

Notizen zur Blütenbiologie von *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* (Cactaceae)

Notes on the floral biology of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* (Cactaceae)

J. Hugo Cota-Sánchez & D. Shannon Croutch

Summary: Various attributes observed in the floral biology of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* suggesting the unusual occurrence of dichogamy in its flowers are documented. The unopened flower exhibited protogyny, as stigma exertion was interpreted as receptivity preceding anther dehiscence, hence promoting outcrossing. The necrosis of the terminal portions of the stigma lobes and the slightly papillate and wet stigmatic surface correspond to Group IV (receptive surface non-papillate, often necrotic) according to the classification of angiosperm stigma types. We hypothesize that the moist nature of the stigma lobes is associated with a gametophytic self-incompatibility (GSI) system, as wet stigmas in angiosperms are correlated with GSI systems. It is unclear whether this apparent case of dichogamy is a response of the plant to the artificial conditions in which has been maintained, and if this abnormal floral pattern is reflective of a typical scenario.

Zusammenfassung: Verschiedene Merkmale bei der Blütenbildung von *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* deuten auf das ungewöhnliche Vorkommen von Dichogamie in dessen Blüten hin. Die beobachtete ungeöffnete Blüte war protogyn, das Hervortreten der Narben wird als Empfängnisfähigkeit vor dem Aufplatzen der Staubbeutel interpretiert, was eine Fremdbestäubung fördert. Das Absterben der terminalen Narbenteile und die leicht papillöse und feuchte Narbenoberfläche entsprechen der Gruppe IV (rezeptive Oberfläche nicht papillös, oft nekrotisch) der Narbentyp-Klassifikation bedecktsamiger Pflanzen. Wir nehmen an, dass die feuchte Beschaffenheit der Narbenlappen mit gametophytischer Selbstinkompatibilität (GSI), da feuchte Narben bei bedecktsamigen Pflanzen mit GSI-Systemen korreliert sind. Es ist unklar, ob dieser offensichtliche Fall von Dichogamie eine Reaktion der Pflanze auf die künstlichen Kulturbedingungen ist oder ob dieses unnormale Blühverhalten einen typischen Ablauf widerspiegelt.

Resumen En este artículo se documentan varios atributos observados en la biología floral de *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus*, mismos que sugieren la rara ocurrencia de dicogamia en las flores de esta especie. La flor sin abrir exhibía protoginia, y el estigma exserto se interpretó como un estado receptivo precediendo la dehiscencia de las anteras, promoviendo de esta manera polinización cruzada. El estado de necrosis en las porciones terminales de los apéndices estigmáticos, así como la naturaleza húmeda y ligeramente papilosa de la superficie estigmática corresponde al Grupo IV (superficie receptiva no papilosa, frecuentemente necrosada), de acuerdo con la clasificación de los tipos de estigma en angiospermas. Se hipotetiza que la naturaleza húmeda de los apéndices estigmáticos en esta especie está asociada con el sistema de autoincompatibilidad gametofítica (AIG), dado que en angiospermas estigmas húmedos están relacionados con el sistema AIG. Debido a que este aparente caso de dicogamia está basado en una sola planta cultivada en invernadero, es incierto si este fenómeno ha sido influenciado por las condiciones artificiales y si de hecho ocurre en condiciones naturales y refleja un escenario típico.

Einleitung

Die Vielfalt der Reproduktionsmechanismen bei Kakteen wurde vielfach behandelt (z. B. COTA 1993, PIMIENTA-BARRIOS & DEL CASTILLO 2002). Sie war teilweise ursächlich für die Aufspaltung der Kakteen, indem sie die genetische Variabilität forderte, verstärkt durch sexuelle Reproduktionsstrategien. Unter diesen Systemen fördert die zeitlich asynchrone Reife weiblicher und männlicher Geschlechtsorgane die Fremdbestäubung (RICHARDS 1986). Dichogamie, die zeitliche Trennung zwischen Aufreißen der Antheren und Empfänglichkeit der Narben ist ein häufiges Phänomen bei Blütenpflanzen (RICHARDS 1986). Obwohl einige wenige Beispiele für die Cactaceae beschrieben wurden [z. B. für den Komplex des *Echinocereus engelmannii* (Parry ex Engelman) Lemaire (COTA 1993)], war dies für die Blüten von *Praecereus euchlorus* (F. A. C. Weber) N. P. Taylor subsp. *euchlorus* in der Natur bisher nicht bekannt.

Die verschiedenen Blütenformen locken eine große Zahl von Bestäubern an um eine Fremd-

bestäubung zu erzielen. Obwohl die Herkogamie, ein Mechanismus zur Förderung der Kreuzbestäubung, in Kakteenblüten häufig ist (COTA 1993), begrenzen die wenigen Informationen über die Blütenbiologie unsere Kenntnis der Fortpflanzungssysteme in der Familie. Ziel dieses Beitrages ist das ungewöhnliche Vorkommen der Dichogamie in den Blüten von *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* zu dokumentieren. Wir präsentieren hier Beobachtungen zur Blütenbiologie einer dichogamen Blüte, die an einer Kulturpflanze der Lebendsammlung des Montréal Botanical Garden (MT) (Akzessionsnummer 3085-1937) gemacht wurden. Ein Steckling dieser Art, dieses Exemplars, der im Gewächshaus der Universität Saskatchewan kultiviert wurde, blühte Anfang September 2003. Die hier vorgestellten Beobachtungen wurden an einem einzigen kultivierten Exemplar gemacht. Daher sind die Ergebnisse entsprechend vorsichtig zu interpretieren. Jedoch halten wir es für angebracht, die Beobachtungen dieses ungewöhnlichen Blühverhaltens zu dokumentieren.

Die Gattung *Praecereus* enthält strauchige bis baumförmige Arten, die oft einen niederliegenden Wuchs zeigen. Das weite Areal erstreckt sich über Argentinien, Bolivien, Peru, Ecuador, Kolumbien, Venezuela, Trinidad, Paraguay und Brasilien (ANDERSON 2001). Taxonomisch steht *Praecereus* innerhalb des Tribus Cereeae (Unterfamilie Cactoideae). Die Umschreibung der Gattung war in der Vergangenheit kontrovers. BUXBAUM (1968) beschrieb die Gattung, in späteren Arbeiten über Kakteen wurde sie dann aber als Synonym zu *Monvillea* sensu BRITTON & ROSE (1920: 21–25) gestellt. In jüngerer Zeit wurde *Praecereus* von der „International Cactaceae Systematics Group“ (cf. HUNT 1999) wieder als Gattung anerkannt. In diesem neuen Konsensus der Kakteenklassifikation folgt die gegenwärtige taxonomische Einstufung TAYLOR (1997) und schließt nur zwei Arten in *Praecereus* ein: *P. euchlorus* (F. A. C. Weber) N. P. Taylor und *P. saxicola* (Morong) N. P. Taylor. Nach TAYLOR (1997) umfasst *P. euchlorus* nun vier Unterarten [*P. euchlorus* subsp. *amazonicus* (K. Schumann ex Vaupel) N. P. Taylor, *P. eu-*



Abb. 1: *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* in Blüte.
Fig. 1: *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* in flower.
Photo: H. Cota-Sánchez



Abb. 2: Blütenlängsschnitt von *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus*.
Maßstab in cm.
Fig. 2: Longitudinal section of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus*
flower. Scale bar in cm. Photo: H. Cota-Sánchez



Abb. 3: Die Blütennahaufnahme von *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* zeigt den oberen Teil der Narbenoberfläche.
Fig. 3: Flower close-up of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* showing the upper portion of the stigmatic surface. Photo: D. Dyck



Abb. 4: Die Blütennahaufnahme von *P. euchlorus* subsp. *euchlorus* in seitlicher Ansicht zeigt einen Teil des Perianths und der Narbenoberfläche.
Fig. 4: Flower close-up of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* in lateral view showing perianth parts and the stigmatic surface. Photo: D. Dyck

chlorus subsp. *euchlorus*, *P. euchlorus* subsp. *diffusus* (Britton & Rose) N. P. Taylor, und *P. euchlorus* subsp. *smithianus* (Britton & Rose) N. P. Taylor], die vorher als Arten der Gattung *Monvillea* sensu BRITTON & ROSE (1920: 21–25) anerkannt wurden. Da die Taxonomie dieser Gattung nicht Thema dieses Beitrages ist, verweisen wir den Leser auf die zitierte Literatur. Der Einfachheit halber haben wir diese gegenwärtige Klassifikation aufgrund der beschreibenden Natur unserer Arbeit übernommen.

Blütenbiologie

In der Natur sind die *Praecereus euchlorus*-Blüten vollständig, kräftig und trichterförmig bis glockenförmig (ANDERSON 2001). Sie entspringen seitlich am Spross (Fig. 1), blühen in der Nacht und sind weiß bis grünlich-weiß in der Färbung. Das Pericarpell und die Blütröhre sind kräftig und dickwandig mit einigen wenigen Schuppen. Da das Blühverhalten unserer kultivierten Exemplare von *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* recht unterschied-

den von dem in der Literatur genannten war, bezeichnen wir das beobachtete Verhalten als unnormal.

Im Gegensatz zu Wildpflanzen war es schwer zu beurteilen, ob die Blüte der kultivierten Exemplare nächtlich war, da sie sich nie öffnete, was zu der ungewöhnlichen Blütenbiologie beitrug. Zu Beginn der Blütenbildung erschienen die kultivierten Pflanzen völlig normal. Jedoch trat kein normales Anthesestadium ein, das Perianth blieb geschlossen und die Narbenlappen traten allmählich aus

der Blütenröhre heraus (Abb. 1 und 2). Die Narbenlappen zeigten ein etwas papillöses Exudationsgewebe, was wahrscheinlich mit dem Stadium der Empfänglichkeit zusammenhängt. Die apikalen Teile der Narbenlappen zeigten Anzeichen von Nekrose. Die Antheren wurden nie herausgestreckt; die Blüte, insbesondere deren Narbe, begann zwei Tage nach Austreten der Narbe zu welken. Die Blüte war über 6 cm lang, steif und nackt, mit nur wenigen kleinen Schuppen versehen (Abb. 2). Die Staubblätter waren zahlreich (> 100) und cremefarben, die Staubfäden über 2/3 ihrer Länge verwachsen und mit der Wand des Hypanthiums verbunden (Abb. 2). Die Staubfäden lösten sich von der Wand des Hypanthiums nur zur Spitze der Staubblätter, die cremefarbene Antheren trugen.

Diskussion

Da die Blüte geschnitten wurde als erste Welkerscheinungen beobachtet werden konnten, ist es unklar ob die Staubbeutel reiften, bevor die Narben aus der Blüte hervortraten. Als Ergebnis war die Feststellung von Protandrie versus Protogynie in Blüten des *Praeceus euchlorus* subsp. *euchlorus* schwierig, besonders weil das Pericarpell geschlossen blieb und so eine Beobachtung des Androeceums verhindert wurde. Vor dem Sezieren der Blüte schien es, als ob sie protogyn wäre, da das Hervortreten der Narbe (Abb. 3 und 4) als Empfängnisbereitschaft vor der Öffnung der Staubbeutel interpretiert wurde, somit als Verhinderung der Selbstbestäubung. Nach vorsichtiger Beurteilung können wir nun sagen, dass die Blüten protandrisch sind, da der Blütenschnitt die bereits geöffneten Staubbeutel enthielt (Abb. 2). Dies wird belegt durch das Vorhandensein zahlreicher Pollenkörner und die anscheinend nachfolgende Empfängnisfähigkeit der Narben, erkennbar an ihrem feuchten Zustand. In der Tat sind feuchte Narben normalerweise mit protandrischen Blüten verbunden (HESLOP-HARRISON & SHIVANNA 1977). Wenn das der Fall ist, ist anzunehmen, dass die Entwicklung und Empfängnisfähigkeit der Narben kurz nach der Staubbeutelöffnung stattfinden. Leider sind unsere Interpretationen durch die Probenzahl und die fehlende Verifizierung dieser Befunde an anderen Blü-

ten beschränkt, da das Exemplar nur eine Blüte produzierte, die für die Untersuchung genutzt wurde.

Die Nekrose an den Spitzen der Narbenlappen (Abb. 3 und 4) und die leicht papillöse und feuchte Narbenoberfläche stimmt mit der Interpretation von HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) zur Empfängnisfläche der Kakteenarabe überein. Die gleichen Merkmale wurden bei *Opuntia* Linné und *Schlumbergera* Lemaire beobachtet und entsprechen der Gruppe IV (Empfängnisfläche nicht-papillös, oft nekrotisch) in der Klassifikation der Angiospermen-Narbentypen, die auf der Morphologie und dem Grad der Narbensekretion der Empfängnisfläche beruhen (HESLOP-HARRISON & SHIVANNA 1977). Außerdem wurde eine trockene, leicht papillöse Narbenoberfläche und tricellularer Pollen mit Selbstinkompatibilität des Sporophyten (sporophytic self-incompatibility, SSI) in Verbindung gebracht (BOYLE 1997), wie auch mit der gametophytischen Selbstinkompatibilität (gametophytic self-incompatibility, GSI) (BOYLE 2003) der Kakteen. Obwohl keine früheren Informationen zu den Kompatibilitätsmechanismen des *P. euchlorus* vorliegen, können wir aber eine Beziehung zwischen der Evolution und den SSI-Mechanismen herstellen. Wir stellen die Hypothese auf, dass die feuchten Narbenlappen mit GSI-Mechanismen zusammenhängen, da feuchte Narben bei Angiospermen mit GSI-Mechanismen korreliert sind (HESLOP-HARRISON & SHIVANNA 1977). Überdies stützen jüngste Untersuchungen der Selbstinkompatibilitätsmechanismen dieser Familie diese Idee (BOYLE 1997, 2003). Allerdings ist weitere Forschung notwendig, um die Inkompatibilitätsmechanismen bei verschiedenen Linien der Kakteen zu klären. Auch Kreuzbestäubungen sind in zukünftigen Studien anzustreben, um zu entscheiden, ob eine gametophytische Selbstinkompatibilität (GS) bei dieser langsam wachsenden Art vorhanden ist. Es ist unbekannt, ob dieser anscheinend ungewöhnliche Fall von Dichogamie unter hormoneller Kontrolle steht oder eine Reaktion der Pflanze auf die künstlichen Kulturbedingungen ist und ob er eine andere Blütenmorphologie dieser Art darstellt. Ähnliches wurde in Natur beobachtet bei der argentinischen Art *Gymnocalycium bruchii* (Spegazzini) Hosseus, wo einige wenige ungeöffnete Blüten einer ein-

zelnen Pflanze hervortretende Narbenlappen hatten (R. Kiesling, Instituto de Botánica Darwinion, pers. Mittlg.). Pflanzen von *G. bruchii* haben oft eingeschlechtliche Blüten (D. Metzinger, Universität Oldenburg, pers. Mittlg.) und es wäre interessant zu wissen, ob die hervortretenden Narbenlappen an zweigeschlechtlichen oder weiblichen Blüten auftreten. Ungeöffnete Blüten mit hervortretenden Narbenlappen wurden gleichermaßen in Kultur an verschiedenen Arten der Gattung *Gymnocalycium* Pfeiffer ex Mittler als auch an *Weingartia fidaiana* (Backeberg) Werdermann beobachtet, wobei ein und dieselbe Pflanze dieses Merkmal in einem Jahr zeigen, aber im nächsten Jahr normale Blüten entwickeln kann (D. Metzinger, pers. Mittlg.). Diese Beobachtungen lassen vermuten, dass die gleiche Situation in Natur bei den Blüten des *P. euchlorus* subsp. *euchlorus* und vielleicht bei anderen Kakteen als ein Mechanismus zur Förderung der Allogamie auftritt. Obwohl die Kontrollmechanismen dieses Blütenmusters unklar bleiben, ist es möglich, dass es durch Umweltbedingungen (vielleicht Licht und Temperatur) beeinflusst sein könnte. Weitere Forschungen an Kakteen in den nächsten Jahren mögen weitere Erkenntnisse zu Aspekten der Blütenbiologie dieser Familie liefern.

Danksagung

Die Autoren danken für die finanzielle Unterstützung der folgenden Organisationen: der Deutschen Kakteen-Gesellschaft e.V. und der National Geographic Society (Grant No. 7382-02) an JHCS; der Cactus and Succulent Society of America für verschiedene Förderungen von JHCS und DSC, und einem Graduierten-Stipendium der University of Saskatchewan an DSC. Dank gilt auch den Kuratoren des Montréal Botanical Garden, die den Zugang zur Lebendsammlung ermöglichten und Pflanzenmaterial für die Untersuchung bereitstellten. Gebührend gewürdigt werden muss auch die technische Unterstützung von Dennis Dyck.

Literatur:

s. S. 103.

Notes on the floral biology of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* (Cactaceae)

Introduction

The reproductive versatility of the Cactaceae has been addressed in several sources (e.g., COTA 1993, PIMIENTA-BARRIOS & DEL CASTILLO 2002) and has been, in part, responsible for cactus diversification by promoting genetic variability reinforced by sexual reproductive strategies. Among these systems, the asynchronous maturation in time of male and female reproductive structures promotes outcrossing (RICHARDS 1986). Dichogamy, the separation in time between anther dehiscence and stigma receptivity is a common phenomenon in flowering plants (RICHARDS 1986). Although a few examples have been reported in the Cactaceae [e.g., *Echinocereus engelmannii* (Parry ex Engelmann) Lemaire complex (COTA 1993)], its occurrence in wild flowers of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* is yet to be documented.

The various floral shapes of the Cactaceae attract a wide range of pollinators and tend to promote outcrossing. Although herkogamy, a mechanism encouraging cross-pollination, is common in cactus flowers (COTA 1993), the paucity of information regarding floral biology limits our understanding of breeding systems in the family. The goal of this short communication is to document the unusual occurrence of dichogamy in *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* flowers. Here we illustrate aspects observed in the floral biology of a dichogamous flower in a cultivated specimen obtained from the living collection of the Montréal Botanical Garden (MT), accession No. 3085-1937. A mature cutting of this specimen, which has been kept in cultivation at the University of Saskatchewan greenhouses bloomed in early September 2003. The observations presented in this communication are based on this single cultivated specimen. Because of the limited sample size, we recommend caution in the interpretation of these observations. However, we feel it is important to document the observed patterns of this unusual floral biology.

The genus *Praecereus* Buxbaum includes shrubby to tree-like plants that often adopt the prostrate habit. It has a wide geographic distribution ranging from Argentina, Bolivia, Peru, Ecuador, Colombia, Venezuela, Trinidad, Paraguay, and Brazil (ANDERSON 2001). Taxonomically, *Praecereus* is placed within the tribe Cereeae (subfamily Cactoideae). The circumscription of the genus has been controversial. BUXBAUM (1968) proposed the first gene-

ric description, but it became a synonym of *Monvillea* sensu BRITTON & ROSE (1920) in subsequent treatments of the Cactaceae. More recently, *Praecereus* was re-erected as a genus by the 'International Cactaceae Systematics Group' (HUNT 1999). In this new consensus of the family, the current taxonomic treatment of *Praecereus* follows that of TAYLOR (1997) and includes only two species: *P. euchlorus* (F.A.C. Weber) N. P. Taylor and *P. saxicola* (Morong) N. P. Taylor. As delimited by TAYLOR (1997), *P. euchlorus* now includes four subspecies [*P. euchlorus* subsp. *amazonicus* (K. Schum. ex Vaupel) N. P. Taylor, *P. euchlorus* subsp. *euchlorus*, *P. euchlorus* subsp. *diffusus* (Britton & Rose) N. P. Taylor, and *P. euchlorus* subsp. *smithianus* (Britton & Rose) N. P. Taylor] previously recognized as species of *Monvillea* sensu BRITTON & ROSE (1920). Since the taxonomy of the genus is beyond the scope of this communication, we refer the reader to the references cited. For convenience we have adopted this current treatment due to the descriptive nature of this work.

Floral Biology

In the wild, *Praecereus euchlorus* flowers are perfect, sturdy, and funnelliform to bell-shaped (ANDERSON 2001). They are borne laterally on the stem (Fig. 1), bloom at night and are white to greenish-white in colour. The pericarpel and floral tube are stout and thick-walled with a few small scales. Since the blooming pattern of the cultivated specimen of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* was quite different from that reported in the literature, we refer to the observed pattern as abnormal.

Unlike wild specimens, it was difficult to assess whether the flower was nocturnal in the cultivated plant since the floral tube never opened, a factor contributing to its unusual floral biology. During the initial stages of floral development the specimen in captivity appeared normal. However, it was no apparent normal anthesis stage because the perianth remained closed with the stigma lobes gradually emerging from the floral tube (Figs. 1 and 2). The stigma lobes exhibited a slightly papillate exuding texture, quite possibly associated with its receptive stage, and the apical portions of the stigma lobes showed some degree of necrosis. The anthers were never exposed and the flower, in particular the stigma, began wilting two days after stigma exertion. The flower was ephemeral, sweet-smelling, and lasted

only two days under greenhouse conditions. The floral tube was about 6 cm in length, rigid and naked, with only a few small scales (Fig. 2). The stamens were numerous (> 100) and cream-coloured, with the filaments connate about two-thirds of their length and adnate to the hypanthium wall (Fig. 2). The filaments disconnect from the hypanthium wall only towards the apical region of the stamens, which bore cream-coloured anthers.

Discussion

Since the flower was dissected when wilting was first observed, it is unclear whether the anthers matured before the stigma emerged from the flower. As a result, the assessment of protandry versus protogyny in the flowers of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* has been difficult, especially because the pericarpel was closed, impeding observation of the androecium. Prior to dissection, the flower appeared to be exhibiting protogyny, as stigma exertion (Figs. 3 and 4) was interpreted as receptivity preceding anther dehiscence, hence preventing self-pollination. With cautious judgment, we predict that the flowers are protandrous because floral dissection revealed that the anthers had already dehisced (Fig. 2), as evidenced by the presence of numerous pollen grains and the apparent subsequent receptive stage of the stigma as inferred by its moist stage. In fact, wet stigmas are usually associated with protandrous flowers (HESLOP-HARRISON & SHIVANNA 1977). If this is the case, it is reasonable to consider that stigma development and receptivity would occur shortly after anther dehiscence. Unfortunately, our interpretations are limited by sample size and the inability to verify these findings with another flower because the specimen produced a single flower, which was used in this study.

The necrosis of the terminal portions of the stigma lobes (Figs. 3 and 4) and the slightly papillate and wet stigmatic surface is in agreement with HESLOP-HARRISON & SHIVANNA'S (1977) interpretation of the receptive surface of the Cactaceae stigma. The same characteristics were observed in *Opuntia* Linné and *Schlumbergera* Lemaire and correspond to Group IV (receptive surface non-papillate, often necrotic) in the classification of angiosperm stigma types based on morphology and degree of secretion of the receptive surface (HESLOP-HARRISON & SHIVANNA 1977). In addition, a dry, slightly papillate stigmatic sur-

face and tricellular pollen has been associated with sporophytic self-incompatibility (SSI) (BOYLE 1997), as well as gametophytic self-incompatibility (GSI) systems (BOYLE 2003) in the Cactaceae. Although there is no previous information regarding compatibility systems in *P. euchlorus* that allow us to establish a correlation of the evolution of dichogamy and SSI systems, we hypothesize that the moist nature of the stigma lobes is associated with a GSI system, as wet stigmas in angiosperms are correlated with GSI systems (HESLOP-HARRISON & SHIVANNA 1977). Furthermore, recent studies on the genetics of SI systems in the family (BOYLE 1997, 2003) support this idea, but more research is needed to elucidate incompatibility systems across different cactus lineages. Also, reciprocal crosses are desirable in future studies to determine whether a GSI is operating in this slow-growing species.

It is unknown whether this apparently unusual case of dichogamy is under hormonal control, or is a response of the plant to the artificial conditions in which it is cultivated and if it represents another floral morph in this species. A similar situation has been observed in nature in the Argentinian species *Gymnocalycium bruchii* (Spegazzini) Hosseus, in which a few unopened flowers on a single plant had exerted stigma lobes (R. Kiesling, Instituto de Botánica Darwinion, pers. comm.). Plants of *G. bruchii* often possess unisexual flowers (D. Metzling, University of Oldenburg, pers. comm.) and it would be interesting to know whether the exerted stigma lobes were seen on bisexual flowers or female flowers. Similarly, un-

opened flowers with exerted stigma lobes have been observed in cultivation on several species of *Gymnocalycium* Pfeiffer ex Mittler, as well as *Weingartia fidaiana* (Backeberg) Werdermann in which the same plant may show this feature in one year, but develop normal flowers the following year (D. Metzling, pers. comm.). These observations suggest that the same situation probably occurs in nature in flowers of *P. euchlorus* subsp. *euchlorus* and perhaps in other cacti as a mechanism to encourage allogamy. Although the controlling mechanisms of this floral pattern remain unclear, it is possible that it might be influenced by environmental conditions (perhaps light and temperature). Additional research in the Cactaceae in years to come may provide further insight into aspects of the family's floral biology.

Acknowledgements

The authors wish to acknowledge the financial support of the following organizations: the Deutsche Kakteen-Gesellschaft e.V. and the National Geographic Society (Grant No. 7382-02) to JHCS; the Cactus and Succulent Society of America for individual grants provided to JHCS and DSC; and a University of Saskatchewan Graduate Scholarship to DSC. To the curators of the Montréal Botanical Garden for facilitating access to the living collection and for providing plant material for study. The technical assistance of Dennis Dyck is greatly appreciated.

Literatur/References:

- ANDERSON, E. F. (2001): The cactus family. – Timber Press, Portland (OR).
- BOYLE, T. H. (1997): The genetics of self-incompatibility in the genus *Schlumbergera* (Cactaceae). – *J. Heredity* **88**: 209–214.
- BOYLE, T. H. (2003): Identification of self-incompatibility groups in *Hatiora* and *Schlumbergera* (Cactaceae). – *Sexual Pl. Reprod.* **16**: 151–155.
- BRITTON, N. L. & J. N. ROSE, J. N. (1920): The Cactaceae. Descriptions and illustrations of plants of the cactus family, Vol. 2. – Carnegie Institution, Washington.
- BUXBAUM, F. (1968): Die Entwicklungslinien der Tribus Cereaceae Britt. et Rose emend. F. Buxbaum (Cactaceae-Cactoideae). – *Beitr. Biol. Pflanzen* **44**: 215–276.
- COTA, J. H. (1993): Pollination syndromes in the genus *Echinocereus*: A review. – *Cact. Succ. J. (U.S.)* **65**: 19–26.
- HUNT, D. (1999): The genera of the Cactoideae: current status. – *Cactaceae Consensus Init. No. 8*: 11–18.
- HESLOP-HARRISON, Y. & K. R. SHIVANNA (1977): The receptive surface of the angiosperm stigma. – *Ann. Bot. (Oxford)* **41**: 1233–1258.
- PIMIENTA-BARRIOS E. & R. F. DEL CASTILLO (2002): Reproductive biology. – In: P. S. NOBEL (ed.), *Cacti: Biology and uses*: 75–90. University of California Press, Los Angeles.
- RICHARDS, A. J. (1986): *Plant breeding systems*. – George Allen & Unwin Ltd., London.
- TAYLOR, N. P. (1997): Nomenclatural adjustments in *Copiapoa*, *Echinocereus*, *Escobaria* and *Praeceus*. – *Cactaceae Consensus Init. No. 3*: 8–10.

J. Hugo Cota-Sánchez
Department of Biology
University of Saskatchewan
Saskatoon, SK S7N 5E2
Canada
e-mail: hugo.cota@usask.ca

Shannon D. Croutch
New York Botanical Garden
Bronx, New York 10458-5126
U.S.A.
e-mail: s.croutch@usask.ca