

209  
24'

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO.

Facultad de Ciencias.

ESTUDIO COMPARATIVO DEL DESARROLLO Y EVOLUCION DEL LEÑO  
EN CINCO ESPECIES DE CACTACEAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

PRESENTA:

CARLOS RUBEN SILVA PEREYRA.

México, D.F.

1992.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## **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 está 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.

## INDICE.

RESUMEN. . . . .	3
INTRODUCCION . . . . .	4
OBJETIVOS. . . . .	22
MATERIALES Y METODOS . . . . .	23
RESULTADOS . . . . .	32
Descripción anatómica general de los tallos de las distintas especies . . . . .	32
<i>Pereskia aculeata</i> . . . . .	32
<i>Opuntia pilifera</i> . . . . .	35
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> . . . . .	36
<i>Mammillaria colina</i> . . . . .	38
<i>Ferocactus recurvus</i> . . . . .	40
Aspectos cuantitativos de los resultados . . . . .	45
Tabla 1. ( Tabla resumen de % de leño en adultos ) . . . . .	45
Tabla 2. ( Análisis de varianza ) . . . . .	46
Figura 4. (Relaciones alométricas linealizadas para todas las especies estudiadas, con datos de las bases de los tallos). . . . .	47
Figura 5 (Relaciones alométricas con datos de la parte media del tallo en cada especie) . . . . .	48
Figura 6 (Relaciones alométricas con datos del ápice del tallo en cada especie) . . . . .	49
DISCUSION Y CONCLUSIONES . . . . .	50
FOTOGRAFIAS. . . . .	60
REFERENCIAS. . . . .	80

## RESUMEN.

Las grandes tendencias de evolución del leño en las dicotiledóneas han sido bien establecidas por Bailey, Frost y Kribs. Las especies o grupos derivados tienden, conforme avanza la ontogenia y la evolución, a presentar en su madurez tallos fuertemente leñosos, cuyos elementos de conducción en el xilema secundario son cada vez más cortos, angulares y con puntuaciones derivadas (alternas u opuestas). Sin embargo, las cactáceas, podrían catalogarse como casos excepcionales o fuera de estas tendencias, puesto que no comprenden dicho patrón, es decir, el xilema secundario contiene rasgos más amenudo encontrados en el xilema primario (ontogenéticamente temprano), como puntuaciones escaleriformes y helicoidales, además de una cantidad de leño escasa. La coexistencia de todas estas singularidades fue integrada por Carlquist (1962a.) dentro de una teoría llamada "paedomorphosis", debido a que los leños adultos que presentan esta particularidad parecen ser permanentemente juveniles. Según Gould (1977) y Alberch (1979) el fenómeno pedomórfico es resultado de varios disturbios causados durante la ontogenia, ya sea en las tasas de desarrollo, o en los tiempos de inicio y término del mismo, todos en conjunto denominados alteraciones heterocrónicas. De hecho, en el presente estudio se utiliza un modelo de análisis heterocrónico basado en alometría propuesto por Alberch para comparar la ontogenia del leño en cinco especies de cactáceas con diversas arquitecturas y pertenecientes a las tres diferentes subfamilias, con el fin de discutir algunas de sus principales implicaciones evolutivas. Asimismo, dichas especies se comparan anatómicamente, principalmente a nivel del leño, con el propósito de describir y discutir las divergencias generales y pedomórficas que se presentan. Para lo cual se ensaya una técnica histológica que permite la óptima elaboración de laminillas y fotografías, a partir de las técnicas ya usuales de fijado, corte y tinción.

## I N T R O D U C C I O N

En la mayoría de las dicotiledóneas y de acuerdo a su filogenia podemos observar la existencia de ciertas tendencias de especialización, ya sea en su morfología externa, interna o en su fisiología. La comprensión de estas tendencias permite entender de un modo más factible los fenómenos ecológicos, evolutivos y ontogenéticos relacionados con ellas.

Desde hace más de cinco décadas fue demostrado de manera independiente, que tanto en las dicotiledóneas (Bailey y Tupper, 1918), como en las monocotiledóneas (Cheadle, 1942, 1943) los vasos se originaron por modificación de largas traqueidas con puntuaciones escaleriformes, es decir, que las traqueidas precedieron filogenéticamente a los vasos; en consecuencia ahora es aceptado, con ciertas consideraciones ecológicas, que los elementos de vaso más largos son más primitivos que los cortos. Aunado a esto, Frost (1930a, 1930b, 1931) encontró que ciertas características intrínsecas a la estructura de los vasos se correlacionaban bien con las largas longitudes y por lo tanto con los vasos primitivos, así demostró que los vasos más primitivos y largos tienen paredes terminales muy oblicuas con numerosas barras en cada placa de perforación y puntuaciones escaleriformes, siendo estos vasos muy parecidos a las traqueidas primitivas. Conforme la filesis avanza, pueden observarse en las

dicotiledóneas y monocotiledóneas, con estados altamente avanzados de especialización, que los elementos de vaso se han reducido en su longitud, son cortos, y las placas de perforación han perdido barras, se convierten en placas de perforación simple y las puntuaciones han pasado de escaleriformes a circulares opuestas o finalmente alternas (Cheadle 1943; Bailey 1944). Durante esta especialización evolutiva se ha visto que se producen otros cambios dentro y fuera del xilema. De este modo, los elementos traqueales por reducción en el diámetro de sus puntuaciones así como de la densidad de las mismas, se transforman en fibrotraqueidas y fibras-libriformes (las cuales cambian su función conductiva por la de resistencia mecánica y si conservan su contenido vivo pueden almacenar almidón), obligando a la planta a reforzar y mejorar su conductividad por medio de otros elementos estructurales, como son los vasos en sus múltiples y variadas formas. La especialización del leño provoca así una mayor complejidad dentro del mismo y sobre todo un aumento en la división del trabajo por parte de los diversos elementos que lo constituyen.

Las tendencias de especialización en el parénquima axial y radial en las dicotiledóneas fueron exploradas por Kribs (1935, 1937), quien concluyó que en su tendencia a especializarse los radios tienden a incrementar la homogeneidad celular, reduciendo la presencia de dos tipos celulares (procumbentes y erectas) a un sólo tipo celular (procumbentes). Además de que con la especialización, los

radios tienden a ser de un solo tipo, ya sea uniseriados o multiseriados. En cuanto al parénquima axial éste tiende a estar asociado con el tejido conductivo, ya sea en una disposición paratraqueal o apotraqueal.

Como se puede apreciar entonces, existen ciertas tendencias de especialización en las plantas con leño y que para el caso de los elementos propios del xilema, Carlquist ha dado en llamar "las grandes tendencias de la evolución del xilema", las cuales pueden observarse de acuerdo al estado evolutivo en todas las dicotiledóneas y a las que el mismo autor atribuye la característica de ser por demás persistentes e irreversibles (Carlquist 1988d).

No obstante, en el caso de ciertas plantas en particular y hasta en familias; una o varias de estas tendencias filogenéticas pueden sufrir alteraciones ontogenéticas causando en los botánicos cierta confusión y dudas con respecto a la validez de dichas tendencias. Por ejemplo, existen ciertas plantas que teniendo elementos de vaso con placas de perforación simple pueden retener en los mismos puntuaciones escaleriformes y largas longitudes, o inversamente otras que tienen placas de perforación relativamente primitivas (como las escaleriformes) y llevar puntuaciones circulares opuestas o alternadas; otros leños tienen entremezclados elementos primitivos y especializados en el xilema secundario (ej. Begoniaceae, Compositaceae, y Cactaceae; Carlquist, 1962a). De este modo como puede verse

aquí, debe señalarse que las características juveniles retenidas en el xilema secundario pueden también ser retenidas diferencialmente, o dicho de otro modo estar dispuestas heterogéneamente con otras características especializadas. Por consiguiente, existen leños que podrían catalogarse como casos excepcionales o fuera de estas tendencias, pero que sin embargo, deben ser comprendidos (Carlquist 1962a). La coexistencia de todas estas singulares características fue integrada dentro de una teoría denominada "paedomorphosis" (Carlquist, 1962a; de acuerdo con el término acuñado primero por Beer en 1930), debido a que los leños adultos que presentan esta particularidad parecen ser permanentemente juveniles, es decir, el xilema secundario contiene rasgos más a menudo encontrados en el xilema primario (ontogenéticamente temprano), que en el xilema secundario. Aunado a esto el xilema primario es más primitivo que el xilema secundario y, como ya demostró Bailey (1944), es a su vez un refugio para las características más primitivas, ya que los rasgos avanzados se originan en el xilema secundario y progresan filogenéticamente hacia el xilema primario. En los leños que son permanentemente juveniles, por lo tanto, los últimos rasgos de su xilema son más primitivos de lo que se debería esperar. Una manera más simple de visualizarlo sería que los adultos de las especies descendientes pueden semejar estadios juveniles del ancestro.

El hecho de que se hable de descendientes, ancestros y etapas de desarrollo en los conceptos anteriores es debido a



que este término de pedomorfosis esta íntimamente relacionado con la filogenia y la ontogenia.

No obstante que la "ley biogenética" de Haeckel se colapsó hace tiempo y que la idea de que la ontogenia está o no relacionada a la filogenia ha sido una continua fuente de discusión y frustración para los evolucionistas, muchos de los nuevos ejes teóricos están repletos de definiciones como la anterior que intentan explicar de una manera unificada con la ecología evolutiva y la biología del desarrollo los patrones de evolución morfológica (Alberch et. al. 1979). De este modo la idea de Haeckel se está rehaciendo bajo nuevos esquemas principalmente propuestos y defendidos por Gould (1977).

Dentro de los animales son realmente raros los grupos que no han inspirado una teoría pedomórfica para su origen (Gould 1977), sin embargo, en las plantas superiores los trabajos todavía son pocos aunque la pedomorfosis ha sido ampliamente aceptada en muchos grupos de dicotiledóneas (Carlquist, 1962; Bailey, 1966; Anderson 1972, Gibson 1973, 1977a, 1978a). Desafortunadamente en estos trabajos la pedomorfosis no ha sido abordada estrictamente en un contexto filogenético; como se pretende hacer en este trabajo. Lo más que se ha hecho es citar y describir las familias que poseen rasgos pedomórficos. Tampoco se ha cuantificado o descrito formalmente mediante modelos los patrones de desarrollo o de paralelismo entre ontogenia y filogenia que existen entre

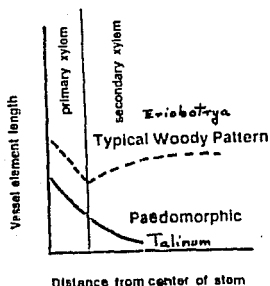
especies de plantas pedomórficas relacionadas.

Las especies con pedomorfosis pertenecen generalmente a grupos con características especializadas (P. ej. Asteraceae y Campanulaceae, Carlquist, 1988; o Cactaceae, Carlquist, 1962a; Gibson, 1975) y muchas de ellas tienden a otro hábito que el verdaderamente arbóreo o leñoso. Así las hierbas leñosas, los árboles rosetosos y las suculentas están entre las plantas que se esperaría muestren esta tendencia (Carlquist, 1962a). Realmente los casos de plantas típicamente leñosas tienen patrones de maduración más rápidos y completos, ya que su crecimiento secundario está acompañado de la maduración y especialización de los patrones histológicos de la anatomía de la madera ya mencionados en las tendencias (Carlquist 1962). No obstante muchas dicotiledóneas leñosas tienen algunos aspectos de la estructura herbácea, y la retención de estas pocas características juveniles en el xilema secundario puede ser un indicador de pedomorfosis (Carlquist 1988).

Como antes se mencionó, la pedomorfosis es el resultado de alteraciones en los aspectos del desarrollo. Por lo tanto para entender la pedomorfosis o caracterizar cualquier rasgo final relacionado con ella, éstos deben interpretarse bajo un contexto ontogénico (Carlquist 1988).

El hecho de que el leño sea una estructura rígida y de que el xilema secundario está puesto en secuencia continua

desde el cambium vascular, según Carlquist (1988), nos permite utilizar al leño como un archivo de los eventos del desarrollo. Este archivo puede ser estudiado como lo hizo el mismo autor en 1962, por medio de la preparación de sucesivas secciones tangenciales registrando los cambios en el diámetro de los radios, la longitud de los vasos, etc. Asimismo, otro medio que Carlquist cita es el examen de secciones radiales en las cuales pudo comparar la longitud de los elementos de vaso en varios puntos a lo largo de una sección radial conforme se alejaba de la médula. De esta forma se pudieron extraer los datos necesarios para elaborar las curvas de edad-longitud que ilustran un aspecto del fenómeno pedomórfico (fig. 1).



La figura. 1. Muestra en una gráfica el cambio de la longitud de los elementos de vaso con respecto al desarrollo del tallo mediante el análisis de secciones radiales separadas a intervalos de 1 mm. La curva de *Eriobotrya* representa el patrón típico de las dicotiledóneas leñosas; mientras que las otras muestran el patrón excepcional discutido en el texto (Carlquist 1962).

Para Carlquist (1988) la llave para entender el fenómeno de la pedomorfosis en las dicotiledóneas son estas

características curvas de edad-longitud que exhiben las plantas; por sí mismas ellas pueden ser usadas como un criterio para reconocer la existencia de pedomorfosis en los leños de las dicotiledóneas. En términos ontogénicos lo que representa la curva de edad-longitud es, por un lado, la condición avanzada de acuerdo a las tendencias de evolución del xilema cuando la longitud de los elementos de vaso decrece con la edad, y por otro lado la condición pedomórfica en el caso de que la longitud se incremente rebasando la longitud que en un principio tuvieron los elementos tempranamente creados del xilema primario, hasta alcanzar longitudes tan grandes (fig. 1) como las de las propias iniciales fusiformes del cambium (Carlquist 1988).

Sí bien es cierto que los parámetros anteriores son de gran utilidad en el estudio de la pedomorfosis, también pueden utilizarse otros más accesibles y fáciles de medir, como se indica a continuación. Generalmente, la ontogenia de un organismo podemos visualizarla dividida en estadios más o menos discretos, cada cual caracterizado por un juego particular de fenómenos de desarrollo. Alberch (1979) ha desarrollado el modelo del reloj planteado por Gould (1977) a partir del análisis alométrico tomado durante el desarrollo de un órgano, estructura o sistema. Durante el proceso de desarrollo y crecimiento se puede hacer un seguimiento de la relación entre tamaño y forma de alguna estructura en el individuo descendiente y compararla con la correspondiente del ancestro. Se obtendrá así una curva llamada trayectoria

ontogenética como la representada en la figura (2), cuyo comportamiento Alberch ha modelado estableciendo parámetros comparables. El seguimiento de los cambios en la forma o algún atributo cuantificable del órgano o sistema también se puede establecer con respecto al tiempo de duración de la ontogenia (fig. 3).

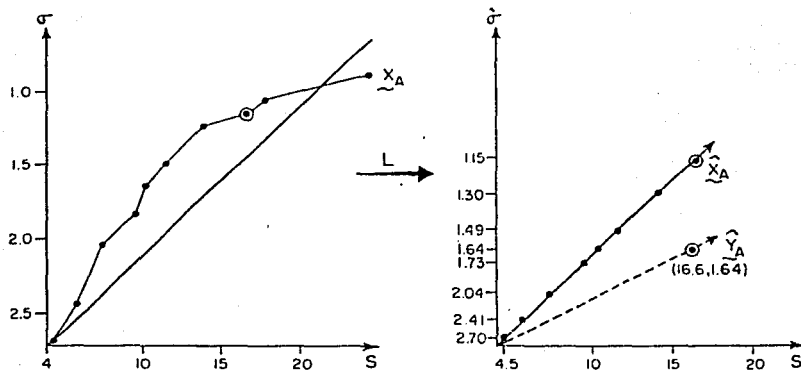


Figura 2. Como las edades de un organismo los parámetros coordinados, como tamaño y forma, permiten trazar una trayectoria ontogénica. En este caso a), en el plano forma tamaño se ilustra la trayectoria del caracol de tierra *Poecilozontes bermudensis zonatus*. Donde las variables dependiente e independiente son respectivamente diámetro y altura. En b) un cambio de escala permite trabajar con una recta. Además se muestra la forma adulta del descendiente  $Y_A$  (Alberch 1979).

Conociendo la trayectoria ontogenética del supuesto ancestro y comparando con la correspondiente al individuo descendiente, se pueden detectar los cambios en los tiempos de inicio o término del desarrollo, así como las tasas a las

que ocurren.

Estos disturbios en las tasas de desarrollo o en los tiempos de aparición de ciertas características durante la ontogenia son denominados fenómenos heterocrónicos (Alberch, et al. 1979). A partir de la linearización del modelo de crecimiento alométrico, Alberch (1979) propone los siguientes parámetros para definir una trayectoria ontogénica: ( $\alpha$ ) la edad al inicio del desarrollo, ( $\beta$ ) la edad al final del mismo, ( $K$ ) la tasa de desarrollo mientras éste continúa, ( $S_0$ ) el tamaño inicial (figuras 3a, 3b y 3c).

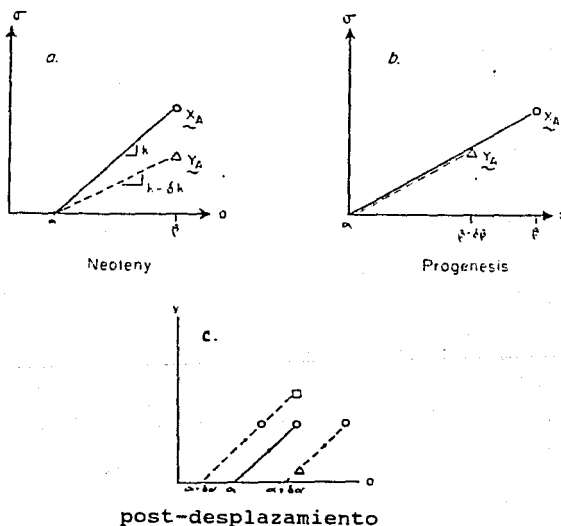


Figura 3. En a) se observa una perturbación negativa en la tasa de crecimiento en forma ( $K$ ), lo cual produce un descendiente pedomórfico por el proceso de neotenia. En b) un decremento en ( $\beta$ ), el límite superior del final del crecimiento produce un descendiente pedomórfico por el proceso de progenesis. Y en c) un desplazamiento positivo en la edad de inicio del desarrollo ( $\alpha$ ) produce un descendiente pedomórfico por el proceso de post-desplazamiento (Alberch 1979).

Ahora bien, el fenómeno pedomórfico puede ser el resultado de diferentes procesos heterocrónicos. Por ejemplo, si hay una perturbación o retardación en la tasa de crecimiento ( $K$ ) del descendiente con respecto a la del ancestro, se producirá un descendiente pedomórfico por neotenia (fig. 3a). Por otro lado, si disminuye el período de desarrollo, o sea que ( $\beta$ ) pasa a ser ( $\beta - \delta\beta$ ), ocurre una maduración temprana, cuyo resultado también es un adulto descendiente con características juveniles, es decir, un individuo pedomórfico producido por progenésis (fig. 3b). La tercera y última posibilidad de pedomorfosis, es que ocurra un post-desplazamiento en la edad del inicio del desarrollo, esto es que ( $\alpha$ ) sea ( $\alpha + \delta\alpha$ ), manteniendo idéntico el intervalo ontogénico ( $\beta - \alpha$ ) (fig. 3c).

De hecho, la expresión pedomórfica es el resultado morfológico o estructural de las desviaciones o divergencias en las tasas y en los tiempos de inicio o término del desarrollo de uno o varios rasgos a través de la evolución, y que con el paso del tiempo se traducen en un cambio en la forma y tamaño del adulto descendiente, el cual adopta características que junto con la estructura general y por el desarrollo desigual pueden parecer nuevas, pero que en realidad equivalen a las características juveniles del ancestro.

En particular, en este trabajo la diferenciación de los elementos conductores del leño y la acumulación de los

elementos de xilema en el área transversal de un tronco leñoso de una dicotiledónea típica, son cuantificados y usados para seguir el crecimiento de un sistema desde su inicio hasta su forma madura.

Al medir la proporción de xilema, es sencillo darse cuenta de que ésta no se mantiene uniforme en toda la planta conforme aumenta la edad. Los cambios en la acumulación de xilema pueden ser detectados a lo largo del eje longitudinal por medio de sucesivas secciones transversales. Así lo que se va observando conforme se desciende en el tallo es un aumento del área que ocupa el xilema, hasta alcanzar un máximo, lo que podemos interpretar como la característica de madurez. Si además tomamos plantas de diferentes edades hasta el individuo maduro, podemos reunir la información suficiente acerca del tipo y velocidad del desarrollo de las plantas en cuestión y de sus diferencias con respecto al desarrollo de un individuo que reúna las características ancestrales.

Ahora bien, ya que dentro de las dicotiledóneas existen bastantes plantas que no parecen ajustarse bien a los patrones de evolución del xilema por presentar características juveniles que parecen primitivas, y que por lo tanto, presentan leños ontogenéticamente alterados. Será muy interesante buscar algunos de los parámetros del desarrollo antes citados, que permitan cuantificar y graficar de manera sencilla la ontogenia de especies relacionadas



filogenéticamente, incluyendo a un representante muy cercano de lo que pudo ser su ancestro. Estas y otras características es lo que hace de las cactáceas un sistema óptimo para un estudio de este tipo.

De hecho lo que se intenta en el presente trabajo, es comparar el desarrollo de cinco especies (*Pereskia aculeata*, *Opuntia pilifera*, *Ferocactus recurvus*, *Neobuxbaumia tetetzo*, y *Mammillaria colina*) de la misma familia (Cactaceae). De las especies citadas, la primera de ellas (*P. aculeata*) es una planta leñosa con hojas desarrolladas, con las características atribuidas al posible ancestro y las otras cuatro son las típicas cactáceas suculentas con morfologías moderadamente diferentes.

Por otra parte, de acuerdo a consideraciones anteriores (Carlquist 1962a), las cactáceas son uno de los mejores prospectos pues tienden a hábitos diferentes del verdaderamente leñoso, aún cuando realmente son plantas leñosas como a continuación se aclara.

Los cactos, como cualquier otra planta, generan sus principales tejidos (epidermis, hipodermis, corteza, floema, xilema y médula) gracias al crecimiento primario generado por un meristemo apical, el cual a su vez incrementa la longitud de la planta. El xilema y floema así creados son más adecuadamente llamados xilema y floema primarios; y son formados en hebras o paquetes vasculares. Con la edad y

conforme aumenta en altura la planta, el área que ocupan estas hebras vasculares se va tornando insuficiente para los requerimientos conductivos. Por lo tanto el crecimiento secundario debe depositar más xilema y floema (xilema y floema secundarios). La acumulación del xilema secundario es lo que comúnmente se denomina madera. Las plantas que la presentan son llamadas leñosas, y las que no la tienen herbáceas; en el primer caso el meristemo que produce el crecimiento en grosor (radial) y da origen al leño secundario es el cambium vascular (Mauseth 1984b).

Debido en gran parte a esta naturaleza leñosa, las cactáceas son perennes y presentan una amplia diversidad de hábitos de crecimiento, la mayoría de ellos suculentos y distribuidos en una gran variedad de habitats, en su mayoría xéricos (Gibson 1973).

Las cactáceas se dividen taxonómicamente en tres subfamilias; Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae (esta última también llamada Cereoideae) (Bravo 1989). Seguramente las más comúnmente conocidas como cactus pertenecen a las últimas dos. Así, la subfamilia Opuntioideae está representada principalmente por especies del género *Opuntia* (nopales) y en menor cantidad por los géneros *Nopalea* y *Pereskioopsis*. La subfamilia Cactoideae está considerada como la más especializada y diversificada de todas. De hecho, el mayor número de cactáceas pertenece a esta subfamilia: aquí se encuentran entre otros los cactus columnares (p. ej.

*Neobuxbaumia*), los globosos (p. ej. *Mammillaria*) o los de forma de barril (p. ej. *Ferocactus*). La subfamilia Pereskioideae agrupa en su mayoría a las cactáceas con hojas, pertenecientes al género *Pereskia*. Fuera de esta subfamilia sólo tienen hojas toda su vida las especies del género *Pereskiopsis* de la subfamilia Opuntioideae (Bravo 1989).

Actualmente es aceptado que dentro de la subfamilia Pereskioideae se encuentran las formas más similares a los cactus ancestrales. Muchos trabajos de anatomía comparada, de morfología, y taxonomía han permitido conocer una gran parte de la evolución de las cactáceas y han apoyado la idea de que esta subfamilia presenta una gran cantidad de rasgos que la hacen una buena representante del tipo de plantas que pudieron haber sido las primeras cactáceas. Gran parte de estos trabajos tenían entre otras finalidades el esclarecer las relaciones filogenéticas entre las *Pereskias* y las cactáceas modernas (subfamilia Opuntioideae y Cactoideae), así como fortalecer la incierta posición taxonómica de muchas especies de cactáceas con hojas (Bailey 1960, 1961a, 1961b, 1962, 1963a, 1963b, 1963c, 1963d, 1964a, 1964b, 1965a, 1965c, 1966a; Bailey y Srivastava 1962) como las de los géneros *Pereskia*, *Pereskiopsis* y *Quiabentia*.

Aunado a esto Bailey y Boke, de manera independiente, demostraron convincentemente que muchas de las características morfológicas de las *Pereskias* podían catalogarse como condiciones ancestrales en los cactus (Nobel

y Gibson 1986).

Aunque muchas de las características anatómicas observadas por Bailey y Srivastava en la mayoría de los leños de Pereskioideae revelaron un xilema sorprendentemente especializado con elementos de vaso con placas de perforación simple, fibras libriformes y escaso parénquima axial paratraqueal entre otros aspectos; la gran mayoría de las cactáceas más avanzadas, como las de la familia Cactoideae, contienen algunos rasgos del xilema que parecen más primitivos, no obstante sus características en general especializadas. Esto hace suponer a autores como Gibson (1973), que esta condición especializada de la subfamilia Pereskioideae parece haber estado presente antes de la suculencia en el tallo y por lo tanto, antes de la aparición de las otras dos subfamilias. Esto se intuye además, debido a las similitudes que existen entre los leños de Cactoideae y Opuntioideae (las dos subfamilias "derivadas") con los leños primarios de Pereskioideae (cactáceas con hojas). Todos estos argumentos sugieren que los dos grupos Opuntioideae y Cactoideae pudieron haberse originado por alteraciones ontogénicas y pedomorfosis.

Las cactáceas están ampliamente distribuidas en las latitudes tropicales, subtropicales y templadas del hemisferio occidental, aunque son más frecuentes en las regiones áridas. Son evidentemente perennes y con una marcada diversificación, sus hábitos de vida son sumamente

variados. Las hay arborescentes, ya sean o no suculentas, cilíndricas (forma de barril), esféricas (forma globosa), ahusadas y colgantes como algunas epífitas, etc.

Quizás, es esta gran diversidad de formas la que ha entusiasmado a muchos autores a estudiar la evolución de la estructura del leño en las cactáceas. Así, Gibson ( 1973, 1975, y 1976 ) ha realizado varios estudios comparativos de la anatomía del xilema tratando de determinar qué tipo de correlaciones pueden existir entre las formas de crecimiento y el habitat de muchas de las especies, principalmente de las subfamilias Opuntioideae y Cactoideae.

Según Gibson (1973) la pedomorfosis está presente de manera muy clara en las cactáceas cuyos leños carecen de fibras libriformes o fibrotraqueidas (las que él llama plantas "no fibrosas"), como las de crecimiento cespitoso, globoso o cilíndrico. Esto parece indicar una correlación entre las fibras y la ausencia de pedomorfosis y por lo tanto que los leños "fibrosos" son "más adultos". Otra característica que puede ser observada como una forma de juvenilismo y que no se ha tomado en cuenta por no estar relacionada con las tendencias de evolución de los elementos del xilema, es la presencia de grandes células cuadradas en los radios vasculares, y la importante parenquimatización del xilema axial, la cual de hecho, es resultado de la pedomorfosis y representa un auxilio en el almacenamiento de agua en los radios. Aunque ésto no es dado por la

parenquimatización, ya que los radios son enteros o esencialmente parenquimatosos. Más bien, el almacenamiento de agua es alcanzado por cambios mínimos de los radios primarios cuando son extendidos en el xilema secundario. Obviamente radios secundarios más anchos pueden ser obtenidos por este proceso sólo si los radios primarios son también anchos y la pedomorfosis tiende a inhibir la reducción de los grandes radios, y por lo tanto maximiza el almacenamiento de agua dentro del xilema secundario (Carlquist 1988).

Por último, y puesto que las grandes tendencias de especialización evolutiva en los leños de las dicotiledóneas han sido bien establecidas y adecuadamente verificadas, es ahora que nuestros conocimientos de la evolución de la madera deben ser complementados y ampliados de acuerdo a los nuevos esquemas teóricos de heterocronía, filogenia y ontogenia particularmente en lo que se refiere a los taxa con inusuales formas de crecimiento. Al parecer la evolución a nivel de familia y género ha sido descuidada y casi olvidada (Gibson 1973). En el pasado si un leño de una familia o género era examinado, el alcance de este estudio apenas incluía, en algunos casos, un pequeño comentario del significado evolutivo de las diferencias entre los taxa; esto es debido en gran parte a que muchos leños no son fáciles de estudiar evolutivamente ya que sus características anatómicas son bastante homogéneas a través de todo un taxón por tener una sola forma de crecimiento (Gibson 1973). Así que los taxa que muestran un considerable rango de características

anatómicas, hábitos y habitats de crecimiento, deben ser mejor examinados para descubrir los aspectos adicionales de la especialización anatómica (Gibson 1973).

Consideraciones como las anteriores son parte de las razones por las que este estudio en cactáceas esta planeado en cinco diferentes arquitecturas de vida, que incluyen algunas de las principales que se pueden observar en las tres subfamilias en las que se divide la familia (*Pereskia aculeata* típica dicotiledónea leñosa con forma de enredadera, *Opuntia pilifera* forma arbustiva con cladodios, *Ferocactus recurvus* forma de barril, *Mammillaria colina* forma globosa y *Neobuxbaumia tetetzo* forma columnar.

De este modo, y después de toda la información antes mencionada vale la pena por último desglosar los objetivos del presente estudio.

- 1) Adoptar una técnica anatómica adecuada para la elaboración de cortes, laminillas y fotografías de las de las cactáceas.
- 2) Describir anatómicamente a las especies estudiadas.
- 3) Mediante un análisis heterocrónico del leño, basado en parametros alométricos; comparar los desarrollos de cada una de las especies bajo estudio.
- 4) Evaluar las diferencias entre los desarrollos y discutir su importancia para la evolución de las cactáceas.

## MATERIALES Y METODOS :

Con el propósito de observar y cuantificar las diferencias en el desarrollo y evolución de los sistemas vasculares en cactáceas con diversas arquitecturas se tuvo especial cuidado en la elección de las especies a estudiar. De este modo se escogieron especies de cada una de la tres subfamilias que conforman a las cactáceas, teniendo en consideración para ello a algunas de las especies que incluyen las formas de crecimiento más comunes en cada subfamilia. Para la subfamilia Pereskioideae se utilizó a *Pereskia aculeata* (típica forma de enredadera leñosa), de la subfamilia Opuntioideae a *Opuntia pilifera* (forma arbustiva con cladodios articulados, "nopal") y de la subfamilia Cactoideae o Cereioideae se escogieron tres especies, debido a la mayor diversidad de este grupo, *Neobuxbaumia tetezo* (forma columnar), *Ferocactus recurvus* (forma cilíndrica, "de barril"), y *Mammillaria colina* (forma globosa).

Las muestras para este estudio se obtuvieron principalmente del campo, aunque los ejemplares más jóvenes, debido a la dificultad de hallarlos y por razones de conservación, fueron obtenidos por medio de semillas germinadas. La zona donde se colectó el material silvestre y las semillas de todas las especies se localiza en el valle de Tehuacán, Municipio de Zapotitlán de las Salinas; Puebla México. Con excepción de *Pereskia aculeata* cuyos ejemplares y semillas se obtuvieron en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca.



El material cultivado de todas las especies se obtuvo desde la germinación de las semillas en almacigos con agar al 1%. Posteriormente se fueron tomando muestras de plántulas de cada especie a diferentes edades: 4, 12, 20, 32 y 40 semanas hasta alcanzar una altura y desarrollo aproximado a las plántulas que ya se podían localizar en el campo.

Cada espécimen colectado fue fotografiado, medido (en longitud y diámetro), fijado y etiquetado. Todas las muestras fueron preservadas para su posterior estudio anatómico en formol (40%)- ácido acético glacial- alcohol (70%)- agua destilada en una proporción de 1 : 0.5 : 5: 3.5 respectivamente, (modificación de F.A.A. Roth 1964). Bailey (1961a) y Carlquist (1969a, 1979b) observaron que es preferible la preservación líquida para el manejo de tallos suculentos. En las plántulas y juveniles se utilizó otro fijador más suave, comunmente usado para meristemas, Craff IV (Johansen 1940).

El tiempo de fijación fue de 24 horas, después se enjuagaron en agua corriente durante dos horas y se conservaron en una solución de alcohol al 70%. Como se indica en la siguiente técnica se procesó el material ya fijado.

I) TECNICA DE CORTES REALIZADOS CON MICROTOMO DE  
ROTACION.

DESHIDRATAACION E INCLUSION :

A) Se lavó el material con agua corriente durante una hora.

B) Se procedió a deshidratar con una serie creciente de etanol (comenzando con una solución al 30%, después de 50%, 70%, 85%, 96% y finalmente de 100%) con un cambio de 4 horas cada uno, excepto el último de alcohol absoluto, que se hizo dos veces.

C) Terminando el segundo cambio de alcohol absoluto el material se colocó en xilol puro, realizando dos cambios de 3 horas cada uno hasta que el material tomó una apariencia translúcida.

D) Posteriormente el material se sometió a una serie gradual de xilol-parafina manteniéndolo en una estufa a 62° C durante 4 horas en cada uno; las concentraciones fueron las siguientes:

- 1) 9.0 ml de xilol por 1.0 ml de parafina.
- 2) 7.5 ml de xilol por 2.5 ml de parafina.
- 3) 6.6 ml de xilol por 3.3 ml de parafina.
- 4) 5.8 ml de xilol por 4.2 ml de parafina.

- 5) 5.0 ml de xilol por 5.0 ml de parafina.
- 6) 4.2 ml de xilol por 5.0 ml de parafina.
- 7) 3.3 ml de xilol por 6.6 ml de parafina.
- 8) 2.5 ml de xilol por 7.5 ml de parafina.
- 9) 1.0 ml de xilol por 9.0 ml de parafina.
- 10) Parafina pura.

## II) SOLIDIFICACION, CORTE Y MONTAJE DE LAS SECCIONES.

A) Después del paso 10) se fundió más parafina para ya incluir definitivamente en cajitas de papel.

B) Se colocaron las piezas de tejido con la orientación deseada (vertical y horizontal) dentro de las cajitas, y se dejaron solidificar y endurecer en el refrigerador.

### CORTE :

A) Los bloques de parafina se fijaron los objetos al microtomo usando cubos de madera y se procedió a cortar con el ángulo de inclinación de la navaja más adecuado a la dureza, tipo de material y consistencia de la parafina utilizados.

B) En portaobjetos previamente desengrasados y limpios se pegaron con grenetina las secciones obtenidas.

DESPARAFINACION :

A) Antes de teñir los cortes es necesario primero eliminar la parafina. Para esto se utilizó xilol como solvente.

B) Se colocaron los portaobjetos con los cortes adheridos en cajas de Coplin con xilol absoluto, durante 4 horas.

C) Después de este lapso se pasaron a otra caja de Coplin, esta vez con una mezcla 1 : 1 de xilol-alcohol 96% durante una hora.

D) Posteriormente los portaobjetos fueron pasados por alcoholes de concentraciones decrecientes (etanol al 100%, al 95%, 70%, 50% y 30%) durante 5-10 minutos en cada solución, para poder continuar con la tinción que se basa primero en un colorante acuoso.

TINCION :

Fue realizada con Safranina acuosa al 1% y verde rápido (Sass, 1961).

A) Sobre cajas de Petri se colocaron los portaobjetos con sus cortes y se les agregó Safranina, dejándolos reposar durante 10 minutos.

B) Transcurrido este tiempo a cada portaobjetos se le trató con agua destilada y se deshidrató con alcoholes de concentración creciente (etanol 30%, 50%, 70% y 95%), con dos cambios en cada alcohol por 2 minutos.

C) Enseguida del segundo cambio de alcohol al 95% los cortes fueron teñidos con verde rápido durante 10 segundos.

D) Se lavó el exceso de colorante con alcohol absoluto (100%).

E) Se agregaron dos gotas de aceite de clavo sobre los cortes para aclararlos, durante 1-2 minutos.

F) Inmediatamente después se agrega xilol para completar la deshidratación.

#### MONTAJE :

A) Se agregó bálsamo de Canadá sobre los cortes y enseguida un cubreobjetos.

B) Se colocaron las preparaciones en la estufa durante 48 horas para acelerar el secado.

C) Por último se limpiaron y etiquetaron las preparaciones.

### III) ANALISIS MICROSCOPICO Y MEDIDAS.

#### MEDICIONES :

La cuantificación del porcentaje de xilema en las secciones de cada especie fue realizada con la ayuda de un microscopio Carl Zeiss, Axioscop Mod D-7082, una cámara clara y una computadora con un paquete especializado para este tipo de mediciones llamado videoplan, el cual puede calcular automáticamente cualquier relación de áreas medidas a través de un microscopio por medio de un "mouse" y la cámara clara. Todo este equipo señalado fué facilitado por la compañía Carl Zeiss.

#### ANALISIS MICROSCOPICO :

La descripción del material se realizó en el laboratorio de apoyo a la investigación del Jardín Botánico del Instituto de Biología, con la ayuda de un microscopio idéntico al anterior. Se procedió desde la parte exterior del tallo hacia la interior, describiendo someramente todos los tejidos con excepción del vascular, donde se profundizó más. En cuanto a la evaluación de las puntuaciones y placas de perforación de los elementos vasculares se hicieron disociados, mediante la solución ácida de Jeffrey (ácido crómico al 1% y ácido nítrico).

#### IV) ANALISIS DE LOS DATOS :

##### ANALISIS ALOMETRICO:

El propósito del análisis alométrico en este estudio, es relacionar dos variables del crecimiento (% de xilema y longitud de la planta) a través del desarrollo en los tallos de cada una de las especies estudiadas, con el fin de explorar comparativamente las diferencias ontogenéticas que hay entre ellas.

De hecho, el análisis alométrico se realizó a partir de las variables longitud y porcentaje de leño en los cortes transversales. De acuerdo al modelo alométrico potencial de:

$$Y = K X^b$$

Donde  $X$  es la longitud de la planta,  $Y$  representa el porcentaje de leño medido en la base del tallo,  $K$  es el coeficiente de escala y  $b$  el parámetro potencial.

Se utilizó una transformación logarítmica de las variables con el fin de realizar el ajuste a una recta, donde es más fácil obtener los parámetros  $K$  y  $b$ , que en la siguiente ecuación representan la ordenada al origen y la pendiente de la recta, respectivamente.

$$\log Y = \log K + b \log X.$$

## ANALISIS DE VARIANZA :

El análisis de varianza se obtuvo con el modelo lineal de los datos transformados a logaritmos con el paquete estadístico de computación GLIM (Healey 1988). El cual permite separar mejor cada posible fuente de variación, e interpretarlas por separado, para evaluar como contribuyen cada una a explicar la varianza del modelo.



## RESULTADOS :

A continuación se abordarán los resultados de este trabajo de dos maneras, primero una descriptiva, correspondiente al análisis cualitativo de las características anatómicas de las especies estudiadas, en donde se presentan las descripciones generales del tallo de cada especie acompañadas por sus correspondientes fotografías. Cada descripción se realizó poniendo mayor atención sobre el xilema y los aspectos que se relacionan con las grandes tendencias de evolución del leño para facilitar la comprensión del trabajo.

La segunda parte estará enfocada sobre el aspecto cuantitativo, en donde los datos se presentan para su mejor comprensión en forma de gráficas y tablas, correspondientes a los parámetros elegidos para el análisis alométrico y heterocrónico.

### DESCRIPCION ANATOMICA GENERAL DE LOS TALLOS DE LAS DISTINTAS ESPECIES :

*Pereskia aculeata.*

**Peridermis.** Presente y bien desarrollada formada por tres capas, con células relativamente suberizadas y

claramente definidas en tres etapas de desarrollo (foto 1).

**Córtex.** Está diferenciado en dos zonas, una periférica y otra interna; la primera ocupa un tercio del total, con células parenquimáticas de paredes delgadas desde isodiamétricas hasta tangencialmente alargadas y de tamaño menor que el resto de las células del córtex. Se observan frecuentes cristales de oxalato de calcio en forma de drusas. La zona interna tiene también células parenquimáticas de paredes delgadas de formas similares a las de la zona periférica pero visiblemente más grandes; a este nivel además de drusas se observan abundantes contenidos celulares rodeados por una membrana (posiblemente aleuronas) y pequeños fragmentos no consolidados de oxalato de calcio. Se observaron también en esta zona frecuentes conductos mucilaginosos.

**Tejido vascular.** En vista transversal ocupa más de la mitad del tallo. Arreglado en secciones radiales, unas con vasos y fibras que alternan con otras con radios (foto 2); los vasos están distribuidos radialmente solitarios o en cadenas con tres a seis vasos. Las placas de perforación son simples y las puntuaciones laterales de vaso a vaso son bordeadas alternas y simples opuestas de vaso a radio, la inclinación de las placas terminales va de 30 a 45 grados. El xilema primario incluye dos tipos de elementos de vaso, unos con engrosamientos helicoidales y otros con puntuaciones pseudoescaleriformes, ambos con placas de perforación simple

y con ángulo de inclinación de más de 45° (fotos 3, 4, 5 y 6). También se vieron, aunque sumamente escasas algunas puntuaciones y placas de perforación escaleriformes.

Constituyendo la mayor parte del xilema secundario se observaron fibrotraqueidas con abundantes contenidos celulares (foto 7).

El floema se encuentra ocupando una franja muy estrecha apenas perceptible incluida en células muy pequeñas del córtex, conteniendo fibras liberianas muy ahusadas de paredes engrosadas y con septos (foto 8). El parénquima axial se observó paratraqueal escaso.

Los radios en vista transversal, están conformados por células distribuidas en hileras radiales bien definidas con paredes engrosadas y lignificadas, el tamaño celular es uniforme, con gran cantidad de contenidos celulares similares a los observados en el córtex, tanto drusas de oxalato de calcio como aleuronas. Los radios son multiseriados, homocelulares con células procumbentes y su tamaño es muy variable (foto 9).

**Médula.** Está compuesta por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes delgadas, de dos tamaños; las más pequeñas localizadas hacia la zona externa de la médula, donde se observan inmersos los restos de los elementos primarios del xilema a manera de haces aislados; mientras que

las de mayor tamaño están en el centro. Igualmente se observaron grandes contenidos celulares de los tipos antes mencionados.

*Opuntia pilifera.*

**Peridermis.** Sólo presente y bien desarrollada en las partes maduras de la planta (cladodios maduros y tronco principal), llegando a ser múltiple y muy suberizada en las zonas más adultas. Con células bien suberizadas alineadas notoriamente en hileras radiales (foto 10).

**Hipodermis.** Constituida por 1 a 2 hileras alineadas de células esclerotizadas de paredes engrosadas, tangencialmente alargadas y con pequeños y abundantes cristales de oxalato de calcio en forma de drusas dispuestos a todo su largo (foto 10).

**Córtex.** Principalmente constituido por células de paredes delgadas, unas ligeramente alargadas en sentido radial y otras isodiamétricas; con abundantes contenidos celulares como oxalato de calcio, ya sea disperso o condensado en grandes drusas. Se observan cavidades mucilaginosas, algunas de ellas asociadas al floema, éstas últimas son abundantes y considerablemente grandes. Por debajo de las estructuras antes señaladas las células del córtex se tornan cuadradas y pequeñas hasta confundirse con

la zona cambial, evidente a este nivel (fotos 11 y 12).

En comparación con el área que ocupan el resto de los tejidos, el córtex ocupa una mínima parte.

**Tejido vascular.** Tanto a nivel de cladodios como en la parte superior del tronco el xilema está distribuido en forma de ejes radiales separados, por anchos radios, cada eje contiene numerosos vasos estrechos con engrosamientos de la pared secundaria de tipo anular. A este nivel hay parénquima xilemático ocupando una pequeña porción del tejido.

A todos los niveles el floema está formado por un sólo paquete con células cribosas y acompañantes, además se observaron elementos primarios lignificados (foto 12).

En la parte basal el xilema muestra el mismo arreglo radial, solo que sus elementos de conducción de diversos diámetros son principalmente solitarios, aunque algunos están arreglados en grupos de tres. Tales elementos se hallan inmersos fundamentalmente en parénquima xilemático (foto 13). Los elementos de vaso son de tres tipos, los más estrechos tienen engrosamientos de pared secundaria helicoidales, los de diámetros intermedios, que son la mayoría, presentan puntuaciones pseudoescaleriformes y los elementos más amplios tienen engrosamientos de pared secundaria del tipo anular de gran espesor. Las placas de perforación en todos los casos son simples (fotos 14, 15 y 16).

Los elementos fibrosos son principalmente libriformes, aunque se observan formas graduales que van desde las fibrotraqueidas a las fibras libriformes (foto 17). Hacia la zona periférica del xilema se observan paquetes de fibras intercalados en los ejes xilemáticos, estas fibras tienen lumen celular reducido y parecen ser elementos libriformes.

**Médula.** Está compuesta por células parenquimáticas isodiamétricas y de paredes delgadas de tamaño uniforme; también a este nivel las drusas son muy abundantes (foto 13.).

*Neobuxbaumia tetetzo.*

**Epidermis.** Se observa uniseriada; las células son tangencialmente alargadas y convexas en su pared tangencial externa, todas tienen abundantes cristales de oxalato de calcio en forma de pequeñas drusas. En la base del tallo la epidermis es substituida por una peridermis múltiple pero discontinua.

**Hipodermis.** Constituida principalmente de una capa de células o en ocasiones hasta tres en la base del tallo. Con células tangencialmente alargadas sin contenidos celulares y de tamaño ligeramente mayor a las epidérmicas. En algunas zonas esta hipodermis tiene células con paredes ligeramente engrosadas.

**Córtex.** Se observan tres zonas una periférica, una media y una interna; la primera está constituida por células de clorénquima isodiamétricas y de paredes delgadas, con numerosos y evidentes cloroplastos dispuestos alrededor de una gran vacuola central, se observan algunos contenidos celulares (drusas de oxalato de calcio y posibles aleuronas). Hacia el interior, la siguiente zona tiene células también clorénquimáticas de paredes delgadas de formas similares a las de la zona periférica, aunque un poco más grandes y con una densidad de cloroplastos menor, asimismo a éste nivel las drusas de oxalato de calcio son un poco más frecuentes. Por último la zona más interna del córtex no contiene cloroplastos, y sus células parenquimáticas son de forma y tamaño muy similar a las células de la zona anterior (foto 18).

**Tejido vascular.** Tanto a nivel apical como medio del tallo, el tejido vascular está arreglado en forma de un eustele con haces vasculares colaterales (foto 19); cada haz con floema y xilema en un solo paquete. Como elementos de conducción se observan traqueidas de paredes notoriamente engrosadas. A nivel medio los haces vasculares están más desarrollados, por lo que a nivel de xilema y floema se observan una mayor proporción de elementos leñosos y liberianos respectivamente.

En la base del tallo el tejido vascular presenta crecimiento secundario; sin embargo, tanto en el xilema como

en el floema persisten los elementos del crecimiento primario.

El floema tiene elementos cribosos y células acompañantes y es exarco.

El xilema se dispone como un sistema discreto de paquetes vasculares con vasos solitarios inmersos en esclerénquima conformado por fibras libriformes. Los vasos tienen placas de perforación simple con una inclinación de 30 a 45 grados. Las puntuaciones laterales son principalmente pseudoescaleriformes, aunque también hay frecuentes algunas escaleriformes y helicoidales (fotos 20 y 21).

Los radios son multiseriados con células de paredes delgadas y con abundantes contenidos celulares.

**Médula.** Está compuesta por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes relativamente delgadas, de dos tamaños, las más pequeñas localizadas en la periferia de la misma, mientras que las mayores están en el centro (foto 19).

*Mammillaria colina.*

**Epidermis.** Uniseriada con células de bordes muy irregulares con paredes anticlinales sinuosas.



**Hipodermis.** Constituida de una sola capa de células cuadradas o radialmente alargadas esclerotizadas con paredes relativamente gruesas.

**Córtex.** Se observan dos zonas más o menos diferenciadas, una periférica y otra interna; la primera está constituida por células de clorénquima isodiamétricas y radialmente alargadas de paredes delgadas, con numerosos cloroplastos arreglados alrededor de una vacuola central. Este clorénquima se encuentra localizado principalmente en la zona más externa del córtex y dentro de los tubérculos, asimismo este tejido se encuentra subdividido en dos secciones una externa y otra más interna, la primera se caracteriza por presentar células más pequeñas y la segunda tienen células más grandes. A este nivel se apreciaron escasos pero grandes cristales de oxalato de calcio en forma de drusas.

Por debajo de la zona clorénquimática se observa una transición gradual, no muy marcada, en el que las células disminuyen su contenido de cloroplastos conforme más hacia adentro se localicen. Así la zona interna contiene células parenquimáticas de paredes delgadas de forma isodiamétrica parecidas a las de la zona periférica, solo que ligeramente más pequeñas (foto 22).

Inmersas en el parénquima de esta zona se observaron abundantes trazas vasculares y otra vez escasas y grandes

drusas (foto 22).

**Tejido vascular.** Está constituido por un eustele con haces vasculares colaterales tanto a nivel apical, como medio.

El xilema contiene numerosos vasos angostos y muy cortos, con paredes secundarias engrosadas y formando una hélice. La placa terminal es simple y con una inclinación de 45°. Longitudinalmente se observó un claro arreglo seriado a nivel de los vasos (foto 23). No se observaron fibras.

El floema está concentrado en una inconspicua franja externa a cada paquete vascular.

Los radios vasculares son multiseriados cortos y homocelulares con células procumbentes (foto 24). Dentro de algunas de sus células se vieron pequeños pero abundantes cristales de oxalato de calcio en forma de drusas. En sección sagital se observa dentro de cada radio una traza vascular (foto 24), que se alarga radialmente hacia afuera del cilindro central para dirigirse a cada tubérculo y areóla, esto último puede visualizarse mejor en sección transversal (foto 22). Estas trazas contienen el mismo tipo de vasos que ya se mencionaron.

Los anillos de crecimiento aunque inconspicuos son perceptibles a nivel del xilema en los haces vasculares de la

parte baja de la planta, es decir, la más desarrollada (foto 22).

**Médula.** Compuesta por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes delgadas de dos tamaños, las más pequeñas localizadas en la periferia, mientras que las mayores en el centro; también aquí hay presencia de drusas de oxalato de calcio, aunque escasas (foto 22).

*Ferocactus recurvus.*

**Epidermis.** En crecimiento primario contiene una cutícula cerosa muy gruesa con ornamentaciones en forma de papilas, es uniseriada con células grandes radialmente alargadas.

En crecimiento secundario se observa una peridermis múltiple (de varias capas) (foto 25).

**Hipodermis.** Multiseriada compuesta de células esclerenquimatosas de paredes sumamente gruesas, aproximadamente de tres capas de espesor, interrumpida por frecuentes canales subestomáticos. Asociados a esta capa hay pequeños y numerosos cristales de oxalato de calcio a nivel externo.

**Córtex.** Se diferencia en dos zonas, una periférica y otra interna, la primera ocupa menos de la sexta parte del

total del córtex y está constituida por células de clorénquima radialmente alargadas, de paredes delgadas y con numerosos cloroplastos (foto 26). La zona interna contiene grandes células parenquimáticas isodiamétricas de paredes delgadas, con grandes y frecuentes drusas de oxalato de calcio. También se observan algunas trazas vasculares (foto 27).

**Tejido vascular.** En el nivel apical se observan haces vasculares colaterales concentrados en la parte central del tejido fundamental sin un arreglo específico. A nivel medio el tejido vascular se organiza como un eustele con haces vasculares colaterales separados por tejido parenquimático radial.

En la parte basal el tejido vascular está organizado en cinco grandes paquetes vasculares colaterales separados entre sí por tejido parenquimático (foto 28), y dentro de cada paquete, el xilema se observa organizado en haces separados por radios delgados.

El xilema contiene numerosos vasos con arreglo de pared secundaria helicoidal, todos con placa de perforación simple y con una inclinación de 45°. Longitudinalmente se observó una seriación más o menos clara a nivel de los elementos de vaso. Se perciben claramente de seis a siete anillos de crecimiento (foto 29).

Los radios son generalmente uniseriados, altos y de grandes células erectas, con contenidos celulares.

**Médula.** Compuesta por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes delgadas de dos tamaños, las más pequeñas localizadas en la periferia, mientras que las mayores en el centro; también aquí hay frecuentes drusas de oxalato de calcio (foto 26).

ASPECTOS CUANTITATIVOS DE LOS RESULTADOS.

El análisis cuantitativo correspondiente a los parámetros elegidos para el análisis alométrico y heterocrónico, se hizo tomando solamente en cuenta los datos de las bases de los tallos; las gráficas y los valores de las tablas que corresponden a la parte media y al ápice son más bien ilustrativas. Por lo tanto, el análisis de varianza estima la varianza del modelo correspondiente solo a los datos tomados de las bases. Las razones por las que se hace esto se abordan con detalle en la discusión.

TABLA 1.

Tabla resumen de % de leño en adultos.

Especie	Tamaño (cm.)	% de leño en la Base	% de leño en la Mitad	% de leño en el Apice
<i>Pereskia aculeata</i>	140.0	52.0	28.7	12.8
<i>Opuntia pilifera</i>	8.0	26.0	5.9	5.1
	15.0	25.1	12.8	5.3
	170.0	48.2		
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	8.9	30.8	20.3	2.6
	900.0	35.5		
<i>Mammillaria colina</i>	8.6	37.8	34.7	17.0
	8.9	35.7	35.6	17.7
<i>Ferocactus recurvus</i>	5.3	27.1	21.34	11.1

La tabla 1. muestra la cantidad respectiva de porcentaje de leño que se obtuvo en los individuos maduros (más grandes) de cada una de las especies estudiadas, tomadas a diferentes alturas. Nótese la supremacía en leño de *Pereskia*.

**TABLA 2.**

Tabla de análisis de varianza para los datos de la fig. 4.

Fuente	SC	g.l.	CM	F	SIG.
Longitud	6.9	1	6.9	49.0	***
Especie	3.4	4	0.8	6.0	***
Long * sp.	2.6	4	0.7	5.0	**
Error	2.2	48	0.04		
Error sistemático (entre individuos)	1.7	12	0.1		
Error intrínseco (dentro individuos)	0.5	36	0.02		
Total	15.1	57	0.3		

La tabla 2. muestra el análisis de varianza para el modelo lineal, correspondiente a los datos de las lecturas del porcentaje de leño en la base de los tallos, en función del tamaño de la planta, para cada una de las especies estudiadas.

Además del análisis de varianza del modelo lineal se calculó la razón de la variación explicada, con respecto a la variación total, es decir, el coeficiente de correlación  $r^2$ .

El cual tuvo el valor de:  $r^2 = 1 - (2.23/15.10) = 0.85$ . Lo cual reafirma que en el modelo gran parte de la variación está explicada.

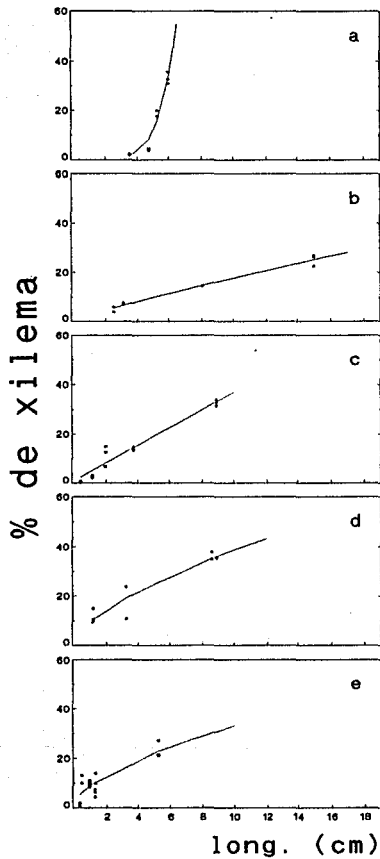


Figura 4. Las gráficas representan la relación alométrica entre la longitud de la planta y el porcentaje de xilema en su sección transversal apartir de los datos tomados a nivel de la base del tallo. Donde a) representa a *Pereskia aculeata*, b) *Opuntia pilifera*, c) *Neobuxbaumia tetetzo*, d) *Mammillaria colina*, y e) a *Ferocactus recurvus*.



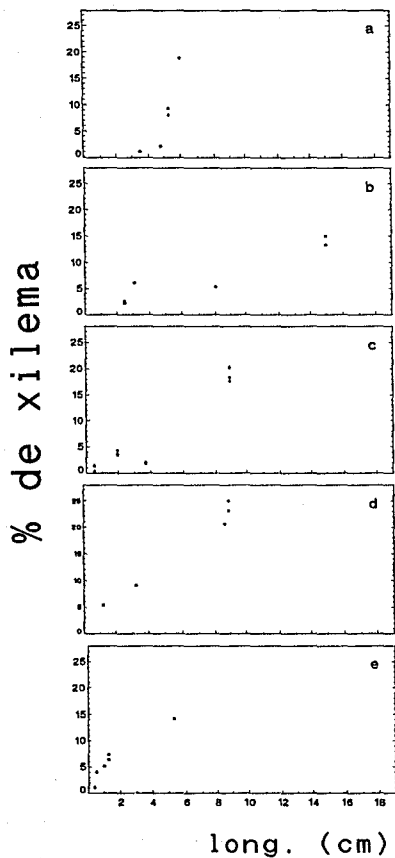


Figura 5. Las gráficas representan la relación alométrica entre la longitud de la planta y el porcentaje de leño en su sección transversal apartir de los datos tomados a nivel de la mitad del tallo. Donde a) es *Pereskia aculeata*, b) *Opuntia pilifera*, c) *Neobuxbaumia tetetzo*, d) *Mammillaria colina*, y e) *ferocactus recurvus*.

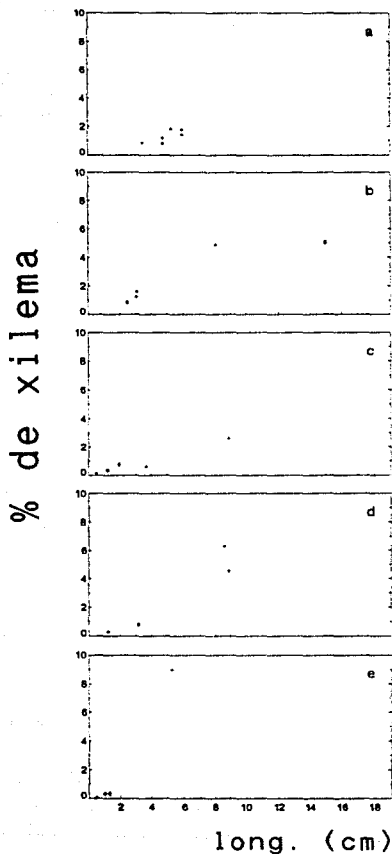


Figura 6. Las gráficas representan la relación alométrica entre el tamaño de la planta y el porcentaje de leño en su sección transversal a partir de los datos tomados a nivel del ápice del tallo. Donde a) es *Fereskia aculeata*, b) *Opuntia pilifera*, c) *Neobuxbaumia tetetzo*, d) *Mammillaria colina*, y e) *Ferocactus recurvus*.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES :

El nivel de especialización que se observa en *Pereskia aculeata* es altamente avanzado, debido al tipo de placas de perforación, puntuaciones laterales, fibras, radios y parénquima leñoso que presenta.

Tal evidencia reafirma la idea de que los primeros representantes de las cactáceas (aquellos que son más parecidos a las típicas dicotiledóneas leñosas arbustivas y arborescentes) tuvieron altos niveles de especialización antes de que la succulencia y otros cambios morfológicos tomaran parte en la diferenciación de las Opuntioideae y Cactoideae (Bailey 1962; Gibson 1973). Es por esto que en el presente trabajo se toma a *Pereskia* como un ejemplo virtual de ancestro.

Sin embargo, como se registró en las descripciones, también se observaron en el xilema secundario de *Pereskia* indicios apenas perceptibles de características anatómicas como las que suelen aparecer en el xilema primario, tales como placas de perforación y puntuaciones escaleriformes; lo cual puede ser un síntoma de que en su evolución progresiva especies como ésta sean susceptibles a la pedomorfosis.

Por otro lado, *Opuntia* contiene más rasgos en el xilema secundario que tienden a parecerse más a los que presenta

*Pereskia* en el xilema primario. Por ejemplo, se observa una mayor abundancia de vasos con puntuaciones helicoidales y escaleriformes, aunque en general el grueso de los elementos de vaso presentan placas de perforación simple y puntuaciones pseudoescaleriformes. Es interesante destacar que en su conjunto este leño presenta una condición bastante avanzada, ya que sus radios son homocelulares y multiseriados, su parénquima axial es paratraqueal no lignificado y parece haber una seriación evidente a nivel de los elementos de vaso. En *Neobuxbaumia* también se observó un aumento en la proporción de vasos con puntuaciones escaleriformes, en relación con las especies anteriores; no obstante, que sus demás características son en general especializadas (radios multiseriados y homocelulares, vasos principalmente con puntuaciones pseudoescaleriformes, el parénquima axial es paratraqueal, etc.). Las puntuaciones alternas no se vieron en las preparaciones, probablemente porque el individuo que se utilizó aún era bastante joven, pero Gibson (1973) reporta que los leños de *Neobuxbaumia* sí tienen en sus elementos de vaso abundantes puntuaciones alternas.

Tanto *Mammillaria* como *Ferocactus*, tienen leños muy especializados, debido a que además del tipo de radios y parénquima axial que presentan, en vista tangencial se observó una clara seriación a nivel de los elementos de vaso. Sin embargo, el tipo de puntuaciones que presentan en sus vasos practicamente ya sólo son helicoidales y a diferencia de las tres especies anteriores no presentan fibras, de aquí

que Gibson (1973) haya dividido a las cactáceas en "fibrosas" y "no fibrosas". Tal clasificación encierra cuestiones muy interesantes que tienen que ver tanto con su ecología como con su evolución. Para Gibson (1973) parece ser evidente que existe una correlación entre las fibras y la ausencia de pedomorfosis, por lo que él dice que los leños fibrosos son "más adultos" que los que no tienen fibras. Para otros autores, como Carlquist (1988) una condición no fibrosa y de bajo porcentaje de xilema puede ser, en efecto, consecuencia de una evolución pedomórfica, pero también puede representar una adaptación ecofisiológica de acuerdo con las exigencias de la forma y el tamaño de la planta, que sin embargo, también puede o no ser producto de una tendencia pedomórfica. Lo cierto es que la forma y el tamaño de los tallos son un factor importante para el tipo de estructura anatómica que se necesita; por ejemplo, las cactáceas globosas o en forma de barril no contienen fibras para sostenerse en pie, mientras que las columnares y arborescentes si las presentan por fuerza; de hecho uno de los puntos débiles de las columnares como la *Neobuxbaumia* es su baja resistencia mecánica, no obstante que son cactáceas fibrosas. De hecho una manera de solucionarlo es usando a los elementos de conducción como estructuras suplementarias de resistencia mecánica, de aquí que los vasos en las cactáceas columnares y arborescentes sean mucho más largos de lo que se esperaría, y más si los comparamos con las longitudes observadas en las cactáceas con crecimiento menor (globoso, cespitoso, de barril etc.), de hecho se ha observado una correlación importante entre el

hábito de crecimiento (arquitectura y tamaño de la planta) con la longitud de los elementos de vaso y las fibras (Gibson 1973).

Comunmente, se ha tendido a pensar en términos de un incremento en la adaptación hacia la xeromorfia del leño como una generalización dentro de la mayoría de las plantas sujetas a menudo o en alguna época del año a estres hídrico. Esto significa, que las características anatómicas del xilema que hacen más segura la conducción del agua son seleccionadas positivamente y esto parece ser verdad en muchos casos (Carlquist 1977). Sin embargo, como en las cactáceas esta filogenia es probablemente contraria bajo condiciones especiales.

Por lo tanto, un aspecto importante, que ya ha sido ensayado varias veces se refiere al hecho de que muchas de las variaciones anatómicas que se observan entre las especies de la familia se deben a las correlaciones que pueden existir entre las diferentes formas de crecimiento y el tipo de hábitat que las especies ocupan (Gibson 1973, 1975, 1976; Carlquist 1966, 1975). Por ejemplo, las dos funciones principales de los elementos traqueales y de vaso, la conducción y el soporte mecánico son mutuamente antagónicos y tienen una gran influencia sobre el tipo de anatomía vascular del leño. Las morfologías que mejoran el transporte de agua generalmente tienden a debilitar el eje (Gibson 1973; Bailey 1953); de este modo en especies con altas tensiones sobre el

xilema (causadas por el estrés hídrico), los elementos de vaso están reforzados para resistir el colapso y para evitar los embolismos con gruesas paredes, diámetros estrechos y una relación longitud-diámetro relativamente baja. Por el contrario en situaciones de bajas tensiones del xilema uno tiende a encontrar células conductoras más amplias y largas de paredes delgadas (Carlquist, 1975).

Tales condiciones pudieron haberse creado en las cactáceas gracias al desarrollo de la succulencia como adaptación clave para una evolución pedomórfica, ya que la succulencia es capaz de aislar al cambium vascular del ambiente xérico exterior y restarle presión selectiva en favor de un leño xeromórfico, lo cual es consistente con el que las cactáceas tengan muy altos potenciales hídricos y siempre en períodos de extremo estrés, las diferencias en las tensiones del xilema son mínimas. Gracias a esto, las cactáceas a pesar de ser plantas que viven en ambientes secos y estresantes presentan un leño más bien mesomórfico, carente de las estrategias anatómicas para una conducción más segura como la que se necesita en los ambientes como éstos.

Ahora bien, si los elementos teóricos más fuertes sobre la evolución del leño hasta ahora son aquellos que se basan en las grandes tendencias de la evolución del xilema, deben entonces ser los utilizados para en las investigaciones posteriores explicar la evolución del leño en las cactáceas.

En consecuencia, la hipótesis que hasta ahora parece ser la más completa y metodológicamente accesible para explicar la evolución y la anatomía resultante del leño en plantas con tendencia a ser suculentas es la de la "paedomorphosis", (Carquist 1962a), término que describe muy bien a un síndrome convergente de características, que se originan como resultado de que las rutas de desarrollo sean incompletas o que sean completas pero con una velocidad considerablemente menor; de aquí que la planta adulta "retenga" formas juveniles.

El camino para comprender mejor la ontogenia y evolución de las especies que presentan esta expresión morfológica ha sido basado en las alteraciones en la velocidad y tiempo que pueden ocurrir durante el desarrollo ("heterocronía"), abordadas cuantitativamente a través de parámetros alométricos. Alberch (1979) y Gould (1977) son ahora algunos de sus principales teóricos y estudiosos.

Toda la evidencia descriptiva reunida hasta ahora parece llevarnos hacia una conclusión lógica, inevitable y consistente con la actual filogenia de las cactáceas; en donde la evolución del grupo parece haber sido conducida por heterocronía a partir de especies como las de la subfamilia Pereskioideae hasta las formas más especializadas y diversificadas de la subfamilia Cactoideae, en un paralelismo entre ontogenia y filogenia capaz de producir un fenómeno filogenético llamado recapitulación inversa, en donde los



organismos durante su ontogenia solo pueden alcanzar los estados juveniles del ancestro.

Cuando se utilizan los parámetros alométricos para comparar ontogenias de especies diferentes (especialmente cuando la heterocronía es el interés) pueden surgir problemas importantes durante la elaboración del modelo y en la interpretación de los resultados.

La forma ideal para analizar diferentes ontogenias es observando cómo cambian forma, tamaño y sus respectivas tasas de crecimiento con respecto a la ontogenia del ancestro y también con respecto al tiempo en que se llevan a cabo. De este modo se pueden entender integralmente cuáles de estos parámetros se han alterado con respecto al tiempo y como lo han hecho.

El tiempo obviamente está dado por la edad del sujeto que se analiza, pero si por el contrario, los datos de edad son insuficientes o nulos, se pueden utilizar en su lugar los datos de tamaño como equivalentes, siempre y cuando las especies comparadas incrementen su tamaño de manera correlacionada con la edad, y que sus tallas finales sean parecidas (Gould 1977). Cuando esto no es posible el análisis heterocrónico basado en la alometría respecto al tamaño decrece bastante en exactitud y calidad.

De hecho en el presente trabajo se presentó este problema, ya que se tuvieron que tomar tamaños en lugar de edades por razones prácticas, aunque no eran equiparables si se tomaban todos los datos hasta los adultos. Por ejemplo, *Ferocactus* y *Mammillaria* ya han terminado su desarrollo cuando miden aproximadamente 6 cm. (son adultos) y *Neobuxbaumia* o *Pereskia* al mismo tamaño son todavía plántulas.

Una manera de remediar esto es omitir los estadios adultos o cuando menos los extremos que claramente se salen del campo visual que engloba a todas las especies, comparando así solamente los estadios juveniles, no obstante que tal alometría estática resulte en una pérdida de información. A pesar de todos estos contratiempos aún se pueden sacar buenas e importantes conclusiones de los esquemas alométricos utilizados. Como se ve en la fig.(4) las gráficas a, b, c, d y e, que pertenecen respectivamente a *Pereskia*, *Opuntia*, *Neobuxbaumia*, *Mammillaria* y *Ferocactus* representan la relación alométrica entre el tamaño de la planta y el porcentaje de leño en su sección transversal, con datos tomados en la base del mismo. El hecho de que fueran tomados en las bases minimiza un poco el error de omitir los estadios adultos, ya que en esta parte de la planta el leño está más desarrollado y equivale a haber tomado estadios mayores.

La primera diferencia importante que se nota a simple vista es entre *Pereskia* y las demás especies, ya que ésta

tiene una pendiente mucho más pronunciada (5.075) en comparación con todas las demás, que en general no son muy diferentes entre sí (0.867, 1.527, 0.587 y 0.732). Esto indica que *Pereskia* tiende a tener una tasa de desarrollo mayor. Además, según los datos de los adultos presentados en la tabla 1, ninguna de las otras especies alcanza el porcentaje de leño que *Pereskia* en su etapa adulta. Lo cual también se ilustra en las secuencias fotográficas A, B, C, D y E.

De acuerdo con los datos alométricos correspondientes a las bases, transformados a logaritmos y ajustados a un modelo lineal, el análisis de varianza que se puede apreciar en la tabla 1 indica como la varianza total del modelo puede ser explicada por ciertos factores significativos que influyen en el modelo. Esto es, el primer factor importante es la variable independiente longitud de los individuos, ya que es uno de los elementos que significativamente ( $P < 0.01$ ) afecta la forma en que se da la relación con la variable porcentaje de leño, de aquí se reafirma que se trabajó con una relación alométrica de dos variables. Otro factor que ayuda a entender el comportamiento de los datos, es la especie ( $P < 0.01$ ), lo cual es también consistente con el modelo, pues significa que realmente la cantidad de leño se comporta diferente de acuerdo a la especie. El último factor importante es la interacción especie-longitud, también altamente significativo ( $P < 0.25$ ) y que representa la diferencia de las pendientes de las especies descendientes con respecto al ancestro

(*Pereskia*), o sea, que la velocidad en el incremento del porcentaje de leño es significativamente mayor en *P. aculeata*.

Es claro, que dentro de las cactáceas todos los grupos derivados no van realmente de acuerdo con el patrón normal de las grandes tendencias de la evolución del xilema, aunque estas plantas se hayan originado recientemente y tengan un alto nivel de especialización. Todos los datos mostrados anteriormente apoyan la idea de que la pedomorfosis existe en los leños de las cactáceas, sin embargo, son insuficientes para evaluar fielmente a los procesos que condujeron a dichas plantas a esta condición morfológica. Para tal propósito serían de gran utilidad datos o modelos que relacionen dentro de cada grupo la edad con el tamaño de la planta. Ahora que si lo que se quiere es entender mejor el fenómeno de la pedomorfosis en las suculentas en general, una buena opción sería utilizar plantas cuyos ciclos de vida fueran lo más cortos posibles.

Lo cierto, es que este estudio es uno de los primeros de su tipo que se realizan en las cactáceas, a pesar de que todavía existen muchos aspectos de su evolución y desarrollo que se desconocen, por ejemplo, sería sumamente interesante incluir en un estudio posterior a las cactáceas trepadoras y las épifitas cuya filogenia es prácticamente desconocida y, por lo tanto de gran importancia evolutiva.



Foto 1. *Pereskia aculeata* corte transversal; peridermis y dermis.  
Campo claro. x 100.

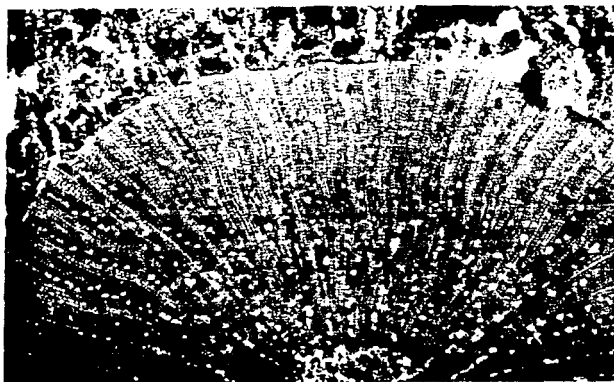


Foto 2. *Pereskia aculeata*; corte transversal en la base de un tallo  
adulto; panorámica del xilema. Campo claro. x 25.



Foto 3. *Pereskia aculeata*; corte radial; transición de vasos.  
Contraste de fases x 200.



Foto 4. *Pereskia aculeata*; corte radial; vasos pseudoescaleriformes.  
Contraste de fases x 400.



Foto 5. *Pereskia aculeata*; corte sagital; vasos con puntuaciones alternas, entre fibras y radios. Contraste de fases x 400.

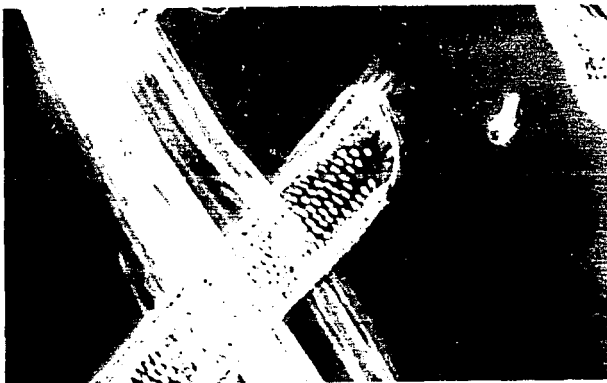


Foto 6. *Pereskia aculeata*; disociado; vaso con puntuaciones alternas y fibras. Contraste de fases x 400.



Foto 7. *Pereskia aculeata*; disociado; fibrotraqueidas en transición.  
Contraste de fases x400.



Foto 8. *Pereskia aculeata*; corte radial; fibra septada del floema.  
Contraste de fases x200.



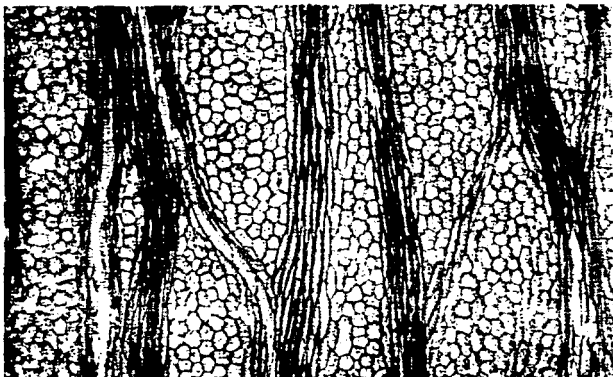


Foto 9. *Pereskia aculeata*; corte sagital; radios multiseriados limitados por fibras y vasos. Campo claro x 100.

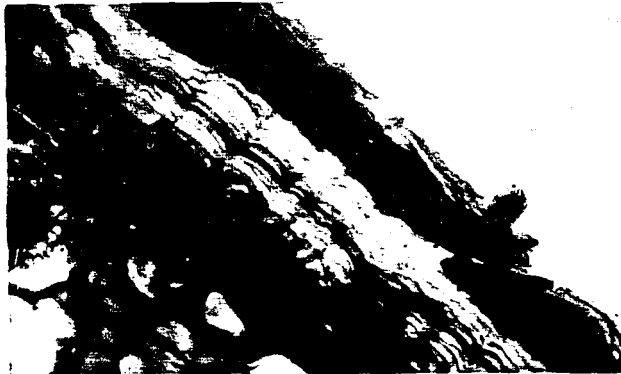


Foto 10. *Opuntia pilifera*; corte transversal; Peridermis e hipodermis, la última con numerosas y pequeñas drusas. Campo claro x200.



Foto 11. *Opuntia pilifera*; corte transversal; panorámica de xilema y conductos mucilaginosos en un cladodio maduro. Campo claro x 25.

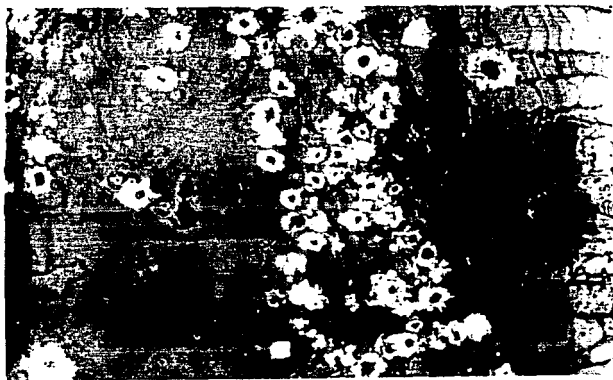


Foto 12. *Opuntia pilifera*; corte transversal; detalle de conducto mucilaginoso con drusas, adyacente se observa floema (en obscuro). Contraste de fases x100.

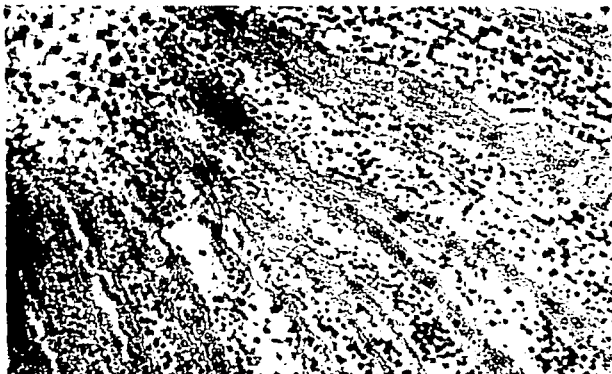


Foto 13. *Opuntia pilifera*; corte transversal; panorámica de xilema, radios y parte de la médula; con abundantes drusas de oxalato de calcio. Campo claro x 25.



Foto 14. *Opuntia pilifera*; disociado; vasos con engrosamientos helicoidales de la pared secundaria y fibras. Contraste de fases x 100.



Foto 15. *Opuntia pilifera*; disociado; vasos con puntuaciones pseudoescaleriformes. Contraste de fases x200.

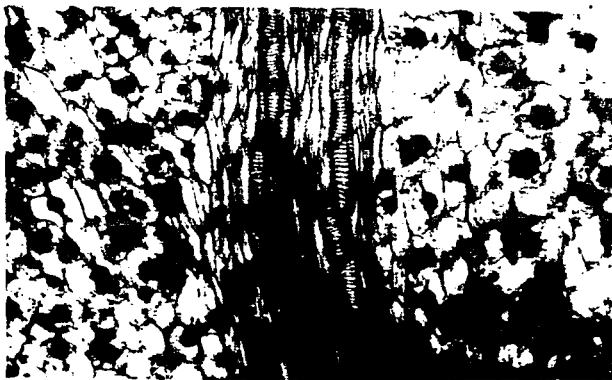


Foto 16. *Opuntia pilifera*; corte sagital; vasos con ornamentaciones pseudoescaleriformes y fibras. Campo claro x100.



Foto 17. *Opuntia pilifera*; disociado; fibrotraqueidas y fibras. Contraste de fases x100.

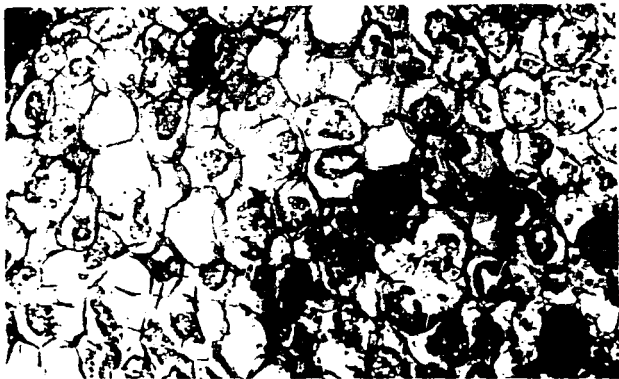


Foto 18. *Neobuxbaumia tetetzo*; corte transversal; córtex con clorénquima. Campo claro x100.

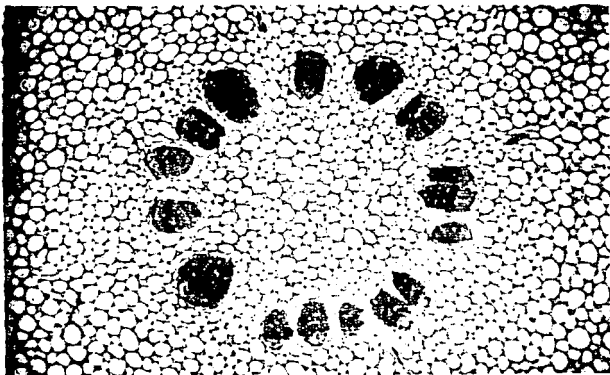


foto 19. *Neobuxbaumia tetetzo*; corte transversal; panorámica del típico eustele con haces vasculares arregados en paquetes colaterales; tomada en la parte superior de un adulto. Campo claro x25.

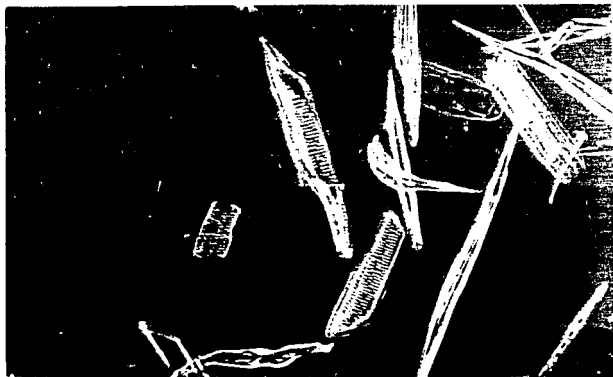


Foto 20. *Neobuxbaumia tetetzo*; disociado del xilema secundario; vasos con puntuaciones pseudoescaleriformes, largas ligulas y placas de perforación simple. Contraste de fases x100.

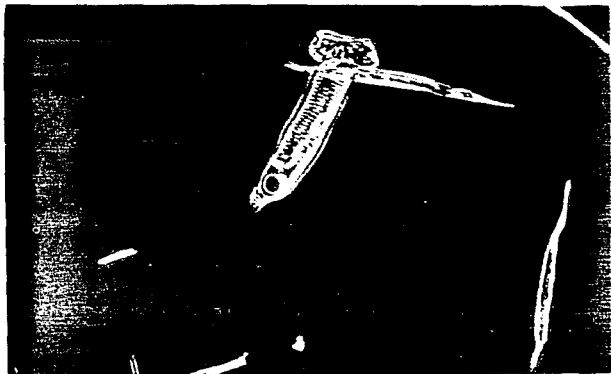


Foto 21. *Neobuxbaumia tetetzo*; disociado del xilema secundario; vaso pseudoescaleriforme con placa de perforación simple. Contraste de fases x 100.



Foto 22. *Mammillaria colina*; corte transversal en la base del adulto; panorámica del xilema y floema (paquetes vasculares), córtex, médula y trazas vasculares. Campo claro x 25.

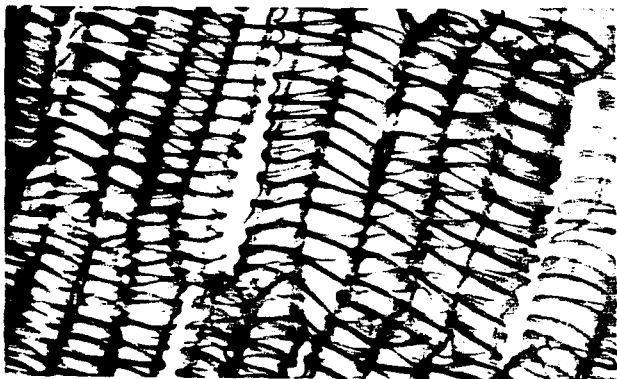


Foto 23. *Mammillaria colina*; corte sagital; vasos con engrosamientos helicoidales de la pared secundaria. Campo claro x100.

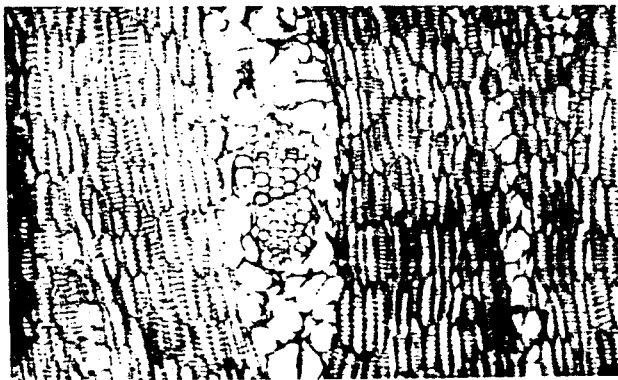


Foto 24. *Mammillaria colina*; corte sagital; radio con una traza vascular. Campo claro x100



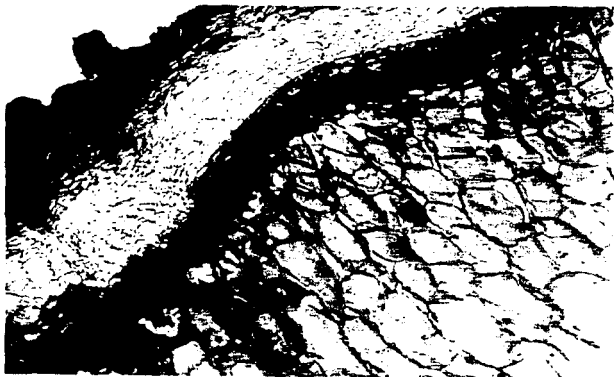


Foto 25. *Ferocactus recurvus*; corte transversal en la base del tallo; Peridermis múltiple. Contrastase de fases x100.



Foto 26. *Ferocactus recurvus*; corte transversal; Clorénquima. Campo claro x100.

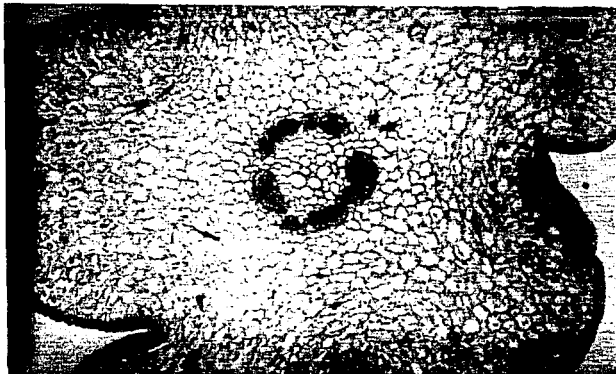


Foto 27. *Ferocactus recurvus*; corte transversal en la parte media del tallo; En esta panorámica se observan dentro del córtex trazas vasculares (manchas y líneas oscuras). Campo claro x 25.

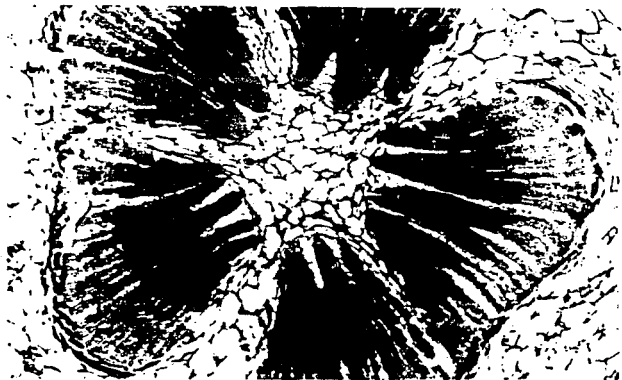
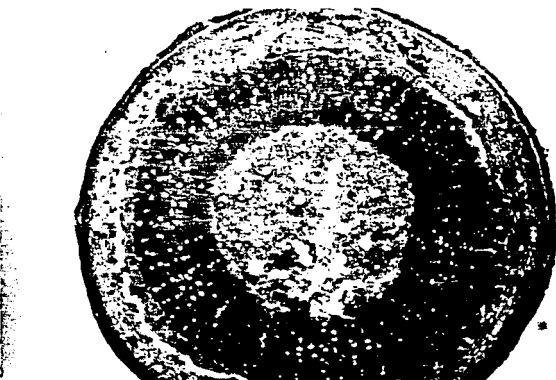


Foto 28. *Ferocactus recurvus*; corte transversal en la base del adulto; cinco paquetes vasculares con crecimiento secundario. Campo claro x 25.



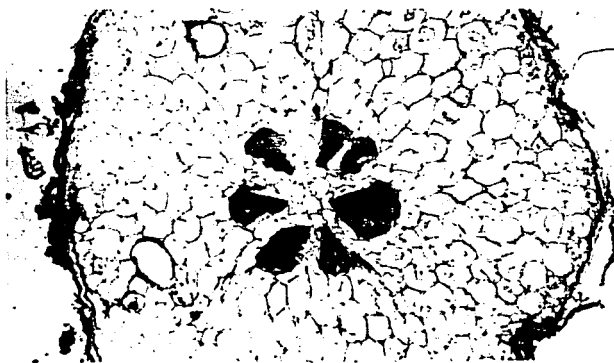
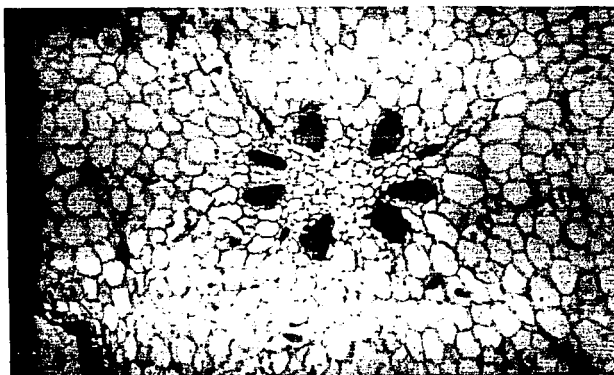
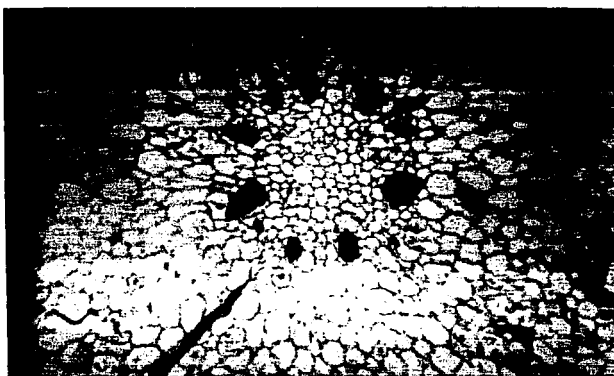
Foto 29. *Ferocactus recurvus*; disociado; vasos con engrosamientos helicoidales. Contraste de fases x 100.



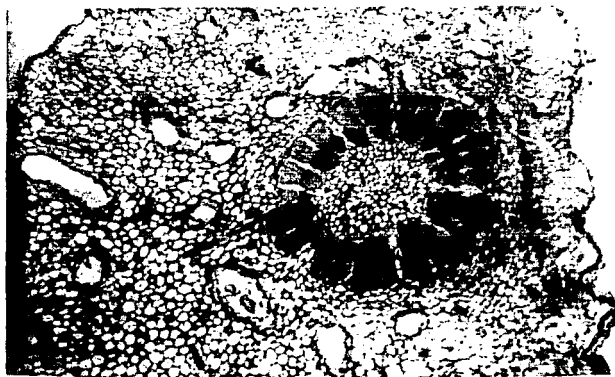
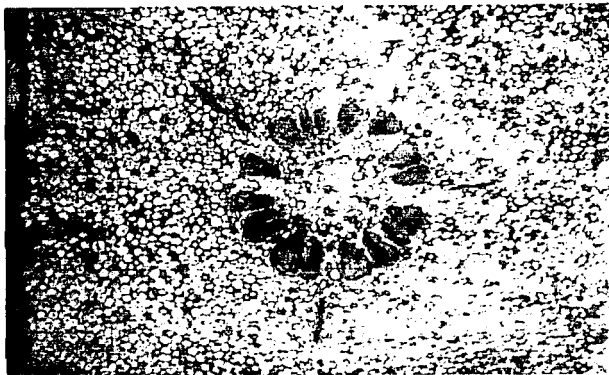
Secuencia A. Maduración leñosa de *Pereskia aculeata* conforme avanza la ontogenia. De arriba hacia abajo.



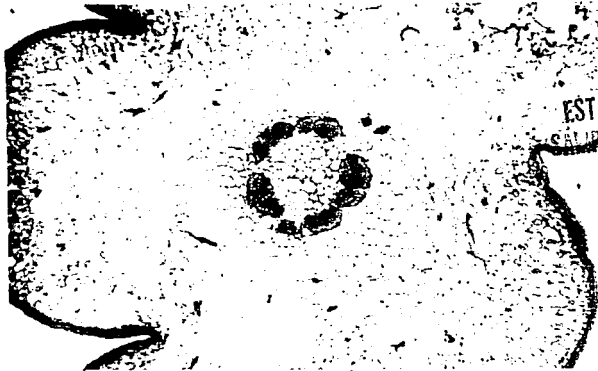
Secuencia B. Maduración leñosa de *Opuntia pilifera*. Conforme avanza la ontogenia de arriba hacia abajo.



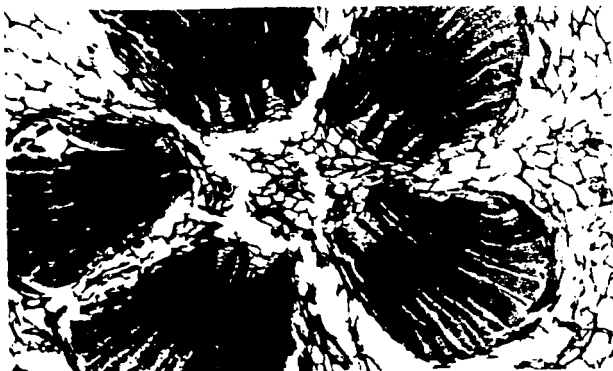
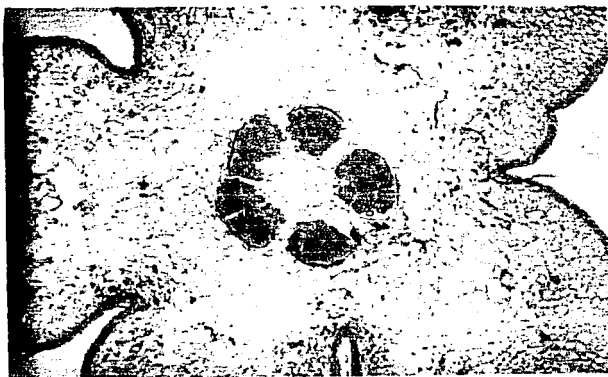
Secuencia C. Maduración leñosa de *Neobuxbaumia tetzo*, conforme avanza la ontogenia. El desarrollo se observa de arriba hacia abajo.



Secuencia D. Maduración del leño en *Mammillaria colina* conforme avanza la ontogenia. De arriba hacia abajo se observa la maduración.



ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA



Secuencia E. Maduración del leño en *Feroocactus recurvus* conforme avanza la ontogenia. La maduración se ilustra de arriba hacia abajo.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA



REFERENCIAS:

- Alberch, P. et al. 1979. **Size and shape in ontogeny and phylogeny.** *Paleobiology*, 5(3). 296-317.
- Alexander, J.D. 1940. Plant microtechnique McGraw Hill. New York, 154. pp.
- Anderson, L.C. 1972. **Studies on *Bigelowia* (Asteraceae), II. Xilary comparisons, woodiness, and paedomorphosis.** *Journal of Arnold Arboretum*, 53: 499-514.
- Bailey, I.W. 1923. **The cambium and its derivate tissues. IV. The increase on girth of the cambium.** *American Journal of Botany*, 10: 499-509.
- Bailey, I.W. 1944b. **The development of vessels in angiosperms in morphological research.** *American Journal of Botany*, 31: 421-428.
- Bailey, I.W. 1957. **The potentials and limitations of wood anatomy in study of the phylogeny and clasification of angiosperms.** *Journal of Arnold Arboretum*, 38: 243-254.
- Bailey, I.W. 1960. **Comparative anatomy of the leafbearing Cactaceae, I. Foliar vasculature fo *Pereskia*, *Pereskiopsis* and *Quiabentia*.** *Jour. Arnold Arb.*, 41: 341-356.
- Bailey, I.W. 1961a. **II. Structure and distribution of sclerenchyma in the phloem of *Pereskia*, *Pereskiopsis* and *Quiabentia*.** *Jour. Arnold Arb.*, 48: 144-156.
- Bailey, I.W. 1961b. **III. Form and distribution of sclerenchyma in *Pereskia*, *Pereskiopsis* and *Quiabentia*.** *Jour. Arnold Arb.*, 42: 334-346.
- Bailey, I.W. 1962. **VI. The xylem of *Pereskia sacharosa* and *Pereskia aculeata*.** *Jour. Arnold Arb.*, 43: 376-383.
- Bailey, I.W. 1963a. **VII. The xylem of pereskias from Peru and Bolivia.** *Jour. Arnold Arb.*, 44: 127-137.
- Bailey, I.W. 1963b. **VIII. The xylem of pereskias from Southern Mexico and Central America.** *Jour. Arnold Arb.*, 44: 211-221.

- Bailey, I.W. 1963c. IX. The xylem of *Pereskia grandifolia* and *Pereskia bleo*. Jour. Arnold Arb., 44: 222-231.
- Bailey, I.W. 1964. XI. The xylem of *Pereskiaopsis* and *Quiabentia*. Jour. Arnold. Arb., 45: 141-149.
- Bailey, I.W. 1966. The significance of the reduction of vessels in Cactaceae. Jour. Arnold. Arb., 47: 288-292.
- Bailey, I.W. & L.M. Srivastava. 1962. Comparative Anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. IV. The fusiform initials of the cambium and their derivatives. Jour. Arnold Arb, 43: 187-202.
- Bailey, I.W. & Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. Proc Am Acad Arts Sci, 54: 149-204.
- Barghoorn, E.S. 1940. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays of the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. American Journal of Botany, 27: 918-928.
- Barghoorn, E.S. 1941a. II. Modification of multiseriate and uniseriate rays. Amer. Jour. Bot., 28: 273-282.
- Barghoorn, E.S. 1941b. III. The eliminations of rays. Bulletin Torrey of Botany, 68: 317-325.
- Beer, G.R. DE 1930. Embriology and evolution. Oxford.
- Boke, N.H. 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. Bioscience, 30: 605-610.
- Bravo, E.H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. 1, Universidad Nacional Autónoma de México, 743 pp.
- Carlquist, S. 1961. Comparative plant anatomy. New York, 420 pp.
- Carlquist, S. 1962a. A theory of pedomorphosis in dicotyledoneous woods. Phytomorphology, 12: 29-45.
- Carlquist, S. 1966. Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution. Aliso, 6(2): 25-44.

- Carlquist, S. 1969a. Wood anatomy of Lobelioideae (Campanulaceae). *Biotropica*, 1: 47-72.
- Carlquist, S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press. Berkeley, 315 pp.
- Carlquist, S. 1977d. Ecological factors in wood evolution a floristic approach. *Amer. J. Bot.*, 64: 887-896.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy (Sistematic, Ecological and Evolutionary aspects of Dicotyledon wood). Springer-Verlag, New York., 435 pp.
- Cortes, B.F. 1980. Histología vegetal básica. Blume, 5 pp.
- Curtis, J. 1986. Microtecnia vegetal. Ediciones Pegaso, S.A. México 106 pp.
- Cheadle, V.I. 1943. The origin and certain trends of specialization of vessel in the Monocotyledoneae. *Amer. J. Bot.*, 30: 11-17.
- Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. 2a. ed. Omega, S.A. Barcelona 779 pp.
- Frost, F.H. 1930a. Specialization in Secondary xylem in dicotyledons. I. Origin of vessel. *Botanical Gazet*, 89: 67-94.
- Frost, F.H. 1930b. II. Evolution of end wall of vessel segment. *Bot. Gaz.*, 90: 198-212.
- Frost, F.H. 1931. III. Specialization of lateral wall of vessel segment. *Bot. Gaz.*, 91: 88-96.
- Gibson, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica*, 5:29-65.
- Gibson, A.C. 1977a. Wood anatomy of Opuntias with cylindrical to globular stems. *Bot. Gaz.*, 138: 334-351.
- Gibson, A.C. 1977b. Vegetative anatomy of Maihuenia (Cactaceae) with some theoretical discussion fo ontogenetic change in xylem cell types. *Bulletin of Torrey Botany Club.*, 104: 35-48.
- Gibson, A.C. 1978b. Wood anatomy of platyopuntias. *Aliso*, 9: 279-307.
- Gibson, A.C. 1978c. Dimorphism of secondary xylem in two species of cacti. *Flora*, 167: 403-408.

- Gould, S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Harvard Univ. Press; Cambridge, Mass. 501 pp.
- Healy, M.J.R. 1988. GLIM: An introduction. Clarendon Press. Oxford, 130 pp.
- Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw Hill. New York, 488 pp.
- Kribs, D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. Bot. Gaz., 96: 547-557.
- Mauseth, J.D. 1984a. Introduction to cactus anatomy, Part 5. Cactus and Succulent Journal (Los Angeles). 56: 56-62.
- Mauseth, J.D. 1984b. Part 9. Primary and Secondary Growth. Cactus and Succulent Journal (Los Angeles), 56: 181-191.
- Nobel & Gibson. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, 286 pp.
- Roth, I. 1964. Microtecnia vegetal. Universidad Central de Venezuela.
- Sass, E.J. 1961. Botanical Microtechnique. Third edition. The Iowa State University Press. Ames. Iowa, 225 pp.