



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS

55  
2ej.  
SEAN 177 5831  
AUTORIDAD  
1703  
1994

"ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y CARIOLÓGICO DE  
*Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb. Y  
*Pachycereus* aff. *weberi* (J. Coulter) Backeb.  
(CACTACEAE)"

TESIS

Que para obtener el Título de

BIÓLOGO

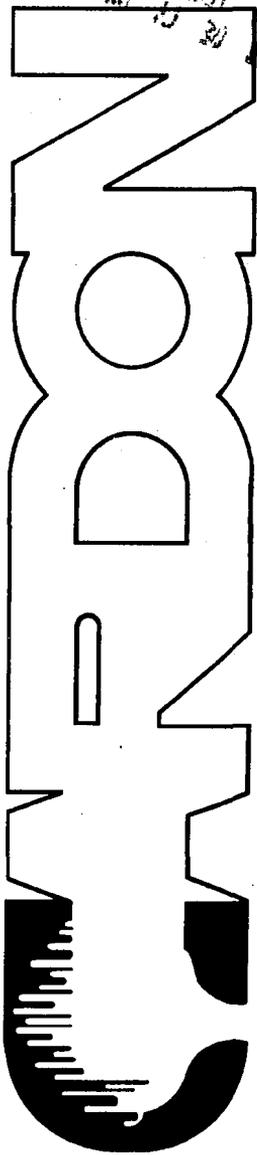
Presenta

Susana Gama López

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



México, D.F., 1994





## **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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
División de Estudios  
Profesionales  
Exp. Núm. 55

M. EN C. JOAQUIN CIFUENTES BLANCO  
Jefe de la División de Estudios Profesionales  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Presente.

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó la pasante Gama López Susana.

con el título: "ANÁLISIS MORFOLOGICO Y CARIOLOGICO DE Pachycereus weberi (J. Coulter) Backeb. Y Pachycereus aff. weberi (J. Coulter) Backeb. (CACTACEAE)"

consideramos que reúne los méritos necesarios para obtener el título de Biólogo.

Comunicamos lo anterior para los fines a que haya lugar.

Atentamente.  
México, D.F., a de mayo de 1994.

- |     |            |                  |                     |       |
|-----|------------|------------------|---------------------|-------|
| 1.- | Biól.      | Pedro            | Mercado Ruaro       |       |
|     | grado      | Nombre(s)        | Apellidos completos | firma |
| 2.- | M. en C.   | María Hilda      | Flores Olvera       |       |
|     | grado      | Nombre(s)        | Apellidos completos | firma |
| 3.- | Dra.       | Patricia Dolores | Dávila Aranda       |       |
|     | grado      | Nombre(s)        | Apellidos completos | firma |
| 4.- | Sup. Dr.   | Fernando         | Chiang Cabrera      |       |
|     | grado      | Nombre(s)        | Apellidos completos | firma |
| 5.- | Sup. Biól. | Angel Salvador   | Arias Montes        |       |
|     | grado      | Nombre(s)        | Apellidos completos | firma |

NOTA: El interesado deberá ponerse de acuerdo con el jurado para fijar fecha (día y hora) del examen, para evitar problemas de asistencia. ES IMPORTANTE LA PUNTUALIDAD.

## **A MIS PADRES**

**Lolita y Luis**

Por su cariño y esfuerzo inagotable.  
Porque gracias a su gran apoyo he podido  
llegar hasta aquí.

## **A MIS HERMANOS**

**Lupita, Juan Luis, Heriberto  
Jorge, Javier, Aida, Mónica  
Cynthia y Carina**

Por su gran cariño y apoyo

## **A MIS AMIGOS**

**Lety, Alfredo y Ninel**

Por su infinita amistad

**A Oscar**

La mitad de tú amor me ennoblece y levanta  
La mitad de tú azul resplandece mi mal corazón...

La mitad de tú amor me transforma y anuncia a volver  
desde un fondo de un mundo terrible y de corto soñar...

Sólo un poco y de a tanto quisieras amarme bien,  
porque basta de tí, sólo con la mitad de tú amor...

porque basta sólo con la mitad del amor.

**Amaury Pérez**

Vuelvo/ quiero creer que estoy volviendo  
con mi peor y mi mejor historia  
conozco este camino de memoria  
pero igual me sorprende

hay tanto que no llega nunca  
tanta osadía tanta paz dispersa  
tanta luz que era sombra y viceversa  
y tanta vida trunca

vuelvo y pido perdón por la tardanza  
se debe a que hice muchos borradores  
me quedan dos o tres viejos rencores  
y sólo una confianza

**Mario Benedetti**

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi profundo agradecimiento al Biól. Pedro Mercado Ruaro, por aceptarme como su alumna, por la constante asesoría y apoyo que me brindo durante el desarrollo de este trabajo, por su enseñanza y sobre todo por su amistad.

A la Dra. Patricia D. Dávila Aranda, la M.en C. Hilda Flores Olvera, al Dr. Fernando Chiang y al Biól. A. Salvador Arias Montes, por la revisión crítica del manuscrito y acertadas correcciones al mismo.

Al Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por otorgarme las facilidades para la realización del trabajo de campo, laboratorio y gabinete.

Al Dr. Alfonso Delgado Salinas, la Dra. Patricia D. Dávila Aranda y el Dr. José Luis Villaseñor, por su apoyo durante la dirección del Departamento de Botánica y/o Herbario Nacional (MEXU).

Al Dr. Fernando Chiang Cabrera, por sus constantes y valiosas observaciones en diferentes fases de este estudio.

A la Dra. Helia Bravo Hollis, por sus valiosos comentarios y por darme acceso a su biblioteca.

Al Dr. Daniel J. Pinkava, de la Universidad de Tempe, Arizona, por compartir sus amplios conocimientos sobre la citogenética en cactáceas, por proporcionarme información para este trabajo y por su hospitalidad.

Quiero hacer un reconocimiento especial a mis grandes amigos, ya que conté con su ayuda y entusiasmo en todo momento:

- Biól. J. Alfredo Wong León por su valiosa ayuda y asesoría para el uso de diferentes programas de computo, por la elaboración de las figuras 16, 36, 37 y 38, y el trabajo fotográfico.

- Biól. Ma. Leticia Torres Colín, por sus comentarios en el capítulo de la zona de estudio y en la revisión crítica del manuscrito.

Al Biól. A. Salvador Arias Montes por su ayuda incondicional que me brindo desde los inicios de esta tesis, por su asesoría y comentarios en la taxonomía de la familia Cactaceae, por facilitarme literatura y material fotográfico.

A los curadores de los herbarios consultados por permitirme el acceso y uso de la colección correspondiente al género *Pachycereus* de la familia Cactaceae.

Al Dr. Ricardo Peralta y Fabi por las facilidades para el uso del microscopio electrónico de barrido del laboratorio de Micromecánica del Instituto de Ingeniería de la UNAM.

Al Sr. Orlando Palacios (Instituto de Ingeniería, UNAM) por la ayuda técnica para la obtención de microfotografías de la cubierta seminal.

A mis amigos y compañeros Biól. A. Salvador Arias Montes, Pas. de Biól. Ulises Guzmán Cruz, Biól. Gabriel Flores Franco, Biól. Pedro Mercado Ruaro, Biól. Rosalba Hernández Flores y Biól. Jorge Sánchez Ken, por su ayuda y compañía en el arduo trabajo de campo, así como por las tremendas espinadas que sufrieron.

A la M. en C. Marú García Peña, encargada de Intercambio y Préstamos del Herbario Nacional (MEXU), por su ayuda en la solicitud de ejemplares de préstamo y búsqueda del material colectado por F.A.C Weber en 1864.

A la Dra. María de Lourdes Rico, quien amablemente me facilitó y consiguió literatura muy valiosa para mi trabajo.

A la Biól. Carmen Loyola Blanco, responsable de Fotografía Científica del Instituto de Biología de la UNAM, por su apoyo en el trabajo de revelado e impresión de fotografías.

A Felipe Villegas Máquez, dibujante del Instituto de Biología de la UNAM, por facilitarme mapas de la República Mexicana para utilizarlos como material base.

Al Arq. G. Heriberto Gama López, por el diseño de la portada, por la realización de la figura 1 y por sus sugerencias en la parte gráfica.

A la Act. Luisa A. Carrillo Bautista, por su ayuda y asesoría en la hoja de cálculo Lotus 3.2, para la obtención de los índices inter e intracromosomal.

A la Srita. María de la Luz Salas Hernández, encargada de la Biblioteca de Botánica, por su gran ayuda en la búsqueda de la literatura consultada.

A la Dra. Lucía Guayda, por su amistad y ayuda en la exposición de mi tesis.

A todos los compañeros y amigos del Herbario Nacional (MEXU), del Instituto de Biología de la UNAM y de la Facultad de Ciencias de la UNAM, que de alguna manera hicieron posible la culminación de mi tesis.

## CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	VIII
LISTA DE FIGURAS	IX
RESUMEN	XI
INTRODUCCION	1
ANTECEDENTES GENERALES	6
1.0 Taxonomía de las cactáceas columnares de la tribu Pachycereeae	6
1.1 Historia	6
1.2 Distribución	11
1.3 Filogenía	12
2.0 Aspectos taxonómicos del género <i>Pachycereus</i>	14
2.1 Descripción y sinonimia	14
2.2 Clasificación	14
2.3 Distribución	16
3.0 Aspectos taxonómicos de <i>Pachycereus weberi</i>	19
3.1 Historia taxonómica	19
3.2 Aspectos etnobotánicos	21
4.0 Estudios citológicos	23
4.1 Estudios citogenéticos en cactáceas	25
a) Números cromosómicos	25
b) Poliploidía	27
c) Hibridización	28
4.2 Morfología cromosómica	29
4.3 Comportamiento de los cromosomas meióticos	30
5.0 Otros Estudios	32
5.1 Micromorfología de la cubierta seminal	32
5.2 Germinación y desarrollo de plántulas	33
OBJETIVOS	36
ZONA DE ESTUDIO	37
1.0 Provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán	37
1.1 Cuicatlán	38
1.2 Tehuacán (1 km del antiguo camino a Axusco), Puebla	40

2.0 Provincia florística Cuenca del Balsas	41
2.1 Las Estacas (Cerro Temilpa)	42
2.2 Cañón del Zopilote (Milpillas)	44
2.3 Región de la Presa del Infiernillo (5 km al E de Nvo. Churumuco)	45
<b>MATERIALES Y METODOS</b>	<b>48</b>
i) Fase de gabinete	48
ii) Fase de campo	48
iii) Fase de laboratorio	50
iv) Fase de análisis	54
<b>RESULTADOS Y DISCUSION</b>	<b>57</b>
1.0 Morfología y taxonomía	57
1.1 Variaciones entre las poblaciones	57
1.2 Descripción de la especie <i>Pachycereus weberi</i>	59
1.2 <i>Pachycereus</i> aff. <i>weberi</i>	64
1.3 Fenología	68
2.0 Micromorfología de la cubierta seminal	70
2.1 Tamaño	70
2.2 Micromorfología de la cubierta seminal	71
3.0 Plántulas	80
3.1 Descripción de <i>Pachycereus weberi</i>	80
3.2 Descripción de <i>Pachycereus</i> aff. <i>weberi</i>	82
3.3 Tamaño de las plántulas	85
4.0 Estudios citológicos	87
4.1 Números cromosómicos	87
4.2 Morfología de los cromosomas	94
4.3 Longitud de los cromosomas	102
4.4 Cantidad total de cromatina	110
4.5 Índices de asimetría intracromosomal e intercromosomal	113
4.6 Comportamiento de los cromosomas meióticos	119
4.7 Frecuencia quiasmática	129
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>131</b>
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	<b>133</b>
<b>APENDICES</b>	<b>143</b>

## LISTA DE CUADROS

1. Número de géneros y especies presentes en México.
2. Variaciones morfológicas de *Pachycereus weberi* y *Pachycereus aff. weberi*.
3. Sistema de clasificación de la tribu Pachycereeae, según Bravo-Hollis (1978).
4. Sistema de clasificación de la tribu Pachycereeae, basado en estudios morfológicos de semillas, anatómicos y químicos.
5. Clasificación de las cactáceas columnares de la tribu Pachycereeae.
6. Concepción taxonómica del género *Pachycereus*, según diversos autores.
7. Cambios nomenclaturales de *P. weberi* (J. Coulter) Backeb.
8. Conocimiento del número cromosómico en la familia Cactaceae.
9. Diferencias morfológicas entre las poblaciones de *P. weberi* y *P. aff. weberi*.
10. Tamaño de las semillas de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, de las cinco poblaciones.
11. Observación de la cubierta seminal en el microscopio estereoscópico.
12. Tamaño de las plántulas de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, después de dos meses de la germinación.
13. Números cromosómicos en *P. weberi* y *P. aff. weberi*.
14. Análisis del cariotipo en las cinco poblaciones.
15. Promedio de la longitud de los cromosomas e intervalo de la longitud de los cromosomas y brazos.
16. Promedio de la longitud de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de Oaxaca.
17. Promedio de la longitud de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de Puebla.
18. Promedio de la longitud de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de Morelos.
19. Promedio de la longitud de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de Guerrero.
20. Promedio de la longitud de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de Michoacán.
21. Estimación de los índices de asimetría intracromosomal ( $A_1$ ) e intercromosomal ( $A_2$ ).
22. Comportamiento de los cromosomas meióticos de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, de las cinco poblaciones estudiadas.

## LISTA DE FIGURAS

1. Migración en México de la tribu Pachycereae.
2. Arreglo filogenético de los géneros de la tribu Pachycereae, según Buxbaum (1961).
3. Arreglo filogenético realizado por Gibson y Horak (1978).
4. Distribución geográfica de las especies del género *Pachycereus*.
5. Provincias florísticas; Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Cuenca del Balsas.
6. Datos de temperatura y precipitación de la Estación meteorológica de Cuicatlán, Oaxaca.
7. Datos de temperatura y precipitación de la Estación meteorológica de Tehuacán, Puebla.
8. Datos de temperatura y precipitación de la Estación meteorológica de Yautepec, Morelos.
9. Datos de temperatura y precipitación de la Estación meteorológica de Iguala, Guerrero.
10. Datos de temperatura y precipitación de la Estación meteorológica de Nuevo Churumuco, Michoacán.
11. Localización de las zonas de estudio.
12. Regiones de observación de las semillas en el MEB.
13. Indicación de las mediciones realizadas en cada semilla.
14. Ilustración de *P. weberi*.
15. Ilustración de *P. aff. weberi*.
16. Fenología de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, durante el período 1990-1992.
17. Representación gráfica del tamaño de las semillas en cada población.
18. Fotomicrografía en el MEB de la semilla completa de *P. weberi* y *P. aff. weberi*.
19. Fotomicrografía de la cubierta de las semillas de la región cercana a la zona hilomícopilar.
20. Fotomicrografía de la región central de la cubierta seminal de *P. weberi* y *P. aff. weberi*.
21. Comparación de la cubierta seminal de las tres regiones consideradas.
22. Fotomicrografía de la cubierta seminal del ejemplar colectado por F.A.C. Weber en 1864.
23. Ilustración del desarrollo de las plántulas de *P. weberi*.
24. Ilustración del desarrollo de las plántulas de *P. aff. weberi*.
25. Representación gráfica de la variación en el desarrollo de diferentes estructuras de las plántulas de *P. weberi* y *P. aff. weberi*.
26. Cromosomas mitóticos y meióticos de *P. weberi* de la población de Oaxaca.
27. Cromosomas mitóticos y meióticos de *P. weberi* de la población de Puebla.
28. Cromosomas mitóticos y meióticos de *P. weberi* de la población de Morelos.
29. Cromosomas mitóticos y meióticos de *P. weberi* de la población de Guerrero.
30. Cromosomas mitóticos y meióticos de *P. aff. weberi* de la población de Michoacán.

31. Idiograma de *P. weberi* de la población de Oaxaca.
32. Idiograma de *P. weberi* de la población de Puebla.
33. Idiograma de *P. weberi* de la población de Morelos
34. Idiograma de *P. weberi* de la población de Guerrero.
35. Idiograma de *P. aff. weberi* de la población de Michoacán
36. Cantidad total de cromatina.
37. Representación gráfica del índice de asimetría intracromosomal ( $A_1$ ) e intercromosomal ( $A_2$ ) a nivel individual.
38. Representación gráfica de los índices de asimetría intra e intercromosomal en cada población.
39. Cromosomas meióticos de *P. weberi* de la población de Oaxaca.
40. Cromosomas meióticos de *P. weberi* de la población de Puebla.
41. Cromosomas meióticos de *P. weberi* de la población de Morelos.
42. Cromosomas meióticos de *P. weberi* de la población de Guerrero.
43. Cromosomas meióticos de *P. aff. weberi* de la población de Michoacán.

## ANALISIS MORFOLOGICO Y CARIOLOGICO DE

*Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb. Y

*Pachycereus aff. weberi* (J. Coulter) Backeb. (CACTACEAE)

### INTRODUCCION

La familia Cactaceae se encuentra ampliamente distribuida en el continente Americano, desde la costa Pacífica de Canadá hasta la Patagonia en Argentina, y limitando con el estrecho de Magallanes, en América del Sur, además de las Islas Galápagos y las Antillas. Las especies de esta familia conforman uno de los principales taxa en las zonas desérticas, las cuales cubren más del 40 % del territorio mexicano (González y Chiang, 1988; Toledo, 1988), aunque la presencia de estas especies también se manifiesta en zonas cálido-húmedas.

El conocimiento actual referente al número de taxa en nuestro territorio varía de acuerdo con el autor del que se trate (Cuadro 1), debido a que la delimitación de géneros y especies en la familia Cactaceae presenta serias dificultades. Sin embargo, Bravo-Hollis (1978) así como Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), consideran más de 700 especies en 41 géneros, de las cuales cerca del 84 % son especies endémicas (Arias, 1993). Las tribus Cacteae, Echinocereae y Pachycereae, presentan su centro de distribución en México (Gibson y Nobel, 1986), otra razón que hace a esta familia aún más importante para México.

En la familia se presenta una gama de variaciones morfológicas que ha provocado que el problema taxonómico siga vigente, originándose de esta manera una gran cantidad de nombres específicos y sinónimos nomenclaturales que a menudo son propuestos a partir de material insuficiente y sin justificación adecuada. La mayoría de estos nombres son incorporados en la literatura botánica sin presentar con anterioridad una revisión crítica.

<b>AUTORES</b>	<b>No. DE GENEROS</b>	<b>No. DE ESPECIES</b>
<b>LINNEO (1753)</b>	1	22
<b>BRITTON Y ROSE (1919-1923)*</b>	124	1235
<b>BACKEBERG (1942-1976)*</b>	220	3100
<b>BUXBAUM (1953-1958)*</b>	68	850
<b>BRAVO-HOLLIS (1978), BRAVO-HOLLIS Y SÁNCHEZ-MEJORADA (1991)</b>	41	700
<b>GIBSON Y NOBEL (1986)</b>	122	1640
<b>HUNT Y TAYLOR (1969-1989)♦</b>	84	2000

**CUADRO 1.** Número de géneros y especies presentes en México. \*Tomado de Gibson *et al.* (1986).  
♦Tomado de Barthlott (1988).

La gran diversidad morfológica de las cactáceas probablemente se debe a la plasticidad genotípica que les permite una amplia variación en sus características estructurales y funcionales, producto de la interacción entre su potencial genético y el ambiente en el que se encuentran (Bennett, 1972; Stebbins, 1971; Thoday, 1953, citado por Rieger *et al.*, 1982), logrando una alta capacidad para competir y sobrevivir en nuevos hábitats.

Un factor que dificulta el estudio de las cactáceas es su complicada colecta y herborización; como resultado de ello es difícil encontrar debidamente representados los ejemplares en las colecciones de herbario, limitando así el conocimiento taxonómico.

La realización de trabajos biosistemáticos en grupos o secciones de la familia lograrían rápidos avances para la integración de diversos enfoques y la delimitación de los taxa (Benson, 1982; Bravo-Hollis, 1978). Esto paulatinamente evitaría el establecimiento de diferentes sistemas de clasificación que en su mayoría se han basado en características morfológicas de ejemplares de herbario o en cultivo.

Dentro de la subtribu Pachycereae, el género *Pachycereus*, según Gibson y Horak (1978), está integrado por *P. pringlei*, *P. pecten-aboriginum*, *P. grandis*, *P. hollianus*, *P. marginatus* y *P. weberl*. Este género tiene su centro de diversificación en la parte sur del país y la mayoría de sus poblaciones presentan grandes variaciones morfológicas (Gibson y Horak, 1978). Esta variación morfológica se expresa más claramente en *Pachycereus weberl*, el cual se distribuye en las provincias florísticas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y en la Cuenca del Balsas; algunas de sus poblaciones varían principalmente en estructuras florales y vegetativas. La población que se encuentra en Michoacán presenta un aislamiento geográfico mayor que el resto de las poblaciones. Lo anterior, aunado con diferencias morfológicas han llevado a que Bravo-Hollis (1978) la considere una especie indefinida, mientras que Blanco *et al.* (1979; 1980) y Castillo *et al.* (1983) después de un estudio morfológico, han mencionado que tal vez se trate de una nueva especies (Cuadro 2).

Estas variaciones morfológicas, como ya se ha mencionado, probablemente pueden ser ocasionadas por la composición del genotipo y/o su interacción con los distintos ambientes en el que se encuentran, razón por la cual se considera de suma importancia realizar estudios morfológicos, citológicos, electroforéticos, químicos, anatómicos, y otros, que ayuden a entender y solucionar los problemas taxonómicos que se presentan en este grupo (Gibson y Horak, 1978; Gottlieb, 1971; Johnson, 1980; Weedín y Powell, 1978).

	<i>P. weberi</i>	<i>P. weberi</i> (= <i>P. gigas</i> )	<i>P. aff. weberi</i>
<b>DISTRIBUCION</b>	Morelos Edo. De México Puebla Oaxaca	Guerrero	Michoacán
<b>COSTILLA</b>	Con surco longitudinal	Con surco longitudinal	Sin surco longitudinal
<b>ALTURA DE LAS COSTILLAS</b>	De 3.4 a 3.8 cm	—	De 2.3 a 2.8 cm
<b>NO.DE ESPINAS CENTRALES</b>	—	—	1-2
<b>FORMA DE LAS ESPINAS CENTRALES</b>	Aplanadas lateralmente	Aplanadas lateralmente	Piramidales con base pentagonal
<b>BASE DE LA ESPIÑA CENTRAL</b>	2.5 a 4 mm	—	5 mm
<b>ESPINAS RADIALES</b>	Delgadas en las ramas vegetativas	Delgadas en las ramas vegetativas	Robustas en las ramas vegetativas
<b>AREOLAS</b>	Elípticas	Elípticas	Obovadas
<b>LONG. DE LA FLOR</b>	50 mm	—	35 mm
<b>ESCAMAS DEL TUBO DE LA FLOR</b>	Escamas largas, con cerdas	Escamas largas, con cerdas	Escamas cortas, sin cerdas
<b>HABITO</b>	Candelabroforme, muy ramificada, copa amplia	Candelabroforme, muy ramificada, copa amplia	Poco ramificado, copa reducida (erecta)

**CUADRO 2.** Variaciones morfológicas de *Pachycereus weberi* y *P. aff. weberi*. Tomado de Blanco *et al.* (1980), Castillo *et al.* (1983). El símbolo — significa ausente o desconocido.

El uso de las técnicas citológicas, aparte de proporcionar el número cromosómico puede ser de gran importancia para documentar dos aspectos principales de los cromosomas: *i)* características morfológicas de los cromosomas en la fase de mitosis y *ii)* el comportamiento cromosómico durante la meiosis. Estos enfoques pueden ser empleados como una herramienta en la clasificación de especies y contribuir en estudios genéticos y evolutivos que permitan explicar la formación de las mismas (García, 1990).

Lo expuesto anteriormente ha despertado el interés para realizar estudios comparativos y citológicos en las poblaciones de *P. weberi* y *P. aff. weberi*. La información generada será de gran ayuda para dilucidar la problemática taxonómica de estas poblaciones.

## ANTECEDENTES GENERALES

### 1.0 TAXONOMIA DE LAS CACTACEAS COLUMNARES DE LA TRIBU PACHYCEREEAE

#### 1.1 HISTORIA

La clasificación de la familia Cactaceae ha presentado desde sus inicios hasta nuestros días grandes modificaciones.

Durante el siglo XVII esta familia presentó cierto orden sistemático, pero sus características no estaban del todo definidas, provocando que se incluyera en diferentes entidades taxonómicas. No fue sino hasta 1753 cuando Linneo, las reunió en un género denominado **Cactus**. Un año después Miller (1754), separó las cactáceas columnares y las reclasificó en un nuevo género llamado **Cereus**. En este género consideró 12 especies, caracterizadas por presentar flores con 19 a 30 estambres y pétalos más anchos que las especies del género **Cereus**. Engelmann describió las primeras especies actuales de la tribu Pachycereae: **C. giganteus** en 1848, **C. schottii** en 1856 y en este último año definió los subgéneros **Echinocereus**, **Eucereus**, **Lepidocereus** y **Pilocereus**. Durante el resto del siglo XIX las cactáceas columnares quedaron ampliamente definidas en este género colectivo y no fueron transferidas, aun cuando diversos autores sugirieron la segregación de algunas especies a géneros diferentes. Los trabajos que destacaron en la taxonomía fueron los realizados por Lemaire (1838), quien propuso 12 nuevos nombres genéricos. Coulter, realizó estudios florísticos principalmente en Norteamérica y publicó nuevas especies para el género **Cereus sensu Miller**. Console (1897, citado por Gibson *et al.*, 1986) propuso el género **Myrtillocactus** para **C. geometrizzans**. Schumann (1898), publicó una amplia monografía de la familia y propuso por primera vez la división de las cactáceas en tres subfamilias (Pereskioideae, Opuntioideae y Cereoideae = Cactoideae). Berger (1905) realizó la revisión del género **Cereus**, en donde reconoció ocho subgéneros (**Cephalocereus**, **Lophocereus**, **Myrtillocactus**, **Pachycereus**, **Lepidocereus**, **Stenocereus**, **Pilocereus**, y **Eucereus**)

y clasificó en algunos de estos subgéneros las especies que más tarde se considerarían en la tribu Pachycereeae. En ese mismo año, Berger en desacuerdo con lo propuesto por otros autores, segregó los géneros *Myrtillocactus* y *Pilocereus*. En general, los trabajos realizados por Berger fueron reconocidos por los taxónomos de esa época, ya que dio a conocer la primera subdivisión de las cactáceas columnares. Britton y Rose (1919-1923) siguiendo el sistema de Berger, dividieron al género colectivo *Cereus* en numerosos géneros pequeños. Backeberg (1942) continuando con las ideas de Berger (1905), clasificó a la subfamilia Cereoideae (= Cactoideae) en dos tribus: 1) Hylocereeae (que comprende todas las cactáceas epífitas) y 2) Cereeae (comprende las terrestres). La tribu Cereeae, la subdividió en dos semitribus según su distribución: a) Austrocereeae (géneros australes) y b) Boreocereeae (géneros boreales). Las especies actuales de la tribu Pachycereeae las incluyó en la subtribu Boreocereinae. Buxbaum (1958) propuso la primera hipótesis filogenética para la subfamilia Cactoideae, en la tribu Pachycereeae donde consideró únicamente los siguientes seis géneros: *Carnegiea*, *Cephalocereus*, *Lemaireocereus*, *Mitrocereus*, *Neobuxbaumia* y *Pachycereus*. Este mismo autor realizó tres importantes modificaciones en su clasificación. En 1961, Buxbaum propuso cinco subtribus para la tribu Pachycereeae; Myrtillocactinae, Pachycereinae, Pterocereinae, Stenocereinae y Cephalocereinae. En 1968, adicionó el género *Machaerocereus* en la subtribu Stenocereinae y en 1975, adicionó a *Rathbunia* dentro de la subtribu Stenocereinae y colocó los géneros de la subtribu Cephalocereinae en la Stenocereinae (Gibson y Horak 1978). Los trabajos realizados por Buxbaum (1958; 1961) fueron similares a los sistemas anteriores, ya que heredó la misma idea de Berger (1905) en dividir los géneros reconocidos en esa época en tribus y subtribus. El sistema de clasificación de Bravo-Hollis (1978) fue muy semejante al de Buxbaum (1958; 1975) sin embargo, basándose en las características florales y vegetativas, consideró cinco subtribus añadiendo nuevamente la subtribu Cephalocereinae (Cuadro 3). Gibson y Horak (1978) y Taylor y Gibson (1994) incluyeron a *Rathbunia* dentro de *Stenocereus*. El sistema más aceptado para la tribu Pachycereeae, fue el realizado por Gibson y Horak (1978), que se sustenta principalmente en estudios morfológicos, anatómicos y químicos.

En este sistema, mantuvieron una línea filogenética tomando como base la clasificación de Buxbaum (1975), en donde establecieron importantes modificaciones para la tribu ya que consideraron dos grandes subtribus: a) *Stenocereinae*, que se caracteriza principalmente por la presencia de triterpenos en el tallo, cuerpos de sílice en la epidermis y células pigmentarias denominadas "células perla" que se observan en los óvulos de los botones florales antes de la antesis y en la epidermis de los funículos; y b) *Pachycereinae*, que a diferencia de la subtribu anterior, presenta alcaloides y células mucilaginosas en la epidermis (Cuadro 4). Un sistema alternativo fue el realizado por Barthlott (1988) que analizó la ultramorfología de las semillas utilizando el microscopio electrónico de barrido. Este autor se basó en las investigaciones realizadas por Enderl y Buxbaum (1874) y Buxbaum (1975). Se basó principalmente en distintas evidencias como: el tamaño de las semillas, superficie de la cubierta, tamaño, forma y márgen de las células que constituyen la testa. Con esta información presentó un diagrama bidimensional y tridimensional que le permitió ilustrar las relaciones entre los taxa. (Barthlott, 1979; Barthlott y Voit, 1979; Barthlott, 1984). En este sistema, Barthlott contempló únicamente cinco géneros (*Pachycereus*, *Stenocereus*, *Cephalocereus*, *Myrtillocactus* y *Carnegiea*) para la tribu Pachycereeae (Cuadro 5).

Los sistemas mencionados anteriormente fueron de gran importancia, ya que contribuyeron en general a la clasificación de la familia Cactaceae, principalmente en la tribu Pachycereeae. No obstante, se pueden reconocer dos grandes líneas en la clasificación de las cactáceas columnares: 1) la primera línea que considera la clasificación como una evolución paralela, entre los sistemas que se asemejan están los de Berger (1905), Buxbaum (1968; 1975), Bravo-Hollis (1978), Gibson y Horak (1978), y Barthlott (1988). 2) La segunda línea establece sistemas artificiales e intenta proponer una idea conservativa para salir del laberinto de las clasificaciones. En los casos de Britton y Rose (1909), y Backeberg (1942) al introducir el concepto de género pequeño y al no comprender de manera intuitiva la delimitación de los taxa a nivel supragenérico como lo estableció Berger (1905), provocaron que sus clasificaciones fueran artificiales (Cuadro 5).

SUBTRIBUS	PTEROCEREINAE	PACHYCEREINAE	STENOCEREINAE	CEPHALOCEREINAE	MYRTILLO-CACTINAE
TALLOS	Simples, poco ramosos, arborescentes	Arborescentes, candelabroiformes	Columnares o Arborescentes en forma de candelabro	Columnares Arborescentes	Arborescentes
COSTILLAS	Alas o costillas 3-4(-5)	7-15	4-20(-36)	6-28	Escasas 5-8(-12)
AREOLAS FLORALES	Desnudas	Con lana, espinas setosas o desnudas	Con lana o desnudas	Con lana, pilosas, formando cefalio o pseudocefalio	Desnudas
PERICARPELO Y TUBO RECEPTACULAR	Escamas grandes, subcamosas o poco coriáceas	Escamas pequeñas a ausentes	Escamas pequeñas a ausentes	Cubierto de lana sin escamas	Escamas y lana reducidas, tubo corto
FRUTO	Con escamas grandes, igual al pericarpeolo	Con escamas pequeñas arólas persistentes al madurar (exc. <i>P. hollianus</i> ) y espinas setosas	Con escamas pequeñas, arólas caedizas al madurar y espinas setosas	Con escamas pequeñas o ausentes	Con escamas ausentes
GENEROS	<i>Pterocereus</i> 2 spp. <i>Esconria</i> 2 spp.	<i>Hellebrava</i> 1 sp. <i>Pachycereus</i> 4 spp. <i>Mitrocereus</i> 1 sp.	<i>Stenocereus</i> 19 spp. <i>Carnegiea</i> 1 sp. <i>Lophocereus</i> 2 spp. <i>Machaerocereus</i> 2 spp. <i>Rathbunia</i> 2 spp.	<i>Neobuxbaumia</i> 7 spp. <i>Backebergia</i> 1 sp. <i>Cephalocereus</i> 16 spp.	<i>Myrtillocactus</i> 4 spp. <i>Polaskia</i> 1 sp.

CUADRO 3. Sistema de clasificación de la tribu Pachycereeae, información tomada de Bravo-Hollis (1978).

SUBTRIBUS	STENOCEREINAE	PACHYCEREINAE
COMPUESTOS QUÍMICOS EN EL TALLO	De los grupos de triterpenos glicosídicos, en dos series.	De los grupos de tiramina y tetrahidroisoquinolina alcaloides.
ESTUDIOS ANATÓMICOS	Presencia de células pigmentarias.	Presencia de células mucilaginosas en el tallo, cutícula delgada.
AREOLAS	Con tricomas glandulares de color rojizo.	Sin tricomas.
SEMILLAS	Pequeñas, cubierta lisa o áspera cuando venucosa, estriada a transversa, con márgenes celulares.	Opacas, cutícula suave, lisa o poco áspera, células voluminosas, con márgenes delimitados o no, con foveolas.
GENEROS	<i>Esconria</i> , <i>Stenocereus</i> (= <i>Rathbunia</i> ), <i>Myrtillocactus</i> y <i>Polaskia</i>	<i>Lophocereus</i> , <i>Backebergia</i> , <i>Pachycereus</i> , <i>Mitrocereus</i> , <i>Carnegiea</i> , <i>Neobuxbaumia</i> y <i>Cephalocereus</i>

CUADRO 4. Sistema de clasificación de la tribu Pachycereeae, basado en estudios morfológicos de semillas, anatómicos y químicos (Gibson, 1882; Gibson y Horak, 1978; Gibson y Nobel, 1986; Gibson et al. 1986; Taylor y Gibson, 1994).

Berger (1905)	Britton y Rose (1909-1923)	Buxbaum (1958)	Buxbaum (1961)	Buxbaum (1968)	Buxbaum (1975)	Bravo-Hollis (1978)	Gibson y Horak (1978)	Barthlott (1988)
<i>Cephalocereus</i> <sup>1</sup> <i>Lophocereus</i> <sup>1</sup> <i>Myrtillocactus</i> <sup>1</sup> <i>Pachycereus</i> <sup>1</sup> <i>Lepidocereus</i> <sup>1</sup> <i>Stenocereus</i> <sup>1</sup> <i>Pilocereus</i> <sup>2</sup> <i>Eucereus</i> <sup>2</sup>	<i>Pachycereus</i> <i>Cephalocereus</i> <i>Lophocereus</i> <i>Solenicereus</i> <i>Myrtillocactus</i> <i>Lemaiocereus</i> <i>Carnegia</i> <i>Escontria</i> <i>Rathbunia</i> <i>Machaerocereus</i>	<i>Carnegia</i> <i>Cephalocereus</i> <i>Lemaiocereus</i> <i>Mitrocereus</i> <i>Neobuxbaumia</i> <i>Pachycereus</i>	<i>Pterocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Escontria</i> (= <i>Anisocereus</i> )  <i>Pachycereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Heliabravoa</i> <i>Pachycereus</i> (= <i>Lemaiocereus</i> ) <i>Pseudomitrocereus</i>  <i>Stenocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Carnegia</i> <i>Lophocereus</i> <i>Stenocereus</i>  <i>Cephalocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Cephalocereus</i> <i>Mitrocereus</i> <i>Neobuxbaumia</i>  <i>Myrtillocactinae</i> <sup>2</sup> <i>Myrtillocactus</i> <i>Polaskia</i>	<i>Pterocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Escontria</i> <i>Pterocereus</i>  <i>Pachycereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Heliabravoa</i> <i>Pachycereus</i> <i>Pseudomitrocereus</i>  <i>Stenocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Carnegia</i> <i>Lophocereus</i> <i>Machaerocereus</i> <i>Stenocereus</i>  <i>Cephalocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Cephalocereus</i> <i>Mitrocereus</i> <i>Neobuxbaumia</i>  <i>Myrtillocactinae</i> <sup>2</sup> <i>Myrtillocactus</i> <i>Polaskia</i>	<i>Pterocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Escontria</i> <i>Pterocereus</i>  <i>Pachycereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Heliabravoa</i> <i>Pachycereus</i> <i>Pseudomitrocereus</i>  <i>Stenocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Carnegia</i> <i>Cephalocereus</i> <i>Lophocereus</i> <i>Machaerocereus</i>  <i>Cephalocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Neobuxbaumia</i> <i>Backebergia</i> <i>Cephalocereus</i>  <i>Myrtillocactinae</i> <sup>2</sup> <i>Myrtillocactus</i> <i>Polaskia</i>	<i>Pterocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Pterocereus</i> <i>Escontria</i>  <i>Pachycereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Heliabravoa</i> <i>Pachycereus</i> <i>Mitrocereus</i>  <i>Stenocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Carnegia</i> <i>Lophocereus</i> <i>Machaerocereus</i> <i>Neobuxbaumia</i> <i>Rathbunia</i> <i>Stenocereus</i>  <i>Cephalocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Neobuxbaumia</i> <i>Backebergia</i> <i>Cephalocereus</i>  <i>Myrtillocactinae</i> <sup>2</sup> <i>Myrtillocactus</i> <i>Polaskia</i>	<i>Pachycereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Lophocereus</i> <i>Pachycereus</i> <i>Backebergia</i> <i>Mitrocereus</i> <i>Carnegia</i> <i>Neobuxbaumia</i> <i>Cephalocereus</i>  <i>Stenocereiinae</i> <sup>2</sup> <i>Escontria</i> <i>Stenocereus</i> (= <i>Rathbunia</i> ) <i>Myrtillocactus</i> <i>Polaskia</i>	<i>Pachycereus</i> (incl. <i>Lemaiocereus</i> spp.) <i>Lophocereus</i> <i>Marginatocereus</i> <i>Mitrocereus</i> <i>Backebergia</i> <i>Pterocereus</i>  <i>Stenocereus</i> (= <i>Rathbunia</i> ) incl. <i>Heritrichocereus</i> <i>Isolatocereus</i> <i>Lemaiocereus</i> spp. <i>Machaerocereus</i> <i>Marshallocereus</i> <i>Neolemaiocereus</i> <i>Rittlerocereus</i> ) <i>Cephalocereus</i> <i>Myrtillocactus</i> (incl. <i>Escontria</i> ) <i>Heliabravoa</i> <i>Polaskia</i> ) <i>Carnegia</i> (incl. <i>Haseltonia</i> ) <i>Neobuxbaumia</i> <i>Neodawsonia</i> <i>Pseudomitrocereus</i> <i>Rooksbya</i>

CUADRO 5. Clasificación de las cactáceas columnares de la tribu Pachycereeae.

1 Subgénero

2 Subtribu

## 1.2 Distribución

Las especies que integran la tribu Pachycereeae, de acuerdo con Gibson y Horak (1978), tienen su centro de distribución en el sureste de México (Gibson y Nobel, 1986). Bravo-Hollis (1978), considera que el origen de esta tribu cuyos antecesores extinguidos estuvieron posiblemente relacionados con géneros primitivos que se encontraban en territorios del Caribe y norte de América del Sur. Estos géneros emigraron hacia el norte llegando a Guatemala y México en un área limitada entre Yucatán, Chiapas y el Istmo de Tehuantepec, en donde se establecieron y evolucionaron. Esta misma autora sugiere dos vías migratorias: *i*) por la costa del Pacífico llegando hasta el sur de California y Arizona, y *ii*) por el centro continuando por la cuenca del río Tehuantepec y la Sierra de las Mixtecas hasta las regiones de Petlalcingo y Tehuacán pertenecientes a las cuencas del Balsas y Papaloapan respectivamente. Los de la cuenca del Balsas llegaron hasta la costa del Pacífico y los de la cuenca del Papaloapan siguieron por la zona árida de Veracruz hasta el sur de Tamaulipas. En la actualidad la mayor parte de géneros y especies de esta tribu se distribuyen en nuestro territorio, algunos llegan hasta el sur de los Estados Unidos, América Central, en la región norte de América del Sur e Islas del Caribe (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Nobel, 1986). Gibson y Horak (1978) sugieren que la especiación de las cactáceas columnares tiene un modelo alopátrico, es decir, una especiación geográfica donde las especies columnares del norte (desierto Sonorense) son derivadas y probablemente recientes.

Se puede suponer que el centro de migración de la tribu se encuentra en Oaxaca y Puebla, especialmente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, porque en este valle se presentan las especies con varios estados de carácter plesiomórficos (hipodermis delgada, ausencia en la hipodermis de cuerpos de sílice, cristales de oxalato en la epidermis, células mucilaginosas, entre otras) que derivaron en especies altamente especializadas y que presentan estados avanzados (hipodermis gruesa, presencia de células mucilaginosas y cristales de oxalato), las cuales radiaron hacia el norte del país a través del este y oeste de México (Gibson, 1982) (Figura 1).

### 1.3 Filogenía

Buxbaum (1961), considerando las características florales, realiza el primer diagrama filogenético para la tribu Pachycereeae, en el que reconoce cinco subtribus y propone como antecesor al género *Leptocereus* (tribu Leptocereeae F. Buxb.) que se encuentra en América del Sur (Figura 2). Sin embargo, Gibson y Horak (1978), al realizar estudios químico-anatómicos, proponen un diagrama diferente, en donde consideran a *Pterocereus gaumeri* como antecesor de la tribu Pachycereeae, el cual se distribuye en el sur de México (Yucatán y Chiapas) (Figura 3).

Barthlott (1988), basándose en la morfología de las semillas, establece que la tribu presenta estrechas relaciones con Echinocereeae, Browningieae y Cereeae. Las semillas muy grandes y lisas de algunos géneros (*Pachycereus*, *Carnegia*, *Bergerocactus* y algunas especies de *Stenocereus*), tienen características en común con las de *Acanthocereus s. str.*, mientras que las semillas pequeñas de *Cephalocereus* se pueden distinguir de la tribu Cereeae, por lo que este autor indica que posiblemente se deba a una convergencia reduccional.

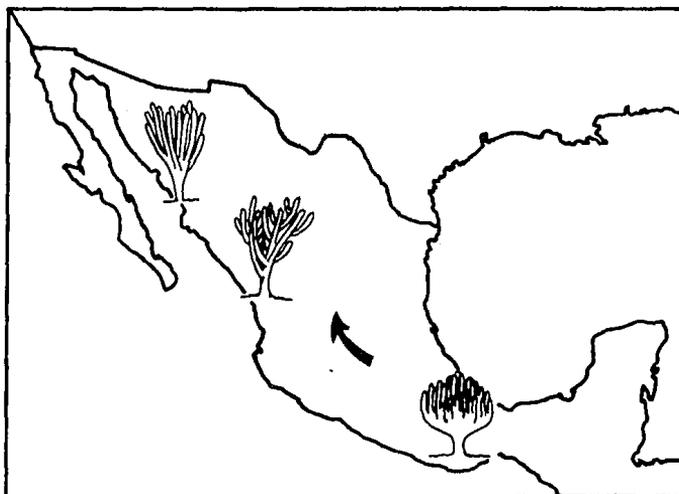


FIGURA 1. Migración en México de la tribu Pachycereeae. Información tomada de Gibson y Horak (1978).

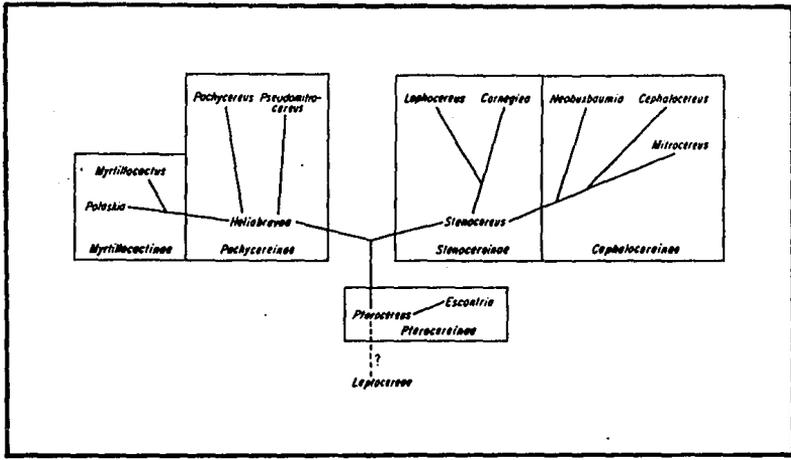


FIGURA 2. Arreglo filogenético de los géneros de la tribu Pachycereeae, según Buxbaum (1961).

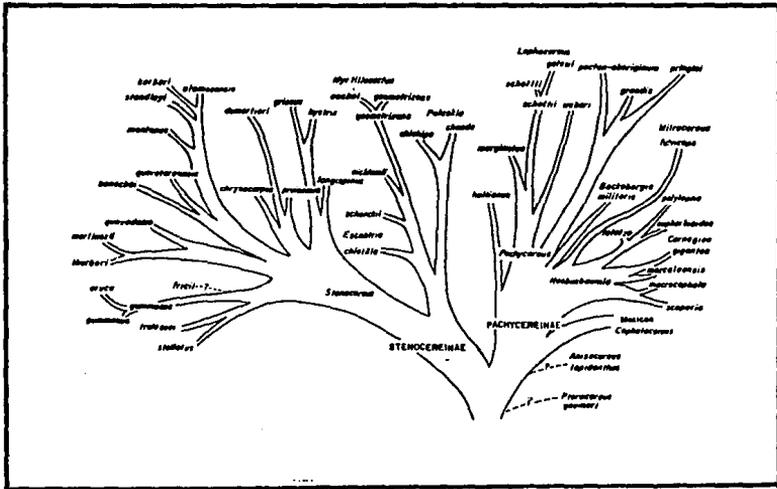


FIGURA 3. Arreglo filogenético realizado por Gibson y Horak (1978).

## 2.0 ASPECTOS TAXONOMICOS DEL GENERO *Pachycereus*

### 2.1 DESCRIPCION Y SINONIMIA

Este género presenta la siguiente sinonimia (Bravo-Hollis, 1978):

- ***Cereus*** subgénero ***Pachycereus*** A. Berger
- ***Pachycereus*** Britton et Rose
- ***Lemaireocereus*** Britton et Rose

Plantas grandes, con tronco generalmente definido, con ramificación en forma de candelabro. Ramas con 4-15 costillas. Aréolas florales generalmente con espinas setosas. Flores de 3-14 cm de largo, tubo receptacular corto, con paredes gruesas, cubierto con numerosas brácteas pequeñas que aumentan de tamaño al continuar al perianto, aréolas lanosas; perianto carnoso, segmentos externos del perianto de color rojo a púrpuras, aréolas axilares generalmente con lana abundante, pelos y espinas largas, setosas; segmentos internos del perianto casi siempre de color blanco, blanco-verdoso o rojizo; cámara nectarial relativamente angosta; estilo grueso; estigmas lineares. Fruto una baya (4-8 cm de diámetro), generalmente cubierto de aréolas grandes, casi siempre con lana, y espinas numerosas, setosas, largas y rígidas de color amarillo a blanco-grisáceo; aréolas generalmente persistentes al madurar el fruto, casi siempre jugoso, comestible. Semillas negras, lustrosas, cubierta seminal lisa, hilo basal amplio, embrión muy succulento. Plántulas con hipocótilo corto y hojas cotiledonares muy grandes y succulentas.

### 2.2 Clasificación

Familia:	Cactaceae
Subfamilia:	Cactoideae
Tribu:	Pachycereeae F. Buxb.
Subtribu:	Pachycereinae F. Buxb.
Género:	<b><i>Pachycereus</i></b> (A. Berger) Britton et Rose, <b>Bot. St.</b> 12:39. 1961. Tipo: <b><i>Cereus pringlei</i></b> Watson, <b>Proc. Am. Acad.</b> 20:368. 1885.

La concepción taxonómica de *Pachycereus* ha presentado varios cambios de acuerdo con diversos autores. Buxbaum (1961), tomando en cuenta la morfología de flores, frutos, semillas y el desarrollo de las plántulas, consideró en este género las siguientes seis especies: *P. grandis*, *P. pringlei*, *P. orcuttii*, *P. pecten-aboriginum*, *P. tehuantepecanus* y *P. hollianus*, aunque excluyó a *P. weberi* y *P. marginatus*, ya que las consideraba dentro del género *Stenocereus*, porque las aréolas del fruto se desprenden cuando éste madura. Backeberg (1960) basándose en la distribución geográfica incluye a *P. gigas*. Bravo-Hollis (1978), de acuerdo con las características morfológicas de las flores y frutos, establece cuatro especies en dos subgéneros: a) PACHYCEREUS (*P. pringlei*, *P. pecten-aboriginum* y *P. grandis*, y b) LEMAIROCEREUS (*P. hollianus*). Recientemente la clasificación alternativa proporcionada por Hunt y Taylor (1990; 1991) a través de la "Working Party" de la IOS (International Organization for Succulent Plant Study), reconoce 13 especies para el género *Pachycereus*. En general la clasificación de estos últimos autores se basó principalmente en el sistema de Britton y Rose (1919-1923), en donde realizaron grandes modificaciones, originando un sistema artificial y pragmático por no tener un orden filogenético, sino meramente artificial (Barthlott, 1988). Sin embargo, el estudio más aceptado para el género es el realizado por Gibson y Horak (1978), que incluyeron además de *P. pringlei*, *P. pecten-aboriginum*, *P. grandis* y *P. hollianus*, a *P. weberi* y *P. marginatus* por la presencia de alcaloides en el tallo que provoca un cambio cortical que varía de verde a negro en los tejidos dañados, así como por la presencia de cristales de oxalato de calcio en la epidermis, por lo que en este trabajo se siguió dicho sistema.

Las especies del género *Pachycereus* se definen principalmente como plantas arborescentes, candelabriformes (*P. pringlei*, *P. pecten-aboriginum*, *P. grandis* y *P. weberi*), con tallos simples o poco ramificados (*P. hollianus* y *P. marginatus*). Flores que nacen a lo largo de las costillas (*P. marginatus*), en el ápice de los tallos (*P. hollianus*) o en la parte subpical de los tallos (*P. pringlei*, *P. pecten-aboriginum*, *P. grandis* y *P. weberi*), pericarpelo cubierto por una masa densa de fieltro amarillento (*P.*

*grandis*, *P. pecten-aboriginum* y *P. pringlei*), pericarpelo y tubo receptacular con pequeñas cerdas (*P. grandis*, *P. pecten-aboriginum* y *P. hollianus*), inconspicuas o únicamente en el tubo receptacular (*P. marginatus* y *P. weberi*) y esencialmente ausentes (*P. pringlei*). Estilo con numerosos lóbulos del estigma, exertos arriba del nivel de los estambres, excepto en *P. marginatus* y *P. weberi*. Fruto globular a ovoide, cubierto con numerosas espinas o cerdas amarillentas (*P. grandis*, *P. pecten-aboriginum* y *P. pringlei*), cubierto con grupos de cerdas o espinas que son deciduas en la madures (Cuadro 6).

BUXBAUM (1961)	BACKEBERG (1960-1963)	BRAVO-HOLLIS (1978)	GIBSON Y HORAK (1978)	HUNT Y TAYLOR (1990; 1991)
<i>P. grandis</i> <i>P. pringlei</i> <i>P. orcuttii</i>	<i>P. pringlei</i> <i>P. calvus</i>	PACHYCEREUS' <i>P. pringlei</i>	<i>P. pringlei</i>	<i>P. fulviceps</i> (= <i>Mitrocereus fulviceps</i> )
<i>P. pecten-aboriginum</i>	<i>P. pecten-aboriginum</i>	<i>P. pecten-aboriginum</i>	<i>P. pecten-aboriginum</i>	<i>P. gatesii</i>
<i>P. tehuantepecanus</i>	<i>P. grandis</i> <i>P. weberi</i> <i>P. gigas</i> <i>P. orcuttii</i>	<i>P. grandis</i>	<i>P. grandis</i> <i>P. hollianus</i> <i>P. marginatus</i> <i>P. weberi</i>	<i>P. gaumeri</i> <i>P. grandis</i> <i>P. hollianus</i> <i>P. lepidanthus</i> (= <i>Anisocereus lepidanthus</i> )
<i>P. hollianus</i>		LEMAIROCEREUS' <i>P. hollianus</i>		<i>P. marginatus</i> <i>P. militaris</i> (= <i>Backebergia militaris</i> ) <i>P. pecten-aboriginum</i> <i>P. pringlei</i> <i>P. schottii</i> <i>P. weberi</i>

CUADRO 6. Concepción taxonómica del género *Pachycereus* según diversos autores.

### 2.3 Distribución

El género *Pachycereus* es de gran importancia ya que todos sus especies son endémicas de México (Hunt, 1992). Estas especies se encuentran principalmente en selvas bajas caducifolias y matorrales xerófilos. La figura 4 muestra la distribución de las seis especies reconocidas por Gibson y Horak (1978).

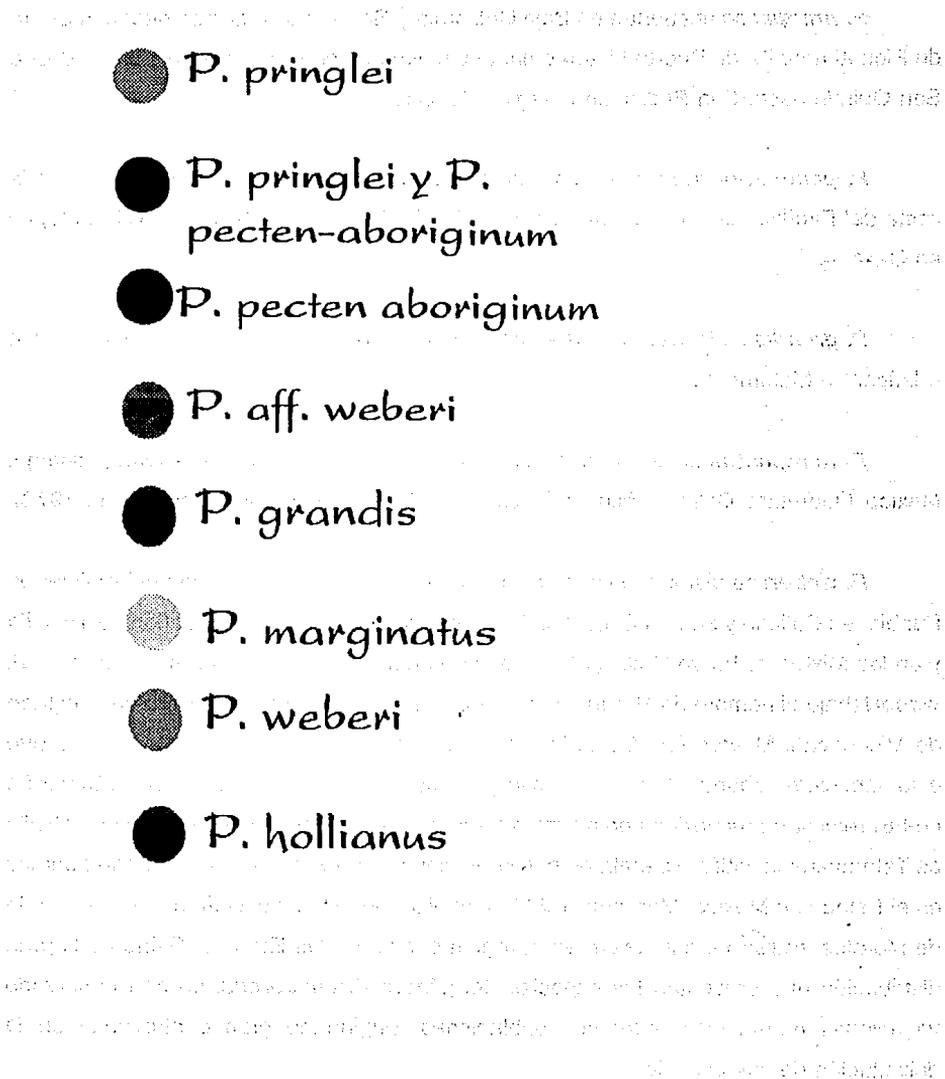
***P. pringlei*** se encuentra en Baja California y Sonora; se extiende desde la Sierra de Piçu al noreste de Puerto Libertad hasta Guaymas y en Baja California crece desde San Quintín hasta San Pedro, en la región del Cabo.

***P. pecten-aboriginum*** es una especie ampliamente distribuida a lo largo de la costa del Pacífico, desde Sonora y Baja California Sur, hasta el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca.

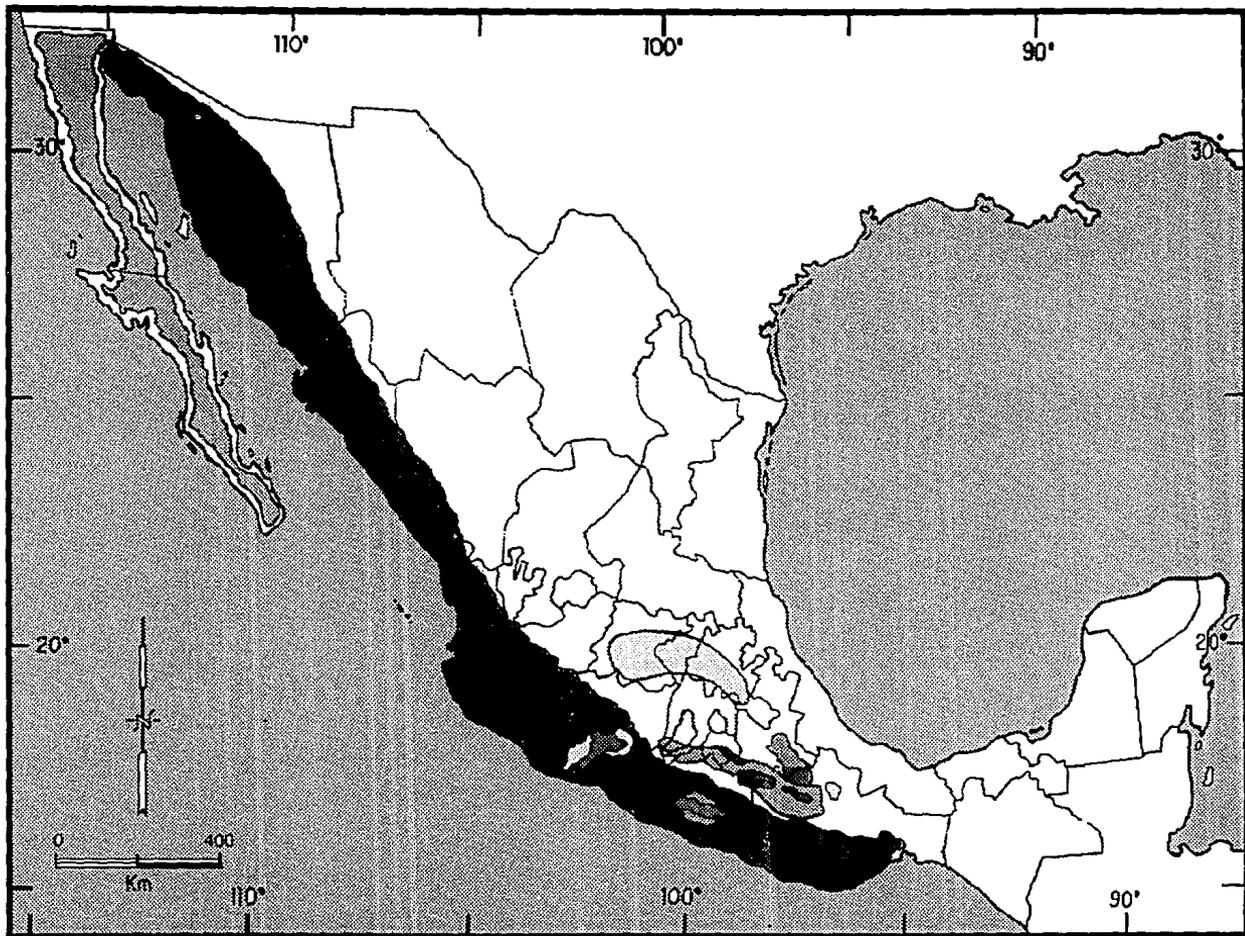
***P. grandis*** se localiza en los estados de México, Morelos y Puebla entre Acatlán e Izúcar de Matamoros.

***P. marginatus*** crece en forma silvestre en los estados de Guanajuato, Hidalgo, México, Querétaro, Colima, Michoacán, Guerrero, Morelos y Puebla (Bravo-Hollis, 1978).

***P. weberi*** se distribuye en los estados de Guerrero, en el Cañón del Zopilote; en Puebla, en Calpan y en San Sebastian Zinacatepec; en Oaxaca, en el Cañón de Tomillín y en las Mixtecas. Bravo-Hollis (1978), registró además una población muy similar a ***P. weberi*** (bajo el nombre de ***Stenocereus weberi***), en la Presa del Infiernillo en el estado de Michoacán. Meyrán (1980), en la guía botánica del Valle de Tehuacán, señala que esta especie es abundante en Tehuacán y Teotitlán hasta Tecomavaca. Meyrán y Piña (1986) realizaron recorridos en distintas regiones de la Cuenca del Balsas y en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y señalaron que la distribución de ***P. weberi*** se extiende además en el Estado de México. Martínez (1985), al realizar un estudio cactoflorístico del estado de Morelos, registró a este taxón en la región cercana a las Estacas. Debido a la gran distribución que presentan las especies del género ***Pachycereus***, se han observado variaciones morfológica entre sus poblaciones, originando gran controversia en la delimitación de sus especies.



**FIGURA 4.** Distribución geográfica de las especies del género *Pachycereus*.



### 3.0 ASPECTOS TAXONOMICOS DE *Pachycereus weberi*

#### 3.1 Historia taxonómica

Esta especie fue colectada en 1864 por F.A.C. Weber y enviada junto con la descripción a Engelmann (St. Louis, E.U.A.) y a Pfersdoff (París, Francia) con el nombre de *Cereus candelaber*, el cual fue cambiado por *C. candelabrum* para su correcta latinización. Sin embargo, Coulter (1896), basándose en este mismo ejemplar, publicó las características diagnósticas encontradas en el manuscrito póstumo y decidió nombrarla *C. weberi* en honor de Weber. *C. candelabrum* nunca se publicó, ya que Coulter consideró que podía ser confundido con una planta cultivada en Europa con el nombre de *C. candelabrius* y sinónimo de *C. tenellus* Salm-Dyck. Sin embargo, en 1898 Schumann retomando el nombre de *C. candelabrum* Weber, publicó la descripción hecha por Weber. Posteriormente, con base en los artículos 12, 23 y 29, del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter *et al.*, 1988), se argumentó que la descripción de *C. weberi* Coulter, al publicarse en 1896 debía ser considerado como el nombre válido, ya que *C. candelabrum* Weber *in* Schumann se publicó dos años después.

Durante esta época surgieron diferentes nombres para las especies cultivadas en Europa. La mayoría de estos nombres no fueron publicados y causaron grandes confusiones en la nomenclatura taxonómica de *C. weberi*, ya que en algunas ocasiones se encontraba como *C. belleuli* Haage et Schmidt, o se confundía con otras especies columnares como *C. pugionifer* Lemaire (sinónimo de *Myrtillocactus geometrizans*). (Schumann, 1898).

A inicios del siglo XX, *Cereus weberi* fue incluido en diferentes géneros. En 1909, Britton y Rose crearon el género *Lemaireocereus* en donde incluyen a las especies columnares, entre ellas *C. weberi*. Estas especies se caracterizan por presentar numerosas espinas que cubren los frutos, flores tubular-infundibuliformes con un tubo corto y ovario tuberculado. En diferentes épocas, Backeberg transfiere esta especie a

diferentes niveles taxonómicos; en 1942 la considera como una variedad de *Pachycereus grandis* a la que denomina como *P. grandis* var. *gigas*; en 1951 (citado por Bravo-Hollis, 1978) la incluye en el género *Ritterocereus* por presentar flores angostamente infundibuliformes, con pericarpelo y tubo receptacular provisto con cerdas y fruto espinoso; en 1960 la incorpora en el género *Pachycereus* principalmente por sus caracteres florales y en ese mismo año basándose en la distribución de las especies, y su ramificación, combina una especie muy similar a *P. weberi* con el nombre de *P. gigas* del Cañón del Zopilote en el estado de Guerrero. Bravo-Hollis (1978) siguiendo la clasificación de Buxbaum (1958; 1975), considera a *P. weberi* en el género *Stenocereus* por presentar flores campanulada-infundibuliformes y aréolas del fruto caedizas, aunque este taxón careciera de saponinas y células pigmentarias (células perla). Así también esta autora señaló que la especie descrita por Backeberg (1960) como *P. gigas* debía ser considerada como una forma de *Stenocereus weberi* (= *P. weberi*), y reportó una especie indefinida como *S. aff. weberi* (= *P. aff. weberi*) de la Cuenca del Río Tepalcatepec en la Región de la Presa del Infiernillo, Michoacán, la cual estima como una forma geográfica o variedad de la especie típica. Sin embargo, Gibson y Horak (1978) al proponer una nueva clasificación en la tribu basada en estudios químicos, anatómicos y morfológicos, reincorporan a esta especie en el género *Pachycereus* principalmente por la presencia de alcaloides en el tallo (Cuadro 7). Blanco *et al.* (1979), Castillo *et al.* (1983), siguiendo los estudios de Gibson y Horak (1978) indicaron que las poblaciones de *P. aff. weberi* debían considerarse como una especie diferente, ya que se encuentran separadas geográficamente y sus épocas de floración están desfasadas respecto a *P. weberi*. Por la relevancia que han tenido las investigaciones de Gibson y Horak (1978), se considerará a esta especie (*S. weberi*) y a la especie indefinida por Bravo-Hollis (1978) dentro del género *Pachycereus*.

ESPECIE	AUTOR	AÑO
<i>Cereus weberi</i>	J. Coulter	1896
<i>C. candelabrum</i> (= <i>C. candelabrius</i> )	F.A.C. Weber	1897
<i>C. belleuli</i>	Haage et Schmidt	?
<i>Lemaireocereus weberi</i>	(J. Coulter) Britton et Rose	1909
<i>Pachycereus grandis</i> var. <i>gigas</i>	Rose Backeb.	1941
<i>Ritterocereus weberi</i>	(J. Coulter) Backeb.	1951
<i>Pachycereus weberi</i>	(Backeb.) Backeb.	1960
<i>Pachycereus gigas</i>	(J. Coulter) F. Buxb.	1960
<i>Stenocereus weberi</i>	(J. Coulter) Backeb.	1961
<i>Pachycereus weberi</i>		

CUADRO 7. Cambios nomenclaturales de *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb.

### 3.2 Aspectos Etnobotánicos

Por la majestuosidad de su tamaño y forma, esta planta da mayor atracción al paisaje natural de su propio habitat y comúnmente se le conoce como "cardón", "candelabro", "chico" u "órgano". En Michoacán a *P. aff. weberi* le nombran "tepamo".

Se tiene conocimiento que desde la época prehispánica los frutos y semillas han sido utilizados como alimento. Los frutos se consumían por los distintos grupos étnicos, entre ellos los mixtecos, zapotecos, mixes y otras tribus del sur. Se cree que muchos frutos de cactáceas columnares, como los de cardón, se comerciaban en los mercados del antiguo Anáhuac. Los haces libero-leñosos de las grandes ramas eran usados en la construcción de chozas; también se usaron a modo de pértigas para recolectar fruta y como mangos de lanzas y arpones (Sánchez-Mejorada, 1982).

Weber (1898) indicó que las semillas se vendían en los mercados y se mezclaban con la masa de tortillas, cerca de la Hacienda de Tomoaya y en el Cerro de las

Campanas en Tehuacán, Puebla (Schumann, 1898). Actualmente esta tradición se realiza en Oaxaca, especialmente en la feria de la "Pitaya" celebrada el mes de Junio.

La madera de las ramas es utilizada por los campesinos de la región como vigas para techar sus habitaciones, las flores y semillas son empleadas como forraje (Bravo-Hollis, 1978).

#### 4.0 ESTUDIOS CITOLOGICOS

Debido a que los caracteres genómicos establecen una importante correlación entre la variación genómica (citológica o molecular) y los cambios fenotípicos, la citogenética ha sido considerada una herramienta muy importante dentro de los estudios taxonómicos. El análisis citogenético, ya sea superficial o detallado, puede ser utilizado además de los taxónomos, por los evolucionistas y fitomejoradores, ya que les permite observar las diferencias relativas entre los taxa y sus patrones de divergencia. Para lograr un mejor entendimiento de las relaciones filogenéticas y tendencias evolutivas de los distintos niveles taxonómicos, es necesario aplicar de manera conjunta la mayor cantidad de parámetros como los números cromosómicos, estudios sobre el cariotipo, bandedo cromosómico, comportamiento de los cromosomas meióticos, longitud total de la cromatina y contenido de ADN (Bennet, 1984; Jackson, 1971; Kenton, 1986).

Los estudios sobre los números cromosómicos se han convertido en trabajos rutinarios dentro de la taxonomía, proporcionando información sobre el número básico, el grado de relación entre los taxa y la presencia de posibles cambios numéricos. Estos cambios pueden involucrar a un solo cromosoma y provocar una aneuploidía o a todo el complemento cromosómico, es decir poliploidía. La aneuploidía puede originar la pérdida o ganancia de cromosomas, mientras que la poliploidía afecta la duplicación de todo el complemento cromosómico haploide o diploide y puede ocurrir dentro de una única especie, a lo que se denomina autoploidía, o bien por hibridización entre dos especies o dos individuos genéticamente diferentes, es decir una alopoliploidía. La formación de descendencia híbrida y la poliploidía pueden tener un papel importante para aumentar la variabilidad genética y en la formación de nuevas especies (Rieger *et al.*, 1982).

El análisis de los cariotipos, definidos como la apariencia fenotípica de los cromosomas somáticos en metafase (Jones, 1978), proporciona información sobre los cambios que han ocurrido a nivel cromosómico y junto con la información morfológica, anatómica y fitoquímica, entre otras, pueden sugerir la posible evolución de los taxa. Estos estudios se caracterizan por el conocimiento del número cromosómico, diferencias

en la posición del centrómero, longitud de los cromosomas, en el número y posición de las constricciones secundarias (Kenton, 1986; Stebbins, 1971). De acuerdo con Lewitsky (1931), un cariotipo que presenta cromosomas mayoritariamente metacéntricos y de talla similar (simétrico) es considerado primitivo, en contraposición a los cariotipos asimétricos en cuyo caso son derivados. Lo anterior está basado en la suposición de que el cromosoma metacéntrico es primitivo en el reino vegetal. No obstante, Jones (1978) señala que la tendencia hacia la asimetría es reversible, por lo que al realizarse una asimetría total habrá una tendencia a la simetría, proponiendo de esta manera que la evolución cariotípica es cíclica. El cambio de un cariotipo simétrico a uno asimétrico, o un asimétrico a simétrico, puede ser provocado por inversiones, translocaciones desiguales, pérdida de fragmentos cromosómicos (deleciones), fisiones y fusiones Robertsonianas o duplicaciones de algunos segmentos cromosómicos.

El estudio meiótico, además de proporcionar la información ya señalada, puede indicar el tipo de eventos que han llevado a la evolución del cariotipo, así como las posibles relaciones evolutivas entre las especies, y el grado de recombinación o intercambio del material genético entre los cromosomas homólogos y el comportamiento de la segregación génica en las subsecuentes generaciones. En la meiosis se analiza el número y posición de los quiasmas que mantienen unidas las cromátidas desde la fase de paquiteno hasta la metafase, observándose claramente en diacinesis o metafase I. La consecuencia genética de este apareamiento permite detectar univalentes, bivalentes, tetravalentes o polivalentes. La presencia o ausencia de configuraciones multivalentes y las figuras que forman, pueden indicar el origen de un autopoliploide, alopoliploides, fusiones, fisiones u otros rearrreglos cromosómicos.

Si bien es cierto que el análisis del cariotipo y el comportamiento de los cromosomas meióticos *per se* proporciona evidencias evolutivas, dichos análisis deberán ser preferentemente acompañados por otro tipo de estudios, que reunidos, pueden ayudar a detectar las variaciones cromosómicas y favorecer a la elaboración de mejores clasificaciones taxonómicas. A pesar de la vital importancia de estos estudios

citogenéticos, son pocos los realizados con este fin en la familia Cactaceae, puesto que la mayoría han estado enfocados únicamente a la determinación del número cromosómico.

#### 4.1 Estudios citogenéticos en cactáceas

##### a) Números cromosómicos

A finales de la década de los 20's se remarcó la importancia de los números cromosómicos para el estudio taxonómico de la familia Cactaceae, principalmente para entender las relaciones filogenéticas. Dichos trabajos promovieron el inicio de estudios citológicos en la familia. Los primeros reportes sobre el número cromosómico en cactáceas fueron los realizados por Tischler (1928) en el género *Neomammillaria* (= *Mammillaria*). Ishii (1929) y Jaretzky (1931) indicaron el número haploide  $n=11$ . Sugiura (1931) presentó el número diploide  $2n=24$  para algunas especies de *Neomammillaria* (= *Mammillaria*) y para *Zygocactus truncatus*. En ese mismo año, *Opuntia brasiliensis* fue denotada por Johansen (1933) con un número diploide  $2n=22$ , y también observó un par de cromosomas con satélites. Stockwell (1935) obtuvo en ocho especies de la tribu Opuntieae números haploides de  $n=11$ , 22 y 33, y en la tribu Cereeae reportó los números de  $n=9$ , 11 y 22.

Los trabajos de Beard (1937) fueron una importante contribución en esta área, ya que realizó un cuidadoso estudio sobre la microsporogénesis en *Echinocereus papillosus*. Él observó un comportamiento normal en los cromosomas meióticos y al realizar el conteo cromosómico de 46 especies, dos formas y un híbrido, encontró 43 especies diploides ( $2n=22$ ) y tres tetraploides ( $2n=44$ ).

La contribución de estos estudios originaron el desarrollo de innumerables investigaciones citológicas, porque consideraban al conocimiento de los números cromosómicos (haploides y diploides) como una herramienta útil en la solución de problemas taxonómicos de esta familia y en el esclarecimiento de sus relaciones

filogenéticas. Por lo tanto, la mayoría de los trabajos estuvieron enfocados a la documentación del conocimiento de su número cromosómico.

Estudios posteriores realizados por Katagiri (1952; 1953), Pinkava y McLeod (1971), Ross (1981), Weedin y Powell (1978), han establecido que el número básico (número cromosómico haploide más pequeño de una serie poliploide) para la familia es  $x=11$ . Lewis (1989) considera que el número básico de la familia probablemente pudo haber tenido un origen paleotetraploide.

Remski (1954) y Johnson (1980) señalaron algunas dificultades con las raíces al encontrar algunas variaciones en el número cromosómico, donde obtienen a veces diferentes niveles de ploidía en las raíces de un mismo individuo. Ross (1981), considera que este fenómeno se debe probablemente a la formación del callo durante el desarrollo de la raíz, por lo que recomiendan confirmar el número cromosómico de una especie usando material meiótico.

Pinkava et al. (1985) mencionó la existencia de conteos cromosómicos en 655 especies pertenecientes a 83 géneros. Estos conteos incluyen las tres subfamilias consideradas por Bravo-Hollis (1978). En el género *Pereskia* de la subfamilia Pereskioideae con aproximadamente 20 especies, se han realizado conteos de 14 taxa que indican únicamente números diploides de  $2n=22$  (Leuenberger, 1986). Sin embargo, en Opuntioideae se han reportado 169 taxa, de los cuales 107 son poliploides (incluyen 24 híbridos) que representan cerca del 63.3 %. En Cactoideae, considerada la subfamilia más avanzada, se han señalado 377 taxa, en donde 330 son diploides ( $2n=22$ ) y sólo 47 (12.5 %) son poliploides (Pinkava et al., 1985.). En el caso del género *Pachycereus*, únicamente se han presentado conteos de  $2n=22$  para *P. marginatus* (Katagiri, 1953), *P. pecten-aboriginum* (Pinkava et al., 1977) y un  $n=22$  en *P. pringlei* (Pinkava et al., 1973). Gibson y Horak (1978) señalaron para la subtribu Pachycereinae un  $x=11$ , el cual

es un dato congruente con el número básico  $x=11$ , indicado para muchas otras cactáceas (Pinkava *et al.*, 1985; Remski, 1954; Ross, 1981; Stockwell, 1935; Weedin y Powell, 1978).

## b) Poliploidía

La poliploidía es considerada de gran importancia para la evolución de las cactáceas (Remski, 1954; Ross, 1981). Pinkava *et al.* (1985) mencionaron 154 especies poliploides de 551 que integran a la familia, siendo los géneros *Opuntia* (Opuntioideae), *Echinocereus* y *Mammillaria* (Cactoideae) los que presentan mayor índice de poliploidía (Pinkava y Parfitt, 1982; Pinkava *et al.*, 1985). Se han reconocido triploides (*Opuntia basilaris* var. *treleasei*, Pinkava *et al.*, 1977), tetraploides (*Echinocereus engelmannii* var. *engelmannii*, Cota, 1991) y hexaploides (*Mammillaria prolifera* var. *prolifera*, Johnson, 1980). El mayor número poliploide es el registrado por Remski (1954) para *Mammillaria capensis* var. *pallida* con  $2n=264$  ( $24x$ ) (Cuadro 8). Se considera que la marcada frecuencia de este fenómeno en las tres subfamilias se debe al probable establecimiento de una reproducción apomíctica o panmíctica (Ross, 1981; Stebbins, 1950). En 1981, Ross señaló que el género *Opuntia* ha presentado una alta frecuencia de propagación vegetativa, apomixis y autofertilidad que facilita la poliploidía en comparación con las subfamilias Pereskioideae y Cactoideae. Pinkava *et al.* (1977) encontraron un autotriploide natural  $2n=33$  de *Opuntia basilaris* var. *treleasei*, originado por la fusión de un gameto normal ( $n=11$ ) y uno no reducido ( $n=22$ ). Por esta razón, en 1985, Pinkava *et al.* establecen que los niveles triploides y tetraploides son originados generalmente por la fusión de gametos no reducidos.

La aneuploidía, considerada como la pérdida o ganancia de uno o más cromosomas en un complemento euploide, ha sido poco reconocida en la familia Cactaceae, por ejemplo en *Deamia testudo* (= *Selenicereus*)  $n=12$  (Bhattacharyya, 1970).

Referente al género *Pachycereus*, de los 3 taxa reportados solamente se ha señalado poliploidía (4x) en *P. pringlei*, el cual representa el 33.3 % (Pinkava *et al.*, 1985).

### c) Hibridización

Se han reportado numerosos casos de hibridización a diferentes niveles taxonómicos, es decir entre géneros, especies y variedades de especies diferentes. En el caso de los híbridos interespecíficos, McLeod (1975) registró un híbrido natural ( $2n=77$ ) entre *O. phaeacantha* var. *major* ( $n=33$ ) y *O. ficus-indica* "megacantha" ( $n=44$ ). Hawkes (1982; 1983) ha señalado un gran número de híbridos intergenéricos inducidos como *XSeleniphylllum cooperi*, originado por *Epiphyllum crenatum* x *Selenicereus grandiflorus*. Existe un menor número de híbridos intergenéricos naturales, como por ejemplo *XMyrtgerocactus lindsayi*, de la cruce entre *Bergerocactus emoryi* y *Mytillocactus cochal* (Bravo-Hollis, 1978).

La hibridización, al igual que la poliploidía, se presenta en grados diferentes en las tres subfamilias. En el género *Opuntia* (subfamilia Opuntioideae) se han presentado 24 taxa poliploides de origen híbrido. Sin embargo, en los géneros *Echinocereus* y *Mammillaria* (subfamilia Cactoideae) se han reconocido únicamente 8 y 3 taxa híbridos respectivamente (Pinkava *et al.*, 1985), mientras que en el género *Pachycereus* no se han reportado casos de híbridos naturales o inducidos. Como ya se mencionó, la sobrevivencia de los híbridos puede ser favorecida por la propagación vegetativa, apomixis y a la autofertilización (Cuadro 8).

TAXA	NO. DE TAXA	POLIPLOIDES	HIBRIDOS POLIPLOIDES	% DE POLIPLOIDES	NIVELES
PERESKIOIDEAE	5	0	0	0.0	2x
<i>Pereskia</i>	5	0	0	0.0	2x
OPUNTIOIDEAE	169	83	24	63.3	
<i>Opuntia</i>	163	78	24	62.6	3x, 4x, 6x, 8x
CACTOIDEAE	377	35	12	12.5	
<i>Selenicereus</i>	8	1	0	12.5	4x
<i>Rhipsalis</i>	42	1	0	2.4	4x, 6x
<i>Pachycereus</i>	3	1	0	33.3	4x
<i>Cephalocereus</i>	3	2	0	66.7	4x
<i>Echinocereus</i>	43	7	8	37.2	4x
<i>Mammillaria</i>	110	10	3	11.8	4x, 6x, 8x, 24x
<i>Coryphantha</i>	24	2	0	66.7	4x
CACTACEAE	551	154	36	27.9	

CUADRO 8. Conocimiento del número cromosómico en la familia Cactaceae. Tomado de Pinkava et al.(1985).

#### 4.2 Morfología cromosómica

El análisis sobre la morfología de los cromosomas en la familia, ha sido poco estudiada, debido a que los cromosomas presentan un tamaño pequeño, dificultando así su observación (Beard, 1937; Johnson, 1980; Katagiri, 1953; Pinkava y McLeod, 1971; Ross, 1981; Stockwell, 1935). Los pocos estudios realizados sobre el cariotipo indican que la mayoría de los cromosomas en cactáceas son metacéntricos (Gibson y Horak, 1978; Johnson, 1980). Beard (1937), Johansen (1933), y Stockwell (1935) han señalado la presencia de satélites en algunas especies (*Selenicereus hondurensis*, *Mediocactus coccineus*, *Echinocereus blanckii*, *Mammillaria magnimamma* y *Lophocereus schottii*). Johnson (1978) y Spencer (1955) encontraron diferencias en la posición del centrómero y proponen realizar investigaciones sobre la morfología de los cromosomas para conocer la evolución de las cactáceas.

Los estudios que presentan un análisis cariotípico más formal son los siguientes; Johnson (1980) realizó el análisis del cariotipo de tres variedades de *Mammillaria prolifera*, en donde observó cromosomas metacéntricos en *M. prolifera* var. *arachnoidea* ( $2n=22$ ), varios pares de cromosomas acrocéntricos en *M. prolifera* var. *texana* ( $2n=44$ ) y *M. prolifera* var. *haitiensis* ( $2n=66$ ) e indicó la existencia de un incremento en el tamaño de los cromosomas al aumentar los niveles de poliploidía en estas variedades. Contrariamente, Weedín y Powell (1978) encuentran un decremento en el tamaño de los cromosomas al incrementar la poliploidía. Palomino *et al.* (1988) analizaron el cariotipo de dos especies y una variedad de *Nyctocereus* ( $2n=22$ ); todos los cromosomas fueron metacéntricos en *N. castellanosi* y *N. serpentinus*, mientras que en *N. serpentinus* var. *splendens* observaron dos pares de submetacéntricos y el resto metacéntricos, todos los taxa presentaron tres pares de cromosomas con satélites. Recientemente, Cota (1991) realizó el estudio sobre la evolución del cariotipo en el género *Echinocereus*, donde observó taxa diploides ( $2n=22$ ) y tetraploides ( $2n=44$ ). Los cariotipos fueron muy homogéneos, presentándose principalmente metacéntricos y algunos submetacéntricos, así como una variación en el número y posición de los satélites. En el caso de *Pachycereus*, no existen trabajos citogenéticos completos y detallados acerca de la morfología de los cromosomas.

#### 4.3 Comportamiento de los cromosomas meióticos

Se ha observado que el comportamiento de los cromosomas en la fase meiótica en la mayoría de las especies diploides de cactáceas es normal, ya que se forman 11 bivalentes en MI (Beard, 1937; Pinkava y McLeod, 1971), aunque también se han indicado anomalías premeióticas en *Pereskia diaz-romeroana* con 22 bivalentes en MI (Ross, 1981) y la presencia de multivalentes en profase I en *Mammillaria prolifera* (Remski, 1954). La observación de multivalentes sugiere un origen autopoliploide en algunas especies de la familia (Beard, 1937 y Remski, 1954).

Recientemente el análisis meiótico en *Myrtillocactus geometrizans* permitió observar quiasmas terminales con bivalentes en anillo y en cadena. El promedio de quiasmas por núcleo fue diferente en cada población, encontrando una mayor frecuencia en las poblaciones de Puebla y Querétaro. El apareamiento de los cromosomas meióticos fue normal para las tres poblaciones estudiadas (Cid, com. pers.).

En el género *Pachycereus* sólo existe el reporte del número haploide  $n=22$  para *P. pringlei* (Pinkava *et al.*, 1973) y en el caso de *P. weberi* no se han realizado estudios sobre el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis y no se ha determinado en número haploide.

Los análisis citológicos sobre la variación en el número y morfología de los cromosomas han permitido que estos estudios sean utilizados como una herramienta en las investigaciones biosistemáticas de la familia Cactaceae. Entre estos destacan los realizados por Pinkava y Parfitt (1988), Grant y Grant (1979), así como los diversos estudios realizados en el género *Echinocereus* (Beard, 1937; Cota, 1991; Katagiri, 1953; Pinkava y McLeod, 1971; Pinkava y Parfitt, 1982; Pinkava *et al.*, 1985).

La problemática taxonómica existente entre la población de *P. aff. weberi* localizada en Michoacán con el resto de las poblaciones de *P. weberi* y la falta de estudios citológicos en la especie, provocó el interés para realizar un análisis morfológico y cariológico en las poblaciones de *Pachycereus weberi* que apoyen los estudios taxonómicos de la familia Cactaceae.

## 5.0 OTROS ESTUDIOS

### 5.1 Micromorfología de la cubierta seminal

Los estudios sobre la morfología de la cubierta seminal han sido los más relevantes para la taxonomía de esta familia. A partir de 1950, Buxbaum estableció una clasificación de las subfamilias con base en las características de la cubierta y relacionó las semillas de *Pereskia sacharosa* con *Phytolacca octandra*. En 1958, este mismo autor realizó un detallado estudio en las semillas de algunas especies de cactáceas y con ayuda del microscopio de luz reconoció cuatro tipos; 1) lisa y dura, 2) tuberculada, 3) perforada y 4) lisa, suave con células pequeñas. El uso del microscopio electrónico de barrido (MEB) ha permitido obtener una importante información en la sistemática y es en muchas instancias una substancial herramienta para resolver los problemas taxonómicos (Cole y Behnke, 1975). En la familia Cactaceae, el MEB ha proporcionado importantes resultados al realizar investigaciones en microestructuras como espinas, tejido epidérmico, en la cubierta seminal, lóbulos del estigma, entre otros. Los trabajos en el MEB para esta familia se iniciaron en 1971, principalmente por Voit y fueron publicados una fracción de ellos hasta 1979 por Barthlott y Voit (Barthlott, 1988). La gran variedad de formas en la cubierta de las semillas de estas plantas, originó que se estableciera una terminología descriptiva y para ello Leuenberger (1974) indicó las modificaciones que se pueden presentar en el margen y en la textura celular, y señaló los tipos más frecuentes: liso, escabroso, acostillado o rugoso y surcado.

La utilización del MEB ha permitido que los botánicos sistemáticos pongan mayor énfasis en las microestructuras de la cubierta de las semillas y, junto con el resto de los rasgos morfológicos, establecer sistemas de clasificación. Como resultado de un análisis micromorfológico, Barthlott (1988) propuso un esquema bidimensional sobre las relaciones filogenéticas en esta familia y para la delimitación de las unidades supragenéricas tomó en cuenta las características de la cubierta. Gibson y Horak (1978) y Gibson *et al.* (1986) examinaron en el MEB la morfología de la cubierta de las semillas de las especies de la tribu Pachycereeae. En este estudio establecieron diferencias importantes entre las subtribus, señalando que la cubierta de las semillas de la subtribu

Stenocereinae se caracterizó por ser estriada a transversal en los márgenes celulares o una superficie lisa como en *Stenocereus thurberi*, o rugosa- verrucosa como en *S. alamosensis*. Las semillas de la subtribu Pachycereinae presentaron una cutícula suave y lisa, las células tienen protuberancias en la superficie o en un plano. En este mismo estudio, se realizaron observaciones en cuatro taxa del género *Pachycereus* en donde difícilmente se distingue el contorno celular en la cubierta de algunas especies. En *P. marginatus* var. *gematus* y *P. marginatus* var. *marginatus* la cubierta es lisa con pequeñas depresiones en los límites celulares que se marcan débilmente, en *P. pringlei* la cubierta es lisa y los contornos celulares son distinguibles, y en *P. weberi* las células anguladas tienen hundimientos en los vértices.

## 5.2 Germinación y desarrollo de las plántulas

El estudio sobre la germinación y desarrollo de las plántulas aporta gran información sobre el origen de determinadas estructuras. En la familia Cactaceae, la formación de las flores, tubérculos, costillas, hojas y espinas puede ser de gran importancia en la sistemática (Buxbaum, 1950). Así también, los estudios sobre la morfología de estas plántulas podrían proporcionar un fácil reconocimiento en su hábitat. Aunque son relativamente pocos los trabajos realizados en este tema, desde el siglo XIX se encuentran contribuciones sobresalientes en este aspecto, teniendo la mayoría de ellos un enfoque hacia la formación de las estructuras y la descripción de plántulas de algunas especies globosas y columnares. Los primeros estudios realizados en este tema fueron los realizados por Ganong (1898) y Jonsson (1902), que observaron el desarrollo del tallo en las especies de la subfamilia Cereeae (Cactoideae). Weisse (1904) describió y observó la formación de los tubérculos en plántulas de cactáceas globosas. Berger (1926) comparó el tamaño y morfología de los cotiledones en algunos géneros de la subfamilia Cactoideae y señaló que los géneros más primitivos presentaban cotiledones grandes y un hipocótilo cónico y suculento. Brückner (1942) reconoció tres formas diferentes de desarrollo en las plántulas de *Melocactus*. Buxbaum (1950) observó que la cubierta de las semillas de cactáceas al hincharse sufre una ruptura, de donde emerge

la raíz, el hipocótilo y la parte basal de los cotiledones. Este autor también señaló las diferencias sobresalientes en el desarrollo de las plántulas para las tres subfamilias. En el caso de la subfamilia Pereskioideae, indicó que las plántulas son semejantes al resto de las dicotiledóneas, sus hojas cotiledonares son grandes y laminares, el hipocótilo es delgado y no suculento, las eófilas están formadas por una lámina normal y peciolada. Por otro lado, Buxbaum (1950) caracterizó a la subfamilia Opuntioideae por presentar largos cotiledones laminares como en Pereskioideae, el hipocótilo es ligeramente delgado y suculento, en *Opuntia* las primera hojas son teretes y más pequeñas que las hojas cotiledonares y la base de las hojas forma rápidamente podarios que portarán las yemas axilares. Buxbaum (1950), observó que en la subfamilia Cactoideae estas estructuras son variables. Dentro de las cactáceas epífitas, los géneros más primitivos como *Hylocereus* y *Epyphyllum* tienen cotiledones grandes, laminares, y el hipocótilo es delgado; sin embargo, *Rhipsalis* se consideraría el género más reciente porque el hipocótilo es suculento, corto y los cotiledones cónicos. En el caso de las cactáceas columnares, las plántulas presentan cotiledones grandes y suculentos, un hipocótilo cónico, las yemas se desarrollan entre los cotiledones para formar las primeras aréolas y espinas donde se formarán los podarios que madurarán en numerosas costillas. En las cactáceas globosas, como *Ferocactus*, *Melocactus* y *Mammillaria*, los cotiledones se reducen y el hipocótilo se caracteriza por ser globular u ovoide. Bravo-Hollis (1978) reconoce diferencias en el desarrollo de las plántulas con respecto a las tres subfamilias. Anderson (1967) consideró por primera vez la morfología y el crecimiento de las plántulas del género *Obregonia*, Moore (1967) observó que en un lapso de 12 a 18 meses de desarrollo, las plántulas de *Echinocereus enneacanthus*, *E. stramineus* y *E. dubius* muestran diferencias en el número de costillas y la distancia de sus aréolas. Hamilton (1970), en su trabajo en *Opuntia bradtiana*, describe la morfología de las plántulas y realiza cortes a distintos estadios del embrión, raíz, hipocótilo y epicótilo. De Vogel (1980) clasificó las plántulas de las cactáceas en el tipo Macaranga por presentar cotiledones (paracotiledones) suculentos y persistentes. En lo referente a *Pachycereus weberl*, sólo existen los estudios realizados por Meyrán (1956), quien hace una pequeña descripción

de las plántulas de trece especies de cactáceas, entre ellas ***P. weberi***, en la cual únicamente menciona que se caracteriza por presentar cotiledones en forma triangular hasta de 7 mm de largo y los podarios dando lugar a 7 u 8 costillas.

## OBJETIVO GENERAL

Delimitar taxonómicamente las posibles especies que integran las poblaciones de *Pachycereus weberi*, por medio de estudios morfológicos y citogenéticos.

## OBJETIVOS PARTICULARES

- i) Revisión de material de herbario y bibliográfico, para conocer los problemas nomenclaturales y la distribución de esta especie.
- ii) Búsqueda de diferencias morfológicas entre las poblaciones de *Pachycereus weberi*, por medio de las observaciones realizadas en las estructuras vegetativas y reproductivas, así como de la testa de las semillas por medio del microscopio electrónico de barrido.
- iii) Determinación del número haploide y diploide de las poblaciones de *Pachycereus weberi*.
- iv) Elaboración y análisis de los cariotipos de cada población.
- v) Análisis del comportamiento cromosómico y determinación de la frecuencia quiasmática durante la meiosis.

## ZONA DE ESTUDIO

El presente estudio se desarrolló en cinco localidades comprendidas en dos provincias florísticas; provincia del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y provincia de la Depresión del Balsas (Rzedowski, 1978).

### 1.0 Provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán

Se localiza entre los 17°39' y 19°53' latitud norte y los 96°55' y 97°44' de longitud oeste, con una orientación sureste-noroeste, abarca la porción sureste del estado de Puebla y la parte norte de Oaxaca.

Esta provincia queda limitada al oeste con el borde de la mesa y serranías mixtecas, al oriente por la Sierra de Juárez y las sierras que la prolongan al norte hasta las cercanías del Pico de Orizaba. Sus límites orográficos principales son al este y noreste de la Sierra Madre Oriental, llamada Sierra de Zongolica y la Sierra de Juárez al sur. Fisiográficamente forma parte de la provincia Mixteca-Oaxaqueña (Tamayo, 1962) y abarca los Valles de Cuicatlán, Huajuapán, Tehuacán, Tepelmeme y Zapotitlán, a su vez constituye parte de la cuenca alta del río Papaloapan y en menor proporción a la Cuenca Alta del Río Balsas (Villaseñor *et al.*, 1990).

Miranda (1948) considera que la flora de esta provincia presenta ciertas relaciones con la provincia de la Cuenca del Balsas, por lo que en otras épocas probablemente la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán fuera tributario del Balsas (Figura 5).

Dentro de esta provincia florística están comprendidas las siguientes localidades:

#### 1.1 Cuicatlán, Oaxaca.

#### 1.2 Tehuacán, Puebla.

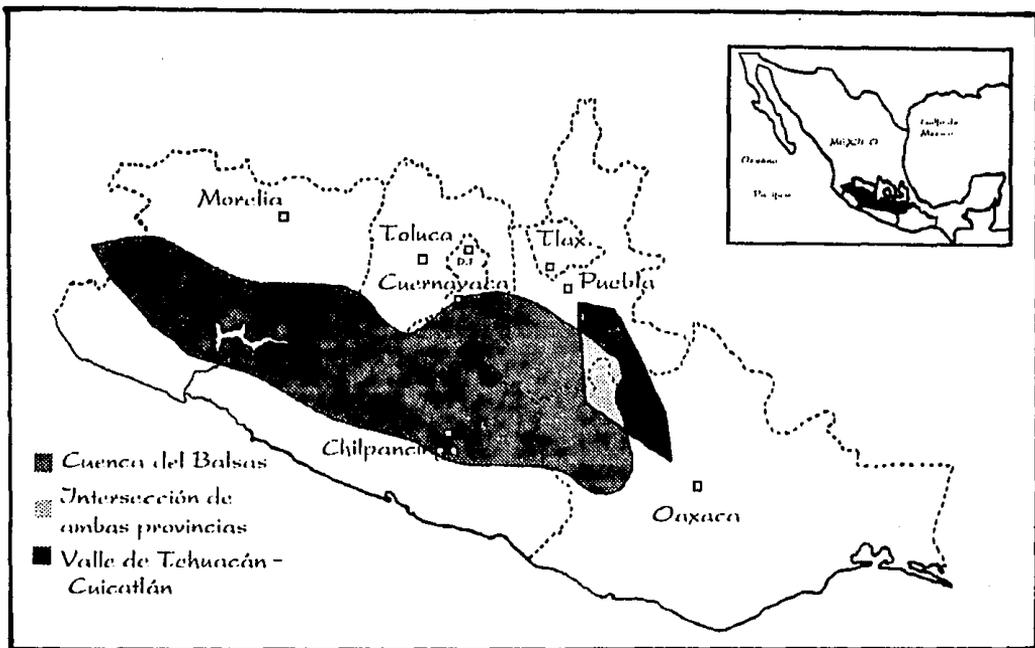


FIGURA 5. Provincias florísticas; Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Cuenca del Balsas.

**1.1 Cuicatlán.** Se encuentra al sureste del Valle, al noreste del estado de Oaxaca, entre los 17° 00' latitud norte y los 97° 00' longitud oeste.

Fisiográficamente esta zona está relativamente aislada al norte y sur por pequeñas serranías que forman parte de la Sierra Madre Oriental y que son cortadas por los ríos, que constituyen cañones llamados de Mejía, Río Grande, Tomellín y Las Vueltas.

De acuerdo con la geología señalada para esta zona, se presentan afloramientos de rocas metamórficas del Paleozoico, por lo que los suelos dominantes se encuentran escasamente desarrollados y poco profundos, formados por areniscas rojas, litosoles y regosoles (Dávila, 1983; Miranda 1948).

En cuanto al clima, García (1988) considera el tipo **B** seco, donde las temperaturas fluctúan entre los 22° y 29.6°C, siendo la media anual de 25.8°C. Los datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica de Cuicatlán, en el período 1975-1986 indican para esta zona una temperatura media anual de 26.3 °C, una precipitación media anual de 38.95 mm y un coeficiente de P/T de 17.8 (Figura 6).

*Pachycereus weberi* en esta localidad, forma parte del bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), asociado a *Pachycereus hollianus* y *Escontria chiotilla*.

## Cuicatlán, Oaxaca

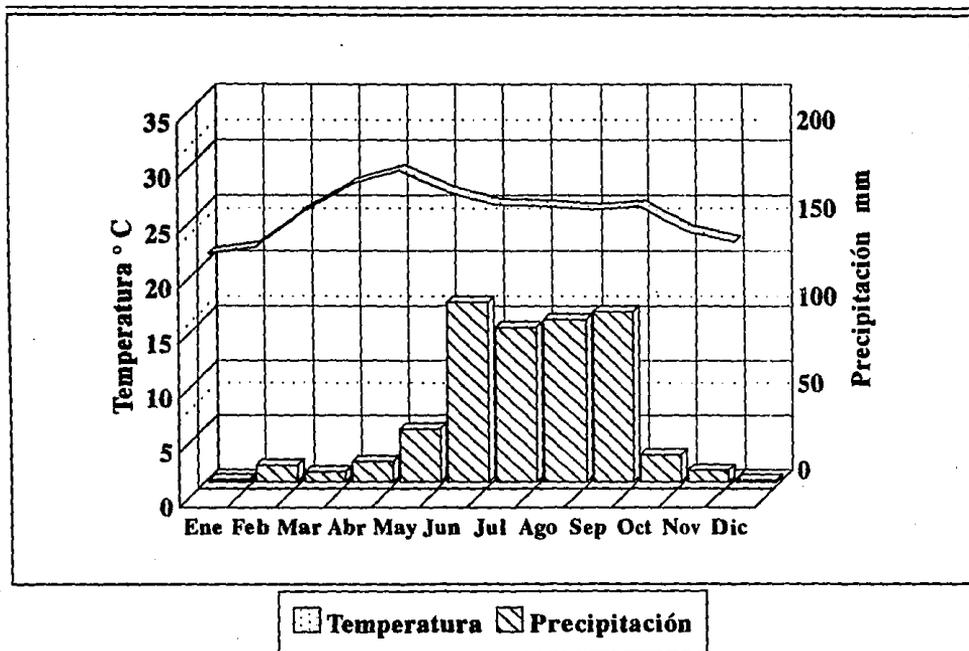


FIGURA 6. Datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica de Cuicatlán, Oaxaca.

**1.2 Tehuacán (1 Km del antiguo camino a Axusco), Puebla.** Se encuentra en la parte norte del Valle, al sur del poblado de Tehuacán, entre los 18° 00' latitud norte y los 97° 00' longitud oeste. Fisiográficamente, se encuentra entre los Valles del Río Salado al sur, Zapotitlán al sureste y Tomellín al norte. Limita al este con la Sierra de Zongolica y al oeste con la Sierra de Tamazulapan, con una altitud de 1200 m.

Desde el punto de vista geológico, esta zona presenta afloramientos del Precámbrico con esquistos y gneis indiferenciados, así como elementos del Jurásico Inferior Marino con lutitas y areniscas (López, 1981).

El clima ha sido clasificado como templado subárido (Miranda, 1948). Sin embargo, García (1988) considera un clima **B** seco, con una fluctuación de temperatura entre 15.3° y 21.1°C. Durante el período 1975-1986, la estación meteorológica de Tehuacán presentó una temperatura y precipitación media anual de 17.56 °C y 36.25 mm respectivamente, y un coeficiente de P/T de 24.78 (Figura 7).

La vegetación donde predomina *Pachycereus weberi* es principalmente en el bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), asociado a *Myrtillocactus geometrizans* var. *grandiareolatus*, *Pachycereus marginatus* y *Neobuxbaumia tetetzo*.

# Tehuacán, Puebla

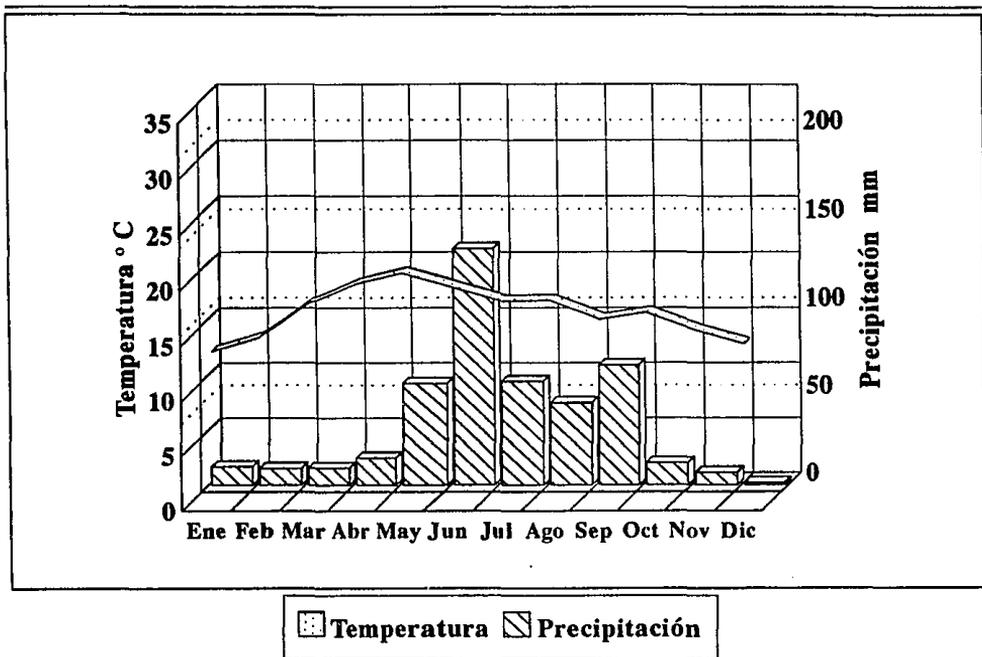


FIGURA 7. Datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica de Tehuacán, Puebla.

## 2.0 Provincia florística Cuenca del Balsas

Está formada por una enorme depresión dirigida transversalmente de este a oeste. La Provincia está limitada al sur por el Sistema Volcánico Transversal, con el borde meridional de la mesa de Anáhuac, prolongándose hacia el noroeste por la parte sur del estado de Jalisco, sobre el río Tepalcatepec. Hacia el este su límite lo encontramos en la Sierra Mixteca, que se prolonga hacia al occidente de Tehuacán, uniéndose al norte de Ixcaquixtla, y al sureste de la ciudad de Puebla.

Esta cuenca es una región geográfica bien caracterizada que abarca los estados de Jalisco, Michoacán, México, Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca (Miranda, 1948; Rzedowski, 1978) (Figura 5).

Miranda (1948) divide la cuenca en: "cuenca baja, cuenca alta oriental y cuenca alta noroccidental". Este autor considera que el límite de las dos primeras cuencas es la serie de serranías que se extienden entre el Nevado de Toluca y el Cerro Teotepec, en la Sierra Madre del Sur. Sin embargo, Castillo *et al.* (1983), consideran que la "cuenca baja" y la "cuenca alta noroccidental" deben ser una sola región denominada "cuenca baja".

En esta provincia están comprendidas las siguientes localidades:

**2.1 Las Estacas (Cerro Temilpa), Morelos.**

**2.2 Cañón del Zopilote (Milpillas), Guerrero.**

**2.3 Región de la Presa del Infiernillo (5 Km al este de Nuevo Churumuco), Michoacán.**

**2.1 Las Estacas (Cerro Temilpa);** Esta localidad se encuentra situada al sur del río Balsas y en la parte suroeste del estado de Morelos. Fisiográficamente está comprendida en la subprovincia de la Depresión del Balsas, que es denominada por Sierras y Valles Guerrerenses, con altitudes de 900 a 1200 m. Algunos sistemas de esta subprovincia tienden a extenderse en la llanura aluvial con lomeríos del Valle del río Yautepec, en la llanura aluvial al sur de Cuernavaca, desde el municipio de Emiliano Zapata a Jojutla y la gran meseta calcárea con cañadas que se extienden desde las ruinas de Xochicalco hasta Tehuixtla.

Geológicamente, existen afloramientos de rocas ígneas y sedimentarias. Las rocas más antiguas son las sedimentarias del Cretácico inferior (calizas y depósitos marinos interestratificados de areniscas y lutitas) que forman estructuras plegadas anticlinales y sinclinales). Los depósitos aluviales forman las planicies de la cuenca del Balsas (Flores, 1990).

Para esta zona predomina el clima cálido a cálido subhúmedo con lluvias en verano, resaltando el Awo"(W)(i) g. Con temperaturas medias anuales mayores de 22° - 26°C y precipitaciones inferiores a 1000 mm. La estación meteorológica cercana es la de Yautepec y presentó en el período 1975-1986, una temperatura y precipitación media anual de 19.7 °C y 69.84 mm, el coeficiente de P/T para este período fue de 42.54 (Figura 8).

*Pachycereus weberi* forma parte del bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). Esta especie está asociada con *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *Pachycereus grandis* y *Stenocereus dumortieri*.

## Yautepec, Morelos

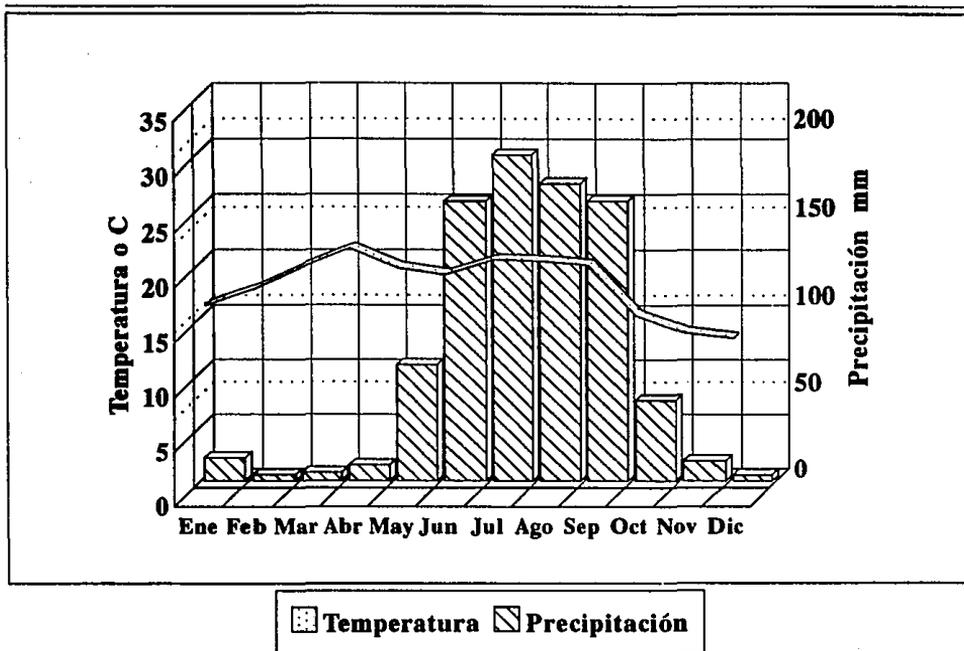


FIGURA 8. Datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica de Yautepec, Morelos.

**2.2 Cañón del Zopilote (Milpillas);** Es una de las zonas semiáridas de la Cuenca del Río Balsas-Mezcala en el estado de Guerrero. Se localiza en la parte noreste del estado y está ubicada entre los 17° 32' y los 18° 00' de latitud norte y los 99° 30' y 99° 30' longitud oeste. Queda enclavada en la cuenca alta Noroccidental (Miranda, 1948) o en la cuenca baja del Balsas (Castillo *et al.*, 1983). Esta zona comprende el Valle de Zumpango, todo el Cañón del Zopilote y el Cañón del río Tepecoacuilco; se compone de barrancas, filos y cerros de escasa altitud. El gradiente altitudinal oscila de los 500 m hasta 2500 m, aunque la media altitudinal es 1500 m.

Geológicamente, Fries (1957) (citado por Castillo *et al.*, 1983) describió cinco formaciones: 1) formación de Morelos (calizas del Cretácico inferior), 2) formación Mezcala (lutitas, limolitas, areniscas, conglomerados y lavas continentales del terciario), 4) Dique intermedio (rocas intrusivas monsonito-cuarcíferas del Terciario) y 5) depósitos clásticos continentales y aluviales del Pleistoceno, que se distribuyen en el fondo del cañón. Las rocas intrusivas se presentan en Zumpango y al norte de Milpillas.

En esta zona predominan tres tipos climáticos isotermales (muy cálido-seco; cálido-subhúmedo y semicálido-subhúmedo) y se presenta una temporada de secas muy marcada, cuya duración va de 6 a 7 meses y las temporadas de lluvias suelen ser de convección y torrenciales (García, 1969; 1976). En esta zona, la estación más cercana fue la de Iguala que presentó durante el período (1975-1986) una temperatura y precipitación media anual de 25.92 °C y 77.91 mm respectivamente, el coeficiente de P/T fue de 36.05 (Figura 9).

En esta zona *Pachycereus weberi* es un elemento dominante del bosque tropical caducifolio, asociado a *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Castillo *et al.*, 1983).

# Iguala, Guerrero

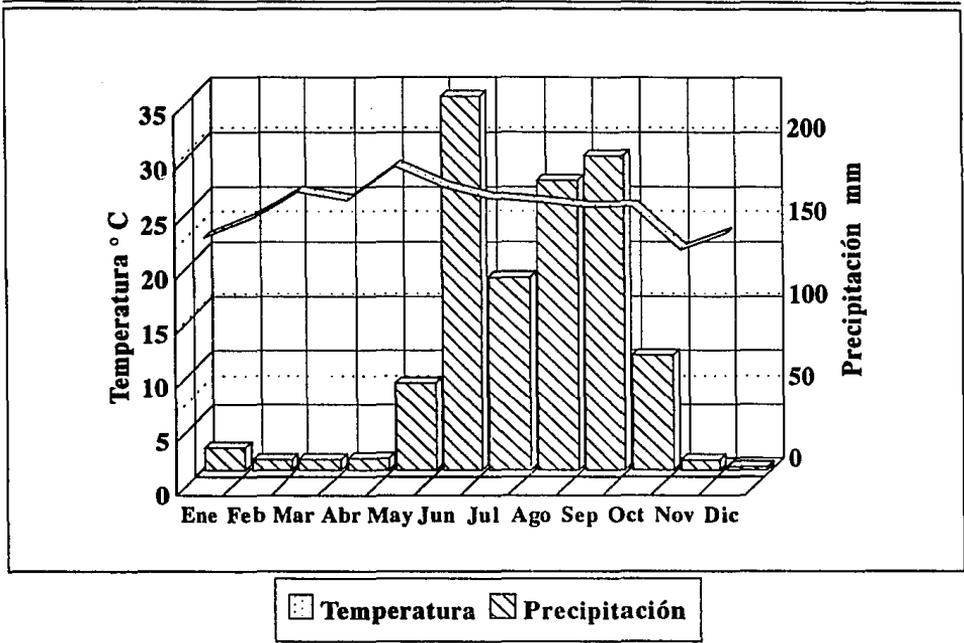


FIGURA 9. Datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica de Iguala, Guerrero.

**2.3 Región de la Presa del Infiernillo (5 Km al E de Nuevo Churumuco);** esta zona de estudio forma parte de la región Caribeña (Rzedowski, 1978) y se localiza en la parte suroeste del estado de Michoacán, entre los 18° 15' y los 19° 00' latitud norte y los 101° 25' y 102° 10' longitud oeste.

Fisiográficamente, corresponde a la porción más baja y occidental de la cuenca, limitada al suroeste por la Sierra del Espinazo del Diablo y al sur por la Sierra de la Cuchilla. Está surcada de norte a sur por las sierras de Inguarán y de Tacámbaro. Esta región se encuentra entre el conjunto de tierras bajas del Valle de los Ríos Tepalcatepec,

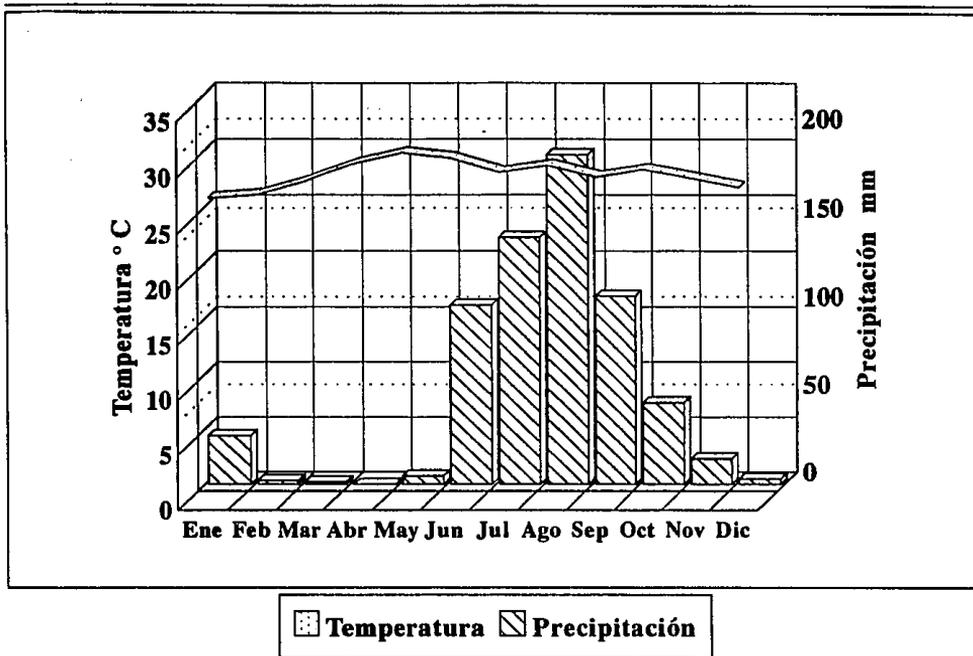
El Oro, Tacámbaro y los pequeños valles formados por los afluentes menores del Río Balsas.

Desde el punto de vista geológico, esta zona está dominada por rocas ígneas extrusivas y volcánicas del Terciario, aunque en la parte noroeste de la Presa del Infiernillo dominan las intrusivas. Hacia el sur de la presa se presenta una asociación de caliza, arenisca y lutita del Cretácico (Castillo *et al.*, 1983). Así mismo, está cubierta por suelos poco desarrollados, muy pedregosos y con afloramientos de roca madre, donde dominan los regosoles, cambisoles y litosoles.

García (1988) señala cuatro subtipos climáticos dentro de las zonas cálidas-muy cálidas, resultando en ésta el tipo BS1(h')w con un P/T de 22.9 muy cálido. La temperatura media anual de 22°C y el mes más frío de 18°C, con régimen de lluvias en verano. En la estación de Nuevo Churumuco, los datos de temperatura y precipitación media anual durante el período 1975-1986, fueron de 29.7 °C y 53.14 mm respectivamente, el coeficiente de P/T fue de 21.47 (Figura 10).

Los tipos de vegetación de acuerdo con Rzedowski (1978), son básicamente el matorral xerófilo, bosque espinoso, bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio y bosque de galería. *Pachycereus* aff. *weberi* es abundante en el bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo, y se encuentra asociado con *Stenocereus fricci*, *S. quevedonis* y *Backebergia militaris*.

# Nuevo Churumuco, Michoacán



**FIGURA 10.** Datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica de Nuevo Churumuco, Michoacán.

## MATERIALES Y METODOS

El presente trabajo se desarrolló en cuatro principales fases:

- i) Fase de Gabinete
- ii) Fase de Campo
- iii) Fase de Laboratorio
- iv) Fase de Análisis

### **i) Fase de Gabinete**

Para la realización de este estudio, se efectuó primeramente la revisión bibliográfica para el género y la detección de problemas nomenclaturales relacionados con *Pachycereus weberi*.

Así mismo se realizó la revisión de los ejemplares del género *Pachycereus weberi* contenida en los siguientes Herbarios: Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM (**FCME**), Herbario de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (**H-UAEM**), Herbario Nacional de la Universidad Nacional Autónoma de México (**MEXU**), y Herbario del Missouri Botanical Garden (**MO**). De cada ejemplar se tomaron en cuenta las siguientes características: número de espinas centrales, número de espinas radiales, número de costillas, presencia del surco interareolar, forma y tamaño de la aréolas, longitud de la flor, presencia de escamas y espinas en el pericarpelo y diámetro del fruto.

### **ii) Fase de Campo**

■ De acuerdo con la distribución reportada por Bravo-Hollis (1978), Blanco *et al.* (1980), Castillo *et al.* (1983), Meyrán (1980), Meyrán y Piña (1986) y a la información contenida en los ejemplares de herbario, se realizaron recorridos en distintas regiones de la Cuenca del Balsas y Valle de Tehuacán-Cuicatlán, para observar la distribución de cada población. Se escogieron las áreas de alta densidad de individuos y por la facilidad



■ De cada individuo se colectaron semillas (con un promedio de 7 a 10 frutos). Además se buscaron de 2 a 3 individuos jóvenes para la obtención de raíces secundarias en tallos, así como la obtención de raíces primarias en plántulas para posteriores estudios mitóticos. En el caso de las plantas juveniles colectadas en el campo, fueron replantadas en un suelo adecuado y mantenidas bajo condiciones adecuadas en un invernadero.

■ Para el estudio meiótico se colectaron botones florales con una longitud aproximada de 2 a 4 cm, durante un intervalo de 8:00 A.M. a 3:00 P.M., Los botones seleccionados se fijaron en una solución de Farmer (alcohol absoluto y ácido acético, 3:1), posteriormente se colocaron en alcohol al 70% y se almacenaron en refrigeración a 4°C para su subsecuente estudio en el laboratorio.

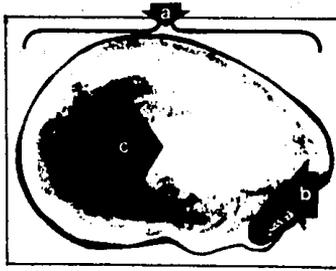
■ De todas las poblaciones estudiadas se elaboraron ejemplares de herbario y se fijaron en FAA flores y frutos para la colección en espíritu, los cuales se depositarán en el Herbario Nacional (MEXU).

### iii) Fase de Laboratorio

#### **Micromorfología de la cubierta seminal y tamaño de las semillas:**

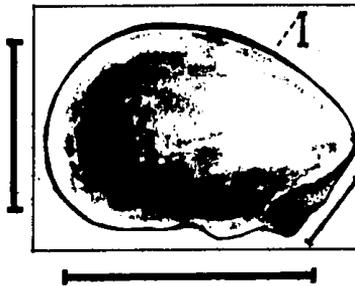
■ Para observar las características morfológicas de la cubierta seminal se procedió a revisar en el microscopio estereoscópico 100 semillas de cada población para abarcar las posibles variaciones entre los taxa problema (*P. weberi* y *P. aff. weberi*). Estas variaciones repetitivas se detectaron con el fin de argumentar y remarcar las posibles diferencias de las semillas.

■ Para corroborar y observar los detalles de la cubierta, se realizaron observaciones utilizando el microscopio electrónico de barrido (MEB). Para este fin se deshidrataron 10 semillas de cada población y se fijaron en el portamuestras para su subsecuente baño con plata. Las muestras obtenidas fueron observadas en el MEB modelo Jeol-JSM-35C, del Instituto de Ingeniería de la Universidad Nacional Autónoma de México. Se tomaron las fotografías de la semilla completa en aumentos de 24X, 30X o 33X. Del plano lateral y en la zona hilo-micropilar, en aumentos de 300X (Figura 12), el papel utilizado fue Kodak Polaroid tipo 52.



**FIGURA 12.** Regiones de observación de las semillas en el MEB. a, semilla completa; b, zona hilo-micropilar; c, plano lateral.

■ Se realizó la medición de 30 semillas de cada población en distintos individuos. De cada semilla se estimó la longitud total, ancho, espesor y largo de la región micropilar (Figura 13).



**FIGURA 13.** Indicación de las mediciones realizadas en cada semilla.

### **Morfología de las plántulas**

■ Una vez germinadas las semillas para la obtención de las raíces primarias, se colocaron las simientes de cada población en frascos de vidrio que contenían como sustrato arena y vermiculita. En esta etapa los frascos permanecieron cerrados y en

invernadero durante uno a dos años. Posteriormente se transplantaron en macetas que contenían una mezcla de vermiculita, agrolita y tepojal (1:1:1). Cada etapa transcurrida resultó ser crítica para el establecimiento y desarrollo de las plántulas. Se registraron los eventos más sobresalientes durante el crecimiento de las plántulas.

## **Mitosis**

Los meristemos radiculares en que fueron observados los cromosomas metafásicos fueron obtenidos de la siguiente manera:

- Las semillas colectadas en el campo se indujeron a germinar en cajas de petri esterilizadas, conteniendo una capa de algodón y papel filtro humedecidos con agua destilada. Previamente las semillas se escarificaron ligeramente y para controlar la contaminación por hongos se colocaron en una solución de hipoclorito de sodio al 3% durante 20-25 minutos, posteriormente se enjuagaron en agua destilada y se hidrataron durante 24 horas. Finalmente se les colocó en cajas de petri, donde se mantuvieron en un horno a una temperatura controlada de  $30^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  y en completa obscuridad.

- Los individuos jóvenes se replantaron para la obtención de raíces secundarias. El sustrato en el cual se colocaron estuvo constituido por arena, tierra negra y roca volcánica, y humedecido con una solución de aminoácidos (Aminol-forte y Aminol-humiforte N-6) cada quince días con el fin de activar el proceso de enraizamiento.

- Para la obtención de células metafásicas, las raíces se cortaron entre 1-2 cm de largo, de 8 a 9 A.M. Las raíces fueron cortadas a este tamaño antes de que se lignifiquen sus tejidos y fueron pretratadas con el mitostático 8-hidroxiquinoleína a una concentración de 0.002 M, durante cinco horas en obscuridad a una temperatura de  $18^{\circ}\text{C}$ . Posteriormente las raíces se lavaron con agua destilada, después fueron fijadas en una solución fresca de Farmer (alcohol absoluto y ácido acético) 3:1 y se mantuvieron en refrigeración a una temperatura de  $4^{\circ}\text{C}$ , donde se conservaron 24 hrs. como mínimo para su posterior procesamiento.

- Para la tinción, las raíces fijadas fueron lavadas e hidrolizadas con HCl 1N a  $60^{\circ}\text{C}$  durante 15 minutos, inmediatamente después fueron introducidas en una solución de Feulgen, hecha a base de Fucsina básica. Se colocaron en obscuridad

aproximadamente una hora y durante este tiempo los ápices de las raíces fueron tomando un color violeta.

- Una vez realizada la tinción, los meristemos fueron cortados y colocados en un portaobjetos, al cual se le añadió una gota de aceto-orceína al 1 %, se colocó el cubreobjetos y se le aplicó una ligera presión para lograr la separación de las células meristemáticas y se observó al microscopio en campo claro.

- Finalmente, se aplicó el aplastamiento (squash) a las preparaciones que contenían cromosomas en metafase para lograr su máxima separación.

- Al obtener preparaciones con cromosomas separados, con una adecuada contracción y tinción, se procedió a la elaboración de preparaciones permanentes con el método del hielo seco de Conger y Fairchild (1953), que consistió en colocar la preparación en un trozo de hielo seco durante 15 minutos; después de este tiempo se separó el cubreobjetos del portaobjetos, inmediatamente se sumergieron varias veces en alcohol etílico absoluto. Ya secos se añadió una gota de bálsamo de Canadá y se colocó nuevamente el cubreobjetos. La preparación se dejó secar en un horno a 30°C durante una semana.

- Las mejores células metafásicas fueron fotografiadas en un fotomicroscopio Axioskop Carl-Zeiss. De las fotografías obtenidas se elaboraron los cariotipos para cada una de las poblaciones.

## **Melosis**

- Los cromosomas meióticos se observaron en las células madres del polen, en anteras jóvenes fijadas en Farmer. Los botones florales se disecaron, separando las anteras del botón para posteriormente colocarlas en un portaobjetos. En una gota de aceto-carmín al 1 %, se les dió un ligero maceramiento a las anteras para romperlas y lograr la salida de las células madres y la penetración del colorante a las mismas para una mejor tinción de los cromosomas. En seguida se colocó una gota de solución Hoyer's para la elaboración de preparaciones semipermanentes y por último el cubreobjetos. Se observó al microscopio y si la preparación presentaba células madres

en profase I (diacinesis), metafase I o metafase II se dejaba secar. Finalmente se tomaron fotografías de los mejores campos.

#### **iv) Fase de Análisis**

Durante esta fase se realizó el análisis de los datos obtenidos en mitosis y meiosis en donde se observó y describió el número y comportamiento de los cromosomas para cada población. Igualmente, se analizaron los datos obtenidos en la medición de las semillas y en las plántulas.

#### **Tamaño de las semillas y plántulas**

■ De las mediciones obtenidas se determinó la media y la desviación estándar de *Pachycereus weberi* y *P. aff. weberi*.

#### **Mitosis**

- De cada población se observaron y midieron diez células mitóticas.
- Para la determinación del cariotipo, los cromosomas fueron clasificados de acuerdo con el criterio de Levan et al. (1964). En cada caso se estimaron las siguientes medidas: longitud total, longitud del brazo largo, longitud del brazo corto, tamaño relativo y absoluto de los brazos, así como presencia y número de satélites.
- Se obtuvo la media y la desviación estándar de la longitud total de los brazos cortos y largos de cada par de cromosomas homólogos en todas las poblaciones.
- La longitud total de los cromosomas (**LTCr**) se obtuvo de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\text{LTCr} = \Sigma (\text{Long. Total de los Cromosomas}) / \text{No. de células estudiadas}$$

■ Se determinó la asimetría del cariotipo en relación con los brazos de los cromosomas; se estimó con base en los índices intracromosomal ( $A_1$ ) e intercromosomal ( $A_2$ ), obtenidos de las siguientes ecuaciones, de acuerdo con el método de Romero (1986).

$$A_1 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n b_i / B_1}{n}$$

donde:  $A_1$  es el índice intracromosomal;  $b_i$  es el promedio de la longitud del brazo corto en todos los pares de cromosomas homólogos;  $B_1$  es el promedio de la longitud de los brazos largos de todos los pares de cromosomas homólogos; y  $n$  es el número de pares de cromosomas homólogos.

$$A_2 = s / x$$

donde:  $A_2$  es el índice intercromosomal;  $s$  es la desviación estándar de la longitud de los cromosomas, y  $x$  es la media de la longitud de los cromosomas de cada población. El índice T.F.% se determinó de acuerdo a Sinha y Roy (1979) para conocer el grado de asimetría de los cariotipos y se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$T.F.\% = \frac{\text{Longitud total de los brazos cortos}}{\text{Longitud total de los cromosomas}} (100)$$

■ Se obtuvo el número fundamental ( $n.f.$ ) de cada población, que se refiere al número total de brazos largos que forman un cariotipo.

■ Se determinó el índice centromérico ( $ic$ ), para la clasificación de los cromosomas, de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$ic = 100 b/c$$

donde:  $b$ , es la longitud del brazo corto y  $c$  es la longitud total del cromosoma.

## Meiosis

■ En el caso de la meiosis se realizaron observaciones y conteos de los cromosomas, el número de células observadas fueron 30 para cada población.

■ Se obtuvo la frecuencia quiasmática (**Fq**) por núcleo y se expresa por la siguiente ecuación:

$$Fq = \frac{\text{Número total de quiasmas}}{\text{Número total de núcleos}}$$

■ El índice de recombinación (**IR**), que es de gran importancia para conocer la cantidad de recombinación genética en cada población, se obtuvo a través de la siguiente ecuación:

$$IR = n + p$$

donde: **n** es el número haploide, y **p** el promedio del número de quiasmas por núcleo.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### 1.0 MORFOLOGIA Y TAXONOMIA

#### 1.1 Variaciones entre las poblaciones

Los caracteres que comparten las poblaciones de Milpillas (Guerrero), Las Estacas (Morelos), Cuicatlán (Oaxaca) y Tehuacán (Puebla) son: tronco con aréolas persistentes (y por consiguiente con espinas), costillas de las ramas con surco interareolar, espina central aplanada lateralmente, flor de 7-14cm de largo, pericarpelo de forma elíptica, con podarios conspicuos, estilo sin papilas y fruto ovalado (Cuadro 9). Una diferencia encontrada en la población de Milpillas (Guerrero) es la semejanza entre las aréolas floríferas y vegetativas, las espinas de las ramas terminales son cortas y caedizas con la edad, y las aréolas del tronco son persistentes.

La población próxima a la Presa del Infiernillo (Michoacán) presentó marcadas diferencias con respecto al resto de las poblaciones de *Pachycereus weberi*, principalmente en su ramificación, por la ausencia de aréolas en el tronco, por presentar aréolas floríferas con espinas setosas en la aréola. Las aréolas vegetativas presentan espinas rígidas de forma piramidal, las flores son de 6-8 cm de largo, con pericarpelo cubierto por una masa densa de fieltro, el tubo receptacular es carnoso, los lóbulos del estigma presentan papilas y el fruto es oblató, cubierto con aréolas de mayor tamaño (Cuadro 9).

	<i>P. weberi</i>	<i>P. aff. weberi</i>
<b>DISTRIBUCION</b>	OAXACA, PUEBLA, MORELOS, Y GUERRERO	MICHOACAN
<b>PLANTA</b>	10(-15) m	10-(12) m
<b>TRONCO</b>	DEFINIDO, LEÑOSO, CON AREOLAS PERSISTENTES	DEFINIDO, LEÑOSO, CON AREOLAS CAEDIZAS
<b>COSTILLA</b>	CON SURCO INTERAREOLAR	SIN SURCO INTERAREOLAR
<b>ESPINAS RADIALES</b>	7-10, CON DOS ESPINAS SUBCENTRALES, DIRIGIDAS HACIA ABAJO, APLANADAS	6-11, CON TRES ESPINAS SUBCENTRALES, DE FORMA PIRAMIDAL, DIRIGIDAS PERPENDICULARMENTE A LAS RAMAS
<b>ESPIÑA CENTRAL</b>	1, APLANADA LATERALMENTE, DIRIGIDA HACIA ABAJO, PARDO- OSCURA A GRISACEA	1, POLIHEDRICA CON BASE PENTAGONAL, DIRIGIDA LATERALMENTE, RIGIDA, BLANCO-GRISACEA
<b>AREOLAS FLORIFERAS</b>	CON ESPINAS APLANADAS, EN OCASIONES FLEXIBLES	CON ESPINAS SETOSAS
<b>LONG. DE LA FLOR</b>	7-14 cm,	6-8 cm
<b>BRACTEAS DEL TUBO RECEPTACULAR</b>	BRACTEAS TRIANGULARES A DELTADAS, MARGEN EROSO	BRACTEAS TRIANGULARES, MARGEN ENTERO
<b>PERICARPELO</b>	DE FORMA ELIPTICA, PURPUREO CON PODARIOS CONSPICUOS Y BRACTEAS, SIN FIELTRO	DE FORMA OVADA, AMARILLO PARDO, PODARIOS NO DISTINGUIBLES, CON BRACTEAS, CUBIERTO POR UNA MASA DENSA DE FIELTRO
<b>ESTILO</b>	SIN PAPILAS	CON PAPILAS
<b>FRUTO</b>	OVALADO	OBLATO

**CUADRO 9.** Diferencias morfológicas entre las poblaciones de *P. weberi* y *P. aff. weberi*.

## 1.2 Descripción de la especie

***Pachycereus weberi*** (J. Coulter) Backeb., Cactaceae 4:2152. 1960. "A pocas millas al sur de Tehuacán", PUEBLA, 1864. F.A.C. Weber s. n. **HOLOTIPO: MO.**

De acuerdo con la descripción original, el ejemplar tipo fue depositado en el Herbario del Missouri Botanical Garden (**MO**), pero durante el desarrollo de este trabajo no fue posible observarlo, porque no se encontró en la colección de este herbario.

Esta especie ha sido considerada en las siguientes especies (Bravo-Hollis, 1978);

***Cereus weberi*** J. Coulter, Contr. U.S. Natl. Herb. 3:410. 1896.

***Cereus candelabrum*** F.A.C. Weber in Schumann, Gesamtb. Kakt. 106. 1898.

***Lemaireocereus weberi*** (J. Coulter) Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12:426. 1909.

***Pachycereus grandis*** Rose var. ***gigas*** Backeb., Beitr. Sukk. 1:2. 1941.

***Ritterocereus weberi*** (J. Coulter) Backeb., Cact. Succ. (Los Angeles) Am. 121. 1951.

***Pachycereus weberi*** (J. Coulter) Backeb., Cactaceae 4:2152. 1960.

***Pachycereus gigas*** (Backeb.) Backeb., Cactaceae 4: 2154. 1960.

***Stenocereus weberi*** (J. Coulter) F. Buxb., Bot. St. 12:92. 1961.

**PLANTAS** arborescentes, candelabriformes, de 10 (-15) m de alto. **TRONCO** definido, leñoso, grueso, ca. de 1.80 (-2) m de alto, aréolas persistentes en el tronco. **RAMAS** numerosas, largas, verticales, aproximadamente de 40 cm de diámetro; ramificación en la base de las ramas, verde glauco; **costillas** 9 (-11), separadas por senos profundos, de 35 (-45) mm de alto. **AREOLAS** de 10-20 mm de largo, 5-15 mm de ancho, de 10 a 45 mm de distancia, separadas por un surco interareolar, con fieltro blanco-grisáceo; **espinas radiales** 7-10, de (5-) 10-20 (-25) mm de largo, con dos espinas subcentrales dirigidas hacia abajo, de forma aplanada dorsoventralmente, engrosadas en la base, en las ramas apicales las espinas son ligeramente aciculares,

flexibles y en general se insertan en el margen de la aréola, grises a blanco-grisáceas con el ápice y la base negruzca; **espinas central** 1, (15-)20-55 (-60) mm de largo, aplanada lateralmente, engrosada en la base, dirigida hacia abajo, pardo-oscuro al inicio, después grisácea con la base y el ápice negruzca; **aréolas del tronco** 20-25 mm de diámetro, con fieltro gris-amarillento, espinas ca. 50, de 10-110 (113) mm de largo, de forma variada, ligeramente aciculares, aplanadas o angulosas, grises con base oscura y ápice negro. **FLORES** (7-)8-11(-14) cm de largo, infundibuliformes, nocturnas, en aréolas floríferas laterales, subapicales; **pericarpelo** (15-)20-25(-35) mm de largo, 10-20 mm de ancho, de forma elíptica, rojo-purpúreo, con podarios conspicuos, las brácteas (10-)20-50(-70) mm de largo, deltoides, el margen eroso, el ápice apiculado, pardo-oscuro, las axilas con fieltro amarillo, las cerdas 1-2, 3-6(-8) mm de largo, aciculares, amarillentas; **tubo receptacular** ca. 8 cm, rojo-purpúreo, con podarios decurrentes, las brácteas 5-10(-15) mm de largo, deltoides a triangulares, pardo-oscuro, el margen eroso, con ápice apiculado, las superiores se integran al perianto, las axilas con fieltro amarillo, las cerdas (1-)3-4(-6), de (5-)10-15 mm de largo, aciculares, castaño-oscuro; **perianto** 10-25(-30) mm de largo, blanco, los tépalos externos 10-25(-35) mm de largo, 10-25(30) mm de ancho, espatulados, el margen eroso, el ápice ligeramente hendido o retuso, apiculado, los tépalos internos 20-30 mm de largo, 10-15 mm de ancho, lanceolados, el margen eroso, ápice ligeramente hendido, apiculado; **cámara nectarial** 25-30 mm de largo; **estambres** 5-10(12) mm de largo, los filamentos, de 2-7 mm de largo, insertados a lo largo del tubo receptacular; **estilo** 40-50 mm de largo, amarillo claro, los lóbulos del estigma 8-12, ca. 10 mm de largo, rojo-purpúreo. **FRUTO** (3.5)4-5(-6.8) cm de largo, (3-)4-5(6) cm de ancho, ovalado, rojo-purpúreo, relativamente dehiscente, pericarpo cubierto de espinas setosas amarillentas, las aréolas 4-6(-8) mm de largo, 4-5(-7) mm de diámetro, con lana rojiza-amarillenta, cerdas 5-20(25) mm de largo, rojo-amarillentas; pulpa carnosa, rojo-purpúrea. **SEMILLAS** negras, 29-34 mm de largo, 9-13(-25) mm de ancho, cubierta seminal foveolada.  $2\bar{n}=22$ ,  $\bar{n}=11$ . (Figura 14).

**TIPO DE VEGETACION:** Es un elemento importante en el Bosque Tropical Caducifolio.

**ALTITUD:** Se presenta en un intervalo altitudinal de 150-1100 m.s.n.m.

**NOMBRES COMUNES:** "órgano", "cardón" o "candelabro".

**USOS:** Los frutos son utilizados para la elaboración de agua fresca en Cuicatlán, Oaxaca y en la región del Cañón del Zopilote, Guerrero. Los tallos son utilizados como forraje.

**EJEMPLARES CONSULTADOS: OAXACA.** Km 60 antes de Oaxaca, *Ch. Pierre 113 (MEXU)*; Arroyo del Chile, cerca de Tehuantepec, *R. Riba 304 (FCME)*; Mpio. San Antonio Nahuahuatipac, a 2 km de San Antonio Nahuahuatipac, *U. Guzmán Cruz 791 (MEXU)*; Mpio. San Juan Los Cues, a 1 Km al NE Los Cues, *S. Gama López 100 (MEXU)*; Mpio. San Juan Los Cues, Km 83 carr. 131, *U. Guzmán Cruz 841 (MEXU)*; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, Km 72 carr. Teotitlán a San José del Chilar, *S. Gama López 69 (MEXU)*; Tomellín, s.c. (MO/Reg. Herb. 2677235).

**PUEBLA.** Km 314 México-Oaxaca, Puebla, *R. Riba 401 (FCME)*; Acatlán, *F. Miranda 2861 (MEXU)*; Ajalpan, *J. Islas Cruz 3 (FCME)*; Ajalpan-Calipan, *F. A. C. Weber s.n. (MO/Reg. Herb. 2015483)*; Carr. Cristobal Colón, km 207, entre México y Oaxaca, *H. Bravo Hollis s.n. (MEXU/Reg. Herbario: 98530)*; Carr. Huajuapán de León-Acatlán, cerca de Saltillo, *B. Leunberger 2789 (MEXU)*; Cañón del Río Acatlán, *H. Bravo Hollis s.n. (MEXU/Reg. Herbario: 356979)*; Coxcatlán, Carr. 131, 2 km al Sureste del camino, *E. H. Salee 90 (MEXU)*; San Sebastián Zinacatepec, al Sur de Tehuacán, *H. Bravo Hollis s.n. (MEXU/Reg. Herbario: 59723)*; Mpio. Coxcatlán 2 km al Noreste de San José Axusco, *S. Arias Montes 747 (MEXU)*; Mpio. Coxcatlán, Km 73 carr. Tehuacán a Teotitlán del camino a 500 m sobre la desviación Axusco, *S. Gama López 35 (MEXU)*; Mpio. Coxcatlán, Km 73 carr. Tehuacán a Teotitlán del camino a 500 m sobre la desviación Axusco, *S. Gama López 103 (MEXU)*; Mpio. Tehuizingo, Izúcar de Matamoros, Tehuizingo, 6 km al Noroeste de El Pitayo, *B. Leunberger 2734 (MEXU)*.

**MORELOS.** San Miguel, *J. Vázquez 2165 (MEXU)*; Mpio. Tlaltizapán, Cerro Temilpa, a al Noreste de Tlaltizapán, a 1 km de la desviación a las Estacas, carr. Tlaltizapán-Temilpa Nuevo, *S. Gama López 70 (MEXU)*; Villa Ayala, 10 km al Sur de Cuautla, *D. B. Gold s.n. (MEXU/Reg. Herbario: 59693)*.

**GUERRERO.** 3 km al Este de Xilitla, junto a la carr. México-Acapulco, *H. Bravo Hollis s.n. (Reg. Herbario: 201353) (MEXU)*; Al Norte de Zumpango del Río, *H. Kruse 2995 (MEXU)*; Cañón del Zopilote, *H. Bravo Hollis s.n. (Reg. Herbario: 118853) (MEXU)*; Cerca de Zumpango del Río, *H. Bravo Hollis s.n. (Reg. Herbario: 155736) (MEXU)*; El Platanal, Cañón del Zopilote, km 81 de la carr. entre Iguala y Chilpancingo, *H. Kruse 3025 (MEXU)*; Milpillás, km 194 carr. 95 Iguala-Chilpancingo, *S. Gama López 72 (MEXU)*; Milpillás, km 194 carr. 95 Iguala-Chilpancingo, *U. Guzmán Cruz 904 (MEXU)*; Palo Blanco, al Sur de Mazatlán, *H. Kruse 3026 (MEXU)*.

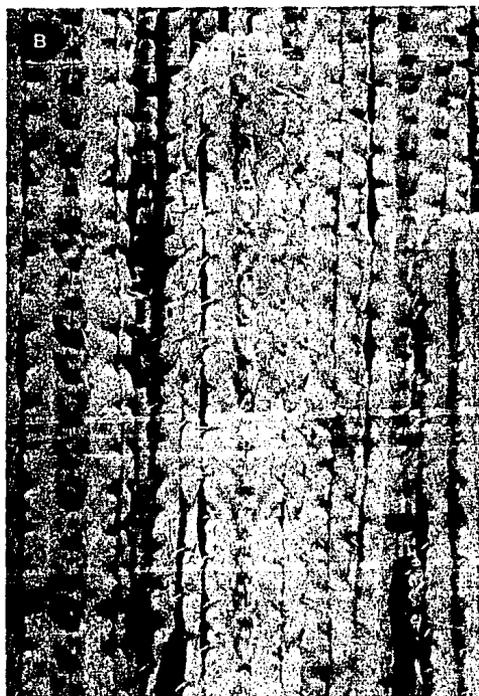
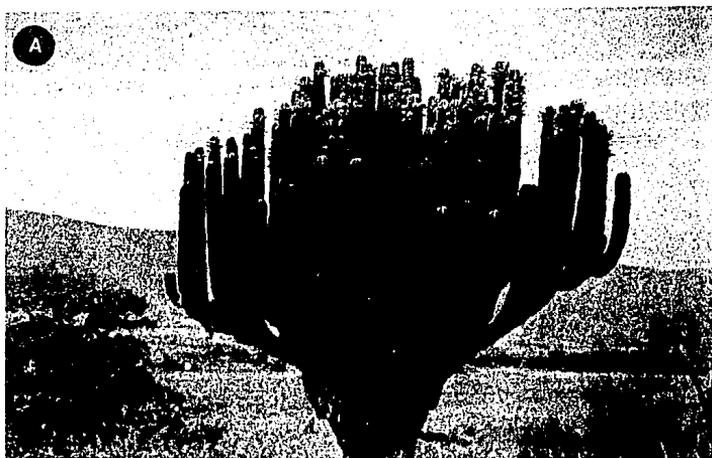
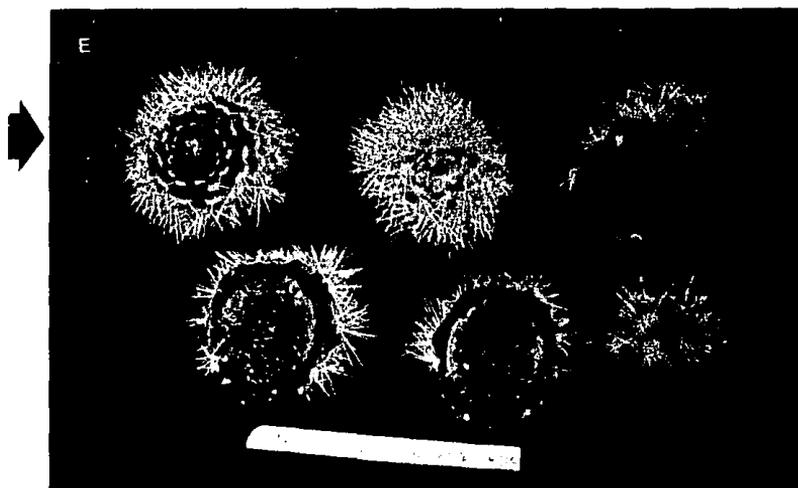
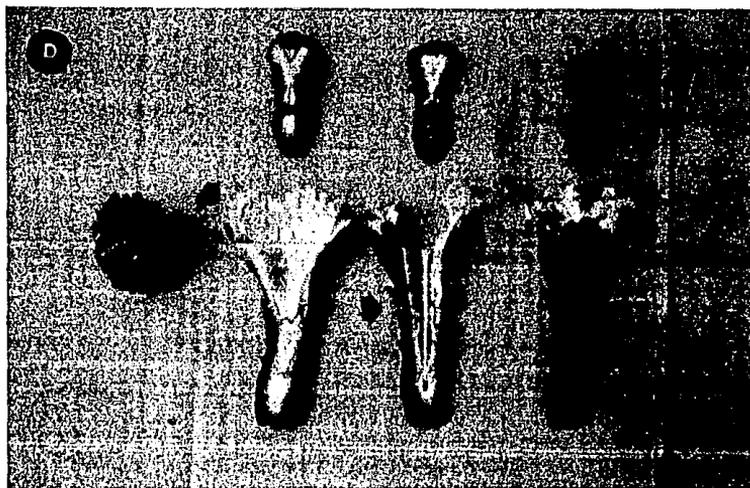


FIGURA 14. Ilustración de *Pachycereus weberi*. Características vegetativas; A) individuo completo, B) acercamiento de las ramas apicales, C) aréolas persistentes en el tronco.



**FIGURA 14.** (Continuación), D) flor; pericarpo con podarios conspicuos, tubo receptacular con brácteas y cerdas, perianto corto. E) fruto cubierto por aréolas y espinas setosas.

## 1.2 *Pachycereus aff. weberi* (J. Coulter) Backeb.

**PLANTAS** arborescentes, candelabriformes, de 10 (-12) m de alto. **TRONCO** definido, leñoso, grueso, ca. de 1 m de alto, aréolas caedizas. **RAMAS** menos numerosas que *P. weberi*, largas, verticales, como de 20 cm de diámetro, ramificación en la base de las ramas; verde glauco; **costillas** (7-)8-9(-10), separadas por senos ligeramente profundos de 15-25(-30) mm de alto. **AREOLAS** vegetativas de (10-)15-20(-25) mm de largo, 10-15(-20) mm de ancho, alargadas, distantes (10)15-45(-50) mm, con fieltro pardo-amarillento al principio, cambiando gradualmente a blanco-grisáceo, aréolas floríferas de 10-20(-25) mm de largo, 10-20 mm de ancho, redondeadas, con fieltro pardo-amarillento, espinas setosas 17-45, de tamaño variado 10-50(-60) mm de largo, insertadas en toda la aréola, aciculares, las más grandes se enrollan en forma de hélice, grises con tonalidades pardas; **espinas radiales** (6-)7-10(-11), 5-20(-30) mm de largo, con 3 espinas subcentrales, 2 dirigidas hacia abajo y una hacia arriba, piramidales, el resto ligeramente aplanadas, rígidas, gruesas, blanco-grisáceas, con la base y el ápice negros; **espinas centrales** 1, 20-40(-45) mm de largo, poliédrica, con la base pentagonal, rígida, blanco-grisácea, con la base y el ápice negros. **FLORES** 6-8 cm de largo, infundibuliformes, nocturnas, en aréolas floríferas laterales, subapicales; **pericarpelo** 15-25 mm de largo, 8-15 mm de ancho, de forma ovada a ovalada, amarillo-pardo, cubierto por una masa densa de fieltro que impide distinguir los podarios, bractéolas 2-3 mm de largo, deltoides, ligeramente apiculadas, las cerdas ca. 5, aciculares, amarillentas con el ápice pardo oscuro; **tubo receptacular** 30-45 mm de largo, púrpura, carnoso, brácteas 5-10 mm de largo, triangulares a oblongas, el margen entero, el ápice apiculado, la base truncada que se prolonga en forma recta o paralela, carnosas, glauco-purpúreas, las axilas con ligero fieltro amarillento; **perianto** 10-15 mm de largo, los tépalos externos 10-20 mm de largo, 10-15 mm de ancho, lanceolados, margen eroso, el ápice hendido o retuso, apiculado, los tépalos internos 10-20 mm de largo, 10-15 mm de ancho, lanceolados, margen eroso, ápice hendido, apiculado; **cámara nectarial** 20-25 mm de largo; **estambres** 5-10 mm de largo, los filamentos de 3-8 mm de largo, insertados a lo largo del tubo receptacular; **estilo** 35-40 mm de largo, blanco-amarillento, los lóbulos del

estigma 9, ca. de 10 mm de largo, con papilas, amarillo-púrpúreos. **FRUTO** 3-6 cm de largo, 3-5.5(6.5) cm de ancho, oblato, rojo-púrpúreo, dehiscente, el pericarpo cubierto de espinas setosas amarillentas, aréolas del fruto 5-8(-10) mm de largo, 4-8(-10) mm de diámetro, con lana pardo-amarillento, cerdas de tamaños diversos, 5-10-25(-30) mm de largo, pardo-amarillentas; pulpa carnosa, rojo-púrpúrea, dehiscente. **SEMILLAS** negras, 36-48 mm de largo, 28-31 mm de ancho, cubierta seminal con células poliédricas con el margen bien delimitado.  $2\bar{n}=22$ ,  $\bar{n}=11$  (Figura 15).

**TIPO DE VEGETACION:** Esta especie es un componente importante en la Bosque Tropical Caducifolio.

**ALTITUD:** 150-1100 m.s.n.m.

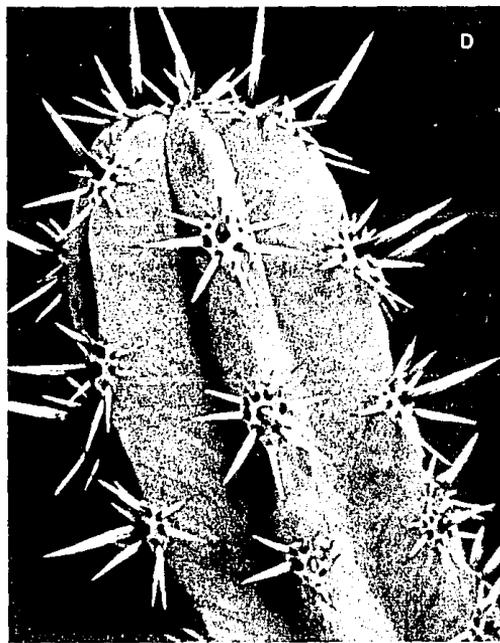
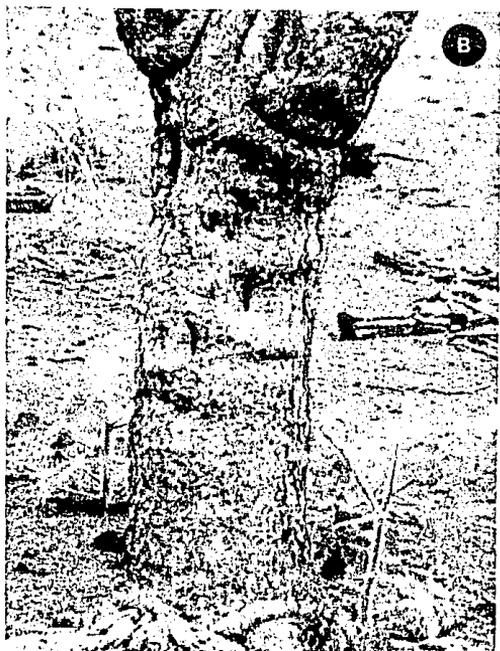
**NOMBRES COMUNES:** "tepamo".

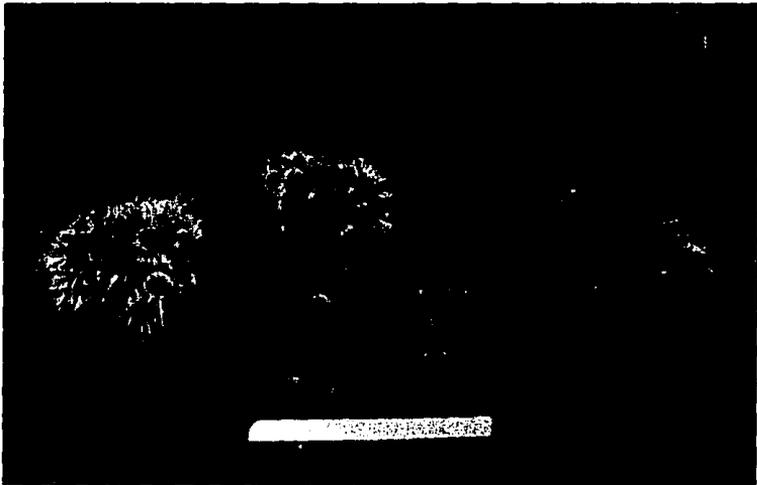
**USOS:** La ramas y tallos son utilizados como forraje.

**EJEMPLARES CONSULTADOS: MICHOACAN.** 15 km de las Canas, 92 km de Nueva Italia, Presa del Infiernillo, *O. Castillo* y *J. L. Contreras C-57 (FCME)*; 16 km carr. Churumuco-Zicuirán, *H. Sánchez-Mejorada 4212 (MEXU)*; 10 km al Este de San Jerónimo, *S. Gama López 107 (MEXU)*; 1 km de Piedra Verde, *U. Guzmán Cruz 906-A (MEXU)*; 1 km de Piedra Verde, *U. Guzmán Cruz 906-B (MEXU)*; Bordes de la Presa del Infiernillo, Cuenca del Río Tepalcatepec, 7 km al Sur de la desviación a Nuevo Churumuco, carr. La Huacana-Nueva Italia, *S. Gama López 74 (MEXU)*; Carr. Morelia-Arteaga, km 200.5, *H. Sánchez-Mejorada, 2701 (MEXU)*; Cerca de La Presa del Infiernillo, *H. Sánchez-Mejorada 702 (MEXU)*.

A) planta poco ramificada, B) aréolas ausentes en el tallo, C) rama apical con aréola florífera y espinas setosas, D) aréolas con espinas rígidas de forma polihedra.

**FIGURA 15.** Ilustración de *Pachycereus* aff. *weberi*. Características vegetativas; A) planta poco ramificada, B) aréolas ausentes en el tallo, C) rama apical con aréola florífera y espinas setosas, D) aréolas con espinas rígidas de forma polihedra.





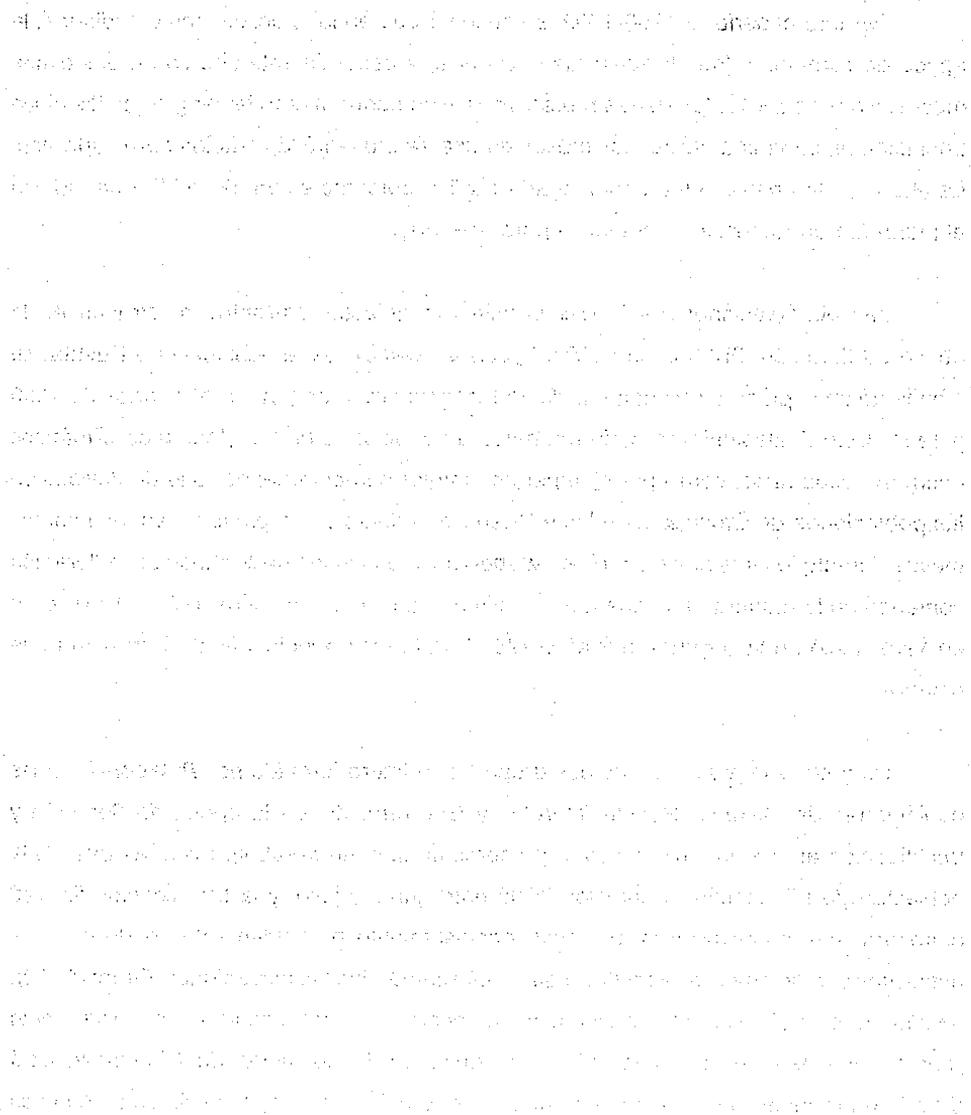
**FIGURA 15.** (Continuación) E) corte sagital de la flor donde se muestra el pericarpelo cubierto por una masa de fieltro, tubo receptacular con brácteas carnosas, perianto corto; F) fruto compuesto por aréolas lanosas con espinas selosas.

### 1.3 Fenología

Durante el período 1990-1992, se observó que en las poblaciones estudiadas, la época de floración y fructificación fue secuencial y generalmente abarcó de dos a tres meses. En la figura 16, las barras representan el comportamiento fenológico de las cinco poblaciones, cada una abarca los meses en que se presentó la floración para cada año. La altura de las barras está acompañada por los porcentajes 25, 50 o 75, que indican el momento en que inició la floración para ese mes.

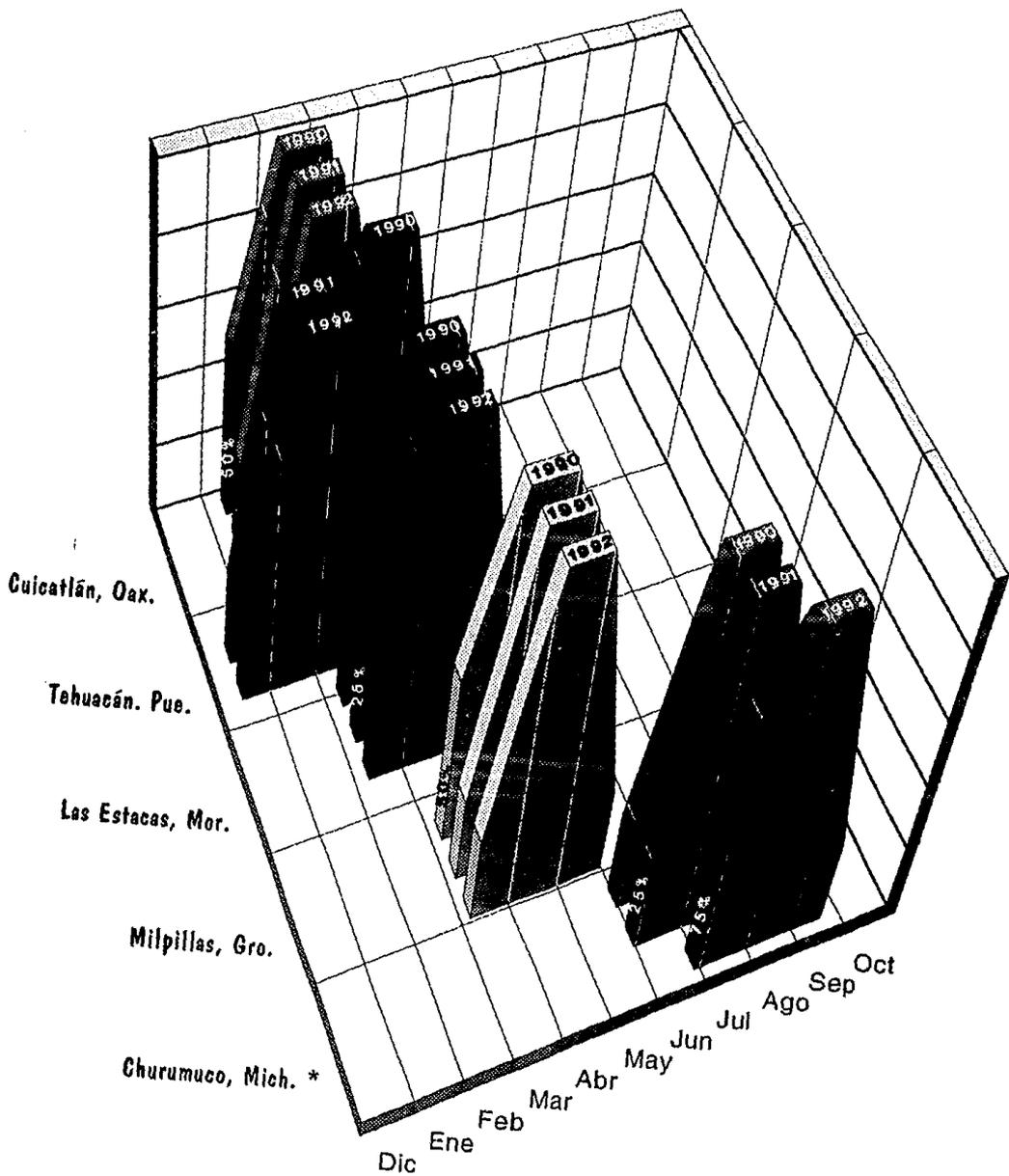
Las observaciones realizadas permitieron detectar adelantos o retrasos en la época de floración. En el caso de *Pachycereus weberi* de la población de Puebla, se manifestó en la primera quincena (25%) del mes de diciembre, durante los años de 1990 y 1991. Este desfase podría deberse a variaciones en los elementos climáticos ocurridas esos años, como por ejemplo una mayor duración del período de lluvias. En las poblaciones de Oaxaca, Morelos y Guerrero la floración se presentó en los mismos meses durante los tres años. En *P. aff. weberi* de la población de Michoacán, la floración comenzó en la primera quincena (25%) del mes de junio de los años 1990 y 1991, pero en 1992 inició en la segunda quincena (75%) del mes de junio y finalizó en el mes de octubre.

Es notoria la presencia de dos grupos, el primero formado por *P. weberi* de las poblaciones de Oaxaca, Puebla, Morelos y Guerrero, donde la época de floración y fructificación abarcó los tres a cuatro primeros meses (enero-abril), mientras que en la población de Michoacán la floración inició entre junio y julio, y la fructificación finalizó entre agosto-octubre (Figura 16). Este desfase probablemente se debe a las diferentes condiciones ambientales a que están sometidas las poblaciones. Grant (1989), señala que aislamientos ambientales o ecológicos representan un aislamiento reproductivo externo, de acuerdo a esto, entonces la población de Michoacán está aislada reproductivamente al tener períodos de floración en tiempos distintos en relación a la especie de *P. weberi*.



**FIGURA 16.** Fenología de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, durante el período 1990-1992.

Fenología de *Pachycereus weberi* y *P. aff. weberi*\*



## 2.0 TAMAÑO Y MICROMORFOLOGIA DE LA CUBIERTA SEMINAL

### 2.1 Tamaño

El tamaño de las semillas de las poblaciones estudiadas de *Pachycereus weberi* resultó ser un parámetro importante para la delimitación de este taxon con respecto a *Pachycereus aff. weberi*.

En el cuadro 10, se muestran los resultados obtenidos en el tamaño de las semillas para cada localidad.

POBLACIONES	LARGO (cm)	ANCHO (cm)	ZONA HILO-MICROPILAR (cm)	GROSOR (cm)
CUICATLAN, OAXACA ( <i>P. weberi</i> )	$\bar{x}$ = 0.302 $\alpha$ = 0.025 $r$ = 0.005	$\bar{x}$ = 0.231 $\alpha$ = 0.017 $r$ = 0.003	$\bar{x}$ = 0.132 $\alpha$ = 0.018 $r$ = 0.003	$\bar{x}$ = 0.158 $\alpha$ = 0.012 $r$ = 0.002
TEHUACAN, PUEBLA ( <i>P. weberi</i> )	$\bar{x}$ = 0.285 $\alpha$ = 0.019 $r$ = 0.004	$\bar{x}$ = 0.197 $\alpha$ = 0.012 $r$ = 0.003	$\bar{x}$ = 0.111 $\alpha$ = 0.018 $r$ = 0.010	$\bar{x}$ = 0.141 $\alpha$ = 0.13 $r$ = 0.002
LAS ESTACAS, MORELOS ( <i>P. weberi</i> )	$\bar{x}$ = 0.342 $\alpha$ = 0.026 $r$ = 0.005	$\bar{x}$ = 0.24 $\alpha$ = 0.016 $r$ = 0.003	$\bar{x}$ = 0.098 $\alpha$ = 0.015 $r$ = 0.003	$\bar{x}$ = 0.148 $\alpha$ = 0.012 $r$ = 0.002
MILPILLAS, GUERRERO ( <i>P. weberi</i> )	$\bar{x}$ = 0.338 $\alpha$ = 0.023 $r$ = 0.004	$\bar{x}$ = 0.233 $\alpha$ = 0.013 $r$ = 0.002	$\bar{x}$ = 0.105 $\alpha$ = 0.014 $r$ = 0.003	$\bar{x}$ = 0.147 $\alpha$ = 0.015 $r$ = 0.003
NVO. CHURUMICO, MICHOACAN ( <i>P. aff. weberi</i> )	$\bar{x}$ = 0.402 $\alpha$ = 0.027 $r$ = 0.005	$\bar{x}$ = 0.294 $\alpha$ = 0.011 $r$ = 0.002	$\bar{x}$ = 0.199 $\alpha$ = 0.015 $r$ = 0.003	$\bar{x}$ = 0.224 $\alpha$ = 0.016 $r$ = 0.003

CUADRO 10. Tamaño de las semillas de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, de las cinco poblaciones. Donde  $\bar{x}$ , representa la media;  $\alpha$ , desviación estándar y  $r$ , error estándar.

Estos resultados indicaron que el tamaño de las semillas de *P. weberi* en las poblaciones de Oaxaca, Puebla, Morelos y Guerrero tuvieron un tamaño menor, con un intervalo de 0.29-0.34 cm de largo, 0.20-0.24 cm de ancho, 0.09-0.13 cm de largo en la zona hilo-micropilar y 0.14-0.16 cm de grosor, mientras que las semillas de *P. aff. weberi*

alcanzan 0.36-0.48 cm de largo, 0.28-0.31 cm ancho, 0.17-0.23 cm de largo en la zona hilo-micropilar y 0.20-0.25 cm de grosor (Figura 17).

## Tamaño de las semillas *Pachycereus weberi* y *P. aff. weberi*\*

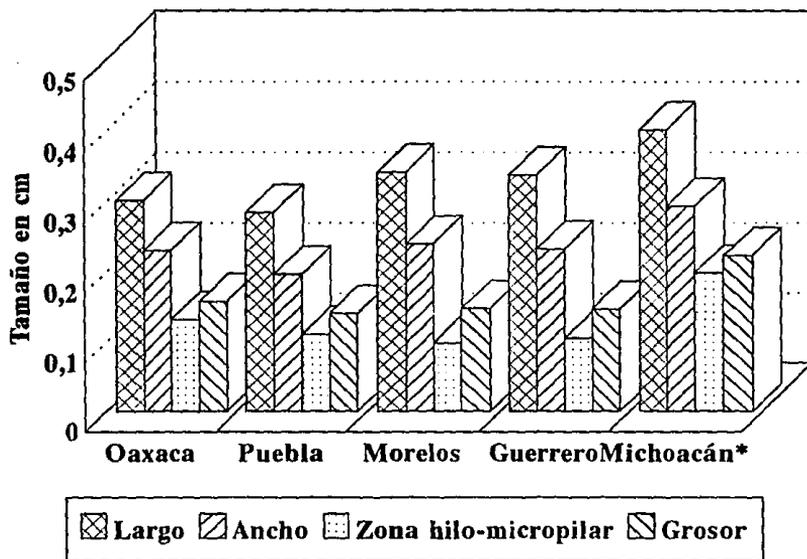


FIGURA 17. Representación gráfica del tamaño de las semillas en cada población.

### 2.2 Micromorfología de la cubierta seminal

Con base en las observaciones realizadas con el microscopio estereoscópico y posteriormente con el microscopio electrónico de barrido (MEB) sobre la cubierta seminal de las poblaciones en estudio, fue posible reconocer otras características micromorfológicas que distinguen a *P. weberi* de *P. aff. weberi*.

La revisión en el microscopio estereoscópico remarcó inicialmente algunas variantes en la cubierta de las semillas, distinguiendo dos modalidades; a) cubierta con células anguladas con hundimientos finos y, b) cubierta con células anguladas sin hundimientos finos (Cuadro 11).

POBLACIONES	CUBIERTA CON CELULAS ANGULADAS CON HUNDIMIENTOS FINOS	CUBIERTA CON CELULAS ANGULADAS SIN HUNDIMIENTOS FINOS
CUICATLAN, OAXACA ( <i>P. weberi</i> )	95%	5%
TEHUACAN, PUEBLA ( <i>P. weberi</i> )	100%	—
LAS ESTACAS, MORELOS ( <i>P. weberi</i> )	100%	—
MILPILLAS GUERRERO ( <i>P. weberi</i> )	97%	3%
NVO. CHURUMUCO, MICHOCAN ( <i>P. aff. weberi</i> )	—	100%

**CUADRO 11.** Observación de la cubierta seminal en el microscopio estereoscópico. Porcentaje de las semillas con ornamentación celular, anguladas con hundimientos y sin hundimientos en cada una de las poblaciones estudiadas. —; ausente.

Se observó que en las semillas de *P. weberi* provenientes de las cuatro primeras poblaciones predomina la cubierta con células anguladas con hundimientos finos, con excepción en la periferia de la zona hilo-micropilar, en donde las células son pequeñas y es difícil distinguir los hundimientos. Sin embargo, en las poblaciones de Oaxaca y Guerrero, el 5% y 3% de sus respectivas semillas no se observaron en ninguna zona los hundimientos de las células, ya que la cubierta se mostró ligeramente colapsada. En lo que respecta a la cubierta de las semillas de *P. aff. weberi*, todas ellas presentaron células anguladas sin hundimientos.

Los resultados obtenidos con el microscopio estereoscópico dieron la pauta para realizar posteriormente observaciones en el MEB sobre la cubierta de las semillas para cada población. Al comparar las semillas completas de las cinco poblaciones (Figura 18), se confirmó con claridad que en las primeras cuatro poblaciones (Oaxaca, Puebla, Morelos y Guerrero) presentan una cubierta foveolada, es decir, células anguladas con hundimientos finos. Estas características son congruentes con las reportadas por Gibson *et al.* (1986), que caracteriza a la tribu por presentar una cubierta foveolada, y los márgenes de las células definidos, mientras que en la población de Michoacán la cubierta no es foveolada, pero en este caso las células anguladas tienen sus límites evidentes.

En general, las células de la cubierta son similares, planas, más o menos hexagonales y lisas (Figura 19). Esta forma hexagonal tiende a disiparse en la región dorsal, aunque no en forma definitiva y las paredes anticlinales son casi rectas (Figura 20). Las características micromorfológicas de estas células concuerda con lo reportado por Gibson *et al.* (1986) para los taxa del género hasta ahora estudiados (*P. marginatus* var. *gematus*, *P. marginatus* var. *marginatus* y *P. pringlei*).

Los vértices de las paredes anticlinales presentan diferencias entre la población de *P. weberi* y *P. aff. weberi*. En el primer caso, la mayoría de los ángulos de las células muestran hundimientos finos en forma de pequeños cráteres (Figuras 20A-D; Figura 12F), mientras que en las semillas de *P. aff. weberi* no presentó dichos hundimientos (Figuras 20E; 21G).

La comparación de la cubierta de las semillas de *P. weberi* de la localidad tipo (Tehuacán, Puebla) y *P. aff. weberi* (Nuevo Churumuco, Michoacán), permitió distinguir que las semillas de *P. aff. weberi* presentan una cubierta con células más pequeñas, anguladas, y sin hundimientos finos en los ángulos, por lo que se considera que esta variación es importante para establecer otra diferencia con la especie típica de *P. weberi* que presenta una cubierta foveolada y con células más grandes.

Se realizaron observaciones de las semillas del ejemplar colectado por F.A.C. Weber en 1864, s.n. (**MO**/Reg. Herb. 98530); al Sur de Tehuacán, Puebla, ya que se pensaba que este ejemplar era el tipo. Las características micromorfológicas indicaron la presencia de una cubierta seminal foveolada, típica de *P. weberi* (Figura 22).

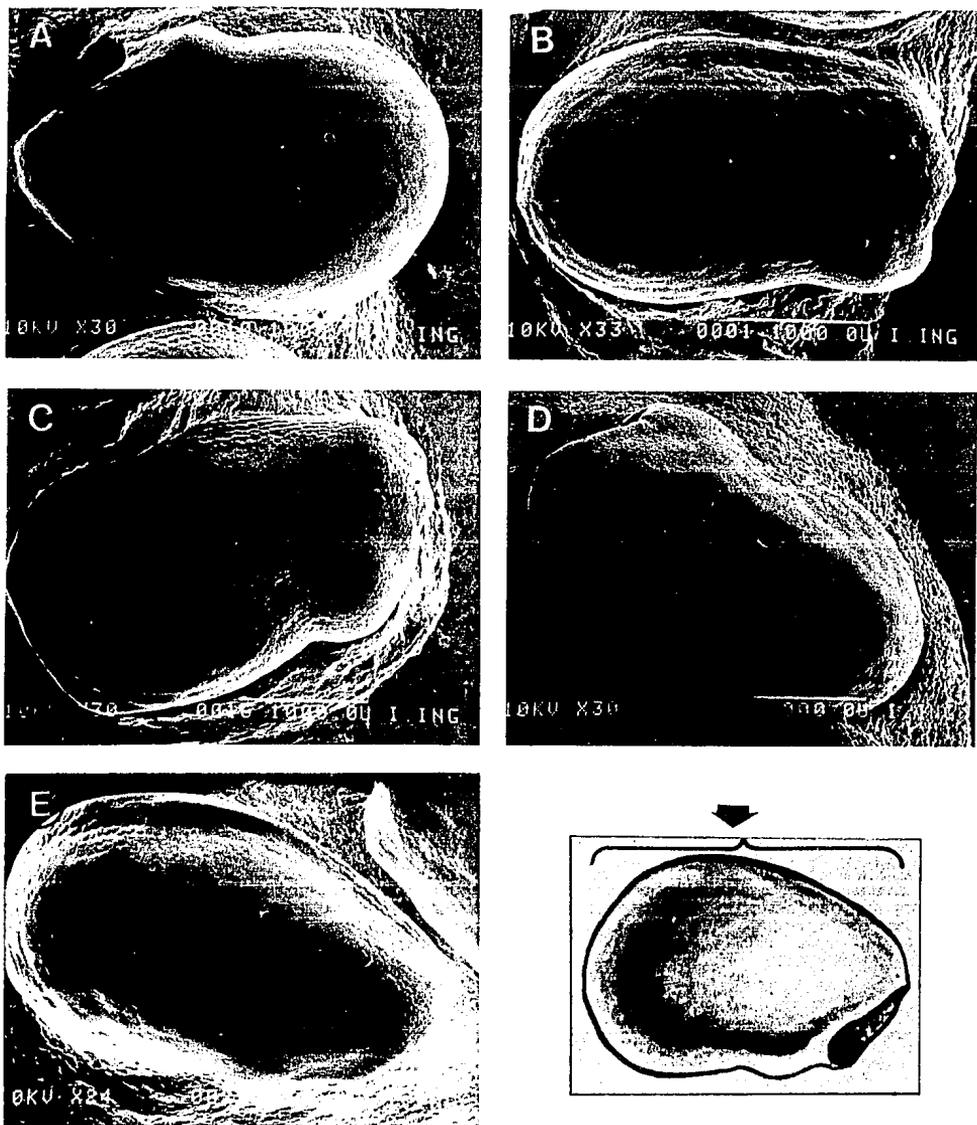
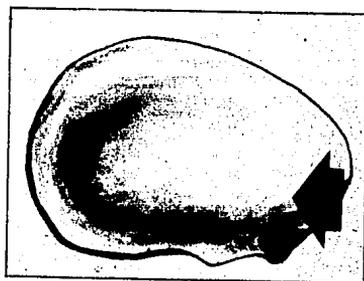
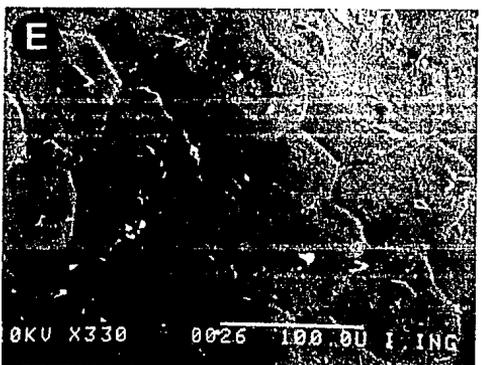
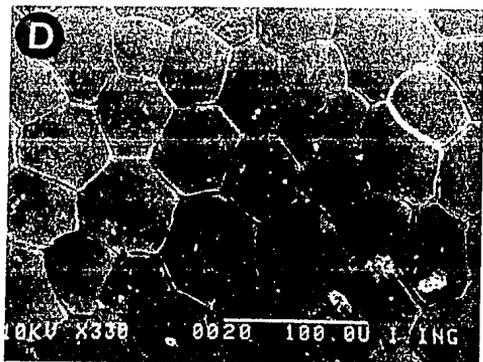
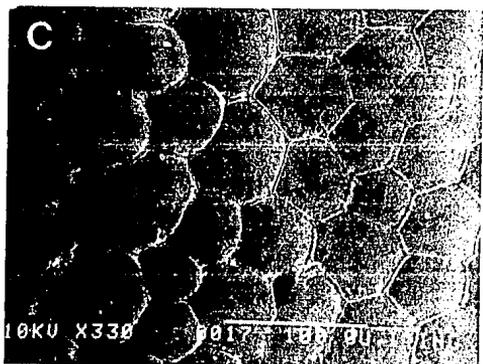
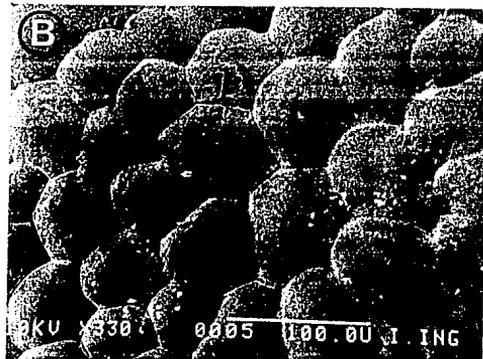
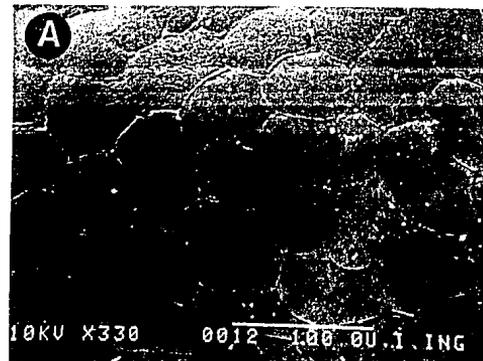
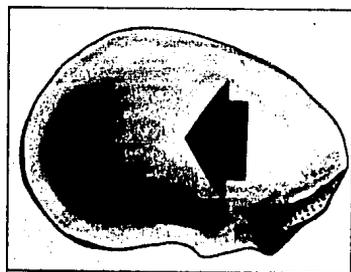
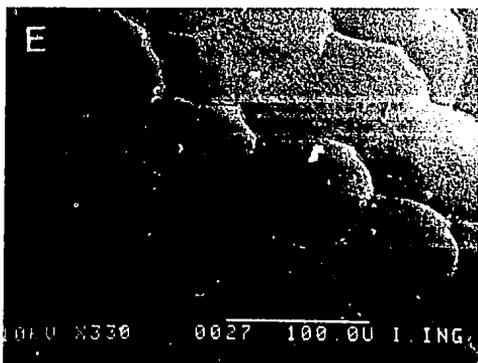
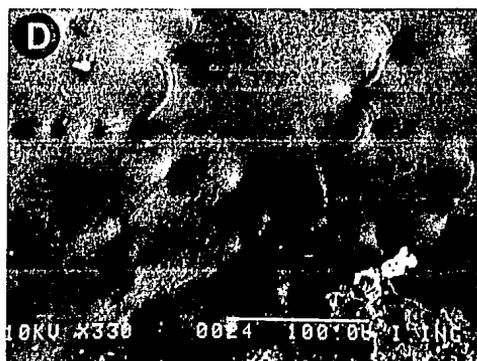
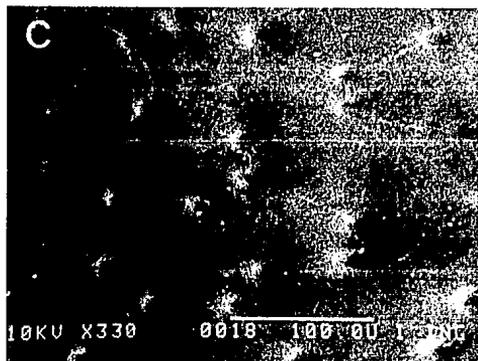
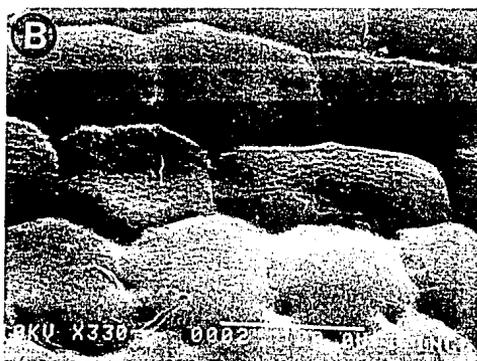
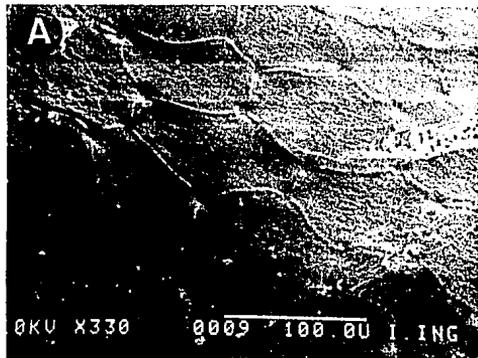


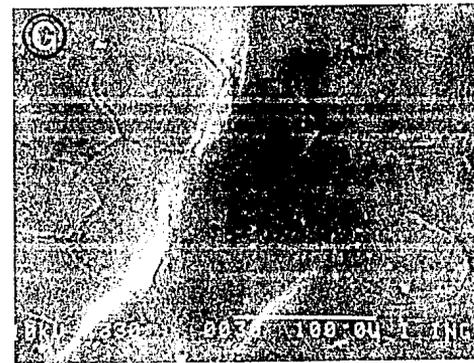
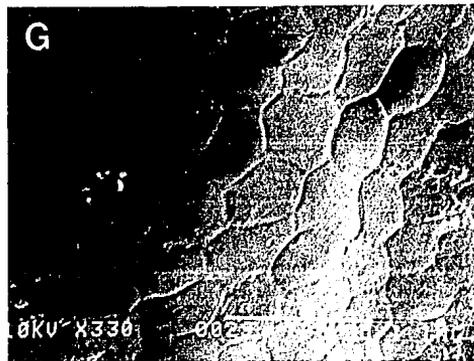
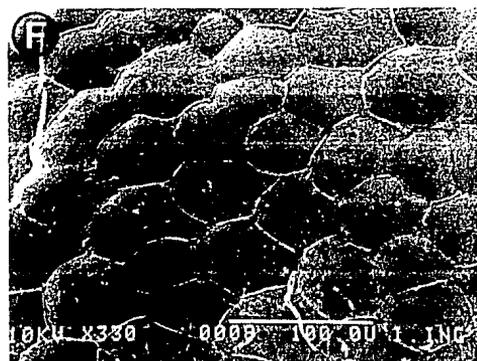
FIGURA 18. Fotomicrografías en el MEB de la semilla completa de *P. weberi* y *P. aff. weberi*. Se observa la forma de las semillas de las poblaciones de: A. Oaxaca (S. Gama López 69).- B. Puebla (S. Gama López 35).- C. Morelos (S. Gama López 70).- D. Guerrero (S. Gama López 72).- E. Michoacán (S. Gama López 74). (24-33X).



**FIGURA 19.** Fotomicrografías de la cubierta de las semillas de la región cercana a la zona hilo-micropilar, como lo indica la flecha del esquema inferior derecho. En esta región no se observaron los hundimientos finos en los ángulos de las células. Las semillas corresponden a las poblaciones de: A. Oaxaca (S. Gama López 69).- B. Puebla (S. Gama López 35).- C. Morelos (S. Gama López 70).- D. Guerrero (S. Gama López 72 ).- E. Michoacán (S. Gama López 74). (330X).

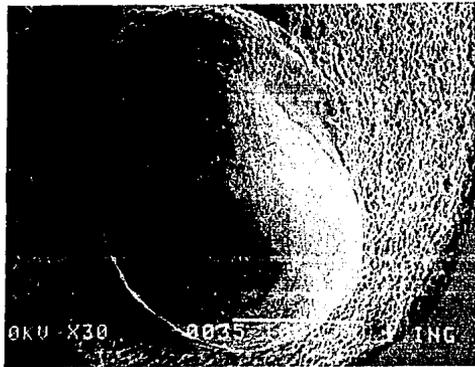
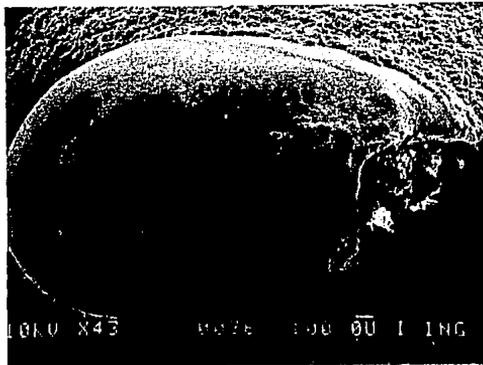


**FIGURA 20.** Fotomicrografía de la región central de la cubierta seminal de *P. weberi* y *P. aff. weberi*. En A, B, C y D la cubierta foveolada con células en forma hexagonal, el margen marcado y hundimientos en sus vértices. En E las células son más pequeñas, con márgenes delimitados, pero los vértices no presentan hundimientos. A. Oaxaca (*S. Gama López 69*).- B. Puebla (*S. Gama López 35*).- C. Morelos (*S. Gama López 70*).- D. Guerrero (*S. Gama López 72*).- E. Michoacán (*S. Gama López 74*). (330X).



**FIGURA 21.** Comparación de la cubierta seminal de las tres regiones consideradas. En la columna del lado izquierdo denotado con la letra F (*S. Gama López 35*) se muestran las fotomicrografías de la semilla de *P. weberi* de la localidad tipo (Tehuacán, Puebla), donde se observa la cubierta foveolada y en la columna del lado derecho con la letra G (*S. Gama López 74*). la fotomicrografía de la cubierta seminal de *P. aff. weberi* de la población de Michoacán, donde no se observaron los hundimientos finos en los vértices celulares.

ESTA TESTIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA



**FIGURA 22.** Fotomicrografías de la cubierta seminal del ejemplar colectado por *F.A.C. Weber* en 1864, donde se observan las células con hundimientos finos. (30X y 43X).

### 3.0 PLANTULAS

El estudio sobre la germinación de las semillas en *P. weberi* y *P. aff. weberi* presentó aspectos importantes como la formación de una grieta o rompimiento de la cubierta, cercana a la zona hilo-micropilar. Esta grieta se continúa a lo largo de la región dorsal de la semilla. Este desarrollo es congruente con lo reportado por Bregman y Bouman (1983), que describen distintas variantes de germinación en 84 géneros de Cactaceae. Entre ellas, la correspondiente a la formación de un opérculo en la región cercana al micropilo cuando el embrión comienza a hincharse, característico de la subfamilia Cactoideae. Así mismo, se corroboró la clasificación hecha por De Vogel (1980), al considerar a las plántulas de cactáceas en el tipo Macaranga, ya que los cotiledones fueron suculentos y persistentes en las plántulas de las cinco poblaciones.

No obstante que la germinación fue similar en las poblaciones estudiadas, se observaron diferencias importantes, principalmente en el vigor que mostraron las plántulas de *P. aff. weberi* con respecto al resto, la presencia de pelos radiculares que crecen en la base de la radícula en forma de corona, así como el tiempo de desarrollo en cada fase.

### 3.1 Descripción de *Pachycereus weberi*

**RADÍCULA:** 3-10 mm de largo, de color blanco-amarillento, pelos radiculares (absorbentes) a lo largo de la radícula.

**HIPOCOTILO:** 1-2.5 x 5-10 mm, color blanco, tornándose amarillo verdoso hacia los cotiledones.

**COTILEDONES:** Carnosos, de color verde, 3-7 x 2.5-3.5 mm; en ocasiones las hojas cotiledonares son de tamaño distinto con 0.5(1) mm de diferencia, triangulares con ápice agudo, glabros.

**EPICOTILO:** Primero cilíndrico, después claviforme, 7-9 mm de diámetro en la base, 11-14 mm en la parte apical, carnoso, con manchas verde-rojizas en el ápice o en la base.

**COSTILLAS:** 7(8), 0.5-1 mm de alto, de forma triangular.

**AREOLAS:** 0.8-1 mm de ancho, hasta 2 mm de ancho en el ápice, cubiertas con fieltro blanco-amarillento.

**ESPINAS:** setosas, 4-6(8), blanco-amarillentas, sin diferenciación de espinas centrales y radiales.

**GERMINACION Y DESARROLLO:** Germinación 6-10(12) días, epígea. La germinación es provocada por el desarrollo y crecimiento del embrión en condiciones adecuadas; origina la formación de una grieta o rompimiento de la cubierta a través de un opérculo en la zona hilo-micropilar de la semilla y continúa con una hendidura o grieta a lo largo del lado dorsal de la semilla. De este modo, la radícula emerge en la zona más cercana del hilo-micropilar. Después de 2 a 5(8) días de emergidos la radícula y el hipocótilo, se observa el crecimiento de pelos radicales en forma acrópeta originando mayor espacio de absorción. Cuando el hipocótilo presenta un crecimiento aproximado de 3 a 14 mm de largo, los cotiledones se manifiestan, mostrándose ligeramente unidos debajo de la testa, entre 2-3 mm de largo, con una coloración amarilla-verdosa. Durante 20(30) días los cotiledones se van separando, quedando algunas veces el resto de la testa sostenida en el ápice de una hoja cotiledonar, para después desprenderse. Los cotiledones, durante 2-4 mm de largo, se tornan verdosos. A partir del primer mes de desarrollo, se puede observar en las plántulas la yema apical intercotiledonar, que formará posteriormente los podarios o tubérculos. Esta yema se ve cubierta por una ligera masa pilosa, que puede estar presente antes de que los cotiledones se expandan en posición perpendicular al hipocótilo. El hipocótilo se curva en un ángulo de 90° para mantener erecta la plántula. Durante los 60(100) días, el epicótilo que se origina de la yema apical, forma los podarios o tubérculos en series espiraladas acrópetas, para encontrar los tubérculos más viejos en la base los que generalmente son cubiertos por espinas setosas que se alargan, y a los 150 días alcanza de 2-3(4) mm de diámetro. Durante el primer y segundo años el tallo continúa su desarrollo, primero de forma cilíndrica, después claviforme. Aproximadamente en el tercer año, las espinas setosas se vuelven rígidas, diferenciándose en espinas centrales y radiales, de color blanco-amarillento con el ápice rojizo, lentamente los cotiledones se necrosan (Figura 23).



**F**



**E**



**D**



**C**



**B**



**A**

**FIGURA 23.** Ilustración del desarrollo de las plántulas de *Pachycereus weberi*; A) 1 mes, B) 2-3 meses, C) 7-9 meses, D) 13-16 meses, E) 24-26 meses, F) 30-36 meses.

### **3.2 Descripción de *Pachycereus aff. weberi***

**RADÍCULA:** 4-15 mm de largo, de color blanco-amarillento, pelos radiculares en forma de corona, que posteriormente abarcan la radícula.

**HIPOCOTILO:** 3.5-5 x 2-15 mm, generalmente los cotiledones son de distinto tamaño 1(3) mm de diferencia, triangulares, con ápice agudo, glabros.

**COTILEDONES:** Carnosos, de color verde, 5-10 x 3-5 mm; en ocasiones las hojas cotiledonares son de tamaño distinto con 0.5(1) mm de diferencia, triangulares con ápice agudo, glabros.

**EPICOTILO:** 6-11 mm de diámetro en la base, 8-14(-16) mm en el ápice, carnoso, verde tornándose rojizo en algunas zonas o en todo el tallo, primero cilíndrico y después claviforme.

**COSTILLAS:** 8, 0.5-1.5 mm de alto, de forma triangular.

**AREOLAS:** 1-13 mm de ancho, hasta 50 mm en el ápice del tallo, cubiertas con fieltro blanco-amarillento.

**ESPINAS:** Setosas, 6-9, blanco amarillentas con el ápice pardo-rojizo, sin diferenciación en espinas centrales y radiales, aunque al tercer año se van diferenciando en una espina central y 9(10) radiales, ligeramente rígidas, acentuándose la coloración rojiza.

**GERMINACION Y DESARROLLO:** 5-10 días, epigea. Al hincharse el embrión, se presenta el rompimiento de la cubierta en forma de óperculo en la zona hilo-micropilar que provoca una grieta a lo largo de la parte dorsal de la semilla, emergiendo la radícula de la zona cercana al hilo-micropilar. Al presentar un tamaño de 2-3 mm de largo, se observa la presencia de pelos radiculares que crecen en la base de la radícula en forma de corona, para después tener un crecimiento hacia el ápice, quedando glabra la zona meristemática de la raíz. Entre 2-10 días, el hipocótilo va emergiendo, aunque este desarrollo puede prolongarse hasta 30 días. Al presentar 2(-4) mm de largo se manifiestan los cotiledones ligeramente unidos, observándose una prolongación del hipocótilo o comisura. Durante 12-20(-30) días los cotiledones emergen en su totalidad, con 4-6 mm de largo, separándose y tornándose verdosos. Durante esta fase el hipocótilo va aumentando su longitud 1.5(2) mm, se curva para colocarse perpendicularmente al sustrato. Los cotiledones alcanzan hasta 15 mm de largo, y una vez extendidos exponen la yema apical intercotiledonar. La yema se aprecia entre los 40-50 días, cubierta por una masa pilosa. Durante 50(100) días, el hipocótilo da lugar a los podarios que se desarrollan en forma acrópeta, a los 180 días alcanza de 6-8 mm de diámetro. Los podarios cubiertos por espinas setosas, se ordenan verticalmente para

formar las costillas. En el primer año de desarrollo se observa el tallo cilíndrico o ligeramente claviforme, de 0.4-7 x 30-40 mm, con 8 costillas, las areólas están cubiertas con fieltro blanco-amarillento y la espinas aumentan su tamaño. En el tercer año el tallo adquiere una forma claviforme de 14 mm en la base, 20 mm de diámetro en el ápice y 70(80) mm de largo, distinguiéndose las espinas radiales y centrales. Los cotiledones lentamente se van necrosando (Figura 24).

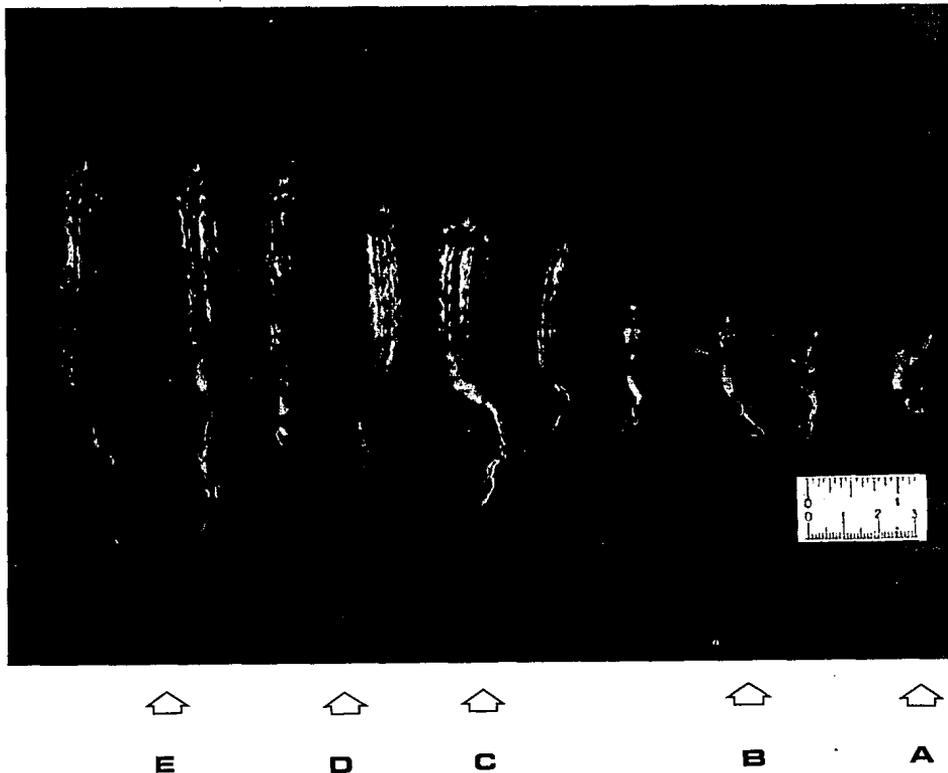


FIGURA 24. Ilustración del desarrollo de las plántulas de *Pachycereus* aff. *weberi*; A) 40-50 días, B) 3-5 meses, C) 12-16 meses, D) 18-24 meses, E) 26-30 meses.

### 3.3 Tamaño de las plántulas

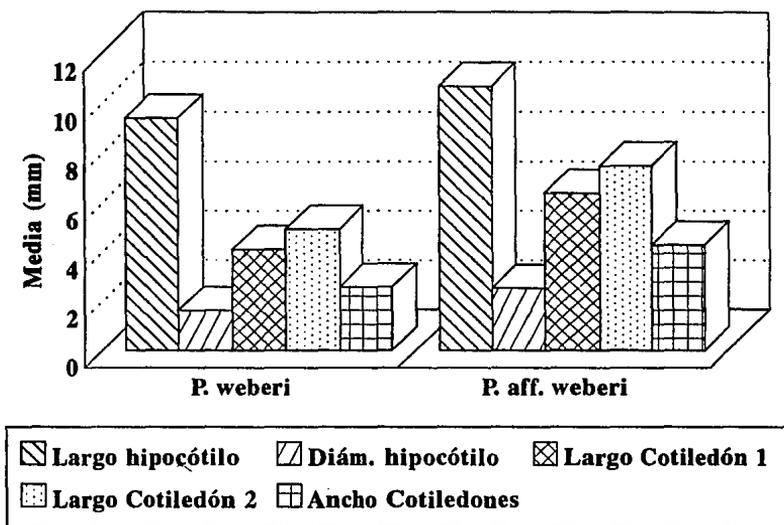
Durante el primer mes de desarrollo, las plántulas de *Pachycereus weberi* de las poblaciones de Oaxaca, Puebla, Morelos y Guerrero, y *P. aff. weberi* de Michoacán presentaron un desarrollo y crecimiento similares. Sin embargo, posteriormente las plántulas de la población de Michoacán, mantuvieron diferencias marcadas en su crecimiento, respecto al resto, siendo las más vigorosas. De cada población se midieron 30 plántulas en el segundo mes de crecimiento (Cuadro 12).

ESPECIE	LONG. DEL HIPOCOTILO	$\sigma$ DEL HIPOCOTILO	LONG. DEL COTILEDON 1	LONG. DEL COTILEDON 2	ANCHO DE LOS COTILEDONES
<i>P. weberi</i>	6-18 mm $\bar{x}$ = 9.43 $\alpha$ = 2.90 $r$ = 0.46	1.0-2.5mm $\bar{x}$ = 1.63 $\alpha$ = 0.36 $r$ = 0.08	3-5 mm $\bar{x}$ = 4.13 $\alpha$ = 0.56 $r$ = 0.09	3.5-6 mm $\bar{x}$ = 4.95 $\alpha$ = 0.65 $r$ = 0.07	1.4-3.5 mm $\bar{x}$ = 2.59 $\alpha$ = 0.44 $r$ = 0.07
<i>P. aff. weberi</i>	8-20 mm $\bar{x}$ = 10.7 $\alpha$ = 2.90 $r$ = 0.65	2-3.5 mm $\bar{x}$ = 2.54 $\alpha$ = 0.36 $r$ = 0.08	5-8 mm $\bar{x}$ = 6.4 $\alpha$ = 0.78 $r$ = 0.17	5-10 mm $\bar{x}$ = 7.5 $\alpha$ = 0.11 $r$ = 0.25	3.5-5 mm $\bar{x}$ = 4.3 $\alpha$ = 0.45 $r$ = 0.10

CUADRO 12. Tamaño de las plántulas de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, después de dos meses de la germinación. Donde  $\bar{x}$ , representa la media;  $\alpha$ , desviación estándar y,  $r$  error estándar.

Las plántulas de *P. aff. weberi*, presentaron un intervalo mayor en el largo del hipocótilo (8-20 mm), en el diámetro del hipocótilo (2-3.5 mm), en la longitud de los cotiledones (5-10 mm) y en el ancho (3.5-5 mm) (Figura 25). El tamaño de las plántulas está positivamente correlacionado con el tamaño de las semillas, ya que las semillas y las plántulas de *P. weberi* de las poblaciones de Oaxaca, Puebla, Morelos y Guerrero, resultaron ser más pequeñas que el afín.

## Tamaño de las plántulas de *Pachycereus weberi* y *P. aff. weberi*



**FIGURA 25.** Representación gráfica de la variación en el desarrollo de diferentes estructuras de las plántulas de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, en el segundo mes después de su germinación.

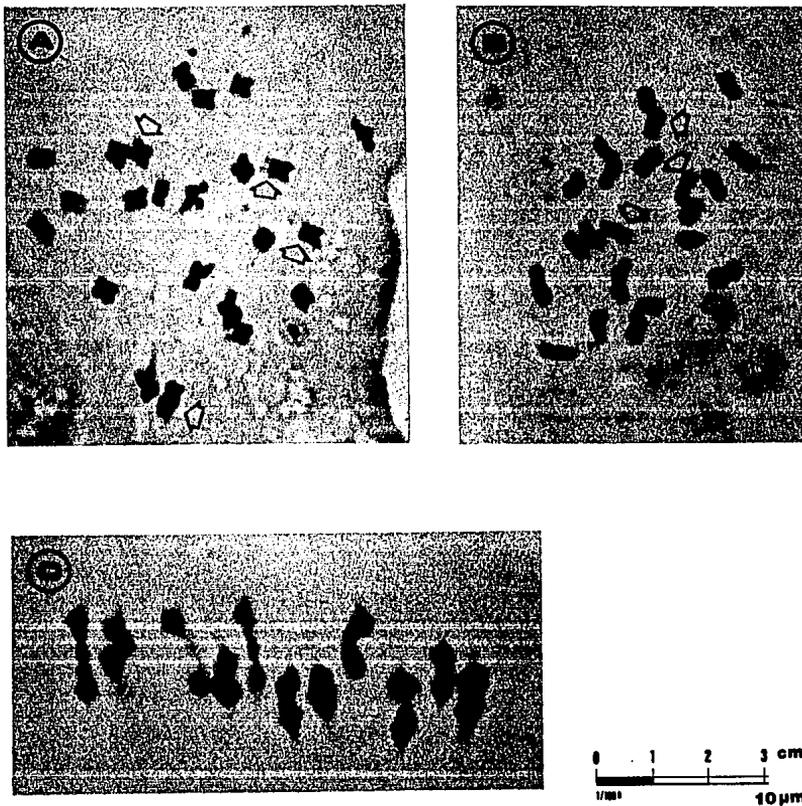
## 4.0 ESTUDIOS CITOLOGICOS

### 4.1 Números cromosómicos

En el cuadro 13, se enlistan los números cromosómicos encontrados en los individuos de cada una de las localidades estudiadas. Los números diploide y haploide de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, para las cinco poblaciones fueron de  $2n=22$  y  $n=11$  respectivamente (Figuras 26-30), resultados congruentes con los de Gibson y Horak (1978) para la subtribu Pachycereinae y para otras especies de la familia (Pinkava *et al.* 1971; 1973; 1977; 1982; 1985). Estos números cromosómicos son reportados por vez primera.

ESPECIE	POBLACION	$2n$	$n$
<i>P. weberi</i>	Cuicatlán, Oaxaca	22	11
<i>P. weberi</i>	Tehuacán, Puebla	22	11
<i>P. weberi</i>	Las Estacas, Morelos	22	11
<i>P. weberi</i>	Milpillas, Guerrero	22	11
<i>P. aff. weberi</i>	Nuevo Churumuco, Michoacán	22	11

CUADRO 13. Números cromosómicos en *Pachycereus weberi* y *Pachycereus aff. weberi*, de las cinco poblaciones estudiadas.



**FIGURA 26.** A-B) Cromosomas mitóticos de *Pachycersus weberi* de la población de OAXACA. Las flechas indican los cromosomas con satélites,  $2n=22$ ; C) cromosomas meióticos,  $n=11$ .

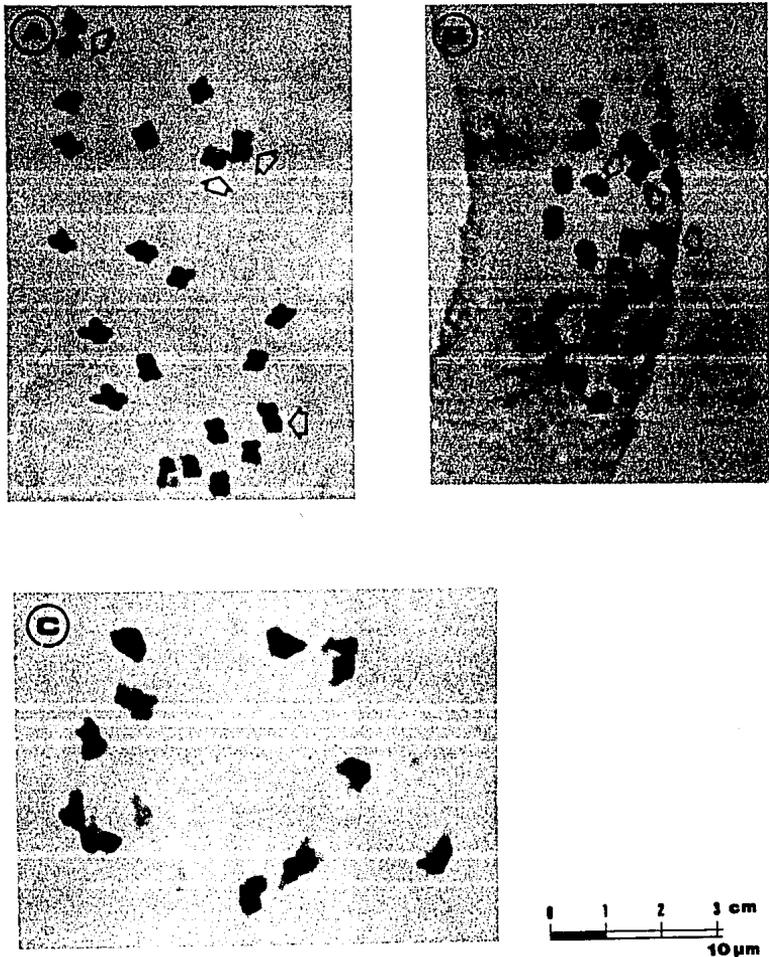


FIGURA 27. A-B) Cromosomas mitóticos de *Pachycereus weberi* de la población de PUEBLA. Las flechas señalan los cromosomas con satélites,  $2n=22$ , C) Cromosomas meióticos,  $n=11$ .

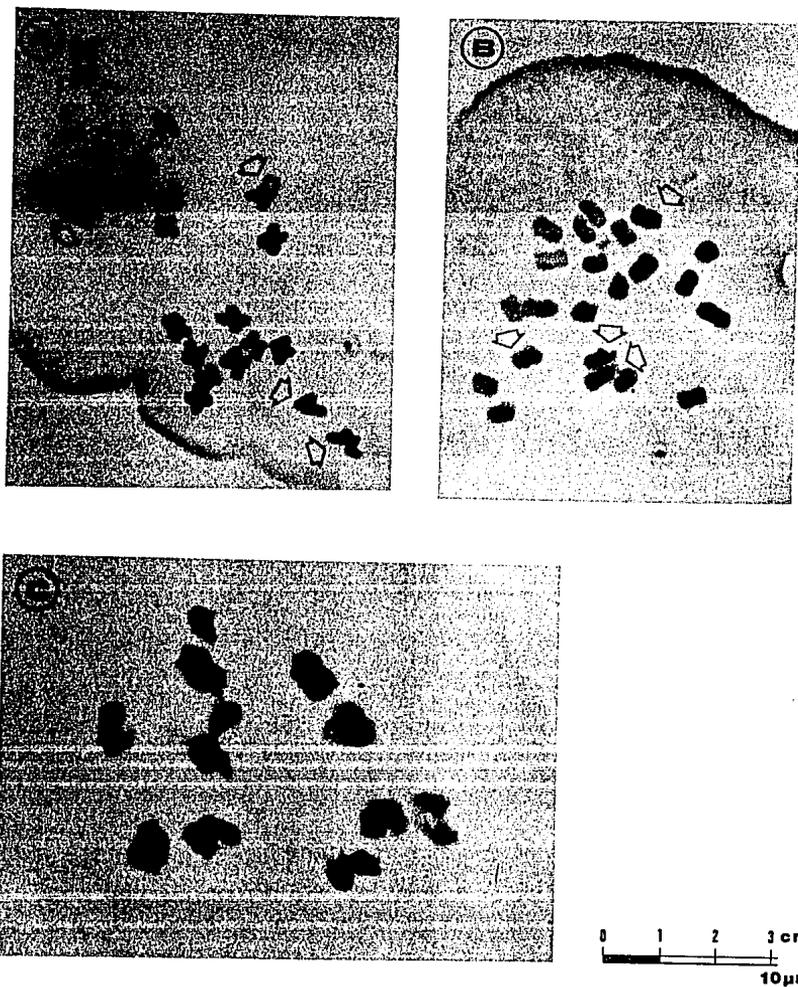


FIGURA 28. A-B) Cromosomas mitóticos de *Pachycereus weberi* de la población de MORELOS. Las flechas señalan los cromosomas con satélites,  $2n=22$ ; C) Cromosomas meióticos,  $n=11$ .

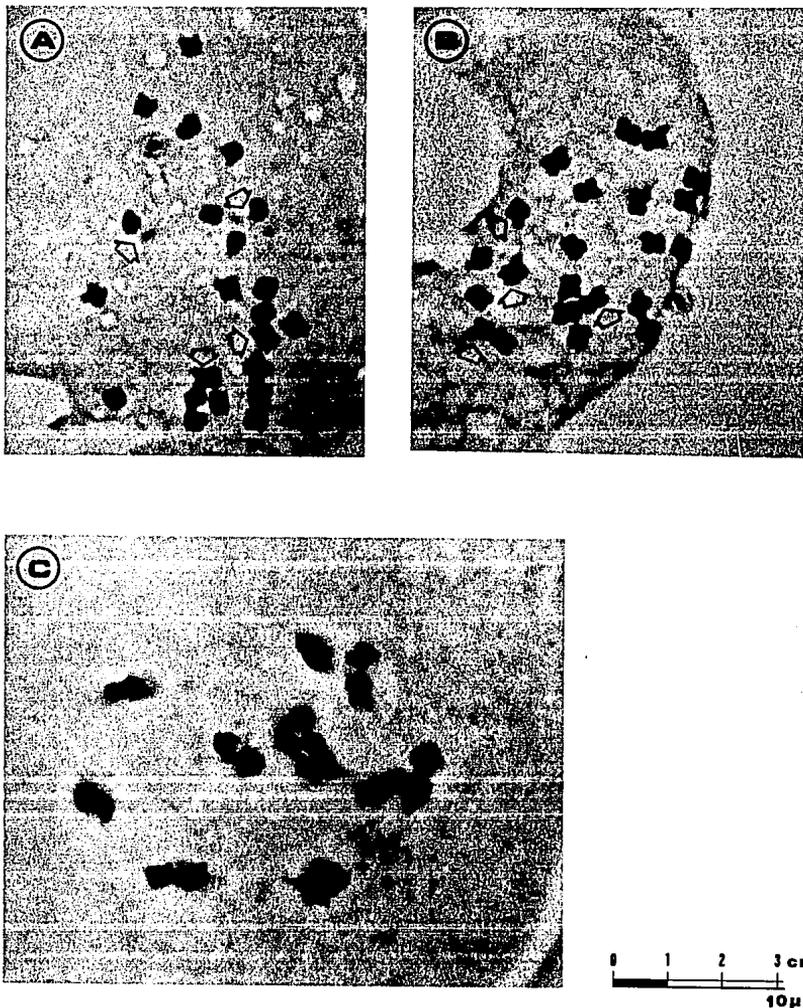


FIGURA 29. A-B) Cromosomas mitóticos de *Pachycerosus weberi* de la población de GUERRERO. Las flechas indican los cromosomas con satélites,  $2n=22$ ; C) Cromosomas meióticos,  $n=11$ .

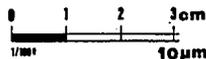
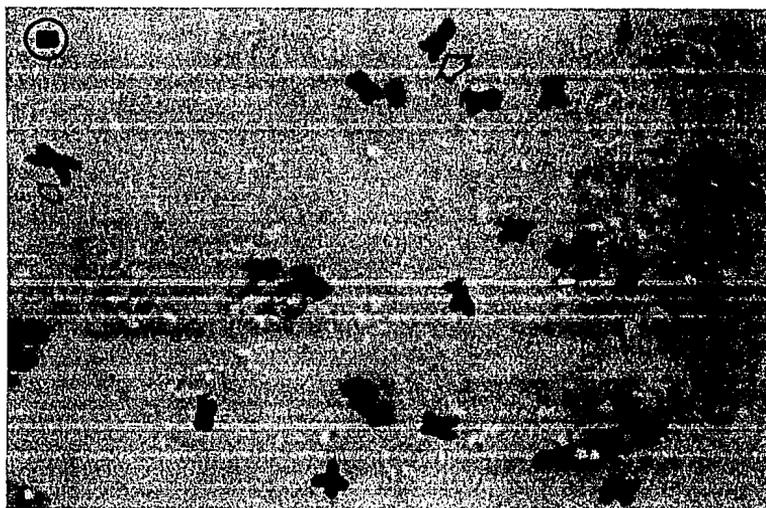
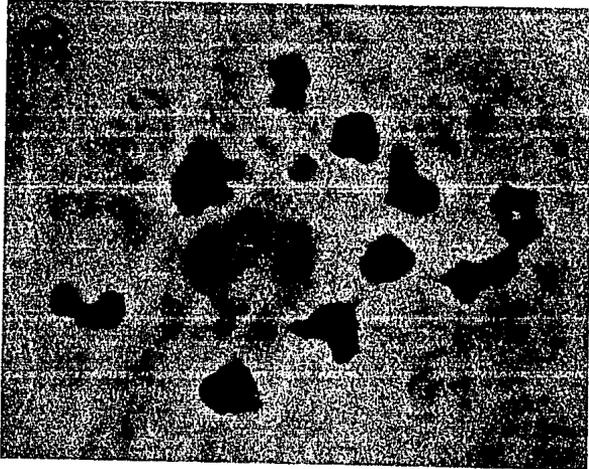


FIGURA 30. Cromosomas mitóticos de *P. aff. weberi* de la población de MICHOACAN. Las flechas indican los dos pares de cromosomas con satélites,  $2n=22$ ;



**FIGURA 30.** (Continuación) Cromosomas meióticos,  $n=11$ .

## 4.2 Morfología de los cromosomas

Al clasificar los cromosomas de acuerdo con Levan *et al.* (1964) y al comparar los índices de simetría y centroméricos (Cuadros 14,16-20), se observaron diferencias mínimas en la morfología de los mismos, ya que los cariotipos en *Pachycereus weberi* y *P. aff. weberi* estuvieron constituidos por cromosomas metacéntricos (M,m), como se muestra en los idiogramas (Figuras 31-35). Esto es concordante con lo reportado por Gibson y Nobel (1986) y Johnson (1980) para otros grupos de cactáceas, ya que ambos señalan cromosomas de tipo metacéntrico.

*P. weberi* de las poblaciones de Oaxaca, Puebla y Morelos presentó una fórmula cariotípica **11 m** (Cuadro 13; Figuras 31-33). En el caso de las poblaciones de Guerrero y de Michoacán, los cariotipos presentaron un par de cromosomas metacéntricos, llamados perfectos, M (1M + 10 m) (Cuadro 13; Figura 34 y 35).

La presencia de los 11 pares de cromosomas metacéntricos indica que los cariotipos en todas las poblaciones son simétricos; no obstante, al analizar los índices de simetría y centroméricos (Cuadros 14; 16-20), la población de Guerrero presentó el cariotipo más simétrico con un valor de 48.74, mientras que la población de Morelos presentó el cariotipo más asimétrico con un valor de 46.27. *P. aff. weberi* se ubicó en una posición intermedia con un valor de 47.58. El grado de asimetría es otro parámetro que puede indicar la dirección evolutiva de las especies. Lewitzky (1931) considera que los cariotipos con mayor número de cromosomas metacéntricos son primitivos. Swanson *et al.* (1981) establecen que un cariotipo simétrico puede ser causado por fusiones Robertsonianas, en tanto Stebbins (1971) indica que el incremento de la asimetría puede originarse por el cambio en la posición del centrómero provocado por inversiones pericéntricas, translocaciones desiguales, pérdida de fragmentos cromosómicos o fusiones Robertsonianas. No obstante, es necesario correlacionar esta información con otros parámetros ya que por otro lado Jones (1978) ha sugerido que la tendencia hacia la

simetría también se presenta en plantas una vez que se ha alcanzado una alta o total asimetría.

En las células analizadas de *P. weberi* y *P. aff. weberi*, se observaron dos pares de cromosomas con satélites (Cuadro 14). En la población de Michoacán fueron más evidentes los satélites, mientras que en el resto de las poblaciones en algunas ocasiones fue difícil distinguir uno de los dos pares. En las cinco poblaciones los satélites se encontraron en cromosomas de distinto tamaño y en la parte terminal de los brazos cortos (Cuadro 14; Figuras 26-30, 31-35). De acuerdo con Stebbins (1971), la presencia de satélites es indicio de poco o nulo entrecruzamiento interespecífico o intraespecífico.

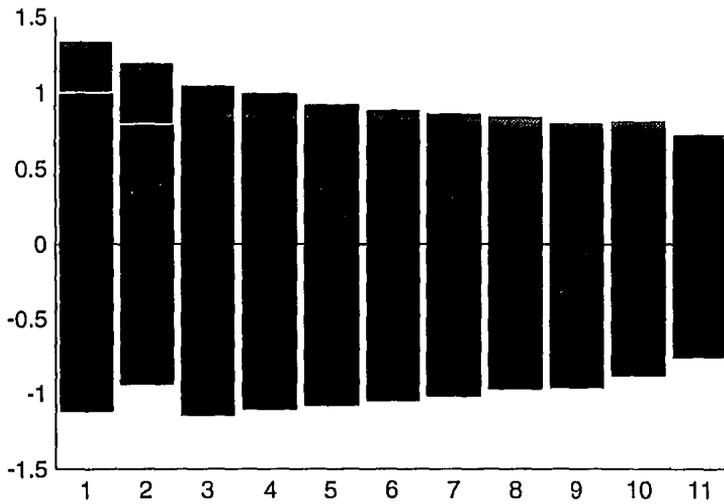
Respecto al número fundamental (n.f.), que corresponde al número de brazos largos en el cromosoma, no se observaron diferencias ya que en las cinco poblaciones el n.f. fue de 22, debido a que todos los cromosomas fueron metacéntricos (Cuadro 14). El valor de este número fundamental puede disminuir al convertirse los cromosomas metacéntricos en acrocéntricos debido a inversiones pericéntricas, translocaciones desiguales o pérdida de fragmentos cromosómicos (Stebbins, 1971). Sin embargo, en este caso, las poblaciones presentaron únicamente variaciones ligeras en el grado de simetría que hacen suponer que las mutaciones estructurales han tenido poca influencia en la evolución del cariotipo.

POBLACIONES	FORMULA CARIOTIPICA	CONSTRICION SECUNDARIA	n.f.	INDICE DE SIMETRIA T.F. %
<b>OAXACA</b> <i>(P. weberi)</i>	11 m	2 m	22	46.49
<b>PUEBLA</b> <i>(P. weberi)</i>	11 m	2 m	22	46.29
<b>MORELOS</b> <i>(P. weberi)</i>	11 m	2 m	22	46.27
<b>GUERRERO</b> <i>(P. weberi)</i>	1 M + 10 m	2 m	22	48.74
<b>MICHOACAN</b> <i>(P. aff. weberi)</i>	1 M + 10 m	2 m	22	47.58

**CUADRO 14.** Análisis del cariotipo en las cinco poblaciones. M, cromosoma metacéntrico; m, metacéntrico; n.f., número fundamental.

# Oaxaca

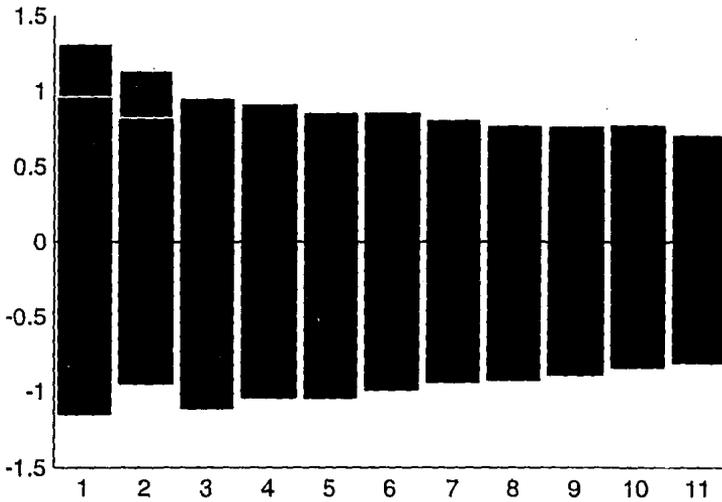
---



**FIGURA 31.** Idiograma de *Pachycereus weberi* de la población de OAXACA. En los primeros pares de cromosomas se indican los satélites.

# Puebla

---



**FIGURA 32.** Idiograma de *Pachycereus weberi* de la población de PUEBLA. En los primeros pares de cromosomas se indican los satélites. La línea media atraviesa los centrómeros de cada uno.

# Morelos

---

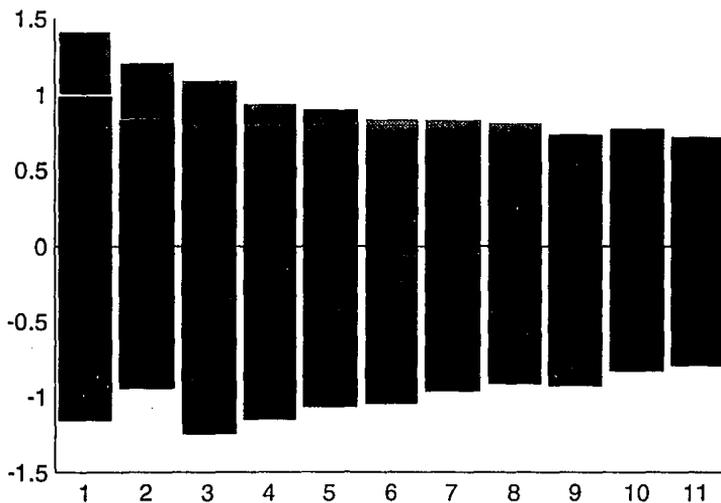
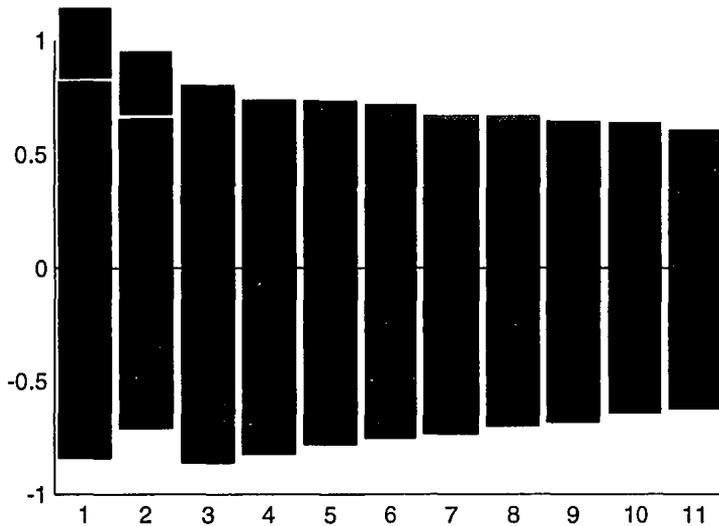


FIGURA 33. Idiograma de *Pachycereus weberi* de la población de MORELOS. En los primeros pares de cromosomas se indican los satélites. La línea media atraviesa los centrómeros de cada uno.

# Guerrero



**FIGURA 34.** Idiograma de *Pachycereus weberl* de la población de GUERRERO. En los primeros pares de cromosomas se indican los satélites.

# Michoacán

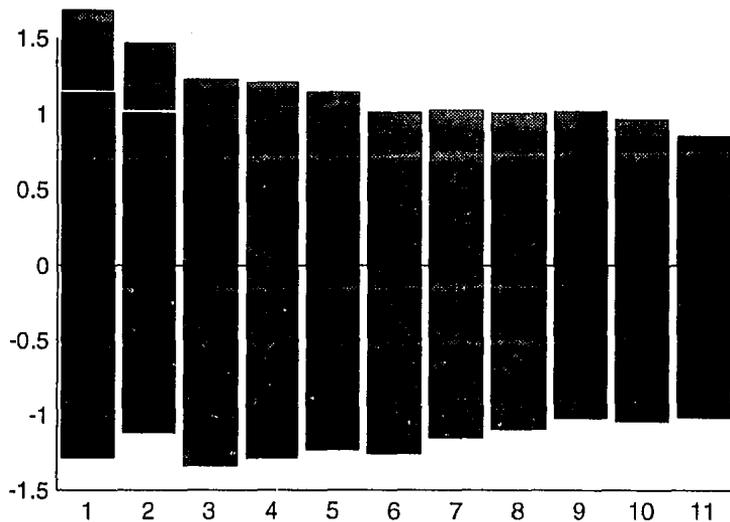


FIGURA 35. Idiograma de *Pachycereus* aff. *weberi* de la población de MICHOACAN. En los primeros pares de cromosomas se indican los satélites.

### 4.3 Longitud de los cromosomas

Al medir la longitud de los cromosomas de diez células por cada población (Apéndices I-V), se observó una diferencia en la longitud promedio de los cromosomas y en los intervalos de longitud de los cromosomas y brazos (Cuadro15). En *Pachycereus weberi* de la población de Oaxaca el promedio fue de 1.89  $\mu\text{m}$ , Puebla 1.80  $\mu\text{m}$ , Morelos 1.86  $\mu\text{m}$  y Guerrero 1.44  $\mu\text{m}$ , siendo esta última la que presentó los cromosomas más pequeños con un intervalo de 1.06-2.00  $\mu\text{m}$ , mientras que en el resto de las poblaciones el intervalo de longitud se traslapó con 1.20-3.00  $\mu\text{m}$ . Sin embargo, *P. aff. weberi* presentó un promedio de 2.22  $\mu\text{m}$  y el intervalo de la longitud fue mayor con 1.46-3.60  $\mu\text{m}$ .

En cada población se ordenaron los 11 pares de homólogos, los primeros dos pares correspondieron a los cromosomas con satélites arreglados de mayor a menor longitud y el resto de los cromosomas fueron igualmente arreglados. Se estimó la longitud total relativa de los cromosomas, brazos cortos y largos. En los cuadros 16 a 20, se representa la longitud estimada en cada población, estos datos señalaron que los cromosomas de la población de Michoacán son los de mayor longitud ( $2.568 \pm 0.461 \mu\text{m}$ ), mientras que en la población de Guerrero los cromosomas fueron menores ( $1.665 \pm 0.225 \mu\text{m}$ ). Puede referirse a Jones (1978), para explicar la notoria variación en la longitud de los cromosomas entre las poblaciones, quien señala que la diferencia de tamaños puede ser provocado por el rompimiento de bases o por intercambio desigual cuando se parte de cromosomas que tienen la misma longitud y en el caso de un incremento, éste puede ser originado por duplicaciones en tandem.

Al comparar el intervalo de la longitud entre el cromosoma más pequeño y el más grande (**cr-CR**), se encontró que en *P. weberi* de las tres primeras poblaciones fue muy similar, al obtener el valor mayor en Oaxaca con una diferencia de 1.56  $\mu\text{m}$ , después Morelos con 1.50  $\mu\text{m}$  y Puebla 1.32  $\mu\text{m}$ . Sin embargo, en Guerrero el intervalo fue menor con 0.94  $\mu\text{m}$ . En el caso de *P. aff. weberi* el intervalo reportado fue el mayor con 2.14

$\mu\text{m}$ . Esto nos indica que *P. weberi* de Guerrero también presenta el cariotipo más simétrico en cuanto al tamaño de los cromosomas, mientras que el más asimétrico corresponde a *P. aff. weberi*. Los resultados obtenidos en el intervalo de la longitud entre el brazo más corto y el más largo fueron semejantes al anterior, ya que en Guerrero se obtuvo el menor valor con  $0.53 \mu\text{m}$  y en *P. aff. weberi* el intervalo de los brazos fue el más alto con  $1.13 \mu\text{m}$  ( $0.67\text{-}1.80 \mu\text{m}$ ) en comparación con las poblaciones de *P. weberi* (Cuadro 15).

POBLACIONES	LONGITUD PROMEDIO DE LOS CROMOSOMAS ( $\mu\text{m}$ )	INTERVALO DE LA LONGITUD DEL $cr - CR$ ( $\mu\text{m}$ )	INTERVALO DE LA LONGITUD DEL $bi - Bi$ ( $\mu\text{m}$ )
CUICATLAN (OAXACA) ( <i>P. weberi</i> )	1.89	1.340-2.900 (1.56)	0.635-1.615 (1.02)
TEHUACAN (PUEBLA) ( <i>P. weberi</i> )	1.80	1.340-2.660 (1.32)	0.635-1.670 (1.11)
LAS ESTACAS (MORELOS) ( <i>P. weberi</i> )	1.86	1.270-2.765 (1.50)	0.600-1.665 (0.99)
MILPILLAS (GUERRERO) ( <i>P. weberi</i> )	1.44	1.060-2.000 (0.94)	0.510-1.035 (0.53)
NUEVO CHURUMUCO (MICHOCAN) ( <i>P. aff. weberi</i> )	2.22	1.460-3.600 (2.14)	0.700-1.800 (1.13)

**CUADRO 15.** Promedio de la longitud de los cromosomas e intervalo de longitud de los cromosomas y brazos. Cromosoma más pequeño *cr*, cromosoma más grande *CR*; brazo más corto *bi* y el brazo más largo *Bi*.

La variación obtenida en los intervalos anteriores representa el grado de homogeneidad que tienen los cromosomas en función de su longitud y en la posición del centrómero. De acuerdo con Stebbins (1971), se puede argumentar que mientras mayor sea la diferencia o el intervalo en el tamaño de los cromosomas más heterogéneos o asimétricos son los cariotipos; así, la población de Guerrero con un intervalo menor es más simétrico, mientras que las poblaciones de Michoacán y Puebla al presentar mayor intervalo, indicaría la existencia de una marcada asimetría en el tamaño de los cromosomas. En lo que respecta a la longitud promedio de los cromosomas, nuevamente Michoacán presentó el valor más elevado (Cuadro 15). Esto podría relacionarse con lo propuesto por Stebbins (1971) y Swanson *et al.* (1981), en el sentido de que la especialización entre las especies tiende a una reducción en la longitud total de la cromatina, por lo que *P. aff. weberi* debiera considerarse como menos avanzada y *P. weberi* de Guerrero como derivada al presentar un valor menor en la longitud promedio de los cromosomas. Lo anterior no coincide cuando se consideran otras características del cariotipo y algunas estructuras florales como pericarpelo con podarios conspicuos, tubo receptacular largo y perianto corto que son particulares de *P. weberi*, de las poblaciones de Oaxaca, Puebla, Morelos y Guerrero, y que son señaladas por Gibson y Nobel (1986) como plesiomórficas. Esta discrepancia entre la morfología floral y la longitud promedio de los cromosomas, puede ser debido a que la especialización en *Pachycereus* esté dirigida hacia un incremento en el tamaño de los cromosomas, por la duplicación en serie (tandem) de algunos segmentos, junto con cambios puntuales que no alteran grandemente el cariotipo. También puede ser ocasionado por una especiación en mosaico, aunque sería conveniente trabajar con todas las especies del género para conocer con mayor certeza la tendencia evolutiva del cariotipo en este grupo de cactáceas columnares.

HOMOLOGOS	LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS		LONGITUD DE LOS BRAZOS LARGOS		ic	CLASE	
	$\bar{x}$	$\alpha$	$\bar{x}$	$\alpha$			
1*	2.100	± 0.326	1.112	± 0.199	0.992 ± 0.158	47.24	m
2*	1.787	± 0.363	0.930	± 0.191	0.788 ± 0.312	44.10	m
3	2.230	± 0.341	1.140	± 0.158	1.045 ± 0.165	46.86	m
4	2.098	± 0.362	1.100	± 0.215	0.996 ± 0.215	47.47	m
5	1.972	± 0.305	1.076	± 0.858	0.922 ± 0.130	47.75	m
6	1.929	± 0.368	1.043	± 0.243	0.885 ± 0.149	45.88	m
7	1.877	± 0.365	1.012	± 0.239	0.861 ± 0.144	45.87	m
8	1.807	± 0.355	0.964	± 0.169	0.842 ± 0.199	46.60	m
9	1.754	± 0.317	0.954	± 0.201	0.799 ± 0.124	45.55	m
10	1.688	± 0.296	0.874	± 0.151	0.813 ± 0.162	48.16	m
11	1.576	± 0.250	0.751	± 0.289	0.724 ± 0.116	45.94	m

**CUADRO 16** Promedio de la longitud total de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de **OAXACA**. Los asteriscos indican los dos pares de cromosomas con satélite. **ic**, representa el índice centromérico; **m**, metacéntrico;  $\bar{x}$ , media;  $\alpha$ , desviación estándar.

HOMOLOGOS	LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS		LONGITUD DE LOS BRAZOS LARGOS		LONGITUD DE LOS BRAZOS CORTOS		ic	CLASE
	$\bar{x}$	$\alpha$	$\bar{x}$	$\alpha$	$\bar{x}$	$\alpha$		
1*	2.103 ± 0.350		1.147 ± 0.198		0.957 ± 0.166		45.48	m
2*	1.758 ± 0.295		0.943 ± 0.174		0.815 ± 0.125		46.33	m
3	2.056 ± 0.277		1.108 ± 0.130		0.948 ± 0.168		46.11	m
4	1.945 ± 0.258		1.036 ± 0.166		0.910 ± 0.110		46.76	m
5	1.893 ± 0.230		1.039 ± 0.165		0.854 ± 0.080		45.11	m
6	1.842 ± 0.224		0.985 ± 0.158		0.857 ± 0.094		46.55	m
7	1.739 ± 0.203		0.933 ± 0.131		0.806 ± 0.087		46.36	m
8	1.690 ± 0.224		0.921 ± 0.137		0.769 ± 0.114		45.50	m
9	1.649 ± 0.211		0.886 ± 0.142		0.764 ± 0.099		46.31	m
10	1.608 ± 0.213		0.836 ± 0.123		0.772 ± 0.102		48.02	m
11	1.513 ± 0.167		0.806 ± 0.109		0.707 ± 0.083		46.73	m

**CUADRO 17.** Promedio de la longitud total de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de PUEBLA. Los asteriscos indican los dos pares de cromosomas con satélite. ic, representa el índice centromérico; m, metacéntrico;  $\bar{x}$ , media;  $\alpha$ , desviación estándar.

HOMOLOGOS	LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS $\bar{x}$ $\alpha$	LONGITUD DE LOS BRAZOS LARGOS $\bar{x}$ $\alpha$	LONGITUD DE LOS BRAZOS CORTOS $\bar{x}$ $\alpha$	ic	CLASE
1	2.141 ± 0.342	1.153 ± 0.240	0.988 ± 0.125	46.12	m
2	1.777 ± 0.391	0.941 ± 0.250	0.836 ± 0.148	47.05	m
3	2.334 ± 0.627	1.245 ± 0.277	1.089 ± 0.358	46.65	m
4	2.083 ± 0.329	1.147 ± 0.186	0.937 ± 0.161	44.96	m
5	1.962 ± 0.305	1.062 ± 0.176	0.899 ± 0.148	45.85	m
6	1.876 ± 0.266	1.044 ± 0.159	0.832 ± 0.120	44.35	m
7	1.789 ± 0.237	0.960 ± 0.177	0.829 ± 0.092	46.35	m
8	1.720 ± 0.233	0.911 ± 0.133	0.809 ± 0.120	47.06	m
9	1.661 ± 0.246	0.924 ± 0.182	0.737 ± 0.102	44.37	m
10	1.599 ± 0.246	0.824 ± 0.144	0.775 ± 0.117	48.45	m
11	1.511 ± 0.199	0.789 ± 0.129	0.722 ± 0.095	47.80	m

**CUADRO 18.** Promedio de la longitud total de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de MORELOS. Los asteriscos indican los dos pares de cromosomas con satélite. ic, representa el índice centromérico; m, metacéntrico;  $\bar{x}$ , media;  $\alpha$ , desviación estándar.

HOMOLOGOS	LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS	LONGITUD DE LOS BRAZOS LARGOS	LONGITUD DE LOS BRAZOS CORTOS	ic	CLASE
	$\bar{x}$ $\alpha$	$\bar{x}$ $\alpha$	$\bar{x}$ $\alpha$		
1*	1.660 ± 0.240	0.839 ± 0.128	0.821 ± 0.114	49.47	m
2*	1.365 ± 0.155	0.706 ± 0.085	0.659 ± 0.080	48.28	m
3	1.665 ± 0.225	0.860 ± 0.119	0.805 ± 0.114	48.35	m
4	1.564 ± 0.227	0.822 ± 0.132	0.741 ± 0.115	47.41	m
5	1.515 ± 0.221	0.779 ± 0.108	0.736 ± 0.118	48.58	m
6	1.470 ± 0.193	0.750 ± 0.110	0.720 ± 0.090	49.00	m
7	1.403 ± 0.171	0.732 ± 0.104	0.672 ± 0.095	47.86	m
8	1.368 ± 0.151	0.698 ± 0.084	0.670 ± 0.090	49.01	m
9	1.327 ± 0.109	0.680 ± 0.107	0.647 ± 0.078	48.73	m
10	1.281 ± 0.112	0.640 ± 0.056	0.640 ± 0.056	50.00	M
11	1.233 ± 0.143	0.621 ± 0.077	0.608 ± 0.067	49.47	m

**CUADRO 19.** Promedio de la longitud total relativa de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de GUERRERO. Los asteriscos indican los dos pares de cromosomas con satélite. ic, representa el índice centromérico; M y m, metacéntrico;  $\bar{x}$ , media;  $\alpha$ , desviación estándar.

HOMOLOGOS	LONGITUD DE LOS CROMOSOMAS	LONGITUD DE LOS BRAZOS LARGOS	LONGITUD DE LOS BRAZOS CORTOS	ic	CLASE
	$\bar{x}$ $\alpha$	$\bar{x}$ $\alpha$	$\bar{x}$ $\alpha$		
1*	2.421 ± 0.284	1.280 ± 0.124	1.142 ± 0.186	47.15	m
2*	2.125 ± 0.389	1.116 ± 0.249	1.009 ± 0.159	47.46	m
3	2.568 ± 0.461	1.336 ± 0.245	1.232 ± 0.240	47.99	m
4	2.497 ± 0.546	1.285 ± 0.283	1.212 ± 0.284	48.55	m
5	2.376 ± 0.455	1.230 ± 0.246	1.146 ± 0.226	48.22	m
6	2.265 ± 0.452	1.255 ± 0.280	1.012 ± 0.194	44.68	m
7	2.179 ± 0.409	1.150 ± 0.237	1.029 ± 0.188	47.21	m
8	2.098 ± 0.387	1.091 ± 0.223	1.008 ± 0.183	48.02	m
9	2.036 ± 0.357	1.018 ± 0.179	1.018 ± 0.179	50.00	M
10	2.005 ± 0.373	1.038 ± 0.189	0.967 ± 0.207	48.21	m
11	1.869 ± 0.324	1.012 ± 0.223	0.858 ± 0.151	45.89	m

**CUADRO 20.** Promedio de la longitud total relativa de los cromosomas y brazos de los 11 homólogos de la población de **MICHOACAN**. Los asteriscos indican los dos pares de cromosomas con satélite. ic, representa el índice centromérico; **M** y **m**, metacéntricos;  $\bar{x}$ , media;  $\alpha$ , desviación estándar.

#### 4.4 Cantidad total de cromatina

La longitud total de cromatina (LTC) fue variable entre las poblaciones, aunque en el caso de *P. weberi* de las poblaciones provenientes de Oaxaca, Puebla y Morelos los valores fueron muy similares con 20.86, 19.80 y 20.45  $\mu\text{m}$  respectivamente. En el estado de Guerrero la cantidad de cromatina fue menor, presentando 15.85  $\mu\text{m}$ , mientras que el mayor valor se observó en *P. aff. weberi* con 24.44  $\mu\text{m}$  (Figura 36).

Varios estudios muestran la existencia de una correlación positiva entre la longitud y volumen total cromosómico (volumen total de cromatina), con el contenido de ADN (Bennet *et al.*, 1982; Jones, 1978; Poggio y Hunziker, 1986; Poggio y Naranjo, 1990; Rees *et al.*, 1966; Stebbins, 1971). Bennet (1972), sugiere que el aumento en el contenido de ADN es causado por un incremento en la heterocromatina. Bennet *et al.* (1983) indican que el contenido de ADN determina la talla celular, afecta el proceso de desarrollo y número de las células y por ende el ciclo de vida de una planta, al encontrar que a mayor contenido de ADN hay mayor volumen nuclear y celular, un tiempo mínimo de generación mínima mayor (que se refiere al tiempo que tarda una planta en germinar, crecer y producir una semilla madura), acompañado de un ciclo celular largo, mayor duración de la meiosis, aumento en el tamaño y peso de algunas estructuras (polen, semillas, flores y frutos), como en el caso de *Vicia* donde Davies (1977) estableció un incremento en el peso de las semillas al aumentar el contenido de ADN. Lo anterior se ajusta adecuadamente en la población de Michoacán al relacionar el valor de la longitud total de la cromatina con los datos obtenidos en el tamaño de las semillas, plántulas y frutos, en donde se observa una correlación positiva entre la LTC y estas estructuras, al presentarse una mayor talla, en contraparte con las otras poblaciones en donde la LTC fue menor y también los valores en el tamaño de las semillas, plántulas y frutos.

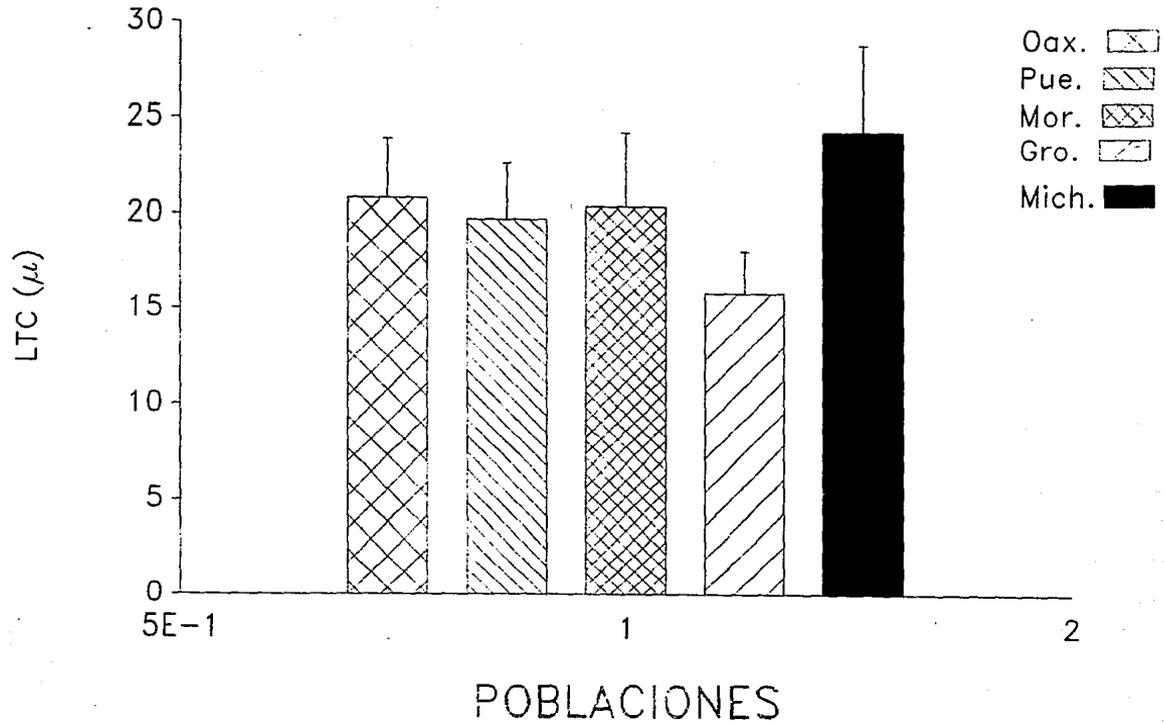
Se ha planteado que el tiempo mínimo de generación en una planta decrece con la disminución de la temperatura en el medio y por tanto presenta un proceso de crecimiento corto. Bennet (1976; 1987), encontró que el contenido de ADN también se correlaciona con la temperatura, donde algunas especies cultivadas de cereales y

leguminosas con elevado contenido de ADN tienden en zonas templadas donde se ha dado la manipulación del hombre y la selección del genoma. Mientras que a bajas temperaturas el contenido de ADN por núcleo y por genomio decrece. La relación encontrada con la LTC y la temperatura en las poblaciones estudiadas fue interesante y se asemeja a lo anterior, ya que *P. weberi* crece en climas secos, semicálidos-subhúmedos a cálidos-subhúmedos, en donde la temperatura promedio anual es de 22.3°C y la LTC fue menor (15.85-20.86) (Figuras 7-9), mientras que *P. aff. weberi* se desarrolla en climas cálidos a muy cálidos, con una temperatura anual de 29.7°C y la LTC fue mayor (24.44) (Figura 10).

El análisis de la información presentada en la Figura 36, muestra que la longitud total de cromatina de cada población es mayor a la longitud total de cromatina de cada población de la especie de referencia. La desviación estándar de la longitud total de cromatina de cada población es menor a la desviación estándar de la longitud total de cromatina de cada población de la especie de referencia.

**FIGURA 36.** Cantidad total de cromatina, las barras muestran la longitud total de cromatina de cada población y las líneas delgadas indican la desviación estándar.

# CANTIDAD TOTAL DE CROMATINA



#### 4.5 Índices de asimetría intracromosomal e intercromosomal

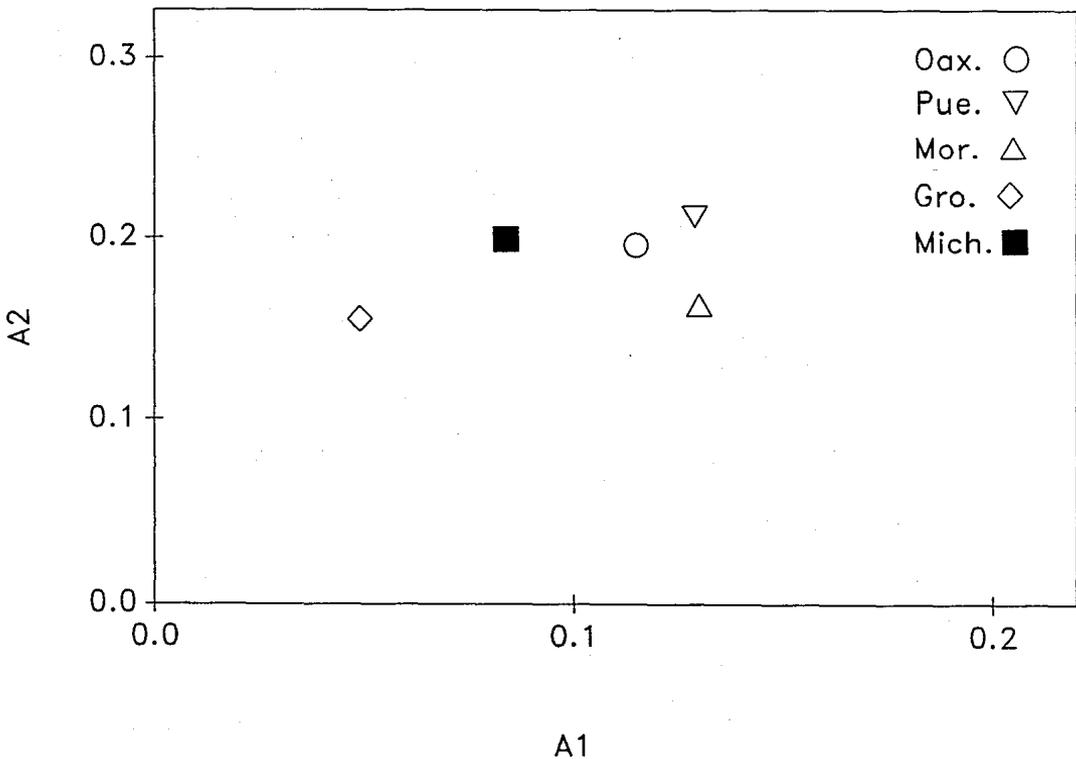
Se determinaron los índices intracromosomal ( $A_1$ ) e intercromosomal ( $A_2$ ) a nivel individual y poblacional. Estos índices fueron descritos por Romero (1986) para mostrar en una forma gráfica las diferencias en la simetría del cariotipo entre distintas taxa por mínimos que estos sean. Establece  $A_1$  en una escala de 0 a 1, los valores cercanos a cero, indican que los cromosomas tienden a ser metacéntricos; y el índice  $A_2$  determina variaciones en la longitud cromosómico. En este trabajo, la estimación de estos índices mostraron que los cariotipos en *P. weberi* y *P. aff. weberi* de las poblaciones estudiadas fueron los más homogéneos.

A nivel individual los valores de  $A_1$  y  $A_2$  fueron menores de 0.3 en todas las poblaciones, siendo las de Oaxaca ( $A_1=0.10-0.148$ ;  $A_2=0.080-0.173$ ), Puebla ( $A_1=0.050-0.171$ ;  $A_2=0.087-0.153$ ) y Morelos ( $A_1=0.078-0.206$ ;  $A_2=0.106-0.293$ ) las que presentaron los valores mas altos. Esto revela que los cariotipos tienden más hacia la asimetría, mientras que en las poblaciones de Guerrero ( $A_1=0.011-0.098$ ;  $A_2=0.072-0.152$ ) y Michoacán ( $A_1=0.053-0.110$ ;  $A_2=0.087-0.0152$ ) los índices fueron menores (Cuadro 21). Al graficar  $A_1$  vs.  $A_2$  observamos un traslapamiento en las poblaciones, aunque se detectaron tres posibles grupos; el primero formado por las poblaciones de Oaxaca, Puebla y Morelos donde los puntos se disipan; el segundo por la población de Guerrero en donde 7 datos se agrupan cerca de la ordenada; y el tercero por la población de Michoacán donde todos los valores se acumularon y quedaron en una posición intermedia respecto a los otros dos grupos. En general el índice  $A_2$  mostró poca diferencia en la longitud de los cromosomas dentro de cada población (Figura 37).

OAXACA			PUEBLA		MORELOS		GUERRERO		MICHOACAN	
I	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>								
1	0.100	0.126	0.161	0.088	0.202	0.200	0.098	0.152	0.095	0.087
2	0.108	0.083	0.149	0.106	0.151	0.106	0.050	0.101	0.102	0.118
3	0.102	0.173	0.175	0.112	0.101	0.115	0.011	0.103	0.110	0.096
4	0.141	0.080	0.120	0.090	0.206	0.111	0.053	0.072	0.073	0.092
5	0.109	0.132	0.133	0.087	0.217	0.124	0.101	0.104	0.053	0.119
6	0.103	0.118	0.171	0.153	0.094	0.293	0.028	0.144	0.081	0.079
7	0.135	0.093	0.050	0.119	0.066	0.119	0.037	0.101	0.080	0.152
8	0.059	0.100	0.103	0.103	0.131	0.147	0.022	0.093	0.062	0.122
9	0.140	0.101	0.100	0.110	0.178	0.128	0.060	0.112	0.087	0.115
10	0.148	0.125	0.140	0.128	0.078	0.127	0.029	0.097	0.095	0.108
P	0.115	0.196	0.130	0.163	0.129	0.212	0.049	0.155	0.084	0.199

CUADRO 21. Estimación de los índices de asimetría intracromosomal (A<sub>1</sub>) e intercromosomal (A<sub>2</sub>), a nivel individual y poblacional. La letra I indica individuo y P población.

## INDICES DE ASIMETRIA INTRA E INTERCROMOSOMAL A NIVEL POBLACIONAL



**FIGURA 37.** Representación gráfica del índice de asimetría intracromosomal ( $A_1$ ) e intercromosomal ( $A_2$ ) a nivel individual. Se observa el traslapamiento en la mayoría de los individuos, aunque se establece un agrupamiento entre las poblaciones, en el que los individuos de la población de Guerrero tienden hacia la simetría.

A nivel poblacional, los índices  $A_1$  y  $A_2$  son muy similares en las poblaciones de Oaxaca ( $A_1=0.115$ ;  $A_2=0.196$ ), Puebla ( $A_1=0.130$ ;  $A_2=0.163$ ) y Morelos ( $A_1=0.129$ ;  $A_2=0.212$ ), mientras que en la de Guerrero, los índices fueron los menores con un  $A_1$  de 0.049 y un  $A_2$  de 0.155 (Cuadro 21). En la figura 38, se representa la gráfica de  $A_1$  vs.  $A_2$  en donde se comprueba claramente el establecimiento de los tres grupos que anteriormente se señalaban, el integrado por *P. weberi* de las poblaciones de Oaxaca, Puebla y Morelos, otro por Guerrero y el tercero por *P. aff. weberi* de Michoacán. La población de Guerrero mostró ser la más simétrica al estar más cercana a la ordenada. La separación de esta última población indica la existencia de una diferencia a nivel cromosómico, principalmente en la morfología de los cromosomas con respecto al resto de las poblaciones típicas de *P. weberi*.

De acuerdo con lo señalado por Romero (1986), las poblaciones de Oaxaca, Puebla y Morelos presentaron un cariotipo más asimétrico al tener un índice intracromosomal mayor, en tanto que tal índice fue menor en las poblaciones de Michoacán y Guerrero, siendo en esta última población donde los cariotipos fueron más simétricos.

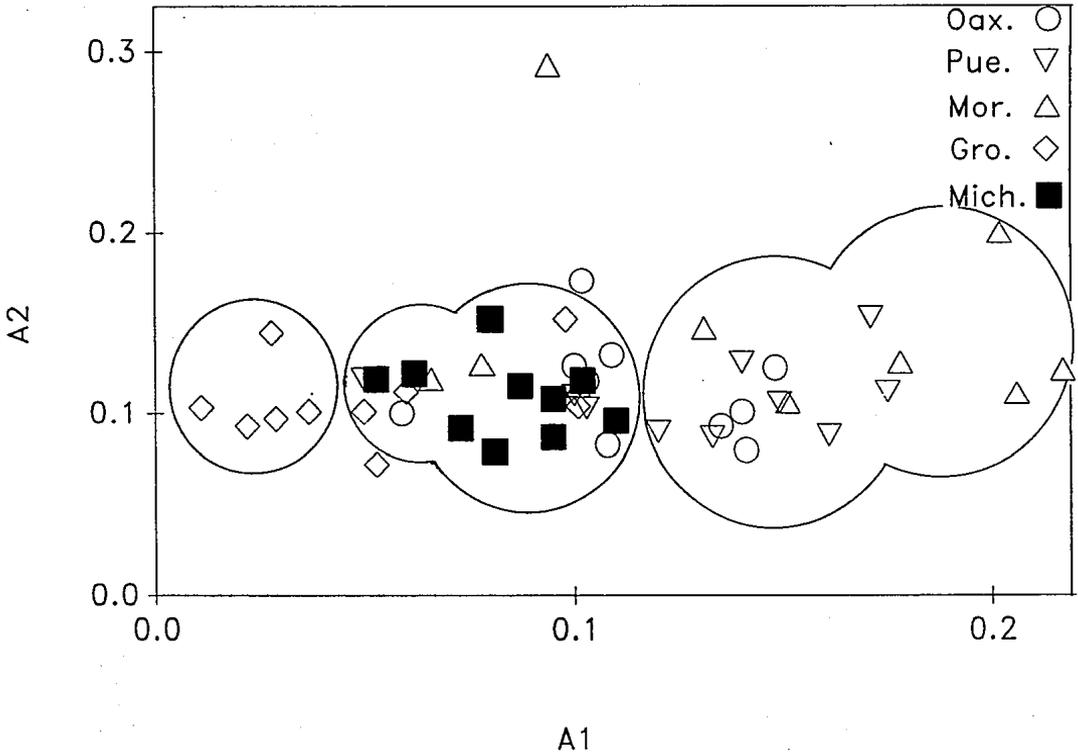
Rees (1984) encontró que el contenido de ADN puede estar relacionado con la simetría o asimetría, y señala que los complementos cromosómicos con elevado contenido de ADN dentro de un género, tienden a ser más simétricos en relación con las especies con menor contenido. Esta afirmación ha sido comprobada en los géneros de *Bulnesia* (Poggio y Hunziker, 1986; Poggio *et al.*, 1986) y *Larrea* (Poggio *et al.*, 1989), aunque en algunos casos no ocurre así, como por ejemplo en *B. sarmientoi* donde se observó un contenido de ADN menor y un  $A_1$  mayor. Con base en lo anterior, se observó una correlación positiva entre el contenido de ADN o longitud total de cromatina (LTC) y el índice de asimetría en *P. weberi* de las poblaciones de Oaxaca, Puebla y Morelos, donde al disminuir la LTC el índice  $A_1$  aumentó, y en *P. aff. weberi* el índice  $A_1$  disminuyó al incrementarse la LTC. En tanto en la población de Guerrero existió una

correlación negativa entre la simetría y la LTC debido probablemente a que puede ocurrir una tendencia hacia la reducción en el tamaño de los cromosomas y por tanto una reducción en el contenido de ADN sin alterar la morfología cromosómica.

No obstante que el número cromosómico diploide y haploide, así como los dos pares de cromosomas con satélite y el número fundamental (*n.f.*) fueron los mismos en las cinco poblaciones, se observaron importantes diferencias en la longitud de los cromosomas y en la cantidad total de la cromatina (LTC), ya que estos valores fueron mayores en *P. aff. weberi*. Así mismo, el análisis del cariotipo, índices centroméricos (IC) y los índices de asimetría  $A_1$  y  $A_2$  reflejaron diferencias marcadas entre las poblaciones, principalmente en Guerrero y Michoacán, permitiendo la formación de tres grupos.

Los cambios cromosómicos y morfológicos presentes en *P. aff. weberi*, sugieren que los individuos de esta población sean incluidos en una especie distinta a *P. weberi*. En el caso de la población de Guerrero las diferencias también encontradas (morfológicas y cromosómicas) nos hacen pensar posiblemente que se trate de una forma o variedad de *P. weberi*, como lo considera Bravo-Hollis (1978).

# INDICES DE ASIMETRIA INTRA E INTERCROMOSOMAL A NIVEL INDIVIDUAL



**FIGURA 38.** Representación gráfica de los índices de asimetría intra e intercromosomal en cada población. Se observa la formación de tres grupos: el más asimétrico formado por Oaxaca, Puebla y Morelos; y los simétricos por Michoacán y Guerrero.

#### 4.6 Comportamiento de los cromosomas meióticos

Al examinar los cromosomas meióticos, se confirmó nuevamente que el número cromosómico haploide obtenido ( $n=11$ ), correspondió con la mitad del número diploide ( $2n=22$ ) en las cinco poblaciones. El comportamiento de la meiosis fue relativamente normal ya que se detectaron sólo algunas irregularidades en el apareamiento de los cromosomas al formarse multivalentes. Esto último probablemente se debió a alteraciones cromosómicas, aunque finalmente la segregación fue normal al observar en la primera y segunda división meiótica la separación de los once cromosomas en cada uno de los polos. Las células meióticas presentaron por lo menos un organizador nucleolar por genoma y algunas veces dos bivalentes unidos al nucléolo; esto concuerda con lo reportado por Ross (1981).

El comportamiento de los cromosomas durante la meiosis presentó importantes diferencias entre las poblaciones, en el caso de Oaxaca, se observó en la profase (paquíteno y diacinesis) la formación de bivalentes y en menor frecuencia de tetravalentes, esta alteración se reflejó en la metafase I al distinguir en algunas células la agrupación de dos bivalentes. La segregación fue normal con 11 cromosomas en cada uno de los polos (Figura 39). Los cromosomas meióticos de la población de Puebla fueron similares a los anteriores, pero con dos tetravalentes por célula; no obstante, la segregación fue normal (Figura 40). Las células meióticas de Morelos también presentaron una incidencia de uno a dos tetravalentes, a pesar de observar en anafase una segregación normal, aunque fue notoria la presencia de puentes cromosómicos, originados posiblemente por una separación tardía o debido a inversiones paracéntricas (Figura 41E). En Guerrero, las células tuvieron un comportamiento similar al exhibir tetravalentes en la profase (cigóteno-diacinesis) (Figura 42). Es importante resaltar que estas cuatro poblaciones manifestaron durante la diacinesis una estrecha relación entre un bivalente y el nucléolo. Esto refleja la asociación que éste tiene con el organizador nucleolar, si bien es cierto se esperaría encontrar dos bivalentes al localizar en la mayoría de las células mitóticas dos pares de cromosomas con satélite. Lo anterior indica la inactividad de uno de los pares de cromosomas con satélite en el organizador

nucleolar. Respecto a la población de Michoacán los resultados apuntan a que han ocurrido mayor número de rearrreglos cromosómicos ya que se observó una mayor incidencia de tetravalentes y hexavalentes; no obstante, la segregación fue normal en todas las células examinadas en anafase I. Se acentuó más la frecuencia de puentes cromosómicos, que nos podrían señalar la cantidad de alteraciones cromosómicas que se llevan a cabo en esta población, otro rasgo importante se expresó en la diacinesis al asociarse dos bivalentes al nucléolo y justificaría la funcionalidad de los dos pares de cromosomas con satélite vistos en la mitosis (Figura 43).

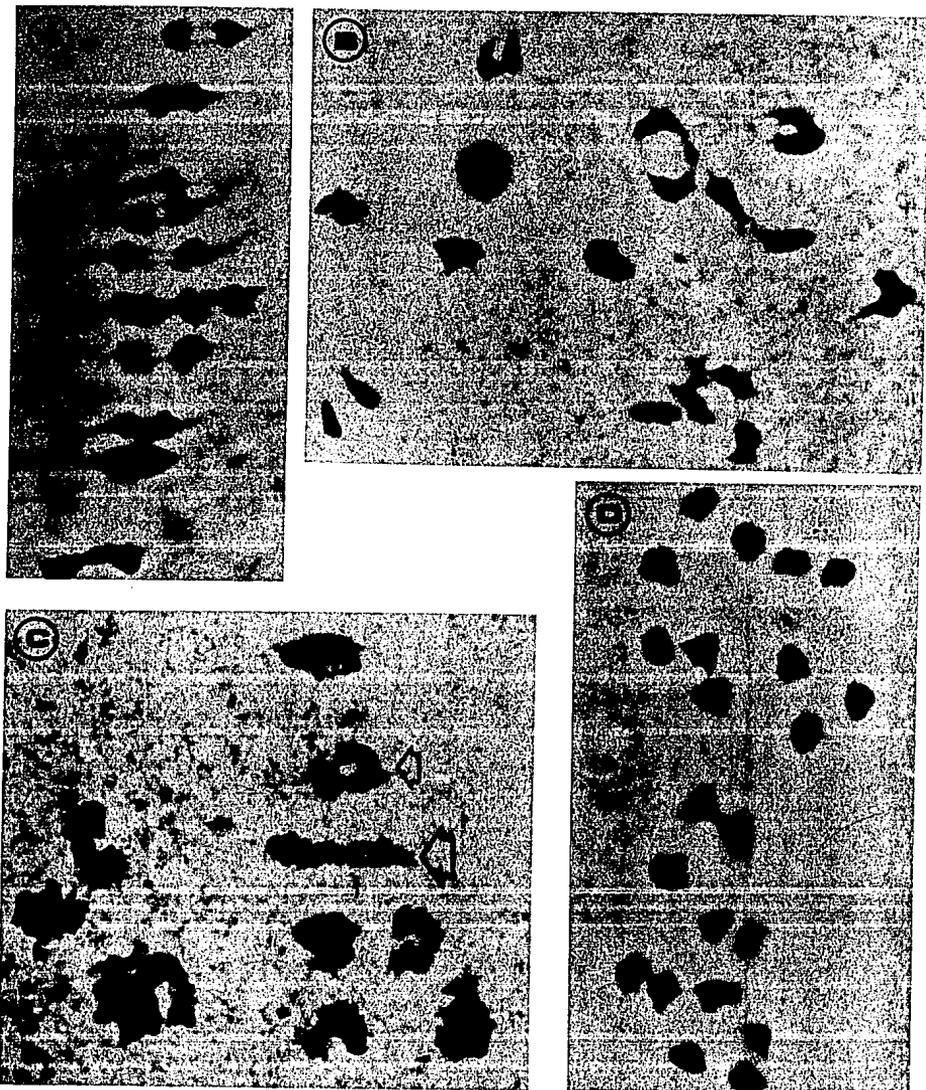


FIGURA 39. Cromosomas meióticos de *Pachycereus weberii* de la población de OAXACA. A) Metafase I, se observan los 11 bivalentes; B) Diacinesis; C) la flecha pequeña señala los bivalentes terminales en forma de anillo, la flecha grande indica los bivalentes con quiasmas terminales en forma lineal; D) Metafase II, se observa a los once cromosomas en cada uno de los polos.

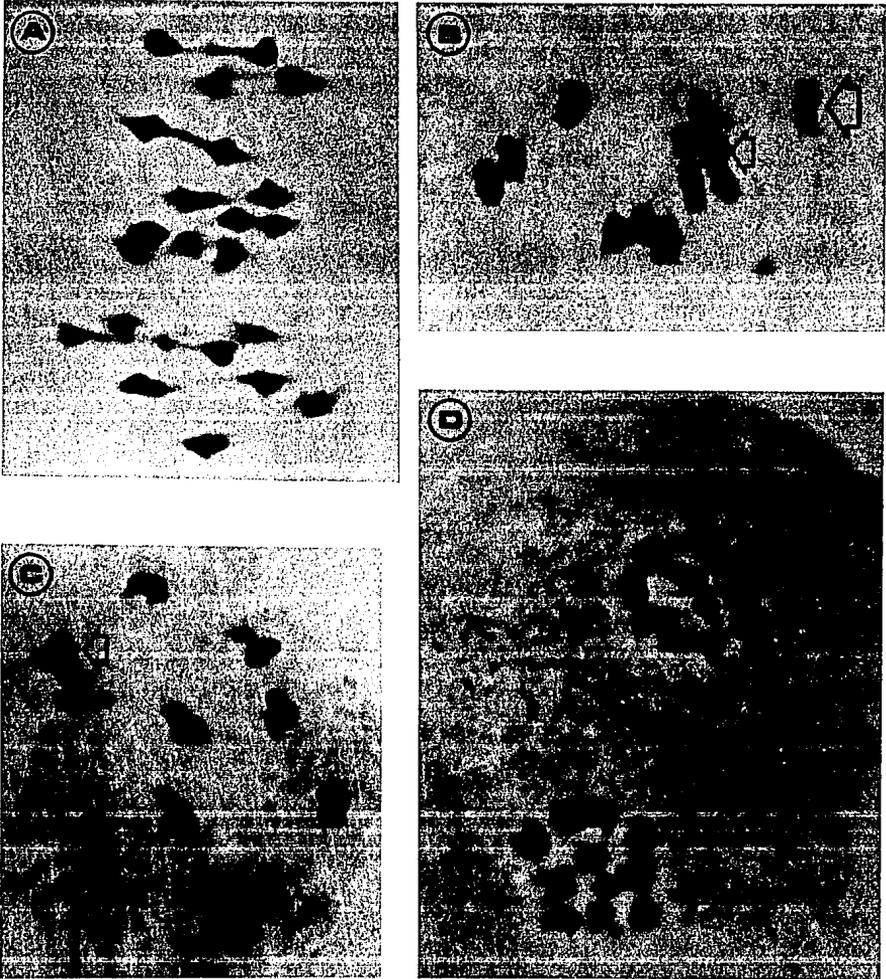


FIGURA 40. Cromosomas meióticos de *Pachycereus weberi* de la población de PUEBLA. A) Metafase I, se observan los 11 bivalentes; B) la flecha pequeña señala los bivalentes terminales en forma de anillo, la flecha grande indica los bivalentes con quiasmas terminales en forma lineal; C) Metafase I, las flechas muestran los tetravalentes; D) Metafase II, los once cromosomas en cada uno de los polos.

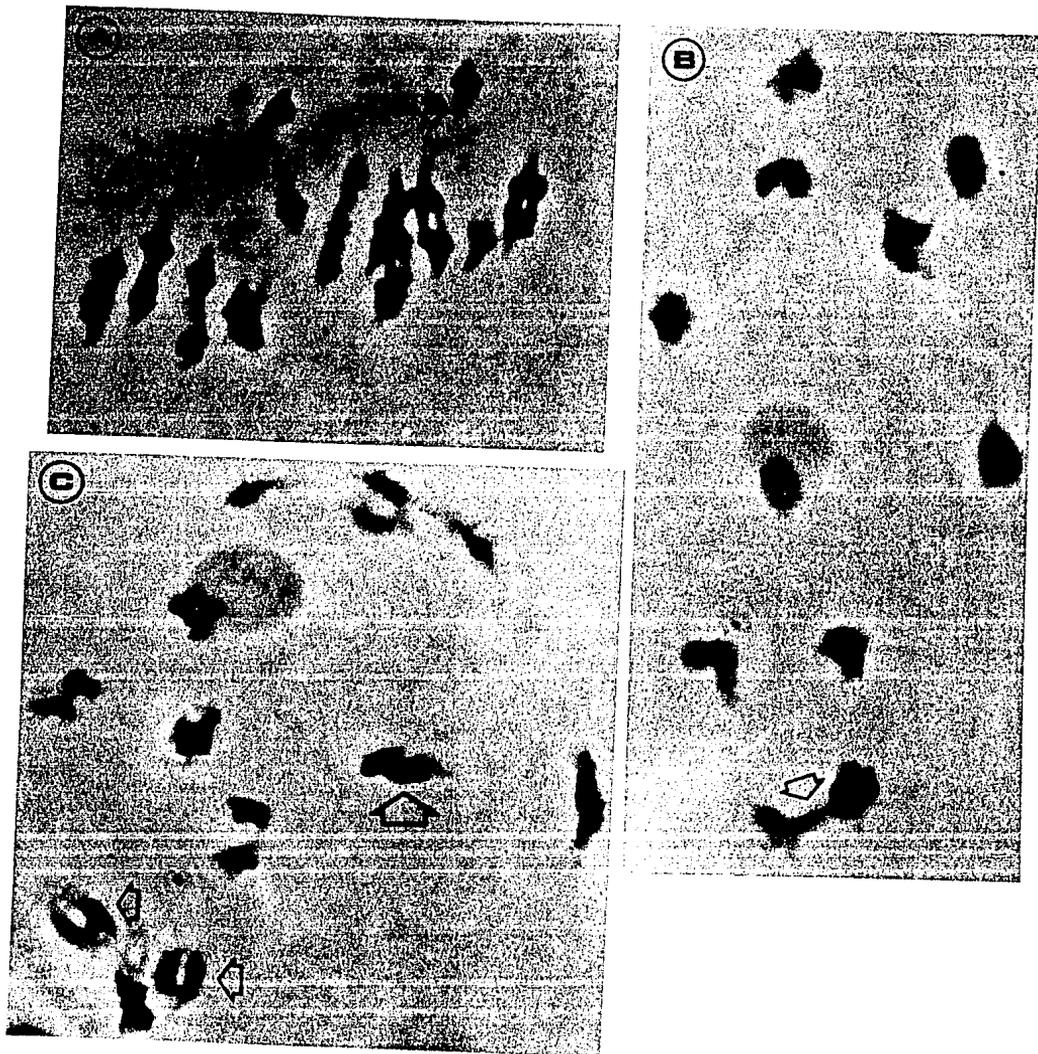
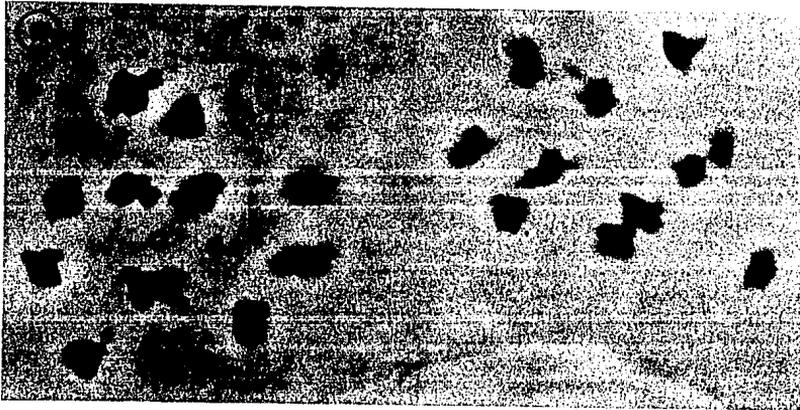
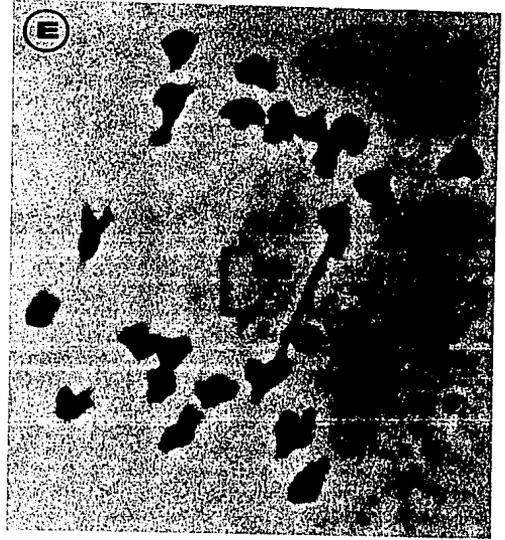
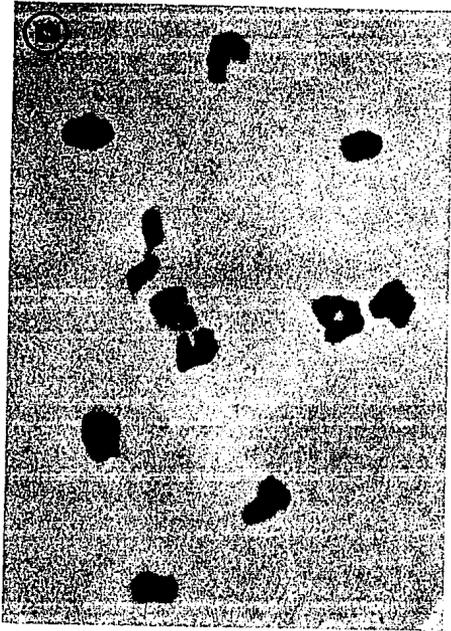


FIGURA 41. Cromosomas meióticos de *Pachycereus weberi* de la población de MORELOS. A) Metafase I, se observan los 11 bivalentes; B) Diacinesis, se observa un bivalente asociado al nucléolo, la flecha muestra un tetravalente; C) la flecha pequeña señala los bivalentes terminales en forma de anillo, la flecha grande indica los bivalentes con quiasmas terminales en forma lineal;



**FIGURA 41.** (Continuación); D) Metafase I, se observan los 11 bivalentes; E) Anafase I, la flecha señala un puente cromosómico; F) Metafase II, los once cromosomas en cada uno de los polos.

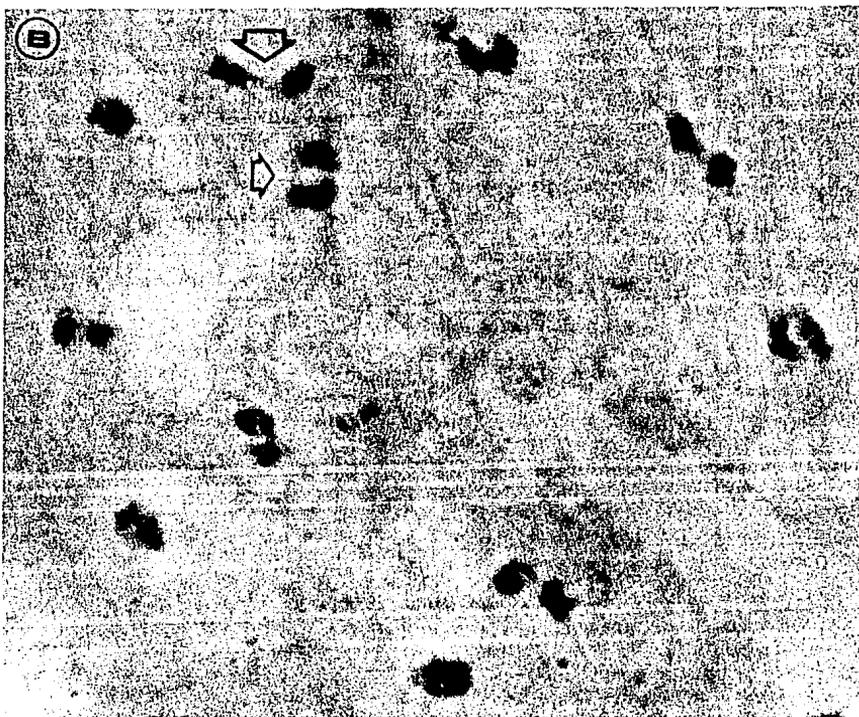
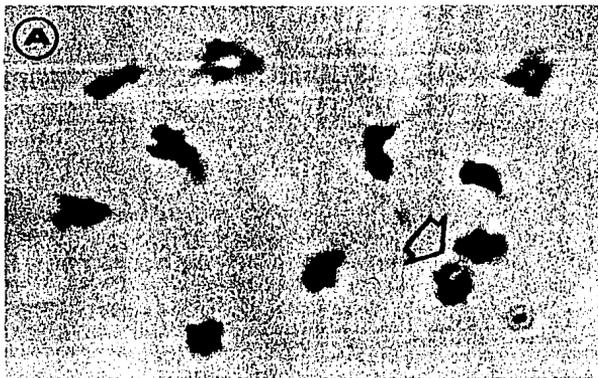


FIGURA 42. Cromosomas meióticos de *Pachycereus weberi* de la población de GUERRERO. A) Metafase I, la flecha indica un tetravalente; B) Metafase I, la flecha pequeña señala los bivalentes terminales en forma de anillo, la flecha grande indica los bivalentes con quiasmas terminales en forma lineal;

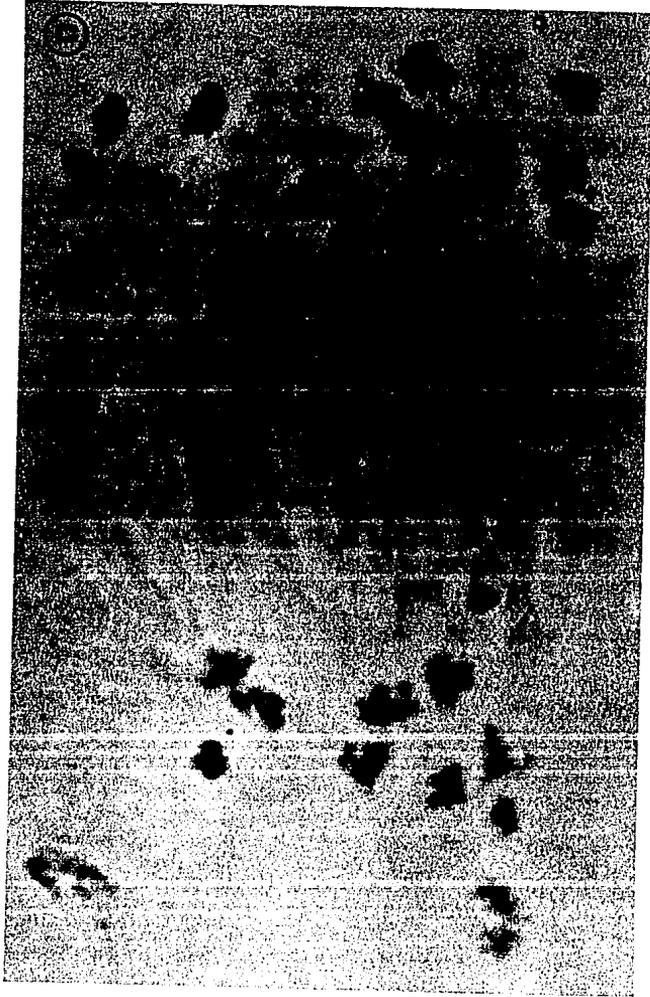
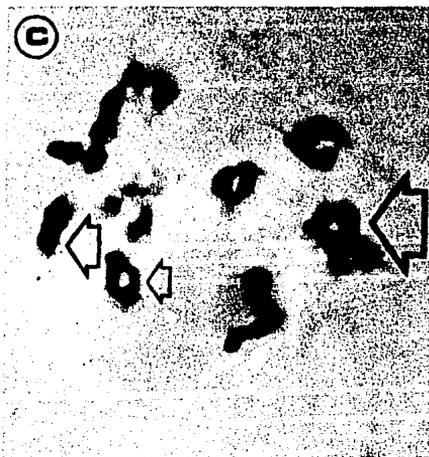
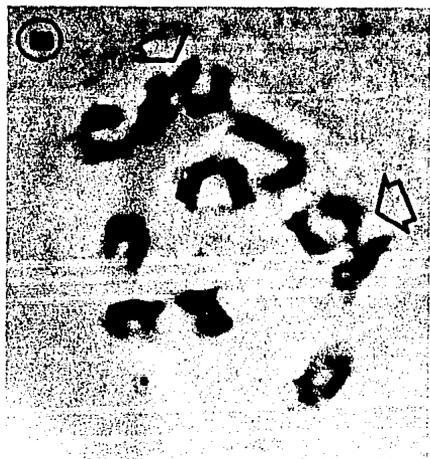
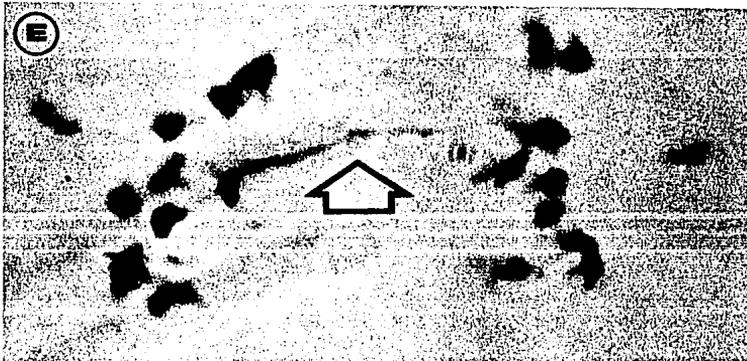
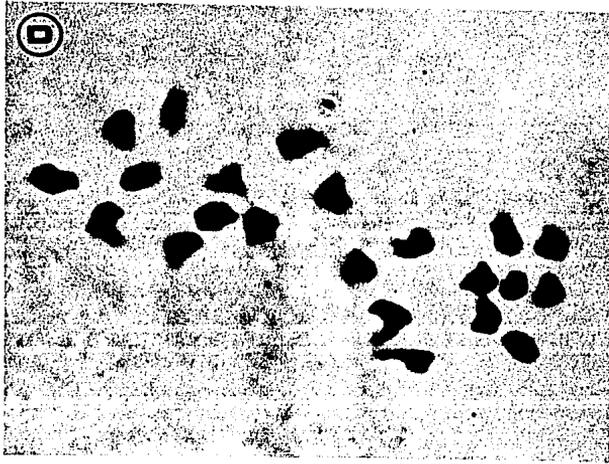


FIGURA 42. (Continuación); C) Telofase I, segregación de once cromosomas a cada uno de los polos.



**FIGURA 43.** Cromosomas meióticos de *Pachycereus* aff. *weberi* de la población de MICHUACAN. A) Diacinesis, donde se observan dos bivalentes asociados al nucléolo; B) Metafase I, las flecha muestra la formación de tetravalentes; C) Metafase I; la flecha pequeña señala los bivalentes terminales en forma de anillo, la flecha mediana indica los bivalentes con quiasmas terminales en forma lineal y la más grande el bivalente con quiasma intersticial.



**FIGURA 43.** (Continuación); D) Metafase II, con once cromosomas en cada polo; E) Anafase I, segregación de once cromosomas a cada uno de los polos, la flecha señala un puente cromosómico.

#### 4.7 Frecuencia quiasmática

Después de analizar las células meióticas durante las fases de diploteno, diacinesis y antes de la anafase I, se observó que en las cinco poblaciones, predominaron bivalentes con quiasmas terminales en forma de anillo, aunque la proporción fue menor en la población de Michoacán. Esta tuvo una prevalencia de quiasmas terminales en forma lineal e intersticial (Figuras 39-43). Al estimar la frecuencia quiasmática ( $F_q$ ), para conocer el comportamiento genético en las poblaciones, se encontró una frecuencia de 17.3 en la población de Michoacán, en comparación con el resto que presentaron una  $F_q$  de 18.07-18.30. Respecto a la recombinación genética en cada población, nuevamente la población de Michoacán presentó un índice (IR) menor (Cuadro 22). Aunque los valores son muy cercanos entre las cinco poblaciones, puede apreciarse la relación directa que existe entre la  $F_q$  y el IR, es decir, a mayor  $F_q$  el IR también es mayor.

De acuerdo con Sáez y Cardoso (1978), Stebbins (1971) y Swanson et al. (1981), el número y posición de los quiasmas tienen un control genético, en donde el número es proporcional a la longitud de los cromosomas, aunque en algunos casos se ha encontrado la misma frecuencia de quiasmas en cromosomas pequeños y grandes. Por lo que en este estudio se esperaba encontrar una  $F_q$  mayor en la población de Michoacán con respecto al resto, ya que la longitud de los cromosomas mitóticos fue considerablemente mayor. La disminución de la  $F_q$  en *P. aff. weberi* puede ser atribuida a rearreglos cromosómicos, que estén provocando un cambio en la distribución de los bloques heterocromáticos y que a su vez tengan un control en el entrecruzamiento (crossing-over) y en la formación de quiasmas, como lo menciona Parker et al. (1982) y Stebbins (1971).

POBLACION	$\underline{n}$	N° BQA	N° BQL	N° BQI	Fq	IR
<b>OAXACA</b> <i>(P. weberi)</i>	11	218	111	1	18.26	29.2
<b>PUEBLA</b> <i>(P. weberi)</i>	11	217	113	—	18.30	29.3
<b>MORELOS</b> <i>(P. weberi)</i>	11	218	111	2	18.30	29.3
<b>GUERRERO</b> <i>(P. weberi)</i>	11	212	118	—	18.07	29.07
<b>MICHOACAN</b> <i>(P. aff. weberi)</i>	11	190	119	22	17.3	28.30

**CUADRO 22.** Comportamiento de los cromosomas meióticos de *Pachycereus weberi* y *P. aff. weberi*. Donde  $\underline{n}$ , representa el número haploide; BQA, bivalentes con quiasmas terminales en forma de anillo; BQL, quiasmas terminales en forma lineal; BQI, quiasmas intersticiales; Fq, frecuencia quiasmática; IR, índice de recombinación.

## CONCLUSIONES

De los estudios realizados puede concluirse lo siguiente:

- La información generada, tanto a nivel morfológico como cariológico, apoyan la idea de que *Pachycereus* aff. *weberi* debe ser considerada como una especie diferente de *Pachycereus weberi*, para lo cual se propone el nombre de *Pachycereus mercadoii* sp. nov. S. Gama, ined. Lo anterior se fundamenta en:
  - Los elementos morfológicos de la cubierta seminal en *P.* aff. *weberi* se distinguieron del resto de las poblaciones de *P. weberi*.
  - El desarrollo y el tamaño de las plántulas en *P.* aff. *weberi* presentan pequeñas diferencias cuando se comparan con *P. weberi*. Estas observaciones aportaron un mayor conocimiento para la tribu.
  - El desfase fenológico ha ocasionado un aislamiento reproductivo entre las dos entidades taxonómicas, lo que hace suponer que diferencias genéticas se han acumulado en las poblaciones.
- Los números cromosómicos, haploide y diploide fueron  $n=11$  y  $2n=22$  respectivamente en todas las poblaciones. No obstante, un análisis más detallado indica lo siguiente:
  - De acuerdo con el análisis del cariotipo se observa una asimetría en *P. weberi*, principalmente en las poblaciones de Oaxaca, Puebla y Morelos, en tanto que *P.* aff. *weberi* y *P. weberi* de la población de Guerrero tuvieron un cariotipo simétrico.

- La diferencia en la longitud de los cromosomas sugiere la presencia de rearrreglos cromosómicos que se están llevando a cabo en cada población.
  - Hay una relación positiva entre el tamaño de los cromosomas y la longitud total de la cromatina, en donde se manifestó una inclinación hacia el decremento principalmente en las poblaciones de *P. weberi*, mientras que *P. aff. weberi* presentó un aumento.
  - Cariotípicamente *P. aff. weberi* se encuentra más cercana a la población de Guerrero de *P. weberi*.
  - De acuerdo con los caracteres morfológicos plesiomórficos, se sugiere que la tendencia es hacia un incremento en la longitud total de la cromatina.
- Debe señalarse que *P. weberi* de la población de Guerrero debe ser estudiada más a fondo, ya que los datos citogenéticos indican diferencias con respecto al resto de las poblaciones de *P. weberi*, como ya había sido señalado por Backeberg (1960).

## BIBLIOGRAFIA

- Anderson, E. F. 1967. Study of the proposed genus *Obregonia* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 54(7):897-903.
- Arias M., S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. *Revista Soc. Mex. Hist. Nat. Vol. Esp.* XLIV:109-115
- Backeberg, C. 1960. Die Cactaceae. *Handbuch der Kakteenkunde*. Vol. 4. Veb Gustav Fischer Verlag, Jena. 2629 p.
- \_\_\_\_\_. 1961. *Wunderwelt Kakteen*. Veb Gustav Fischer Verlag, Jena. 241 p.
- Barthlott, W. 1979. *Botanical aspects, descriptions & cultivation*. Stanley Thornes (Publishers) Ltd., Cheltenham, England. 249 p.
- \_\_\_\_\_. 1984. Microstructural features os seed surfaces. *In: V. H. Heywood y D. M. Moore (eds.)*. *Current concepts in plant taxonomy*. Academic Press Inc., London. pp. 95-105.
- \_\_\_\_\_. 1988. Über die systematischen Gliederungen der Cactaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 63:17-40.
- Barthlott, W. y G. Voit. 1979. Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: ein raster-elektronenmikroskopischer Überblick. *Pl. Syst. Evol.* 132:205-229.
- Beard, E. C. 1937. Some chromosome complements in the Cactaceae and a study of meiosis in *Echinocereus papillosus*. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 99:1-23.
- Bennett, M. D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci.* 181:109-135.
- \_\_\_\_\_. 1976. DNA amount, latitude and crop plant distribution. *In: K. Jones y P. E. Brandham (eds.)*. *Current chromosome research*. North Holland Publishing Co., Amsterdam. pp. 151-158.
- \_\_\_\_\_. 1984. The genome, the natural karyotype, and biosystematics. *In: W. F. Grant (ed.)*. *Plant biosystematics*. Academic Press, Toronto. pp. 41-66.

- \_\_\_\_\_. 1987. Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytol.* 106:177-200.
- Bennett, M. D., J. B. Smith y J. S. Heslop-Harrison. 1982. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci.* 216:179-199.
- Bennett, M. D., J. S. Heslop-Harrison, J. B. Smith y J. P. Ward. 1983. DNA density in mitotic and meiotic metaphase chromosomes of plants and animals. *J. Cell Sci.* 63:173-179.
- Benson, L. 1982. *The Cacti of the United States and Canada.* Stanford University Press. Stanford California, USA. 1044 p.
- Berger, A. 1905. A systematic revision of the genus *Cereus*. *Annual Rep. Missouri Bot. Gard.* 16:57-86.
- \_\_\_\_\_. 1926. *Die Entwicklungslinien der Kakteen.* Verlag von Gustav Fischer. Jena. 105 p.
- Bhattacharyya, K. 1970. Cytological study of *Deamia testudo* (Karw.) Britton & Rose: a cactus growing wild in West Bengal. *Sci. & Cult.* 36(2):108-109.
- Blanco C., M., O. Castillo y C. M. Toledo. 1979. Estudio preliminar de las Cactáceas de la Cuenca Baja del Río Balsas. *Cact. Suc. Mex.* 24(4):78-89.
- \_\_\_\_\_. 1980. Estudio preliminar de las Cactáceas de la Cuenca Baja del Río Balsas. *Cact. Suc. Mex.* 25(1):7-19.
- Bravo-Hollis, H. 1937. *Las Cactáceas de México.* Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 755 p.
- \_\_\_\_\_. 1978. *Las Cactáceas de México. Vol. 1.* Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 743 p.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las Cactáceas de México. Vol. 2 y 3.* Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Bregman, R. y F. Bouman. 1983. Seed germination in Cactaceae. *Bot. J. Linnean Soc.* 86:357-374.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1909. The genus *Cereus* and its allies in North America. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 12:413-437.

- \_\_\_\_\_. 1919-1923. The Cactaceae, 4 vol. Publ. Carnegie Inst. of Washington, 248 p.
- Brückner, E. 1942. Betrachtungen und Beobachtungen zur Systematik der Melocacteen. Kaktenkunde, 25 ff.
- Buxbaum, F. 1950. Morphology of cacti. Ed. E. B. Kurtz, Abbey Garden Press, Pasadena, California. 223 p.
- \_\_\_\_\_. 1951. Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Sistematik der höheren Pflanzen. Die Forderung dynamischer Sistematyk im Bereiche der Blütenpflanzen. Springer-Verlag, Vienna. 224 p.
- \_\_\_\_\_. 1958. The phylogenetic division of the Subfamily Cereoideae, Cactaceae. Madroño 14:177-206.
- \_\_\_\_\_. 1961. Die Entwicklungslinien der Tribus Pachycereae. (Cactaceae - Cereoideae). Bot. Studien, 12. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena. 107 p.
- \_\_\_\_\_. 1968. The phylogenetic position of the Genus *Machaerocereus* Britton et Rose. Cact. Suc. J. (Los Angeles) 40:195-199.
- \_\_\_\_\_. 1975. Gattung *Rathbunia*, C III. In: H. Krainz (ed.). Die Kakteen. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Castillo, O., M. Blanco y C. M. Toledo. 1983. Estudio de las Cactáceas de la Cuenca Baja del Río Balsas. Ed. Universidad Autónoma de Guerrero. Chilpancingo, Guerrero, México. 36 p.
- Cole, G. T. y H.-D. Behnke. 1975. Electron microscopy and plant systematics. Taxon 24(1):3-15.
- Conger, A. D. y L. M. Fairchild. 1953. A quick freeze method for making smear slides permanent. Stain Technol. 28:281-283.
- Cota, J. H. 1991. Karyotype evolution in the genus *Echinocereus* (Cactaceae). Tesis, Master of Arts. Claremont University, Claremont, California, E. U. 89 p.
- Coulter, J. M. 1896. Preliminary revision of the North American species of *Echinocactus*, *Cereus* and *Opuntia*. Contr. U.S. Natl. Herb. 3(7):355-462.

- Davies, D. R. 1977. DNA contents and cell number in relation to seed size in the genus *Vicia*. *Heredity* 39:153-164.
- Dávila A., P. 1983. Flora genérica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis, Maestro en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 694 p.
- De Vogel, E. F. 1980. Seedlings of dicotyledons. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, The Netherlands. 465 p.
- Endler, H. y F. Buxbaum. 1974. Die Pflanzenfamilie der Kakteen. Ein systematischer Wegweiser für Liebhaber und Züchter, Albrecht Philler Verlag. Munich.
- Engelmann, G. 1848. Cactaceae. *In*: W. L. Emory (ed.). Report on the United States and Mexican boundary survey. Vol. II. Part I. Cornelius Wendell, Printer, Washington. pp. 1-78.
- \_\_\_\_\_. 1856. "Synopsis of the Cactaceae of the territory of the United States and adjacent regions". *Proc. Amer. Acad. Arts* 3:259-314.
- Flores F., G. 1990. La subfamilia Caesalpinioideae (Fam. Leguminosae) en el estado de Morelos. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Tesis de Licenciatura. Cuernavaca. 135 p.
- Ganong, W. F. 1898. Contributions to a knowledge of the Cactaceae II. The Comparative Morphology of the embryos and seedling. *Ann. Bot.*12:423.
- García, E. 1969. Relaciones entre el clima y la vegetación en el SO de Michoacán, México. *Bol. Inst. Geogr.* 2, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- García, E. 1976. Apuntes de climatología. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 4a. ed. México. 217 p.
- García V., A. 1990. Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal. 3a. ed. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 196 p.

- Gibson, A. C. 1982. Phylogenetic relationships of Pachycereeae. *In*: J. S. F. Barker y W. T. Starmer (eds.). Ecological genetics and evolution. The cactus -yeast *Drosophila* model system. Academic Press., Sydney. pp. 3-16.
- \_\_\_\_\_. 1988. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 1. Composition and definition of the subtribe. *Cact. Succ. J.* (Los Angeles) 60:11-16.
- Gibson, A. C. y K. E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65:999-1057.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 286 p.
- Gibson, A. C., K. C. Spencer, R. Bajaj y J. L. McLaughlin. 1986. The ever-changing landscape of cactus systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73:532-555.
- González M., F. y F. Chiang. 1988. Diversidad florística y fitogeografía de las zonas áridas del centro y sur de México. *In*: Resúmenes del simposio sobre diversidad biológica de México, Oaxtepec, Morelos. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 23-24.
- Gottlieb, L. D. 1971. Gel electrophoresis: new approach to the study of evolution. *BioScience* 21(18):930-944.
- Grant, V. 1989. *Especiación Vegetal*. Traducción de la obra publicada en inglés por Columbia University Press, con el título *Plant speciation*. 2a. ed. Limusa, México. 585 p.
- Grant, V. y K. A. Grant. 1979. Systematics of the *Opuntia phaeacantha* group in Texas. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 140(2):199-207.
- Greuter, W., H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, R. Grolle, D. L. Hawks-Worth, D. H. Nicolson, P. C. Silva, F. A. Stafleu, E. G. Voss y J. McNeill. 1988. International code of botanical nomenclature. Adopted by the fourteenth international botanical congress, Berlin, July-August 1987. *Regnum vegetabile* Vol. 118. 328 p.
- Hamilton, M. W. 1970. Seedling development of *Opuntia bradtiana* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 57(5):599-603.

- Hawkes, M. W. 1982. Hybridization in the Cactaceae. *Cact. Succ. J.* (Los Angeles) 54:223-225.
- \_\_\_\_\_. 1983. Hybridization in the Cactaceae. Conclusion. *Cact. Succ. J.* (Los Angeles) 55:31-36.
- Hunt, D. (Comp.) 1992. CITES, Cactaceae Checklist. Royal Botanical Gardens, Kew, England. 110-111 p.
- Hunt, D. y N. Taylor. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* 8:85-107.
- \_\_\_\_\_. 1991. Notes on miscellaneous genera of Cactaceae. *Bradleya* 9:81-92.
- Ishii, T. 1929. Chromosome count, *Mammillaria* sp. *Bot. Mag. Tokyo* 43:560.
- Jackson, B. C. 1971. The karyotype in systematics. *Annual Rev. Ecol. and Syst.* 2:327-368.
- Jaretsky, R. 1931. Chromosome count, *Mammillaria centricirrha*. *In:* G. Tishler (ed.). *Tabulae Biologicae Periodiceae* 7:109-215.
- Johansen, D. A. 1933. Recent work on the cytology of the Cacti. *Cact. Succ. J.* (Los Angeles) 4(10):356.
- Johnson, M. A. T. 1978. Diploid cytotypes in *Mammillaria prolifera* and three other *Mammillaria* species. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 40(1):9-12.
- \_\_\_\_\_. 1980. Further cytological investigations in *Mammillaria prolifera* and other *Mammillaria* species. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 42(2):43-47.
- Jonsson, B. 1902. Die ersten Entwicklungsstadien der Keimpflanze bei der Succulenten, *Lunds Univers. Arsskrift.* 38:Afd. II, No. 1. pp. 10.
- Jones, K. 1978. Aspects of chromosome evolution in higher plants. *In:* H. W. Woolhouse (ed.). *Advances in Botanical research*, Vol. 6. Academic Press Inc., London. pp. 120-194.
- Katagiri, S. 1952. Studies on the chromosome number in some Cactaceae species. *Bol. Genet.* 1:233-236.

- \_\_\_\_\_. 1953. Chromosome numbers and polyploidy in certain Cactaceae. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 25:141-142.
- Kenton, A. 1986. Importancia de los cromosomas en la especiación y evolución como base para el conocimiento y caracterización de especies vegetales con valor potencial. *In: III Seminario Maximino Martínez, La aplicación de la citogenética en el conocimiento biológico de los recursos vegetales en México. Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. pp. 11-36.*
- Lemaire, C. A. 1838. *Cactearum aliquot novarum ac insuetarum in Horto Monvilliano culturarum accurata descriptio. Paris. pp. 28-33.*
- Leuenberger, B. E. 1974. Testa surface characters of Cactaceae. Preliminary results of a scanning electron microscope study. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 46(4):175-180.
- \_\_\_\_\_. 1986. *Pereskia* (Cactaceae). *Mem. New York Bot. Gard.* 41:1-141.
- Levan, A., K. Fredga y A. A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52:201-220.
- Lewis, W. H. 1989. *Polyploidy. Biological relevance. Vol. 13. Plenum Press, New York. 583 p.*
- Lewitsky, G. A. 1931. The karyotype in systematics (On the base karyology of the subfamily Helleboreae). *Bull. Appl. Bot., Gen. Pl.-Breed.* 27(1):220-240.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum. Vol. I. 1a. Ed. Bartholomew Press, London. pp. 466-470.*
- López R., E. 1981. *Geología de México. Publ. particular autorizada tomo III. México. 446 p.*
- Martínez A., D. 1985. *Las cactáceas del estado de Morelos. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Tesis de Licenciatura. Cuernavaca. 176 pp.*
- McLeod, M. G. 1975. A new hybrid fleshy-fruited prickly-pear in California. *Madroño* 23(2):96-98.
- Meyrán G., J. 1956. Notas sobre plántulas de Cactáceas. *Cact. Suc. Mex.* 1(6):107-112.
- \_\_\_\_\_. 1980. *Guía Botánica de Cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán. Ed. Soc. Mex. Cact. y CONACyT, México. 50 p.*

- Meyrán G., J. y I. Piña L. 1986. Las Cactáceas y otras suculentas del Estado de México. Ed. Gob. Edo. de Méx., México. 135 p
- Miller, P. 1754. The gardener's botanist's dictionary. 4th ed. Vol. 1. London.
- Miranda, F. 1948. Datos sobre la Vegetación en la Cuenca Alta del Papaloapan. Anales Inst. Biol. México 19(2):334-364.
- Moore, W. O. 1967. The *Echinocereus enneacanthus-dubius-stramineus* complex (Cactaceae). Brittonia 19:77-94.
- Palomino H., G., S. Zuleta y L. Scheinvar. 1988. Estudios citogenéticos de dos especies y una variedad del género *Nyctocereus* (Cactaceae). Bol. Soc. Bot. México. 48:75-80.
- Parker, J. S., R. W. Palmer, M. A. F. Whitehorn y L. A. Edgar. 1982. Chiasma frequency effects of structural chromosome change. Chromosoma (Berl.) 85:673-686.
- Pinkava, D. J. y M. G. McLeod. 1971. Chromosome numbers in some cacti of western North America. Brittonia 23:171-176.
- Pinkava, D. J. y B. D. Parfitt. 1982. Chromosome numbers in some cacti of western North America. IV. Bull. Torrey Bot. Club. 109(2):121-128.
- \_\_\_\_\_. 1988. Nomenclatural changes in Chihuahuan Desert *Opuntia* (Cactaceae). Sida 13(2):125-130.
- Pinkava, D. J., M. G. McLeod, L. A. McGill y R. C. Brown. 1973. Chromosome numbers in some cacti of western North America-II. Brittonia 25:2-9.
- Pinkava, D. J., L. A. McGill y T. Reeves. 1977. Chromosome numbers in some cacti of western North America -III. Bull. Torrey Bot. Club 104(2):105-110.
- Pinkava, D. J., M. A. Baker, B. D. Parfitt y M. W. Mohlenbrock. 1985. Chromosome numbers in some cacti of western North America-V. Syst. Bot. 10(4):471-483.
- Poggio, L. y J. H. Hunziker. 1986. Nuclear DNA content variation in *Bulnesia*. J. Heredity 77:43-48.
- Poggio, L. y C. A. Naranjo. 1990. Contenido de ADN y evolución en plantas superiores. Acad. Nac. Ci. Exact. Fís. Nat., Buenos Aires, Monografía 5:27-37.

- Poggio, L., A. F. Wulff y J. H. Hunziker. 1986. Chromosome size, nuclear volume and DNA content in *Bulnesia* (Zygophyllaceae). *Darwiniana* 27:25-38.
- Poggio, L., A. D. Burghardt y J. H. Hunziker. 1989. Nuclear DNA variation in diploid and polyploid taxa of *Larrea* (Zygophyllaceae). *Heredity* 63:321-328.
- Remski, M. F. 1954. Cytological investigations in *Mammillaria* and some associated genera. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 116:163-171.
- Rees, H. 1984. Nuclear DNA variation and the homology of chromosomes. *In*: W. F. Grant (ed.). *Plant Biosystematics*. Academic Press, Toronto. pp. 87-96.
- Rees, H., F. M. Cameron, M. H. Hazarika y G. H. Jones. 1966. Nuclear variation between diploid angiosperms. *Nature* 211:828-830.
- Rieger, R., A. Michaelis y M. M. Green. 1982. *Diccionario de genética y citogenética*. Ed. Alhambra, Madrid. 530 p.
- Romero Z., C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 35(3):526-530.
- Ross, R. 1981. Chromosome counts, cytology, and reproduction in the Cactaceae. *Amer. J. Bot.* 68(4):463-470.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. D. F. 432 pp.
- Sáez, F. A. y H. Cardoso. 1978. *Citogenética básica y biología de los cromosomas*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 124 p.
- Sánchez-Mejorada, H. 1982. Algunos usos prehispánicos de la Cactáceas entre los indígenas de México. *Secretaría de Desarrollo Agropecuario, México, México*. 48 p.
- Schumann, K. 1898. *Gesamtbeschreibung der Kakteen*. Verlag von J. Neumann, Neudamm. 832 p.
- Sinha, S. S. N. y H. Roy. 1979. Cytological studies in the genus *Phaseolus* I. Mitotic analysis in fourteen species. *Cytologia* 44:191-199.
- Spencer, J. L. 1955. A cytological study of the Cactaceae of Puerto Rico. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 117:33-37.

- Stebbins, G. L., Jr. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York. 643 p.
- Stebbins, G. L. 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. Addison-Wesley Publishing Co., London. 216 p.
- Stockwell, P. 1935. Chromosome numbers of some of the Cactaceae. Bot. Gaz. (Crawfordsville) 96:565-570.
- Sugiura, T. A. 1931. A list of chromosome numbers in angiospermous plants. Bot. Mag. Tokyo 45:353-355.
- Swanson, C. P., T. Merz y W. J. Young. 1981. Cytogenetics. The chromosome in division, inheritance and evolution. 2a. Ed. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 577 p.
- Tamayo, J. L. 1962. Geografía general de México. 2a. ed. 4 Vol. Ed. Instituto Mexicano de Investigación Económica, México.
- Taylor, N. P. y A. C. Gibson. 1994. (1086) Proposal to conserve *Stenocereus* against *Rathbunia* (Cactaceae). Taxon 43:129-131.
- Tischler, G. 1928. Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. Biol. Zentralbl. 48:321-345.
- Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de México. Ciencia y desarrollo 14(81):17-30.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. México 50:135-149.
- Weber, F. A. C. 1898. *Cereus candelabrum* Web. In: K. Schumann (ed.), Gesamtbeschreibung der Kakteen (Monographia Cactacearum). Verlag von J. Neumann, Neudamm. pp. 106-107.
- Weedin, J. F. y A. M. Powell. 1978. Chromosome numbers in Chihuahuan Desert Cactaceae. Trans-Pecos Texas. Amer. J. Bot. 65(5):531-537.
- Weisse, A. 1904. Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-succulenten. Jahrb f. Wiss. Bot. 39:343-391.

## APENDICES

### I. OAXACA

CELULA	TOTAL HOMOLOGOS	TOTAL bi/Bi	(x-x) <sup>2</sup>	PROMEDIO Bi	PROMEDIO bi	(xt-xt) <sup>2</sup>
1	20.350	9.902	340.513	10.745	9.605	0.571
2	20.035	9.807	328.987	10.610	9.425	0.294
3	17.575	9.879	245.800	9.295	8.280	1.752
4	28.665	9.448	716.526	15.485	13.180	5.958
5	21.080	9.804	367.987	11.115	9.965	0.646
6	17.505	9.870	243.610	9.260	8.245	1.381
7	19.900	9.510	324.108	10.705	9.195	0.368
8	17.455	10.347	242.051	9.030	8.425	1.312
9	20.905	9.462	361.304	11.270	9.635	0.366
10	25.150	9.371	540.702	13.620	11.530	2.481
<b>TOTAL</b>	208.620	97.400	3711.588	111.135	97.485	15.129
<b>PROMEDIO</b>	<b>LTC</b> 18.97	0.885	33.742	1.010	0.886	0.138
<b>INDICE A<sub>1</sub></b>		0.115				$\alpha=0.371$
<b>INDICE A<sub>2</sub></b>						0.196

Donde: bi, longitud de brazos cortos; Bi, longitud de brazos largos; x, longitud total de los cromosomas;  $\bar{x}$ , longitud promedio de los cromosomas; xt, longitud total de los cromosomas a nivel poblacional;  $\bar{xt}$ , longitud promedio de los cromosomas a nivel poblacional; LTC, longitud total de la cromatina; A<sub>1</sub>, índice de asimetría intracromosomal; A<sub>2</sub>, índice de asimetría intercromosomal;  $\alpha$ , desviación estándar.

## II. PUEBLA

CELULA	TOTAL HOMOLOGOS	TOTAL bi/Bi	(x-x) <sup>2</sup>	PROMEDIO Bi	PROMEDIO bi	(xt-xt) <sup>2</sup>
1	20.118	9.228	335.549	10.993	9.125	0.268
2	19.560	9.360	315.418	10.560	9.000	0.360
3	19.505	9.074	313.467	10.695	8.810	0.403
4	21.760	9.677	398.402	11.590	10.170	0.665
5	20.975	9.538	367.681	11.295	9.680	0.403
6	25.385	9.120	556.252	13.895	11.490	4.090
7	17.050	10.448	232.563	8.770	8.280	1.028
8	16.750	9.871	223.503	8.860	7.890	1.091
9	18.860	9.895	291.044	9.960	8.900	0.435
10	18.000	9.465	262.440	9.765	8.235	0.731
<b>TOTAL</b>	197.963	95.676	3296.317	106.383	91.580	9.474
<b>PROMEDIO</b>	LTC 18.00	0.870	29.967	0.967	0.833	0.086
<b>INDICE A<sub>1</sub></b>		0.130				$\alpha=0.293$
<b>INDICE A<sub>2</sub></b>						0.163

Donde: bi, longitud de brazos cortos; Bi, longitud de brazos largos; x, longitud total de los cromosomas;  $\bar{x}$ , longitud promedio de los cromosomas; xt, longitud total de los cromosomas a nivel poblacional;  $\bar{xt}$ , longitud promedio de los cromosomas a nivel poblacional; LTC, longitud total de la cromatina; A<sub>1</sub>, índice de asimetría intracromosomal; A<sub>2</sub>, índice de asimetría intercromosomal;  $\alpha$ , desviación estándar.

### III. MORELOS

CELULA	TOTAL HOMOLOGOS	TOTAL bi/Bi	(x-x) <sup>2</sup>	PROMEDIO Bi	PROMEDIO bi	(xt-xt) <sup>2</sup>
1	22.570	8.781	428.946	12.595	9.975	2.088
2	23.085	9.344	450.543	12.555	10.530	1.124
3	18.115	9.890	264.258	9.575	8.540	0.853
4	18.680	8.730	282.946	10.470	8.210	0.637
5	19.175	10.063	299.844	10.035	9.140	0.616
6	23.840	9.966	483.164	12.500	11.340	5.066
7	18.130	10.279	264.745	9.405	8.725	0.874
8	16.310	9.557	208.831	8.805	7.505	2.029
9	25.460	9.043	557.007	14.025	11.435	3.166
10	19.140	10.147	298.633	10.015	9.125	0.645
<b>TOTAL</b>	204.505	95.800	3538.917	109.980	94.525	17.098
<b>PROMEDIO</b>	<b>LTC</b> 18.59	0.871	32.172	1.000	0.859	0.155
<b>INDICE A<sub>1</sub></b>		0.129				<b>α=0.394</b>
<b>INDICE A<sub>2</sub></b>						0.212

Donde: bi, longitud de brazos cortos; Bi, longitud de brazos largos; x, longitud total de los cromosomas;  $\bar{x}$ , longitud promedio de los cromosomas; xt, longitud total de los cromosomas a nivel poblacional;  $\bar{xt}$ , longitud promedio de los cromosomas a nivel poblacional; LTC, longitud total de la cromatina; A<sub>1</sub>, índice de asimetría intracromosomal; A<sub>2</sub>, índice de asimetría intercromosomal; α, desviación estándar.

#### IV. GUERRERO

CELULA	TOTAL HOMOLOGOS	TOTAL bi/Bi	$(x-x)^2$	PROMEDIO Bi	PROMEDIO bi	$(xt-xt)^2$
1	17.475	9.922	257.121	9.205	8.270	0.831
2	16.565	10.453	228.766	8.525	8.040	0.280
3	14.120	10.883	160.782	7.095	7.025	0.443
4	13.190	10.418	138.063	6.790	6.400	0.713
5	14.780	9.885	177.956	7.825	6.955	0.297
6	18.685	10.697	297.390	9.495	9.190	1.335
7	16.140	10.588	216.090	8.235	7.905	0.228
8	16.160	10.759	216.678	8.185	7.975	0.197
9	17.575	10.337	260.338	9.095	8.480	0.592
10	13.779	10.680	151.118	6.867	6.867	10.570
<b>TOTAL</b>	158.469	104.622	2104.302	81.317	77.107	15.486
<b>PROMEDIO</b>	LTC 14.41	0.951	19.130	0.739	0.701	0.141
<b>INDICE A<sub>1</sub></b>		0.046				$\alpha=0.223$
<b>INDICE A<sub>2</sub></b>						0.155

Donde: bi, longitud de brazos cortos; Bi, longitud de brazos largos; x, longitud total de los cromosomas;  $\bar{x}$ , longitud promedio de los cromosomas; xt, longitud total de los cromosomas a nivel poblacional;  $\bar{xt}$ , longitud promedio de los cromosomas a nivel poblacional; LTC, longitud total de la cromatina; A<sub>1</sub>, índice de asimetría intracromosomal; A<sub>2</sub>, índice de asimetría intercromosomal;  $\alpha$ , desviación estándar.

## V. MICHOACÁN

CELULA	TOTAL HOMOLOGOS	TOTAL b/Bi	(x-x) <sup>2</sup>	PROMEDIO Bi	PROMEDIO bi	(xt-xt) <sup>2</sup>
1	31.780	9.959	873.675	16.735	15.045	5.530
2	24.160	9.879	481.276	12.780	11.380	0.681
3	21.725	9.794	380.367	11.560	10.165	1.030
4	26.220	10.197	575.904	13.640	12.580	0.771
5	20.225	10.418	324.108	10.395	9.830	2.097
6	23.750	10.108	463.455	12.445	11.305	0.334
7	31.385	10.115	850.481	16.425	14.960	6.261
8	19.535	10.316	299.740	10.120	9.415	2.662
9	21.000	10.038	352.613	11.025	9.975	1.559
10	24.595	9.953	500.551	12.495	11.650	0.589
<b>TOTAL</b>	244.375	100.777	5102.170	127.620	116.305	21.514
<b>PROMEDIO</b>	LTC 22.22	0.916	46.383	1.160	1.057	0.196
<b>INDICE A<sub>1</sub></b>		0.084				$\alpha=0.442$
<b>INDICE A<sub>2</sub></b>						0.199

Donde: bi, longitud de brazos cortos; Bi, longitud de brazos largos; x, longitud total de los cromosomas;  $\bar{x}$ , longitud promedio de los cromosomas; xt, longitud total de los cromosomas a nivel poblacional;  $\bar{xt}$ , longitud promedio de los cromosomas a nivel poblacional; LTC, longitud total de la cromatina; A<sub>1</sub>, índice de asimetría intracromosomal; A<sub>2</sub>, índice de asimetría intercromosomal;  $\alpha$ , desviación estándar.