *E. crenulata*; **E.** *E. aff. gigantea*. **F.** *E. altamirae*; **G.** *E. michihuacana*.

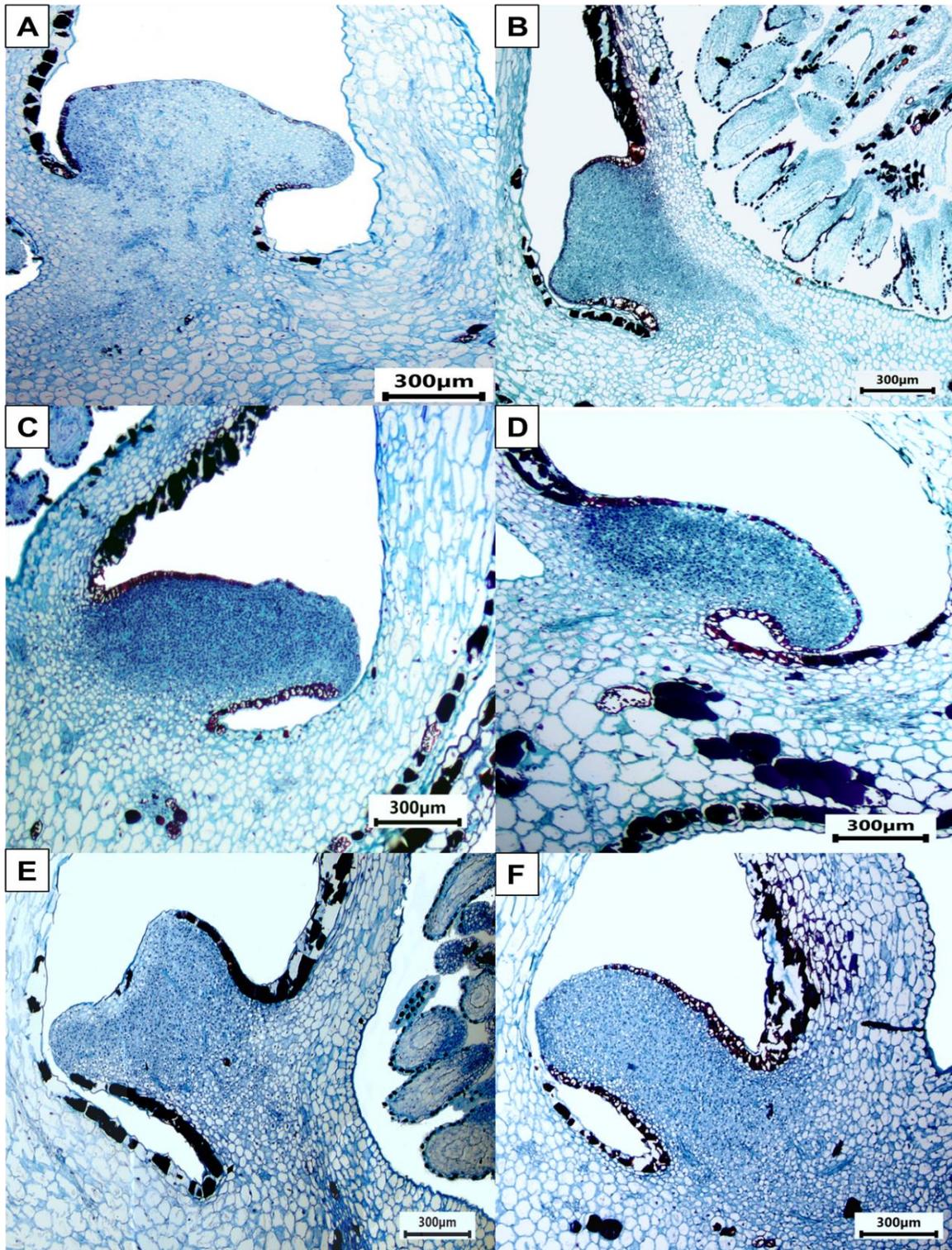


Figura 9. Secciones longitudinales. Forma de nectarios. **A.** Reniforme, *E. guerrensis* (JE6623). **B.** Oblongo, *E. guerrensis* (JE7531). **C.** Deltado, *E. crenulata*. **D.** Falcado, *E. aff. fulgens* (JE6095). **E.** Lobulada, *E. aff. gigantea*. **F.** Elíptico, *E. aff. fulgens* (JE6089). (Moreno, 1984)

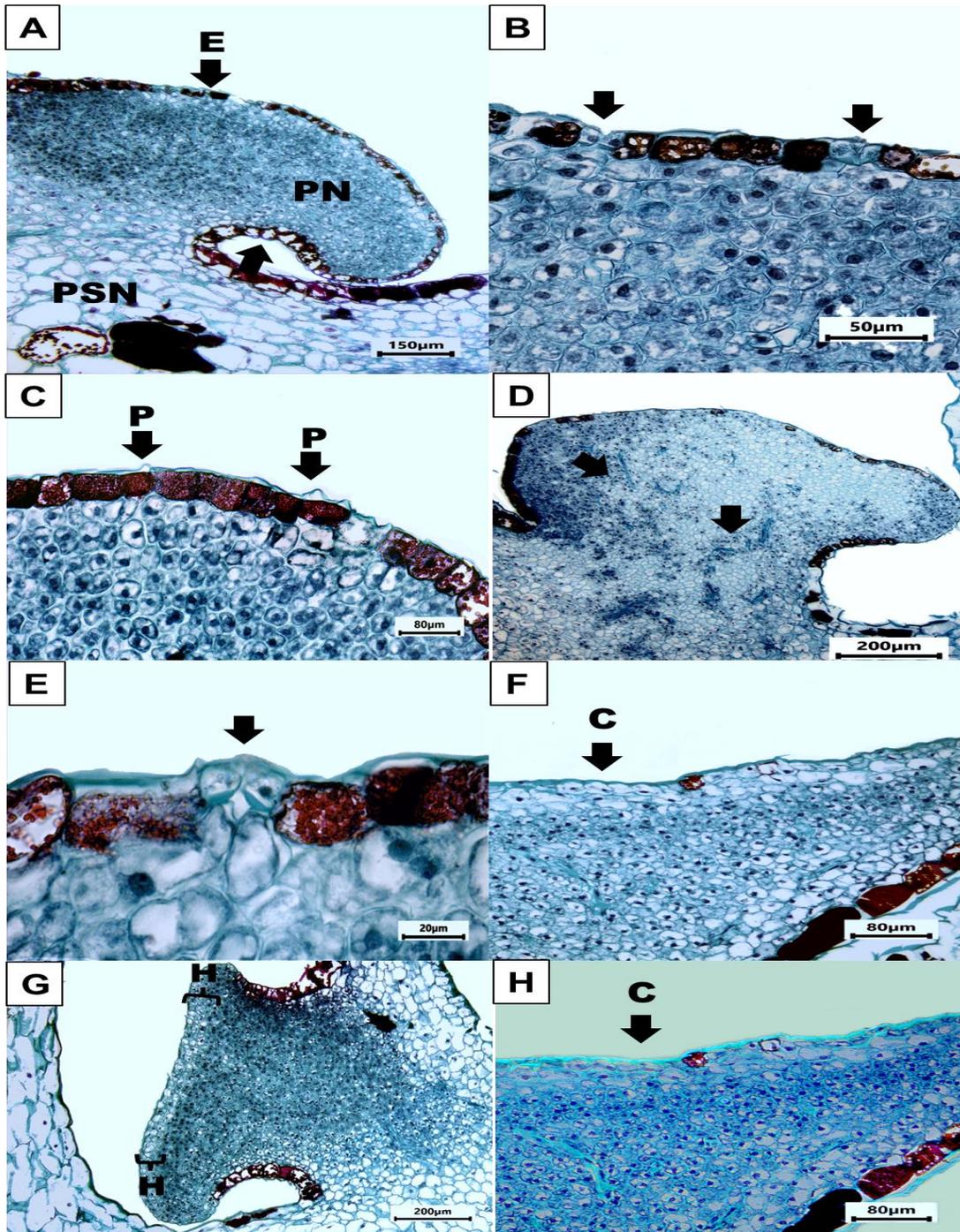


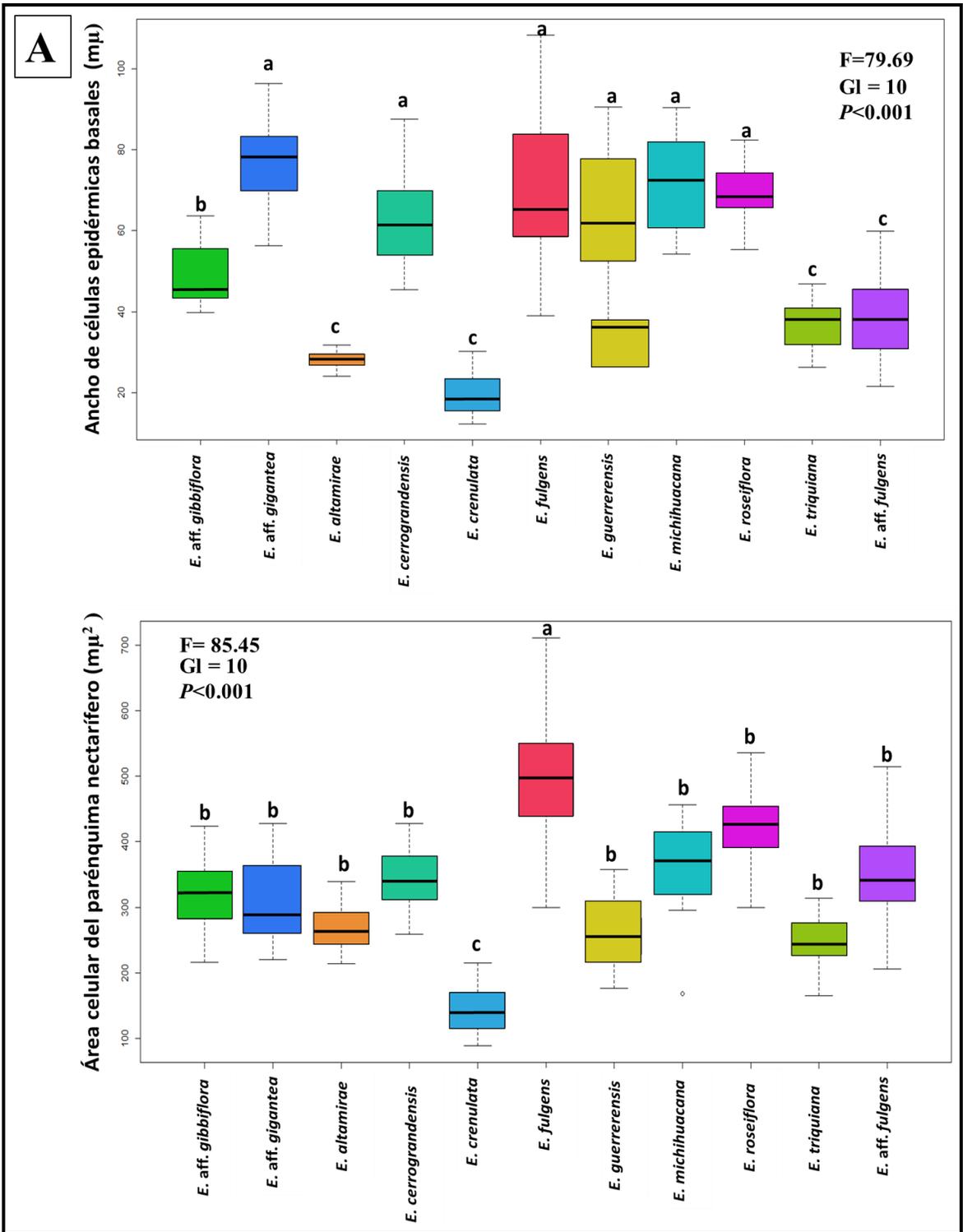
Figura 10. Anatomía de los nectarios en secciones longitudinales mostrando los diversos tejidos que los componen. **A.** *E. aff. fulgens*; **B.** *E. roseiflora*, estomas a nivel de la epidermis (flechas); **C.** *E. aff. fulgens* papilas (flechas); **D.** *E. guerrerensis* trazas de floema (flechas); **E.** *E. aff. fulgens* estoma emergente (flecha); **F.** *E. aff. gigantea* cutícula; **G.** *E. aff. gibbiflora* hipodermis; **H.** *E. aff. gigantea* cutícula en contraste de fases. PN = Parénquima nectarífero, PSN = Parénquima subnectarífero, E = Epidermis, H = Hipodermis, P = Epidermis papilosa, C = Cutícula.

Tabla 4. Promedio \pm una desviación estándar de los 10 parámetros anatómico-cuantitativos de las 11 especies de *Echeveria*. Letras diferentes indican grupos distintos en la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

	<i>E. cerrograndensis</i>	<i>E. guerrerensis</i>	<i>E. fulgens</i>	<i>E. aff. fulgens</i>	<i>E. crenulata</i>	<i>E. aff. gigantea</i>	<i>E. aff. gibbiflora</i>	<i>E. altamirae</i>	<i>E. triquiana</i>	<i>E. roseiflora</i>	<i>E. michihuacana</i>
AN (μm^2)	438642 \pm 68402.4 d	302742 \pm 78517.3 d	332346 \pm 112136.3 d	344966 \pm 72850.9 d	335053 \pm 35442.4 d	506175 \pm 29795.5 c	513347 \pm 22986.7 c	831088 \pm 56116.3 a	381781 \pm 86687.9 d	711587 \pm 53390.6 b	581293 \pm 31468.5 c
ALCEA (μm)	22.3 \pm 5.2 a	16.1 \pm 2.5 a	17.4 \pm 2.9 a	20.4 \pm 5.7 a	14.2 \pm 7.4 a	21.9 \pm 2.3 a	21.5 \pm 3.3 a	15.7 \pm 3.2 a	25.6 \pm 2.2 a	19.0 \pm 1.9 a	29.3 \pm 3.1 a
ANCEA (μm)	25.5 \pm 5.8 a	17.2 \pm 3.3 a	22.2 \pm 6.1 a	22.0 \pm 3.6 a	11.7 \pm 5.2 b	26.4 \pm 2.9 a	20.6 \pm 2.7 a	13.1 \pm 2.1 b	21.1 \pm 3.5 a	22.9 \pm 4.1 a	29.7 \pm 5.3 a
GC (μm)	2.5 \pm 1.4 c	2.2 \pm 0.5 c	1.9 \pm 0.5 c	2.0 \pm 0. c	1.6 \pm 0.3 c	4.3 \pm 0.7 b	3.5 \pm 0.6 a	2.1 \pm 0.4 c	1.9 \pm 0.2 c	2.0 \pm 0.4 c	2.2 \pm 0.4 c
GPCPN (μm)	1.1 \pm 0.2 a	1.2 \pm 0.2 a	1.2 \pm 0.2 a	1.0 \pm 0.2 a	0.8 \pm 0.3 a	1.0 \pm 0.1 a	1.1 \pm 0.2 a	1.2 \pm 0.2 a	1.2 \pm 0.2 a	1.1 \pm 0.2 a	1.3 \pm 0.1 a
ACPN (μm^2)	341.8 \pm 50.4 b	256.9 \pm 42.2 b	496.5 \pm 80.6 a	352.3 \pm 66.4 b	144.5 \pm 37.1 c	307.2 \pm 65.3 b	320.8 \pm 53.0 b	268.6 \pm 45.8 b	248.7 \pm 3. b	422.1 \pm 63.9 b	364.1 \pm 68.2 b
ALCEB (μm)	51.0 \pm 13.4 a	51.2 \pm 14.2 a	48.1 \pm 17 a	48.0 \pm 5.9 a	29.9 \pm 3.5 b	58.5 \pm 7.3 a	57.8 \pm 3.1 a	60.2 \pm 8.8 a	41.8 \pm 36. a	56.6 \pm 7.1 a	46.9 \pm 6.9 a
ANCEB (μm)	62.4 \pm 10.1 a	64.4 \pm 15.1 a	70.2 \pm 6.4 a	39.0 \pm 9.0 c	19.5 \pm 4.8 c	76.4 \pm 10.5 a	48.8 \pm 7.2 b	28.1 \pm 2.5 c	36.7 \pm 6.3 c	69.3 \pm 7.4 a	71.6 \pm 11.8 a
GPCPSN (μm)	1.5 \pm 0.4 a	1.5 \pm 0.3 a	1.7 \pm 0.4 a	1.8 \pm 0.5 a	1.5 \pm 0.2 a	1.2 \pm 0.3 a	1.7 \pm 0.3 a	2.2 \pm 0.4 a	1.4 \pm 0.3 a	1.4 \pm 0.3 a	1.5 \pm 0.2 a
ACPSN (μm^2)	1250.0 \pm 216.9 b	1431.4 \pm 312.3 b	2169.1 \pm 719.2 a	1379.1 \pm 384.3 b	1674.9 \pm 202.5 b	1077.4 \pm 53.8 b	1695.7 \pm 578.8 b	1296.6 \pm 502.2 b	994.2 \pm 136.5 b	1414.9 \pm 342.4 b	1400.9 \pm 166.2 b

Análisis de varianza (GLM) y prueba Post Hoc de Tukey

Con el propósito de conocer si existe variación de los caracteres cuantitativos del nectario, entre las once especies de *Echeveria*, se hizo un análisis de varianza (GLM), a partir del cual se encontró que 5 caracteres mostraron variación significativa ($P < 0.001$) con un valor de pseudo R^2 mayor a 50%. Donde el área del nectario (AN) formó 4 grupos, el grosor de la cutícula (GC), área de las células del parénquima nectarífero (ACPN), el ancho de las células epidérmicas basales (ANCEB) formaron 3 grupos y el ancho de las células epidérmicas apicales formó (ANCEA) 2 grupos. Si bien los caracteres ALCEB y ACPSN formaron dos grupos, tienen un valor bajo de F y de pseudo R^2 menor al 50% (Anexo 2), el resto de los caracteres (ALCEA, GPCPN y GPCPSN) resultaron homogéneos para las once especies de *Echeveria*. (Fig. 11).



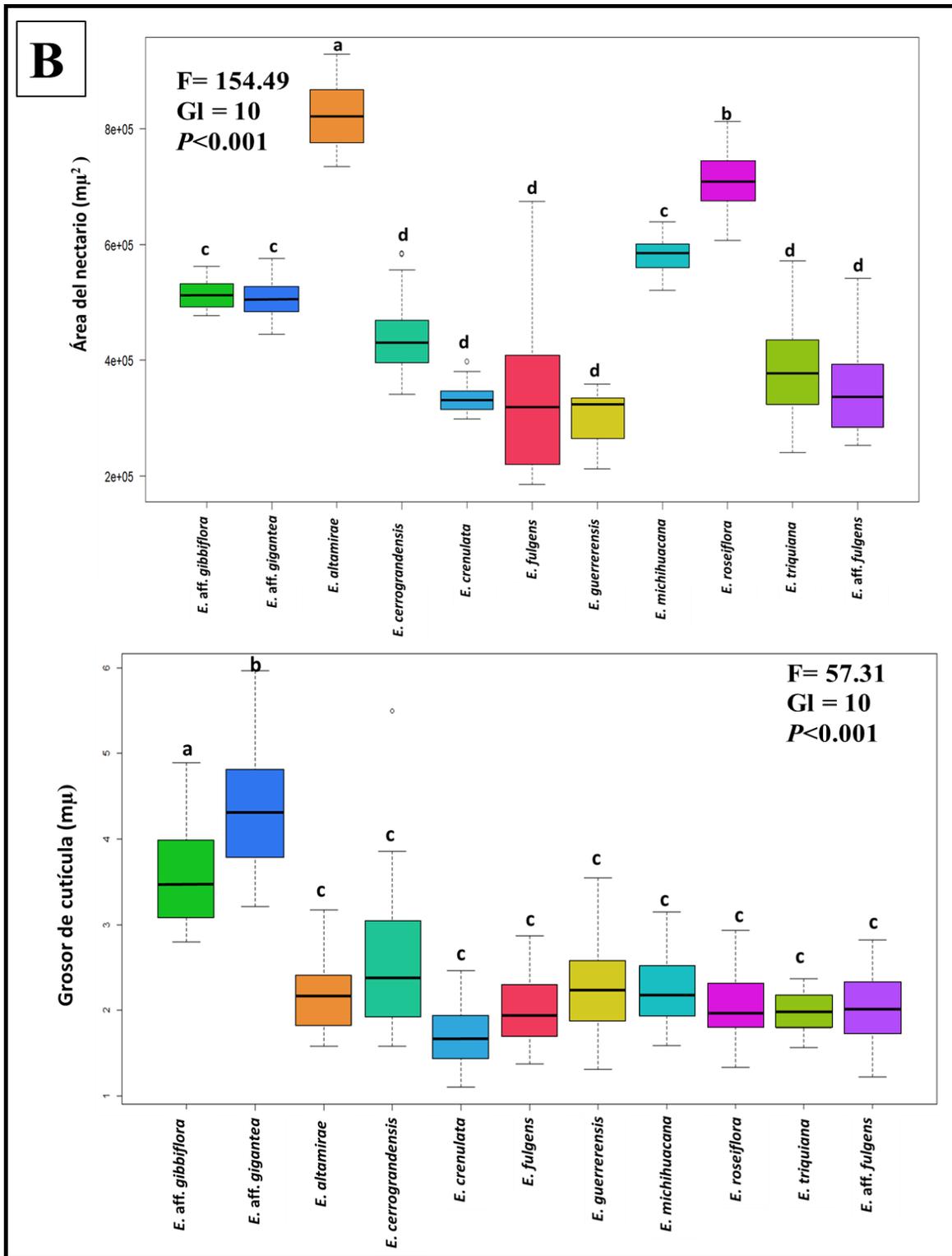


Figura 11. Representación gráfica de la variación de los cuatro caracteres anatómicos de los nectarios con mayor peso en los dos primeros ejes canónicos para las once especies de *Echeveria*. **A.** Eje canónico 1. **B.** Eje canónico 2.

Análisis Discriminante Canónico (ADC)

A partir del análisis discriminante canónico se determinó que las tres primeras funciones canónicas explican el 82.72% de la variación. Tanto los eigenvalores como los valores de representación canónica fueron altos, cercanos a 1, lo cual indica que los parámetros evaluados tienen una gran importancia en la discriminación de los grupos (Tabla 5). El valor del Lambda de Wilks es bajo ($\lambda = 0.02036$), con un valor F significativo ($P \leq 0.05$), lo cual también indica que los centroides de las especies son distintos para los parámetros evaluados, contribuyendo en la discriminación de las mismas.

Tabla 5. Resumen del análisis discriminante canónico (ADC), de los diez caracteres anatómicos cuantitativos del nectario evaluados para las once especies de *Echeveria*.

Función canónica	Eigenvalores	Porcentaje individual	Porcentaje acumulado	Correlación canónica
1	5.49	41.43%	41.43%	0.91
2	3.74	28.22%	69.65%	0.88
3	1.73	13.06%	82.72%	0.79

Tabla 6. Representatividad de los diez caracteres anatómicos cuantitativos del nectario en cada una de las dos primeras funciones del análisis discriminante canónico (* indican los caracteres de mayor peso).

Carácter	DC 1	DC2
AN (μm^2)	-1.488162	*3.987307
ALCEA (μm)	-0.774341	0.2641176
ANCEA (μm)	1.944544	0.053226
GC (μm)	-0.346779	*2.105732
GPCPN (μm)	0.2790242	-0.897645
ACPN (μm^2)	*2.7064471	0.1970748
ALCEB (μm)	-1.161296	0.9944198
ANCEB (μm)	*3.5511218	0.9417992
GPCPSN (μm)	-0.183934	-0.827548
ACPSN (μm^2)	0.5719704	-1.727761

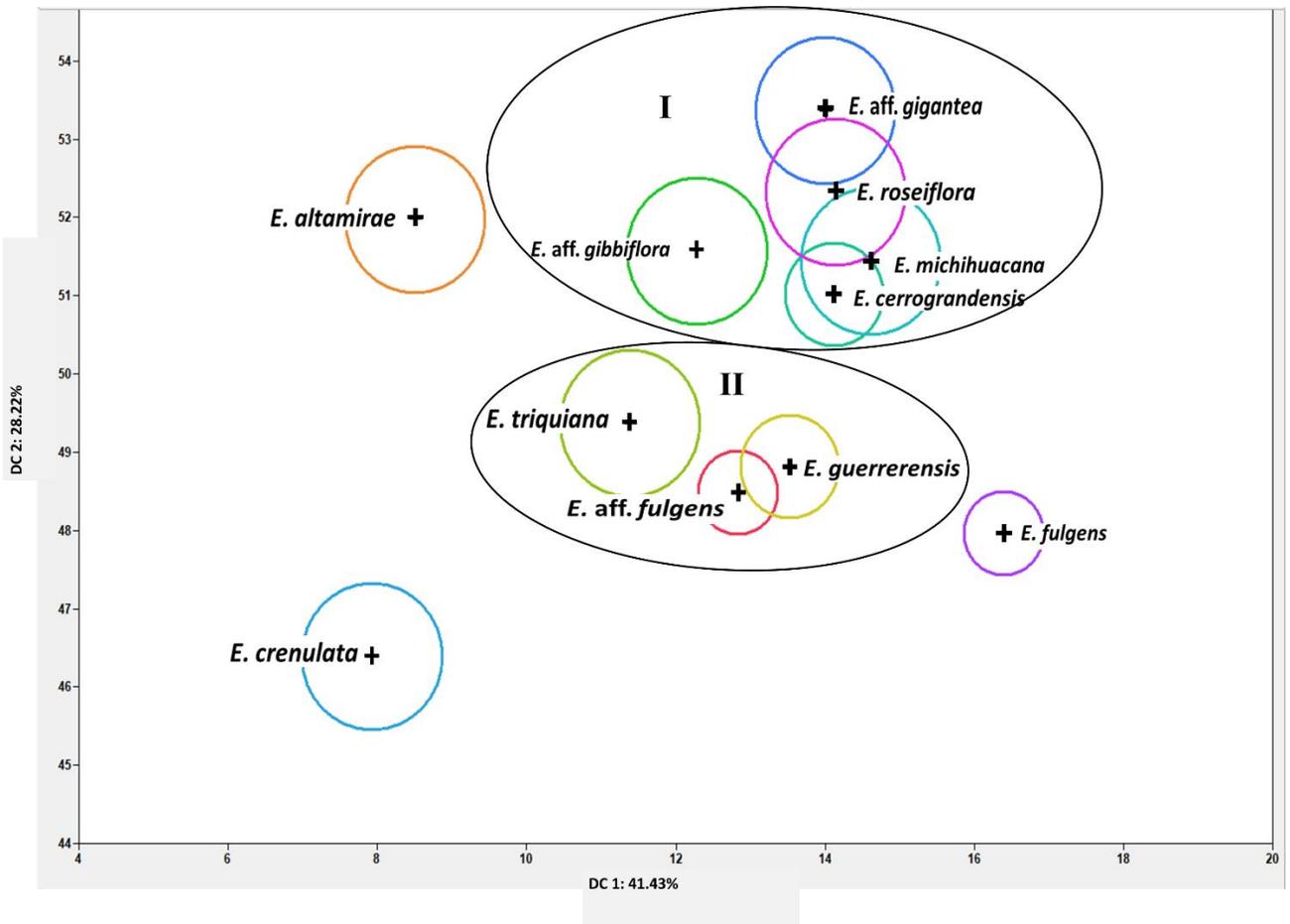


Figura 12. Diagrama de dispersión de puntos en el espacio bidimensional del ADC con diez caracteres anatómicos cuantitativos del nectario floral evaluados para once especies de *Echeveria*.

En la representación gráfica (Fig. 12) se observa que las especies *E. altamirae*, *E. crenulata* y *E. fulgens* se separan y el resto se mantienen formando dos grupos. El grupo I incluye a *E. aff. gibbiflora*, *E. aff. gigantea*, *E. roseiflora*, *E. michihuacana* y *E. cerrograndensis*, mientras el grupo II incluye a *E. triquiana*, *E. aff. fulgens* y *E. guerrerensis*. En este gráfico se muestran dos ejes principales: el discriminante canónico 1, que contribuye a explicar la discriminación de los grupos con un porcentaje de 41.43%. los caracteres de mayor a menor peso en este eje son: ancho de células epidérmicas basales (ANCEB), área de células del parénquima nectarífero (ACPN). En el extremo derecho de este eje, se encuentran las especies con valores mayores en ANCEB, por ejemplo: *E. aff. gigantea* (76.4 μm), *E. michihuacana* (71.6 μm) y *E. fulgens* (70.2 μm), mientras que en el extremo izquierdo las

especies con valores menores, por ejemplo: *E. crenulata* (19.5 μm) y *E. altamirae* (28.1 μm). Para ACPN, las especies con valores mayores y ubicadas hacia la derecha del eje son: *E. fulgens* (496.5 μm^2) y *E. roseiflora* (422.1 μm^2) mientras que hacia la izquierda con valores menores se ubican: *E. crenulata* (144.5 μm^2) y *E. triquiana* (248.7 μm^2). (Fig. 13; Tablas 4 y 6).

El discriminante canónico 2, explica el 28.22% de la variación en el grupo de estudio, en este eje los caracteres con mayor carga son AN y GC. En la parte superior del eje se ubican las especies con mayor carga en ambos caracteres, tales como: *E. altamirae* (831088 μm^2) y *E. roseiflora* (711587 μm^2), mientras que, en la parte inferior, en relación al AN, se ubican las especies con valores menores: *E. fulgens* (344966 μm^2) y *E. crenulata* (335053 μm^2). Para el carácter GC las especies con valores mayores son: *E. aff. gigantea* (4.3 μm) y *E. aff. gibbiflora* (3.5 μm), mientras que en la parte inferior se encuentran *E. crenulata* (1.6 μm), *E. fulgens* (1.9 μm) y *E. triquiana* (1.9 μm) con los valores menores (Fig. 14; Tabla 4 y 6.)

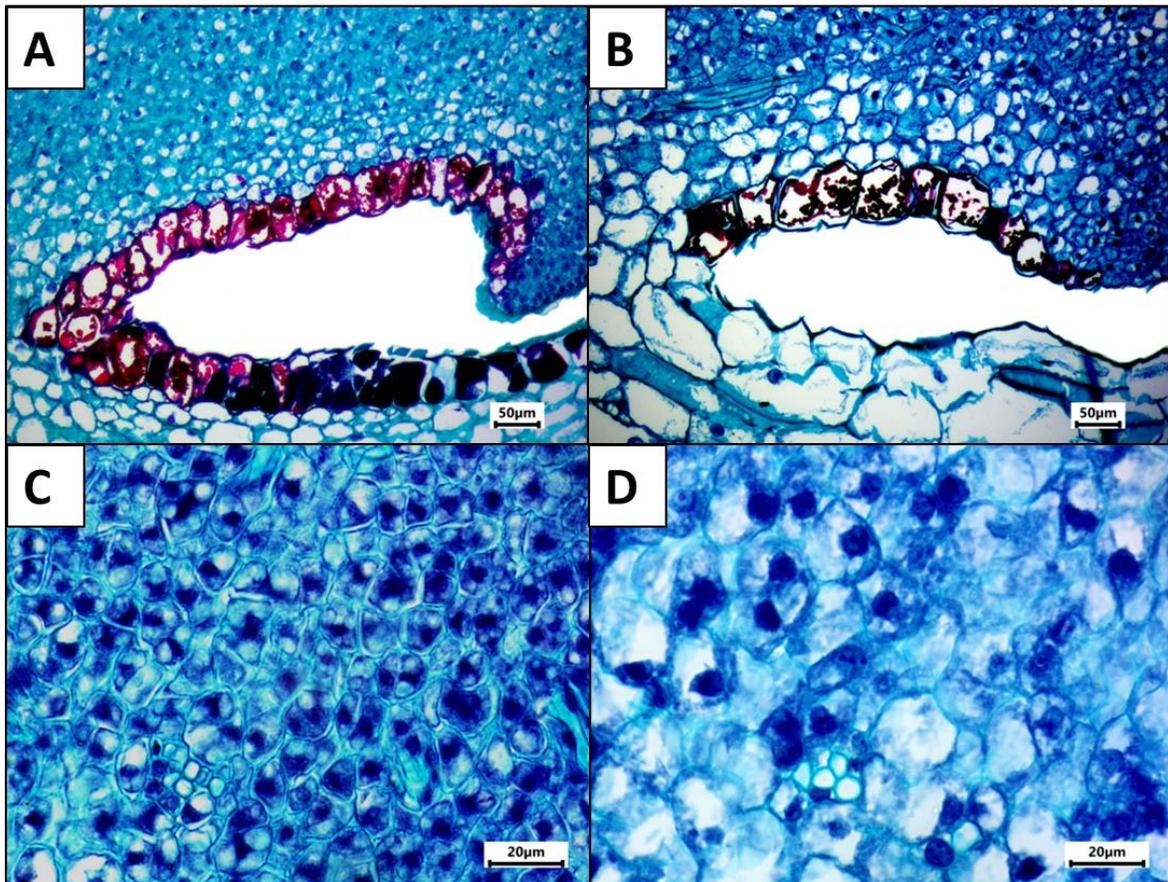


Figura 13. Secciones longitudinales de *Echeveria*. Caracteres anatómicos del nectario con mayor peso en el eje canónico 1. Ancho de células epidérmicas basales, **A.** *E. altamirae* (JE6095) valor menor; **B.** *E. fulgens* (JE6986) valor mayor. Área de células del parénquima nectarífero, **C.** *E. crenulata* (JE5676) menor valor; **D.** *E. fulgens* (JE5549) mayor valor.

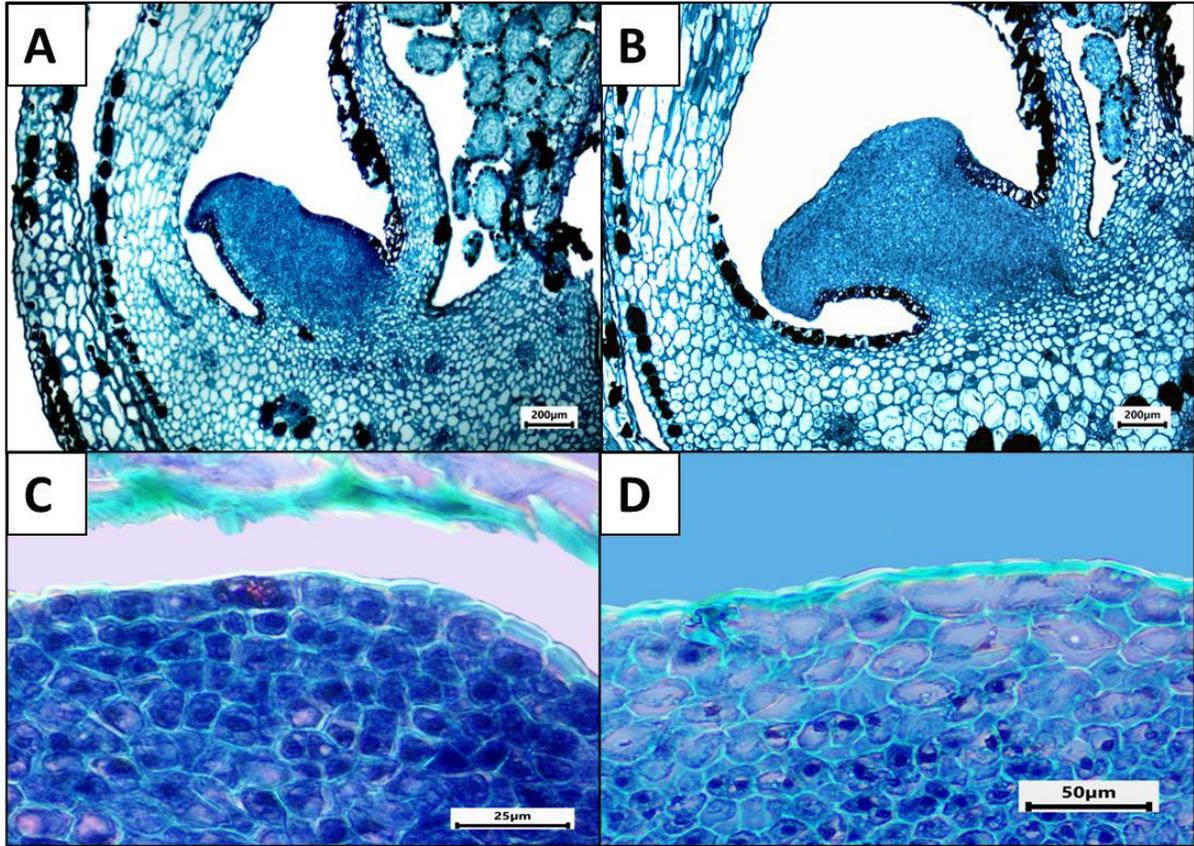


Figura 14. Secciones longitudinales de *Echeveria*. Caracteres anatómicos del nectario con mayor peso en el eje canónico 2. Área del nectario: **A.** *E. crenulata* (JE5676) valor menor de Área del nectario; **B.** *E. altamirae* (JE6095) valor mayor; Grosor de cutícula: **C.** *E. crenulata* (JE5676) valor menor. **D.** *E. aff. gigantea* (JE5979) valor mayor.

Análisis de conglomerados

A partir del análisis de conglomerados se obtuvo un fenograma donde se observa la conformación de un gran conglomerado (I) donde *E. fulgens* (II) permanece fuera de este (Fig. 15). Dentro del conglomerado I, se definen dos grupos, A y B, este último sólo incluye a *E. crenulata*. El grupo A contiene dos subgrupos (1 y 2), el subgrupo 1 está conformado por dos conjuntos 1.1 y 1.2 donde este último conjunto sólo incluye a *E. altamirae*. El conjunto 1.1, a su vez contiene a dos subconjuntos (1.1.1 y 1.1.2). El primero de estos subconjuntos está formado por: *E. aff. fulgens* y *E. cerrograndensis* y se encuentran relacionados a una distancia de 0.84 y entre los caracteres cualitativos que comparten se encuentran los siguientes: forma tetragonal de las células epidérmicas y presencia de contenidos celulares en la epidermis apical, epidermis papilosa, estomas emergentes y al

nivel de la epidermis, parénquima nectarífero diferenciado en regiones con ramales floemáticos y contenidos celulares presentes. Dentro de los cuantitativos 9 caracteres son similares entre ellas: el área del nectario, alto y ancho de las células epidérmicas apicales, grosor de cutícula, grosor de paredes celulares y área del parénquima nectarífero y subnectarífero, así como el alto de células epidérmicas basales. En el subconjunto 1.1.2 se agrupan: *E. guerrerensis*, *E. triquiana*, *E. michihuacana* y *E. roseiflora*. Donde *E. triquiana* y *E. michihuacana* son los más similares a una distancia de 0.87 y tienen en común los siguientes caracteres cualitativos: nectario falcado, células epidérmicas tetragonales, hipodermis ausente, contenidos celulares abundantes en la región apical, epidermis lisa, estomas escasos y al nivel de la epidermis, parénquima nectarífero diferenciado en regiones y presencia de contenidos celulares. En cuanto a los caracteres cuantitativos, son iguales entre ellas: alto y ancho de células epidérmicas apicales, grosor de pared y área de células de parénquima nectarífero y subnectarífero y alto de células epidérmica basales. Ambas especies a su vez comparten similitudes con *E. roseiflora*, en cuanto a sus caracteres cualitativos son: forma de nectario falcada, células epidérmicas apicales de forma tetragonal elongada, ausencia de hipodermis, contenidos celulares presentes y abundantes, la epidermis no es papilosa, los estomas están al nivel de la epidermis y no hay contenidos celulares en el parénquima nectarífero. Los caracteres cuantitativos compartidos son: alto y ancho de células epidérmicas apicales, grosor de pared de células del parénquima nectarífero y subnectarífero, grosor de cutícula, alto de células epidérmicas basales y área de células del parénquima nectarífero (Fig. 15).

Por otro lado, el subgrupo 2 está conformado por *E. aff. gibbiflora* y *E. aff. gigantea* a una distancia de 1.15 compartiendo los siguientes caracteres cualitativos: forma tetragonal de las células epidérmicas, hipodermis, escasos contenidos celulares en la región apical del nectario, epidermis es, estomas a nivel de la epidermis, parénquima nectarífero no diferenciado en regiones con ramales floemáticos. Los caracteres cuantitativos compartidos son los siguientes: área del nectario, ancho y alto de células epidérmicas apicales, grosor de pared y área de células del parénquima nectarífero y alto de células epidérmicas basales (Fig. 15).

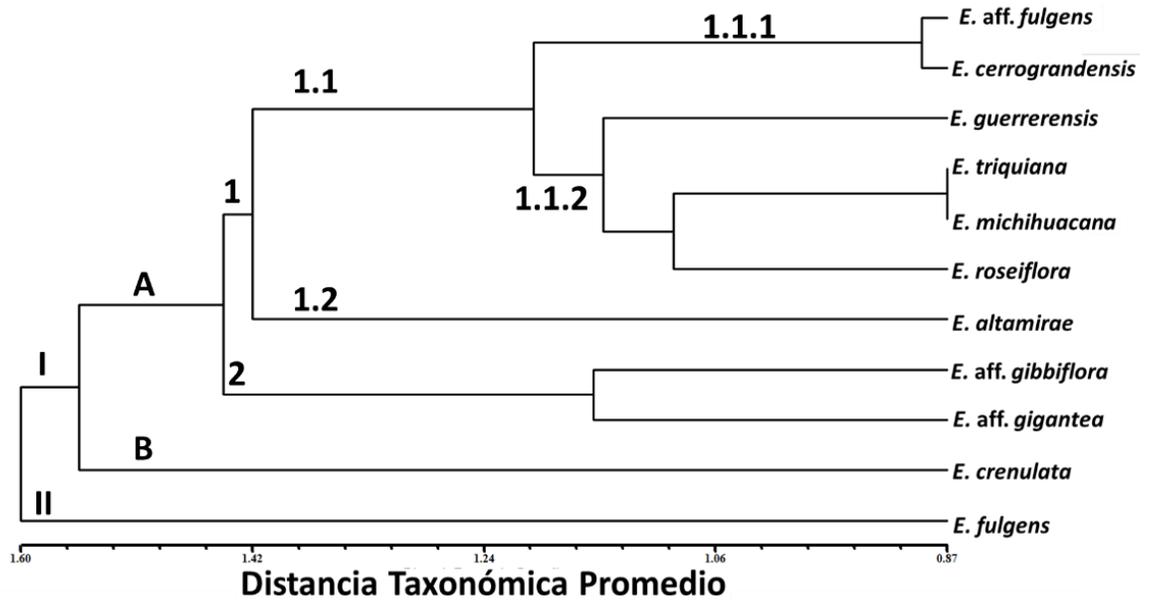


Figura 15. Fenograma con 21 caracteres anatómicos del nectario floral de *Echeveria* de las once especies evaluadas con el coeficiente de distancia taxonómica promedio y el algoritmo de agrupamiento por ligamiento promedio (UPGMA).

VIII. DISCUSIÓN

Anatomía de los nectarios florales de las especies de *Echeveria*

Hasta ahora, el trabajo de Said (1985) es el único que ha examinado comparativamente la anatomía floral en algunos géneros dentro de la familia Crassulaceae, incluyó dos especies de *Echeveria*: *E. derenbergii* J. A. Purp y *E. gibbiflora* var. *metallica* (Lem.) Bak., por lo tanto, el presente trabajo representa el primer estudio comparativo de la anatomía de los nectarios en algunas especies de *Echeveria* a través de análisis estadísticos descriptivos e inferenciales por lo que los hallazgos obtenidos en esta tesis representan una contribución valiosa al conocimiento de la anatomía floral de *Echeveria*.

De acuerdo con la clasificación propuesta por Zimmermann (1932) y retomado por Nepi (2007) para los nectarios florales en eudicotiledóneas, las once especies de *Echeveria* propuestas en este trabajo presentan la estructura anatómica básica de los nectarios del tipo estructural ya que incluyen los tres tejidos básicos: epidérmico, fundamental y vascular.

En el presente trabajo se encontró que el grosor promedio de la cutícula fue de 2.37 μm (1.68 en *E. crenulata* - 4.35 en *E. aff. gigantea*), además dos especies presentan una epidermis de tipo papilosa, carácter que no se había reportado. En contraste con en el trabajo realizado por Said (1985), en el que menciona que todas las células epidérmicas en *Echeveria gibbiflora* var. *metallica* están cubiertas por una cutícula delgada, a veces notablemente más delgada que la que cubre otros órganos florales y no hace referencia a la presencia de papilas u otras ornamentaciones.

En las once especies ahora estudiadas de *Echeveria* también se pudieron observar estomas, pero su abundancia y posición con respecto a la epidermis difiere entre estas. Sin embargo, no se pueden distinguir las características de los mismos ya que no se analizaron a un nivel superficial. Said (1985), menciona que los estomas observados en los nectarios de *Echeveria derenbergii* y *E. gibbiflora* var. *metallica*, son de tipo anomocítico, las células oclusivas son simétricas y el ostíolo es elíptico; la cámara subestomática es considerablemente más pequeña en comparación con la de los estomas foliares, esto lo observó en la superficie de las epidermis de los nectarios a partir de microscopía electrónica de barrido. El análisis de conglomerados muestra que el carácter epidermis papilosa (EP) agrupa a *E. cerrograndensis* y *E. aff. fulgens*. La presencia de estomas en nectarios se ha

reportado en *Herrania* y *Theobroma* (Malvaceae; Young *et al.*, 1984). Lattar *et al.* (2009) mencionan que la secreción de néctar en *Triumfetta rhomboidea* se da a partir de la cutícula, estomas o tricomas. Particularmente en *Herrania* y *Theobroma* (Malvaceae), la secreción es a través de estomas (Young *et al.*, 1984). En *Echerria* no fue posible confirmar la secreción de néctar a través de las papilas o de la cutícula, por lo que se requieren futuras investigaciones para indagar la forma de secreción del néctar en este género. Se sugiere que posteriormente se realicen análisis de la superficie de los nectarios de las once especies incluidas en el presente estudio, a través de la microscopía electrónica de barrido para generar una descripción más completa de ellos.

En todas las especies estudiadas de *Echeveria*, se observó que la vascularización de los nectarios florales solamente está invadida con trazas de floema y su presencia sólo se registró como escasos o abundantes; sin embargo, no fue posible determinar qué tipo de elementos celulares lo conforman por lo que se sugiere hacer un análisis detallado de este tejido. De acuerdo a Said (1985), la vascularización de los nectarios en el género *Echeveria* está formada por células nucleadas y células cribosas originadas en el haz cribrovascular dorsal del carpelo. Estos elementos que penetran en el parénquima nectarífero referido por este autor como “tejido glandular” están presentes en todas las especies mencionadas, en este estudio tampoco se define el tipo de células que conforman las trazas de floema. Leitão y colaboradores (2005) observaron que en los nectarios florales de *Triumfetta semitriloba* Jacq. (Malvaceae), el tejido vascular se compone de trazas de floema y elementos xilemáticos, mientras que en su especie hermana *Triumfetta rhomboidea* el tejido vascular está invadido solamente por trazas de floema a nivel del parénquima nectarífero y menciona que estas son un elemento importante para la secreción del néctar, siendo este un carácter que permite diferenciarlas. Así mismo Lattar y colaboradores (2009), también mencionan que el tejido vascular es diferente entre los nectarios florales y extraflorales en *Triumfetta rhomboidea*, condición que comparte con los nectarios florales de las once especies ahora estudiadas de *Echeveria*.

En relación a los contenidos celulares, la mayoría de las especies trabajadas, excepto *E. fulgens* y *E. aff. gibbiflora* presentan contenidos celulares de color marrón sólo a nivel de las células epidérmicas, y a su vez estos difieren en cuanto a abundancia. Sandoval y

colaboradores (2019), mencionan la presencia de estos contenidos en hojas de *Echeveria* específicamente en epidermis y mesofilo. Said (1985) a través de pruebas histoquímicas pudo evidenciar que las células epidérmicas de los nectarios de *Echeveria derenbergii* y *E. gibbiflora* var. *metallica*, son ricas en taninos, así como en el tejido glandular, este también puede coexistir con células ricas en almidón. Este mismo autor establece que la presencia y abundancia de los taninos en las células epidérmicas de los nectarios es más abundante con respecto a otros órganos florales de las especies de *Echeveria* que él analizó. Este mismo autor también reporta la presencia de estos contenidos en otras especies de Crassulaceae (*Monanthes polyphylla* (Aiton) Haw., *Sedum aizoon* L., *Sempervivum arachnoideum* L.,) donde encuentra que estos compuestos son más escasos en comparación a lo encontrado en *Echeveria*, no obstante, menciona que estos compuestos también pueden estar ausentes en la región apical donde se localizan los estomas como es el caso de: *Aeonium arboreum* (L.) Webb & Berthel, *Echeveria gibbiflora* Lindl., *Pachyphytum bracteosum* Klotzsch (Said, 1985).

El color de, los nectarios en las muestras de *Echeveria* analizadas en el presente trabajo son variables, de tal forma que algunas de las especies ahora estudiadas tienen nectarios blancos, amarillos y rojos. Sin embargo, Giuliani *et al.* (2012) mencionan que en plantas con flores, la modificación del color en el nectario puede ser el resultado de la síntesis de carotenoides en los cromoplastos o la acumulación de flavonoides en las vacuolas, por su parte, en un estudio realizado por Solís *et al.*, (2017) mencionan que en *Diplokeleba floribunda* N.E. Br. (Sapindaceae), el color varía en función del estado fenológico de la flor, cuando es joven muestra un color verde amarillento, en su madurez se torna naranja y cuando la flor se está marchitando el nectario se torna rojo. Particularmente, pigmentos carotenoides podrían ser los responsables del color amarillo, mientras que las antocianinas son responsables del color rojo; en *Diplokeleba floribunda*, las imágenes de microscopio electrónico de transmisión (TEM) mostraron que los cromoplastos desaparecieron en la fase roja además de que algunos amiloplastos están experimentando degradación. El color rojo de la glándula de néctar en las flores individuales de *D. floribunda* estaría asociado con la acumulación progresiva de antocianinas en las vacuolas de los estratos epidérmicos y subepidérmicos del parénquima secretor (Solís *et al.*, 2017). En el presente estudio realizado en las once especies de *Echeveria* no fue posible determinar si existe cambio en el color de

los nectarios a partir de su fenología debido a que las muestras fueron colectadas en antesis, por lo que se sugiere llevar a cabo un estudio más detallado que incluya flores en diferentes estados fenológicos y realizando observaciones con TEM.

Variación de los caracteres anatómicos del nectario entre las especies de *Echeveria*

A continuación, se discuten aspectos relacionados con la variación anatómica de los nectarios de las once especies de *Echeveria*. A partir de los análisis inferenciales fue posible evidenciar los caracteres que resultaron ser más significativos en la determinación de las especies. En el análisis de varianza (GLM), estos representan el 50% de los caracteres anatómicos cuantitativos, y son: ancho de las células epidérmicas basales, área de células del parénquima nectarífero, ancho de las células epidérmicas apicales, área del nectario y grosor de cutícula. Estos mismos caracteres, salvo ANCEA resultaron informativos en el análisis discriminante canónico (ADC) para la separación de las especies donde explican un 82.72% la variación.

Un ejemplo donde se resalta la importancia de los caracteres cuantitativos de los nectarios es el trabajo de Nikolić *et al.*, (2015), quienes a partir de un análisis morfométrico de estos caracteres en el complejo *Jovibarba heuffelii* (Crassulaceae) señala que el ancho y largo del nectario son moderadamente variables, a nivel intra como interpoblacional. Dentro de este mismo estudio mencionan que la forma de los nectarios y la distancia entre ellos se mostraron como los más importantes para separar en dos grupos a las 14 poblaciones, indicando que pueden utilizarse como caracteres taxonómicos dentro de este complejo.

A través del análisis de variación, se pudo reconocer que el ancho de las células epidérmicas de la región es diferente entre las especies. Así mismo, este carácter se ratificaron como caracteres de mayor peso en la separación de las especies en el análisis discriminante canónico (ADC), donde se puede observar que *E. aff. gigantea* tiene los valores mayores y *E. crenulata* menores. Cabe resaltar que también con valores mayores en el ancho de las células epidérmicas basales, a través del análisis de conglomerados se observa que las especies *E. guerrerensis*, *E. michihucana* y *E. roseiflora* se agrupan compartiendo un intervalo similar (64.4 a 71.6 μm) ubicándose en el subgrupo 1.1.2 del conjunto “A”, dentro del fenograma. En relación al tamaño y la forma de las células epidérmicas basales del

nectario, Lattar y colaboradores (2009) pudieron diferenciar los nectarios florales y extraflorales de *Triumfetta romboidea* Jacq. (Malvaceae).

El área del nectario es el carácter significativamente más variable entre las especies analizadas, en el análisis de varianza se formaron cuatro grupos con distintos intervalos, mientras que en el análisis discriminante canónico se distinguen dos agrupaciones en relación a este carácter, los taxones con valores mayores se ubican en la parte superior del Eje canónico II donde solo *E. aff. gibbiflora* y *E. aff. gigantea*, con intervalos de valores similares ($513347 \mu\text{m}^2$ y $506175 \mu\text{m}^2$ respectivamente) además de veinte caracteres anatómicos más, las agrupan como taxones similares. A partir de las especies analizadas de *Echeveria* se observó una asociación entre el tamaño del área del nectario y su morfología, *E. altamirae* y *E. roseiflora* con áreas mayores tienen nectarios deltado y falcado respectivamente, las especies con nectarios de áreas menores son de cinco formas diferentes, de tal manera que las especies con áreas mayores tienen nectarios con menor variación en su forma mientras que las especies con nectarios de áreas reducidas, su morfología es más variable. No obstante, de tener áreas significativamente diferentes, en el análisis de conglomerados se observó que *E. triquiiana* y *E. michihuacana* comparten nectarios de forma falcada.

Pentanidou y colaboradores (2000) plantean que el tamaño de los nectarios de algunos miembros de la familia Lamiaceae del Mediterráneo puede ser variable y definir su morfología, la cual se ve modificada en función de la disponibilidad de agua en el ambiente donde crecen sus especies. Por ejemplo, en aquellas especies donde los estomas liberan néctar y habitan en áreas más secas, el tamaño de los nectarios tienden a reducirse, mientras que las especies que se encuentran en las regiones de clima templado el tamaño se mantiene constante. Dado que las especies analizadas en el presente trabajo fueron cultivadas bajo las mismas condiciones ambientales y de disponibilidad de agua, no se observó la liberación de néctar a través de los estomas, entonces una posible explicación de la variación de su tamaño y forma puede ser que estos caracteres estén genéticamente determinados; sin embargo, este aspecto requiere de un análisis más profundo. Además, las especies de *Echeveria* aunque crecen en zonas templadas y ambientes áridos, poseer metabolismo CAM que les permite tolerar déficit de agua durante largos períodos de tiempo, por lo que la disponibilidad de agua no debería tener un papel fundamental en la determinación del tamaño de sus nectarios.

Davis y colaboradores en 2006 mencionan que en *Brassica rapa* L. (Brassicaceae), existe una gran variabilidad en la morfología de los nectarios y esta variabilidad está dada por el nivel de ploidía dentro de la misma especie, de tal forma que los individuos haploides, diploides y tetraploides presentan diferentes características morfológicas en sus nectarios, mientras que Nikolić *et al.*, (2015), mencionan que dentro de Crassulaceae, *Jovibarba heuffelii* (Schott) Á. Löve & D. Löve muestra poliploidía, sin embargo, no parece ser una causa de la alta variabilidad en la morfología de sus nectarios.

En relación al grosor de cutícula, en el presente estudio pudimos detectar que en el análisis de varianza se formaron tres grupos; para el análisis discriminante es uno de los caracteres con mayor carga en el eje II por lo que es variable entre las especies de *Echeveria* ratificándose como un carácter que permite distinguir a estas especies, donde se puede observar a *E. aff. gigantea* con el mayor grosor (4.3 μm) y a *E. crenulata* con el menor (1.6 μm). Por otro lado, compartiendo un intervalo similar de menor grosor en la cutícula del nectario (1.9 a 2.5 μm) se ubican: *E. altamirae*, *E. aff. fulgens*, *E. cerrograndensis*, *E. guerrerensis*, *E. michihuacana*, *E. roseiflora* y *E. triquiana* todas ellas integradas en el subgrupo I del grupo “A” en el análisis de conglomerados. Said en 1985 analizó los nectarios florales de varias especies de Crassulaceae, entre ellas *E. derenbergii* y *E. gibbiflora* var. *metallica* donde menciona que la cutícula de sus nectarios es delgada en las dos especies que estudió; sin embargo, no recabó parámetros cuantitativos ni un análisis estadístico exhaustivo de los mismos.

Finalmente, *E. aff. gibbiflora* se distingue por tener un ancho único en sus células epidérmicas basales; *E. fulgens* y *E. crenulata* por tener valores exclusivos en el área de las células del parénquima nectarífero; *E. altamirae* y *E. roseiflora* tienen áreas de nectarios distintas del resto de las especies analizadas; *E. aff. gibbiflora* y *E. aff. gigantea* tienen valores exclusivos en el grosor de su cutícula. Aun cuando en el ADC el ancho de las células epidérmicas apicales tiene una gran carga en la distinción de los grupos, no distingue a las especies.

Los resultados obtenidos nos permitieron evidenciar algunas características que son similares entre las 11 especies de la serie *Gibbiflora*, no obstante no es posible asumir que

son características propias de la misma ya que el muestreo realizado no incluye todas las especies que la conforman y además se requiere hacer una comparación con otras series.

IX. CONCLUSIONES

Se describió la anatomía detallada de los nectarios florales para las especies de *Echeveria* incluidas en el presente análisis, sin embargo, se sugiere llevar a cabo más estudios sobre el tejido dérmico de las mismas.

Se detectó que existen caracteres anatómicos de los nectarios florales que son variables y permiten distinguir a algunas especies de *Echeveria* o grupos de ellas,

Los caracteres anatómicos de los nectarios florales en la distinción de los grupos son: ancho de células epidérmicas basales, área del parénquima nectarífero, área del nectario y grosor de cutícula.

La combinación de caracteres anatómicos cualitativos y cuantitativos en un análisis de conglomerados permitió visualizar las similitudes que comparten las especies.

Este trabajo es el primero en analizar la anatomía de los nectarios florales de *Echeveria* utilizando caracteres cualitativos y cuantitativos a partir de análisis uni y multivariados lo que representa un gran aporte a la biología del género.

X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Angiosperm Phylogeny Group (APG). (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1–20.
2. Ardelean, M., Oprea, A., & Mărgărit, L. (2009). Histo-anatomical aspects of vegetative organs of *Sedum telephium* L. spp. *maximum* (L.) Krock. *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*, 13(1), 27-32.
3. Arroyo-Cosultchi, G., Terrazas, T., Arias, S., & López-Mata, L. (2010). Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86, 53-64.
4. Benítez de Rojas, C. (Coord.), Cardozo, A., Hernández, L., Lapp, M., Rodríguez, H., Ruiz, T., & Torrecilla, P. (2006). *Botánica sistemática: Fundamentos para su estudio*. Cátedra de Botánica Sistemática, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Primera Edición Digital.
5. Bernardello, G. (2007). A systematic survey of floral nectaries. In S. W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and Nectar* (pp. 19-128). Springer, Dordrecht.
6. Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33(2), 261-304.
7. Carrillo-Reyes, P. (2003). Revisión taxonómica del género *Thompsonella* (Crassulaceae). [Tesis de licenciatura, Universidad de Guadalajara].
8. Carrillo-Reyes, P., Sosa, V., & Mort, M. E. (2009). Molecular phylogeny of the Acre clade (Crassulaceae): dealing with the lack of definitions for *Echeveria* and *Sedum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(2), 267-276.
9. Caspary, R. (1848). *De nectariis*. Bonn: Adolphum Marcum.
10. Castellanos-Ramírez, M., Rosas, U., Guzmán-Ramos, M. C., & Sandoval-Zapotitla, E. (2023). Contribution of morphoanatomic characters to the taxonomy of the genus *Laelia* (Orchidaceae) in Mexico and their implication in environmental adaptation. *Plants*, 12(5), 1089. <https://doi.org/10.3390/plants12051089>
11. Christenhusz, M. J. M., & Byng, J. W. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201-217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>

12. Crisci, J. V., & López Armengol, M. F. (1983). Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Departamento de Asuntos Científicos y Tecnológicos de la Secretaría General de la OEA, Serie de Biología.
13. Dafni, A., Lehrer, M., & Kevan, P. G. (1988). Spatial flower parameters and insect spatial responses predict flower choice by bees. *Ecological Monographs*, 58(2), 209-223. <https://doi.org/10.2307/1942463>
14. Davis, A. R., Gunning, B. E. S., & McComb, J. A. (2006). The nectary of *Brassica rapa* L. (Brassicaceae): structure, ultrastructure and temporal pattern of nectar secretion. *Annals of Botany*, 77(3), 261-274.
15. Dickison, W. C. (1975). Comparative anatomy: its role in plant systematics. *Taxon*, 24(4), 449-465.
16. Dickison, W. C. (1989). Integrative plant anatomy. Academic Press.
17. Díaz-Forestier, J., Gómez, M., Celis-Diez, J. L., & Montenegro, G. (2016). Nectary structure in four melliferous plant species native to Chile. *Flora*, 221, 100-106. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.013>
18. Fahn, A. (1979). Secretory tissues in vascular plants. Academic Press.
19. Fahn, A. (1985). Plant anatomy (3rd ed.). Pergamon Press.
20. Freitas, L., Galetto, L., Bernardello, G., & Paoli, A. A. S. (2000). Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora*, 195, 398-402.
21. Giuliani, C., Bini, L. M., & Lippi, M. M. (2012). Two structures and functions in the nectary of Frankincense tree (*Boswellia sacra* Flueck.). *Flora*, 207, 74–79.
22. Giuliani, C., Gatti, G., & Nepi, M. (2017). Nectary and glandular trichomes in *Sedum* L. (Crassulaceae): morphology, anatomy, and histochemistry. *Flora*, 232, 106–116.
23. Giuliani, C., Foggi, B., & Mariotti Lippi, M. (2018). Floral morphology, micromorphology and palynology of selected *Sedum* s.l. species (Crassulaceae). *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 152(4), 1–9.
24. Gomes, S. M. A., & Lombardi, J. A. (2013). Anatomy of the floral nectaries of some neotropical Salacioideae (Celastraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 299, 515–528. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0740-3>

25. Gomes, J. G. C., Dötterl, S., Paiva, E. A. S., & Schlindwein, C. (2013). How to turn your competitor into a floral visitor: The case of *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae). PLoS ONE, 8(5), e64429. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064429>
26. Gulyás, S., Biczó, J., & Szabo, G. (1976). Structural and functional investigations on the nectaries of some Scrophulariaceae. Acta Biologica Szegediensis, 22(3–4), 241–248.
27. Jimeno Sevilla, H. D. (2008). El género *Echeveria* (Crassulaceae) en Veracruz, México. Universidad Veracruzana. [PDF]. (p. 51).
28. Jimeno-Sevilla, H. D., Vázquez-García, J. A., Muñoz-Castro, M. Á., García-Ruiz, I., Hernández-Vera, G., & Villa Castillo, J. (2019). *Echeveria sonianevadensis* (Crassulaceae), una nueva especie del Volcán Nevado de Colima del occidente de México y una clave para la serie Gibbiflorae. Brittonia, 71(2), 156–165. <https://doi.org/10.1007/s12228-018-9560-2>
29. JMP® v.7. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989–2007.
30. Kimmach, M. (2003). *Echeveria*. In U. Eggli (Ed.), Illustrated handbook of succulent plants: Crassulaceae (pp. 105–123). Springer Verlag
31. Lattar, E. G., Solís, S. M., Avanza, M. M., & Ferrucci, S. (2009). Estudios Morfoanatómicos en nectarios florales y extraflorales de *Triumfetta rhomboidea* (Malvaceae, Grewioideae). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica, 44, 33–41.
32. Leitão, C. A. E., Meira, R. M. S. A., Azevedo, A. A., Araújo, J. M., Silva, K. L. F., & Collevatti, R. G. (2005). Anatomy of the floral, bract, and foliar nectaries of *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae). Canadian Journal of Botany, 83, 279-286.
33. McCullagh, P., & Nelder, J. (1989). Generalized Linear Models. Chapman & Hall.
34. Moreno, N. P. (1984). Glosario botánico ilustrado. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Compañía Editorial Continental.
35. Mort, M. E., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Francisco-Ortega, J., & Santos-Guerra, A. (2001). Phylogenetic relationships and evolution of the Crassulaceae inferred from matK sequence data. American Journal of Botany, 88, 76-91.

36. Nelder, J. A., & Wedderburn, R. (1972). Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society, Series A*, 135, 370-384.
37. Nepi, M. (2007). Nectary structure and ultrastructure. In S. W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and Nectar* (pp. 129–166). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_3
38. Nicolson, S. W., & Thornburg, R. W. (2007). Nectar chemistry. In S. W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and Nectar* (pp. 215–264). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_5
39. Nicolson, S. W., Nepi, M., & Pacini, E. (Eds.). (2007). *Nectaries and Nectar* (1st ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7>
40. Nikolić, D., Spasić, M., & Šinžar-Sekulić, J. (2015). Morphometric analysis of nectaries and their potential use in the taxonomy of the *Jovibarba heuffelii* complex (Crassulaceae). *Archives of Biological Sciences*, 67(2), 511-524.
41. Orosz-Kovács, Z., Galambos, I., & Farkas, A. (1996). Nectaries in the genus *Nigella* (Ranunculaceae). *Annales Botanici Fennici*, 33(4), 225-233.
42. Pacini, E., & Nicolson, S. W. (2007). Introduction to nectaries. In S. W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and nectar* (pp. 1-18). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_1
43. Pacini, E., Nepi, M., & Vesprini, J. L. (2003). Nectar biodiversity: A short review. *Plant Systematics and Evolution*, 238(1-4), 7-21. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0257-6>
44. Petanidou, T., Goethals, V., & Smets, E. (2000). Nectary structure of Labiatae in relation to their nectar secretion and characteristics in a Mediterranean shrub community — Does flowering time matter? *Plant Systematics and Evolution*, 225, 103–118. <https://doi.org/10.1007/BF00985461>
45. RStudio PBC. (2009). Copyright.
46. Reyes Santiago, J., González Islas, M. de los Á., Zorzano, P., Reyes, C., Roberto, F., & Silva. (2011). Manual del perfil diagnóstico del género *Echeveria* en México [PDF]. SINAREFI Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura. Retrieved from

- https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/190639/Echeveria_Manual_del_perfil_diagn_stico_del_g_nero_Echeveria_en_M_xico.pdf
47. Said, C. (1982). Les nectaires floraux des Crassulacées: Étude morphologique, histologique et anatomique. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*, 129(3), 231-240.
 48. Sandoval-Zapotitla, E., Martínez-Quezada, D. M., Reyes-Santiago, J., Islas-Luna, M. de los Á., & Rosas, U. (2019). Leaf morpho-anatomical diversity in *Echeveria* aff. *gigantea* (Crassulaceae). *Botanical Sciences*, 97(2), 218-235. <https://doi.org/10.17129/botsci.2028>
 49. Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
 50. Solís, S. M., Zini, L. M., González, V. V., & Ferrucci, M. S. (2017). Floral nectaries in Sapindaceae s. s.: morphological and structural diversity, and their systematic implications, 2169–2188.
 51. Stuessy, T. F. (2009). *Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data* (Chapter 16). Columbia University Press.
 52. Tantawy, M. E., Husein, M. I., Mourad, M. M., & Abdel-Hameed, U. K. (2021). Comparative floral anatomy of some species of Brassicaceae and its taxonomic significance. *Adansonia*, 43(20), 223-234.
 53. The Plant List. (2013). Version 1.1. Crassulaceae. Retrieved from <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Crassulaceae/>
 54. Thiede, J., & Egli, U. (2007). Crassulaceae. In K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants* (Vol. 9, pp. 83-118). Springer.
 55. Thorne, R., & Reveal, J. (2007). An updated classification of the class Magnoliophyta ("Angiospermae"). *Botanical Review*, 73, 67-181.
 56. Tölken, H. R. (1985). Crassulaceae. In O. A. Leistner (Ed.), *Flora of Southern Africa* (Dep. Agr. Wat. Suppl.). Pretoria.
 57. Uhl, C. H. (1982). The problem of ploidy in *Echeveria* (Crassulaceae) II. Tetraploidy in *E. secunda*. *American Journal of Botany*, 9, 1497–1511. doi:10.1002/j.1537-2197.1982.tb13399.x

58. Uhl, C. H. (1992). Polyploidy, dysploidy, and chromosome pairing in *Echeveria* (Crassulaceae) and its hybrids. *American Journal of Botany*, 5, 556–566. doi:10.1002/j.1537-2197.1992.tb14593.x
59. Uhl, C. H. (2006). Chromosome numbers and polyploidy in *Echeveria* (Crassulaceae) from Venezuela. *Willdenowia*, 36(1), 135-142.
60. Uhl, C. H. (2006). Chromosomes and hybrids of *Echeveria* X. South American species of Series Nudae. *Haseltonia*, 12, 31–40. doi:10.2985/1070-0048(2006)12[31:CAHOEX]2.0.CO;2
61. Walther, E. (1972). *Echeveria*. California Academy of Sciences.
62. WFO. About the World Flora Online project (2021). Recuperado de <https://about.worldfloraonline.org/>
63. Young, A. M., Schaller, M., & Strand, M. (1984). Floral nectaries and trichomes in relation to pollination in some species of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae). *American Journal of Botany*, 71, 466-480.
64. Zimmermann, J. (1932). Über die extrafloralen Nektarien der Angiosperm. *Botanische Centralblatt. Beihefte*, 49, 99–196.

ANEXO 1. Matriz básica de caracteres anatómicos cualitativos del nectario floral de las once especies *Echeveria*.

Especie	FN	FCEA	HDN	CCEA	AbCCA	TE	E	PECE	DCRPN	RFPN	CCPN
1. <i>E. cerrograndensis</i>	3	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
2. <i>E. guerrerensis</i>	4	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1
3. <i>E. fulgens</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0
4. <i>E. aff. fulgens</i>	5	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
5. <i>E. crenulata</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1
6. <i>E. aff. gigantea</i>	2	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1
7. <i>E. aff. gibbiflora</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0
8. <i>E. altamirae</i>	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	1
9. <i>E. triquiiana</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0
10. <i>E. roseiflora</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0
11. <i>E. michihuacana</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	1	2	0

ANEXO 2. Coeficientes de determinación para los diez caracteres anatómicos. * indica mayor variabilidad en los parámetros anatómico-cuantitativos. Grados de libertad = 10, significancia $P < 0.001$.

	Distribución	Valor F	Coefficiente de determinación (pseudo R²)
*AN	Gaussian (link= "identity") AIC=8556	154.49	82.44%
ALCEA	Gamma (link= "log") AIC= 1991.3	29.11	44.45%
ANCEA	Gamma (link= "log") AIC=1849.2	42.73	62.54%
*GC	Gamma (link= "log") AIC= 443.45	57.31	58.94%
GPCPN	Gaussian (link= "identity") AIC= -141.24	14.29	30.28%
*ACPN	Gaussian (link= "identity") AIC= 3749	85.45	72.20%
ALCEB	Gaussian (link= "identity") AIC=2599.2	13.33	28.82%
*ANCEB	Gaussian (link= "identity") AIC=2623.4	79.69	70.78%
GPCPSN	Gamma (link= "log") AIC= 244.39	13.42	29.43%
ACPSN	Gamma (link= "log") AIC= 5006.6	22.88	42.98%