



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

EL CEFALIO DE *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt
(Cactaceae): MORFOLOGIA Y ANATOMIA

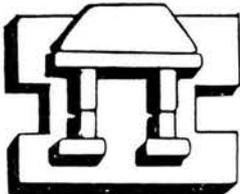
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

MONSERRAT VAZQUEZ SANCHEZ



IZTACALA

DIRECTORA: DR. TERESA TERRAZAS SALGADO

TLALNEPANTLA, EDO. DE MEXICO,

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



U.A.M. CAMPUS

Mi infinito agradecimiento a la Dra. Teresa Terrazas Salgado por la dirección de esta tesis. Su apoyo, paciencia y dedicación fueron fundamentales durante la realización de este trabajo.

Esta tesis forma parte del proyecto de investigación "Filogenia de las Cactáceas Columnares (Pachycereeae)" financiado por CONACYT 33064-V y se realizó en el programa de Botánica del Colegio de Postgraduados.

El conocimiento en pequeñas dosis cautiva; a fuertes dosis, decepciona.
Cuanto más se sabe, menos se desea saber. Pues quien no ha sufrido a
causa de conocimiento no habrá conocido nada.

E. M. Cioran

CONTENIDO IZT.

I INTRODUCCION	1
II ANTECEDENTES	2
Características de la familia Cactaceae	2
Las cactáceas en México	3
Problemática taxonómica de la tribu Pachycereae	4
Problemática taxonómica de <i>Pachycereus militaris</i>	5
Morfología y anatomía de las ramas con una zona fértil	6
III OBJETIVOS	9
IV MATERIALES Y METODOS	9
Recolecta	9
Trabajo de laboratorio	10
Observaciones y mediciones	11
V RESULTADOS	12
Morfología	12
Rama vegetativa	12
Zona fértil	12
Anatomía	14
Rama vegetativa	14
Sistema dérmico	14
Epidermis	14
Tejido fundamental	17
Hipodermis	17
Corteza primaria	17
Médula	17
Tejido vascular	18

Primario	18
Secundario	18
Peridermis	20
Zona fértil	20
Sistema dérmico	20
Epidermis	20
Tejido fundamental	23
Hipodermis	23
Corteza primaria	23
Médula	24
Tejido vascular	24
Primario	24
Secundario	24
Peridermis	25
Comparación	25
Sistema dérmico	25
Epidermis	25
Tejido fundamental	26
Hipodermis	26
Corteza primaria	27
Médula	27
Tejido vascular	29
Primario	29
Secundario	29
VI DISCUSION	31
Morfología	31
Sistema dérmico	33
Tejido fundamental	34

Hipodermis	34
Corteza primaria	35
Médula	39
Tejido vascular	39
Primario	39
Secundario	39
Peridermis	42
CONCLUSIONES	44
BIBLIOGRAFIA	45

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cefalio apical de <i>Melocactus intortus</i>	7
Figura 2. Cefalio lateral de <i>Espostoa melanosteale</i>	7
Figura 3. Pseudocefalio en <i>Pachycereus schottii</i>	7
Figura 4. Pseudocefalio lateral en <i>Cereus mortensenii</i>	7
Figura 5. <i>Pachycereus militaris</i>	13
Figura 6. Rama vegetativa	13
Figura 7. Zona fértil	13
Figura 8. Pérdida de los espacios interareolares y arreglo helicoidal	13
Figura 9. Arreglo de los tubérculos	13
Figura 10. Aumento en la filotaxia	13
Figura 11. Acercamiento del centro mostrando el arreglo helicoidal	13
Figura 12. Epidermis, hipodermis y corteza en empalizada de la rama vegetativa	15
Figura 13. Epidermis, hipodermis, cámaras subestomatales	15
Figura 14. Corteza interna o de reserva con células de mucílago y haces corticales	15
Figura 15. Haz cortical colateral con escaso crecimiento secundario	15
Figura 16. Haz cortical colateral con crecimiento secundario abundante	15
Figura 17. Haces vasculares con fibras sobre floema	15
Figura 18. Haz cortical anfivasal	16
Figura 19. Haz medular anfivasal	16
Figura 20. Xilema secundario de la rama vegetativa	16
Figura 21. Xilema secundario del tallo	19
Figura 22. Elemento de vaso y fibras septadas	19
Figura 23. Fibras con punteaduras simples abundantes	19
Figura 24. Radios heterogéneos	19

Figura 25. Esclerenquima sobre floema colapsado acumulado extensivamente	19
Figura 26. Ritidoma	19
Figura 27. Epidermis, hipodermis y corteza en empalizada de la zona fértil	21
Figura 28. Epidermis e hipodermis separada por cámaras subestomáticas	21
Figura 29. Epidermis, hipodermis, corteza en empalizada y corteza interna	21
Figura 30. Haz cortical joven sin crecimiento secundario	21
Figura 31. Haz cortical colateral con crecimiento secundario	21
Figura 32. Fibras sobre floema colapsado	21
Figura 33. Haz cortical anfivasal	22
Figura 34. Haces medulares anfivasales	22
Figura 35. Xilema secundario en la base de la zona fértil	22
Figura 36. Peridermis bidireccional de la zona fértil	22
Figura 37. Largo y ancho de la células rectangulares en el ápice y base de la rama Vegetativa y ápice de la zona fértil	26
Figura 38. Variación en el diámetro de vasos en la zona fértil	30
Figura 39. Variación en el diámetro de vasos en la rama vegetativa	30

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación genérica para la tribu Pachycereeae	4
Cuadro 2. Cefalios y pseudocefalios apicales y laterales dentro de la tribus Cereeae, Pachycereeae y Trichocereae	8
Cuadro 3. Caracteres anatómicos cuantitativos del sistema dérmico, fundamental y vascular	28
Cuadro 4. Diferencias anatómicas de la rama vegetativa y el cefalio de <i>Leptocereus</i> <i>Melocactus</i> , <i>Espostoa</i> y <i>Pachycereus militaris</i>	36

¡ RESUMEN

Se estudio la morfología y anatomía de *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt con la finalidad de analizar y comparar los caracteres morfológicos y anatómicos de la zona fértil con la rama vegetativa en busca de caracteres homólogos. El material colectado de *P. militaris* se proceso con la microtecnia convencional. Se describió la morfología de ambas ramas y se evaluaron caracteres cualitativos y cuantitativos de los sistemas dérmico, fundamental y vascular de la rama vegetativa y la zona fértil. Los resultados mostraron cambios a nivel morfológico entre las dos ramas. Con base en estas observaciones podemos afirmar que *P. militaris* presenta un verdadero cefalio apical. La rama vegetativa conserva una superficie verde con espacios interareolares definidos, mientras que en el cefalio estos espacios se pierden alterando la filotaxia, originando un arreglo helicoidal de las aréolas y la formación de tubérculos, así como una densa producción de espinas y tricomas que cubren por completo la superficie y la formación de una peridermis. A nivel anatómico no se presentaron diferencias resultando ser muy similares. Se conservan los estomas, el sistema de haces corticales y medulares de tipo colateral y anfi-vascular con crecimiento secundario y el clorenquima en empalizada en ambas ramas. Razón por la cual se infiere que el cefalio de *P. militaris* tiene actividad fotosintética a diferencia de los cefalios apicales de *Melocactus* y *Leptocereus*, los cuales son completamente heterotróficos y se nutren exclusivamente por translocación. La madera en ambas ramas es monomórfica consistiendo de vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras, a diferencia de los cefalios apical o lateral de los miembros de las Tribus Cereeae y Trichocereae, los cuales tienen madera dimorfa. Se concluye que el cefalio de *P. militaris* no es homólogo al de otro cefalio.

INTRODUCCION

Los cactus han desarrollado adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten enfrentar las condiciones climáticas adversas de las zonas áridas (Becerra, 2000). Sin embargo, sin conocer las relaciones filogenéticas de las cactáceas, es difícil entender el orden en que estos cambios adaptativos se dieron. La familia Cactaceae forma un grupo monofilético y al igual que en otras familias la delimitación genérica se ha complicado por la abundancia de nombres específicos y genéricos propuestos generalmente a partir de materiales insuficientes, por lo que no se ha logrado una delimitación supragenérica y genérica definitiva (Gibson y Horak, 1978; Terrazas, 2000). Los caracteres anatómicos en conjunto con los morfológicos son valiosos en la definición de algunos taxa (Dickison, 1989). En algunas especies de las tribus Cereeae, Pachycereeae y Trichocereae existe dimorfismo entre la rama con una región especializada en la reproducción (cefalio o pseudocefalio) y la rama vegetativa. Este dimorfismo se origina gradualmente durante la ontogenia de las plantas (Terrazas y Arias, 1999); sin embargo, existen pocos estudios que lo caracterizan y clasifican. Dentro de la tribu Pachycereeae, *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt, es una especie con este dimorfismo y que además ha tenido una historia taxonómica problemática (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Horak, 1978). Hasta la fecha no se han realizado trabajos de la anatomía de la región reproductiva en *Pachycereus militaris*, los cuales ayudarían a obtener información adicional que contribuya a esclarecer si se trata de un género distinto o bien para apoyar su permanencia en el género *Pachycereus*. Por lo que existe la necesidad de conocer la morfología y anatomía del género en busca de los caracteres homólogos que puedan ser incorporados en un análisis cladístico, el cual permita postular una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de este taxon dentro de la tribu Pachycereeae.

ANTECEDENTES

Características de la familia Cactaceae

Cactaceae es una familia constituida en su mayor parte por plantas suculentas que usualmente tienen espinas (Anderson, 2001; Cronquist, 1981). La suculencia de sus tejidos almacenadores de agua, la ausencia de hojas en casi todas las especies, la presencia de espinas, su gruesa cutícula epidérmica y la capacidad de soportar periodos sin suministro de agua son algunas de las características que más llaman la atención (León y Valiente-Banuet, 1994). La raíz es fibrosa o tuberosa, el tallo puede ser columnar, terete, globular, tuberculado, costillado; el hábito, arbóreo, arbustivo, epífita o rupícola (Barthlott y Hunt, 1993). Una característica distintiva de los tallos es la presencia de aréolas lanosas, cada una de las cuales es potencialmente capaz de desarrollar nuevos individuos o un sistema radical que proporciona autonomía al individuo potencial (León y Valiente-Banuet, 1994). Al igual que las crasuláceas y los agaves, las cactáceas realizan fotosíntesis tipo CAM, el cual les permite tener un desfase en el tiempo (Becerra, 2000).

Las flores son hermafroditas, grandes y vistosas, comúnmente solitarias, con tépalos y estambres numerosos. El ovario en posición ínfera forma el fruto que normalmente es indehiscente con numerosas semillas embebidas en una pulpa carnosas. Dependiendo de la presencia y naturaleza de las aréolas en el pericarpelo, el fruto puede ser desnudo (Bravo-Hollis, 1978; Barthlott y Hunt, 1993).

Se calcula que la familia incluye alrededor de 100 géneros y cerca de 1500 especies (Barthlott y Hunt, 1993); se reconocen tres subfamilias, Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae. La subfamilia Pereskioideae incluye especies arbóreas o arbustivas, leñosas, poco suculentas y con hojas largas y deciduas; se reconocen dos géneros *Pereskia* y *Maihuenia* (Hunt,

y Taylor, 1990) con los caracteres más primitivos de la familia. La subfamilia Opuntioideae es considerada el grupo taxonómico más aislado entre las cactáceas y la mayoría de las especies que aquí se agrupan tienen tallos suculentos de forma cilíndrica o aplanada (o cladodios) poseen hojas deciduas en los estados tempranos de su desarrollo. El género más representativo es *Opuntia* (nopales y chollas) con cerca de 200 especies. La subfamilia Cactoideae es la más extensa por el número de especies que la integran y la más diversa por presentar una amplia gama de formas de vida (Guzmán, 1997). Se tiene la certeza de que las cactáceas son un grupo monofilético, es decir, todas las especies de las tres subfamilias que la integran provienen de un ancestro común. Sin embargo trabajos con secuencias moleculares de ADN del cloroplasto, sugiere que Cactoideae es la única subfamilia monofilética (Cota y Wallace, 1996; Nyffeler, 2002).

Las cactáceas en México

Las cactáceas son uno de los grupos vegetales más exitosos en México, debido a su gran diversidad y alto número de endemismos a nivel genérico y específico (Bravo-Hollis, 1978). Los datos proporcionados por Hunt (1992) indican que en el país se tiene un total de 48 géneros y 563 especies reconocidas, haciendo de México el más importante centro de concentración de cactáceas (Hernández y Godínez, 1994). Becerra (2000) indica la presencia de alrededor de 52 géneros y 850 especies y las regiones de alta diversidad florística de cactáceas en México son el Valle de Tehuacan-Cuicatlán, el Altiplano potosino y Sur de Nuevo León, los valles intermontanos de Hidalgo y Querétaro y los bosques deciduos y espinosos de Tehuantepec. Fuera de las regiones áridas y semi-áridas de México, en donde se concentra la mayor parte de los representantes de esta familia, su diversidad disminuye drásticamente. Un número significativo se ha incluido en listados de plantas amenazadas (Hunt, 1992).

Problemática taxonómica de la tribu Pachycereeae

La tribu Pachycereeae ha tenido límites inestables. La tribu fue propuesta por Buxbaum en 1958 con seis géneros, modificándola tres años más tarde a 13 géneros agrupados en cinco subtribus (Cuadro 1). En 1978, Gibson y Horak sugieren varias modificaciones para la tribu. Describen los cuerpos de sílice en células de la epidermis e hipodermis de *Stenocereus*, y

Cuadro 1. Clasificación genérica para la tribu Pachycereeae según diferentes autores (Tomado de Terrazas y Loza-Cornejo, 2002).

Buxbaum 1958	Buxbaum 1961	Buxbaum 1975	Gibson y Horak 1978	Hunt y Taylor 1990	Barthlott y Hunt 1993
Carnegiea	Pterocereinae	Pterocereinae	Pterocereinae	Bergerocactus	Bergerocactus
<i>Cephalocereus</i>	<i>Escontria</i>	<i>Escontria</i>	<i>Lophocereus</i>	<i>Pachycereus</i>	<i>Pachycereus</i>
<i>Lemaireocereus</i>	<i>Pterocereus</i>	<i>Pterocereus</i>	<i>Pachycereus</i>	<i>Carnegiea</i>	<i>Carnegiea</i>
<i>Mitrocereus</i>	Pachycereinae	Pachycereinae	<i>Backebergia</i>	<i>Cephalocereus</i>	<i>Neobuxbaumia</i>
<i>Neobuxbaumia</i>	<i>Heliobravoa</i>	<i>Heliobravoa</i>	<i>Cephalocereus</i>	<i>Stenocereus</i>	<i>Cephalocereus</i>
<i>Pachycereus</i>	<i>Pachycereus</i>	<i>Pachycereus</i>	<i>Carnegiea</i>	<i>Rathbunia</i>	<i>Stenocereus</i>
	<i>Pseudomitrocereus</i>	<i>Pseudomitrocereus</i>	<i>Mitrocereus</i>	<i>Myrtillocactus</i>	<i>Rathbunia</i>
	Stenocereinae	Stenocereinae	<i>Neobuxbaumia</i>		<i>Polaskia</i>
	<i>Carnegiea</i>	<i>Carnegiea</i>	Stenocereinae		<i>Escontria</i>
	<i>Lophocereus</i>	<i>Cephalocereus</i>	<i>Stenocereus</i>		<i>Myrtillocactus</i>
	<i>Stenocereus</i>	<i>Lophocereus</i>	<i>Myrtillocactus</i>		
	Cephalocereinae	<i>Machaerocereus</i>	<i>Polaskia</i>		
	<i>Cephalocereus</i>	<i>Mitrocereus</i>	<i>Escontria</i>		
	<i>Mitrocereus</i>	<i>Neobuxbaumia</i>	<i>Anisocereus?</i>		
	<i>Neobuxbaumia</i>	<i>Rathbunia</i>	<i>Pterocereus?</i>		
	Myrtillocactinae	<i>Stenocereus</i>	<i>Lemaireocereus?</i>		
	<i>Myrtillocactus</i>	Myrtillocactoinae			
	<i>Polaskia</i>	<i>Myrtillocactus</i>			
		<i>Polaskia</i>			

proponen dos subtribus, Stenocereinae y Pachycereinae, basándose en la presencia de triterpenos, en la cubierta rugosa de la semilla y en la tendencia a poseer cristales en el sistema dermal (Gibson y Horak, 1978), desafortunadamente nunca se presentó la matriz de datos que permitieran la comparación con nuevos datos y conocer los estados de carácter para la mayoría de caracteres anatómicos y morfológicos usados (Terrazas, 2000). Hunt y Taylor (1990), colocan a la tribu Pachycereeae en el grupo VI de la IOS (The International Organization for Succulent

Plant Study) reconociendo únicamente siete géneros (Cuadro 1). Una de las clasificaciones más recientes de la familia Cactaceae, agrupa a Cactoideae en nueve tribus, incluyendo a la tribu Pachycereeae con diez géneros y 60 especies (Cuadro 1) (Barthlott y Hunt, 1993).

Problemática taxonómica de *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt.

Backebergia militaris fue descrita por primera vez por Audot (1845) con el nombre de *Cereus militaris*. Posteriormente, Lemaire (1847) le dio el nombre de *Pilocereus chrysomallus* y Schumann (1847) la clasificó como *Cephalocereus chrysomallus*. Britton y Rose (1922) la confundieron con *Pilocereus fulviceps*. La combinación *Backebergia militaris* fue usada por primera vez por Bravo en forma incidental y en 1973 aparece su nombre en un artículo de Sánchez-Mejorada (Bravo, 1978). En el trabajo realizado por Gibson y Horak (1978), se reconoce tentativamente como un género distinto a *Backebergia* con el inconveniente de que no ha sido estudiado anatómicamente y bioquímicamente. Las similitudes en el hábito de crecimiento, morfología externa del retoño, flor y estructura del fruto entre *Backebergia militaris* y algunas especies de *Pachycereus* no muestran una relación cercana y dichos autores se cuestionan acerca de su inclusión dentro del género *Pachycereus*. Las flores y frutos en *Backebergia* tienen numerosas cerdas largas y los tricomas dorados, pero como en ninguna otra especie de *Pachycereus*, las flores se llevan terminalmente dentro de una corona densa de espinas doradas. En la clasificación de Hunt y Taylor (1990), el género *Backebergia* no es reconocido como tal, agrupándolo dentro de *Pachycereus*, como *P. militaris*. Esta propuesta fue apoyada por Barthlott y Hunt (1993), quienes desconocen también a *Backebergia* como un género distinto. Dicha clasificación está solamente sustentada en datos morfológicos, además de que estas clasificaciones no han sido desarrolladas y evaluadas por medio de un análisis filogenético. Sin embargo, en la actualidad aun son pocos los trabajos encaminados a

resolver la posición taxonómica de *P. militaris*. Destaca la aportación de Núñez *et al.* (2001) quienes realizan un estudio embriológico de anteras, óvulos y semillas en *P. militaris*.

Morfología y anatomía de las ramas con una zona fértil

Barthlott y Hunt (1993) llaman zona fértil a una región floral presente en algunas cactáceas columnares (Buxbaum, 1964). Cuando las especies entran en floración, aparecen en el ápice de las ramas o lateralmente formaciones pilosas más o menos largas, con cerdas y espinas, estructuralmente diversas, que han sido llamadas pseudocefalios (latín de falsa cabeza) y cefalios (latín de cabeza). Los términos “verdadero cefalio” y “pseudocefalio” fueron resumidos de diversas formas por varios autores sin que el valor de estas características se hubieran investigado, la pregunta ¿qué es un cefalio? debe hacerse para acercarse a todos los debates y consideraciones de carácter sistemático (Buxbaum, 1964). La mayoría de los autores, llaman pseudocefalios a las regiones floríferas cuyas aréolas, después de la floración, pierden los órganos pilosos aludidos persistiendo sus funciones vegetativas. Los cefalios propiamente son aquellas regiones floríferas pilosas cuyas aréolas se modifican de tal manera que no continúan sus funciones vegetativas (Bravo-Hollis, 1978). Werdermann nombra un cefalio verdadero a la parte que surge de la porción vegetativa y pseudocefalio a aquel que surge posteriormente de las aréolas (Buxbaum, 1964). Tanto los cefalios como los pseudocefalios pueden ser apicales o laterales (Figs. 1-4) y ambos tipos se presentan en las tribus Cereeae, Trichocereae y Pachycereeae (Hunt, 1993) (Cuadro 2).

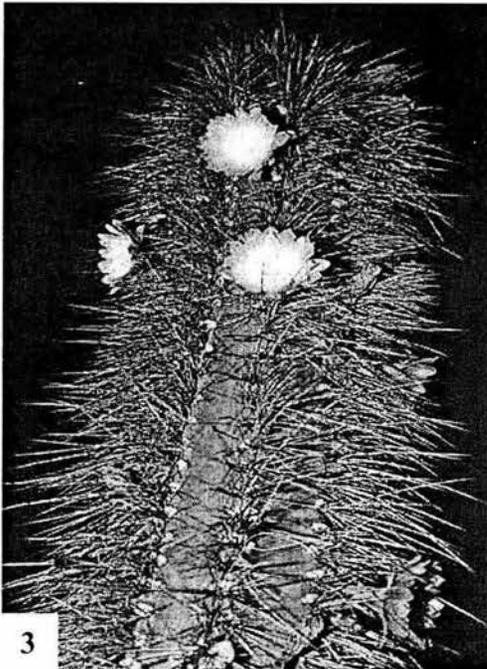
En las plantas con zonas fértiles, la porción juvenil se observa con prominentes costillas, un cuerpo verde, brotes axilares y espinas largas. En el cefalio se presenta la pérdida de las costillas, los espacios interareolares se estrechan y la producción abundante de tricomas y espinas cortas ocultan la superficie del tallo (Terrazas y Mauseth, 2002).



1



2



3



4

Figuras. 1-4. Especies con cefalio y pseudocefalio apical y lateral. 1. Cefalio apical en *Melocactus intortus*. 2. Cefalio lateral de *Espostoa melanostele*. 3. Pseudocefalio en *Pachycereus schottii*. 4. Psuedocefalio lateral en *Cereus mortensenii*. Fotografías tomadas de Anderson, 2001.

Cuadro 2. Cefalios y pseudocefalios apicales y laterales dentro de las tribus Cereeae, Pachycereeae y Trichocereeae, en algunas de las especies se han presentado diferencias entre los autores para nombrar cefalio o pseudocefalio a la zona fértil.

		Cereeae	Pachycereeae	Trichocereeae
C E F A L I O	Apical	<i>Arrojadoa</i> <i>Coleocephalocereus</i> <i>Micrantocereus</i> <i>Melocactus</i> <i>Pilosocereus densiareolatus</i> <i>Stephanocereus luetzelburgii</i>	<i>Leptocereus quadricostatus</i> <i>Pachycereus militaris</i> (Bravo 1978; Gibson y Nobel 1986) <i>Cephalocereus apicephalium</i> (Bravo, 1978)	<i>Discocactus</i>
	Lateral	<i>Coleocephalocereus</i> <i>Pilosocereus alensis</i> (Anderson, 2001).	<i>C. columna-trajani</i> (Bravo, 1978) <i>C. senilis</i> (Bravo, 1978)	<i>Cephalocleistocactus chrysocephalus</i> <i>Esposota</i> <i>Esposostopsis</i> <i>Facheiroa cephaliomelana</i>
P S E U D O C E F A L I O	Apical	<i>Pilosocereus quadricentralis</i> (Bravo, 1978; Hunt, 1993).	<i>Cephalocereus apicephalium</i> (Anderson, 2001; Hunt, 1993) <i>C. totolapensis</i> (Bravo, 1978; Anderson, 2001) <i>C. nizandensis</i> (Bravo, 1978; Anderson, 2001) <i>Pachycereus fulviceps</i> (Bravo, 1978; Anderson, 2001; Hunt, 1993) <i>P. militaris</i> (Anderson, 2001). <i>P. shottii</i> (Bravo, 1978; Anderson, 2001)	
	Lateral	<i>Cephalocereus mortensenni</i> <i>Pilosocereus alensis</i> (Bravo, 1978). <i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (Bravo, 1978; Hunt, 1993). <i>Pilosocereus leucocephalus</i> (Bravo, 1978)	<i>C. columna-trajani</i> (Anderson, 2001) <i>C. senilis</i> (Anderson, 2001)	

Los trabajos en anatomía de las zonas fértiles son escasos, Mauseth (1989) hace la descripción anatómica del cefalio apical de *Melocactus intortus*. En el cefalio se producen las flores, la epidermis se adelgaza, se pierden los estomas y se desarrolla el felógeno en estadios muy jóvenes. Un estudio sobre la anatomía comparada del cefalio en los géneros *Espostoa*, *Pseudoespostoa*, *Thrixanthocereus* y *Vatricania* permitió contar con evidencias acerca de las estrechas relaciones que existen entre ellos, ya que se trata de individuos muy semejantes entre sí (Mauseth, 1999). Observaciones anatómicas para algunos miembros de Pachycereeae indican que también existen diferencias anatómicas entre las ramas dimorfas, semejantes a las señaladas para taxa sudamericanos (Terrazas y Arias, 1999). Sin embargo, a la fecha se carece de información detallada sobre las posibles diferencias entre la anatomía del cefalio y del tallo vegetativo de *Pachycereus militaris*.

OBJETIVOS

- ❖ Describir la morfología y anatomía de la rama vegetativa de *Pachycereus militaris*.
- ❖ Describir la morfología y anatomía de la rama reproductiva de *Pachycereus militaris*.
- ❖ Analizar y comparar caracteres morfológicos y anatómicos del cefalio con la rama vegetativa en busca de caracteres homólogos que se puedan incorporar a un análisis cladístico.

MATERIALES Y METODOS

Recolecta

Se utilizaron plantas de *Pachycereus militaris* que fueron colectadas durante los meses de abril de 1998 y 2001, en camino Apatzingán Buenavista, Mich. ubicada a 19°15'33" N y 102° 34' 32" O a una altitud de 633 msnm, localidad que se caracteriza por ser una selva baja

caducifolia. En ésta *P. militaris* se encuentra asociada a *Pachycereus pecten-arboriginum* (Engelmann) Britton & Rose, *Stenocereus quevedonis* (J.G. Ortega) Buxbaum, *S. standleyi* (J.G. Ortega) Buxbaum y *S. chrysocarpus* Sánchez-Mejorada; en camino Nuevo Churumuco, Mich. (Presa infiernillo) ubicada en el kilómetro 19.3 de la carretera Zitacuaro-Nuevo Churumuco (18° 46' 15" N y 101° 55' 31") a una altitud de 93 msnm, y en el kilómetro 30.5 (18° 43' 03" N y 101° 47' 26") a una altura de 294 msnm, se encuentra asociada con *Pachycereus tepamo* Gama & Arias. Se recolectaron dos individuos por etapa de desarrollo del cefalio, desde la aparición de los primeros pelillos amarillo claro hasta cefalios de 50 cm de longitud con la coloración negra, rojiza y amarillo claro. Los cefalios se transportaron completos al laboratorio y se mantuvieron sembrados en macetas en el invernadero del Colegio de Postgraduados hasta iniciar la disección.

Trabajo de laboratorio

Para la disección de las ramas con zona fértil se eliminaron las cerdas y tricomas abriendo un surco de aproximadamente 10 cm de ancho de la parte basal al ápice para realizar la descripción de la morfología. Otros cefalios fueron divididos en tres y cinco regiones de 10 cm de ancho, las cuales se fraccionaron en pequeñas secciones. Las secciones incluyeron desde las aréolas hasta la médula. Todos los tejidos se fijaron en formalina-ácido acético-alcohol (Johansen, 1940).

Los tejidos se deshidrataron mediante inmersiones cada 12 horas en un procesador de tejidos automático (Leica). Se procedió luego a la inclusión de los tejidos en parafina (punto de fusión 50 – 60° C). Los cortes, transversales y longitudinales, se realizaron con un micrótopo rotatorio, a un grosor de 14 µm, se desparafinaron mediante inmersión en diferentes concentraciones de xileno y alcohol. La tinción se realizó con safranina (0.05% con 2% de

cloruro de sodio, disueltos en agua) y verde rápido (verde en alcohol absoluto y metilcellosolve) (Johansen, 1940). Para el montaje de las preparaciones se utilizó resina sintética y una vez secas y limpias se procedió a su observación.

Observaciones y mediciones

Para la descripción de los tejidos dérmico, fundamental y vascular se observaron y describieron los siguientes caracteres: forma de las células de la epidermis, ubicación y tipo de aparato estomático; desarrollo de la peridermis, origen del felógeno, forma y abundancia de las células de la peridermis; tipo de células de la hipodermis; formas celulares del clorénquima y parénquima en la corteza primaria, tipo de haces vasculares, tamaño y ubicación de las células del mucílago, forma y disposición de los cristales; tipos celulares del xilema y floema primario; tamaño y tipos celulares de la médula. Para el xilema secundario se describió la porosidad, los elementos de vaso, tipo de fibras y parénquima axial y radial, siguiendo las recomendaciones de IAWA (1989).

En cuanto a los caracteres anatómicos cuantitativos de los tallos vegetativos y reproductivos se midieron: largo y ancho de las células epidérmicas, ancho de la hipodermis; se contaron los haces corticales y las células mucilaginosas por mm^2 . También se contaron los vasos en los haces de la estela y se midió su diámetro. Para el xilema secundario se midieron: longitud y diámetro de los elementos de vaso, longitud de fibras, diámetro del lumen de las fibras, grosor de la pared de la fibra, altura de los radios y su anchura en la parte más ancha de éstos. Todas las mediciones se realizaron con un analizador de imágenes IMAGE – Pro Plus versión 3.1 (Media Cybernetics, 1997), adaptado a un microscopio Olympus BX – 50; se realizaron 15 mediciones para cada carácter antes mencionados.

Los parámetros de estadística descriptiva (media y desviación estándar) se obtuvieron mediante el procedimiento proc means del paquete estadístico SAS (SAS Institute 1989) para las variables anatómicas cuantitativas. Se aplicó un análisis de varianza (proc glm) seguido de un análisis de comparación de medias, con objeto de evaluar la existencia de diferencias estadísticas para los caracteres cuantificados entre las ramas vegetativas y reproductivas y las regiones apical y basal de cada una de ellas.

RESULTADOS

Morfología

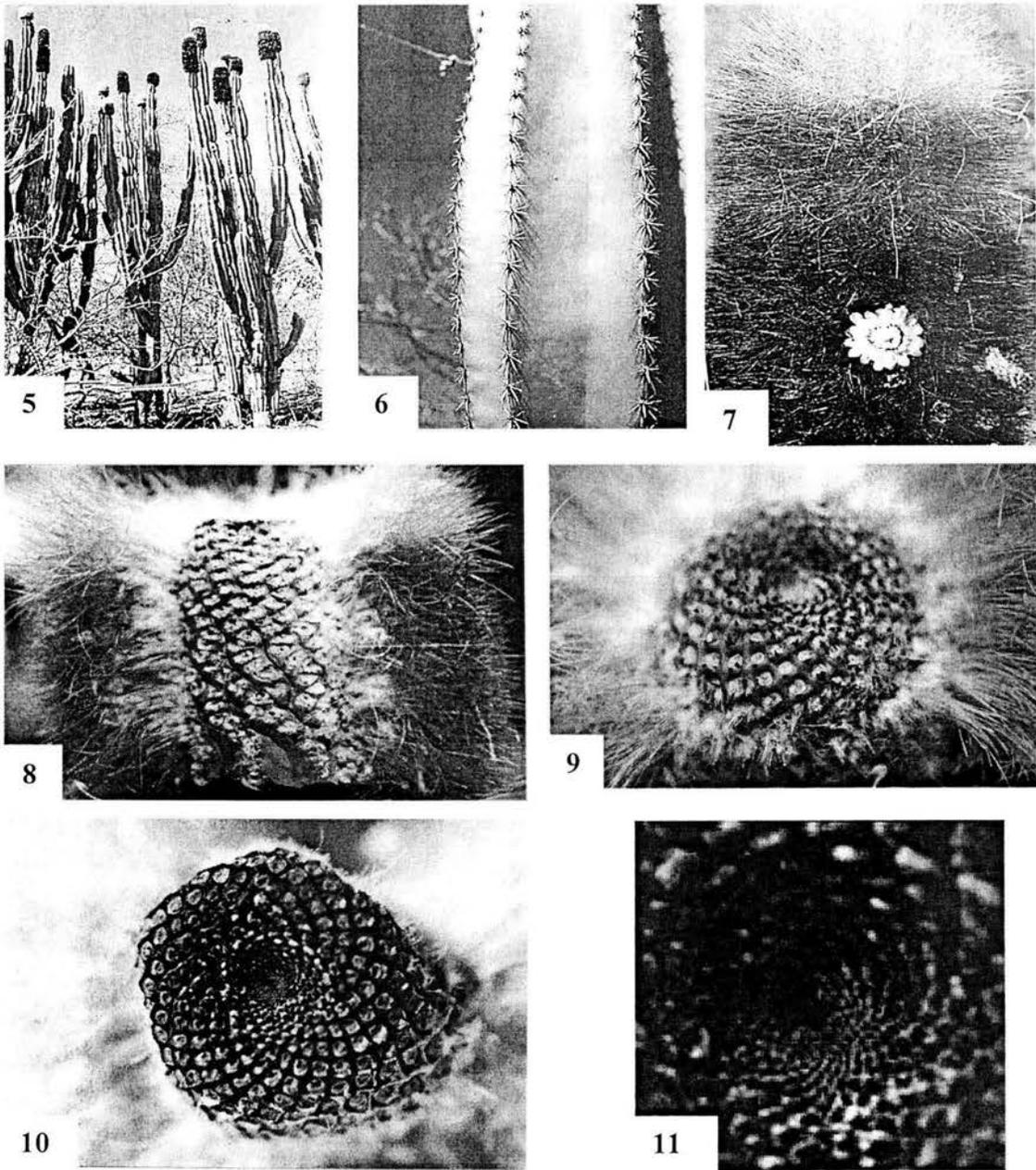
Pachycereus militaris (Audot) Hunt, es una planta arborescente, candelabroforme hasta de 5 o 6 m de alto, con tronco bien definido del que salen ramas escasas, caracterizadas por la presencia de ramas con una zona fértil que se produce al alcanzar la madurez. (Fig. 5)

Rama vegetativa (Fig. 6).

El diámetro de la rama es de 12 cm, de color verde. El número de costillas varía de 8 a 10, las cuales tienen una altura de 2.2 a 3.5 cm, el ancho de la costilla en la base fluctúa de 2.5 a 4 cm. Las aréolas presentan una distancia entre sí de 10 a 13 mm, la forma varía de circulares a ligeramente elípticas de 4 a 6 mm de largo y de 4.5 a 5 de ancho, desnudas o con presencia de tricomas de color grisáceo. Presenta 12 espinas radiales de forma acicular que tienen de 8 a 10 mm de largo y son de color gris. El número de espinas centrales varía de 1 a 3, tienen forma acicular, una longitud de 6 a 10 mm de color gris.

Rama reproductiva (Fig. 7-11).

La rama fértil tiene el aspecto de un antiguo gorro militar que varía de 30 hasta 70 cm de longitud dependiendo de la edad de la rama y 20 a 22 cm de diámetro. Las aréolas llevan



Figs. 5-11. 5. *Pachycereus militaris*. 6. Rama vegetativa con sus espacios interareolares bien definidos y cuerpo verde. 7. Zona fértil con la coloración amarillo claro en el ápice, amarillo oro, naranja y finalmente negro. 8. Pérdida de los espacios interareolares y arreglo helicoidal con formación de peridermis. 9. Arreglo de los tubérculos en la punta de color verde. Cada aréola esta acompañada por una bráctea. 10-11. Aumento en la filotaxia con el arreglo helicoidal.

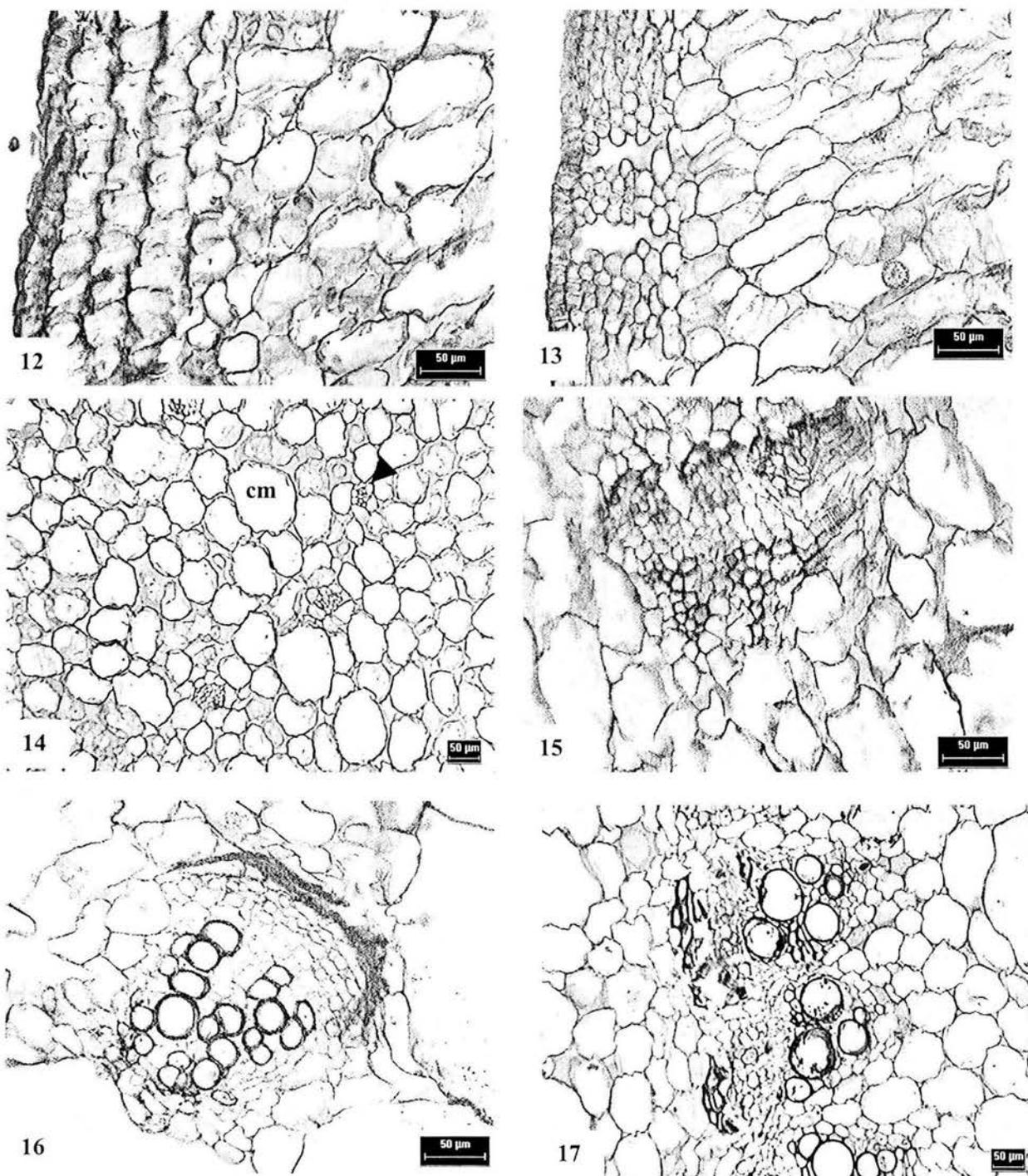
abundantes tricomas y numerosas espinas setosas de color amarillo claro en la parte apical. tornándose progresivamente a amarillo oro, amarillo rojizo y finalmente negro. Por debajo de esta densa producción de espinas y tricomas tienen lugar cambios morfológicos, las aréolas aumentan en número y se pierde gradualmente el espacio interareolar, tornándose a un arreglo helicoidal. con formación de una peridermis de color café claro. Siguiendo de manera ascendente los espacios interareolares se estrechan aún más y se pueden observar algunos parches donde no se ha formado peridermis. La punta de la rama es una densa cabeza de tubérculos con arreglo helicoidal. La superficie es de color verde. Las aréolas se pueden identificar porque en su base se encontró una bráctea (hoja modificada) en cada tubérculo. La filotaxia aumenta de 8/21 a 13/21 dependiendo de la edad de la rama.

Anatomía

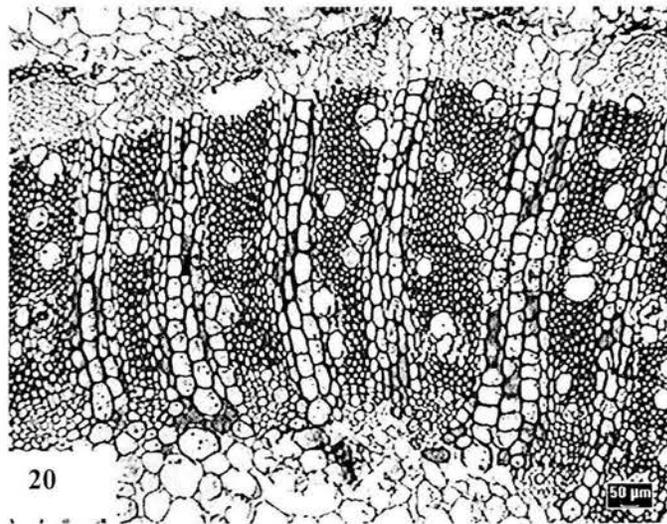
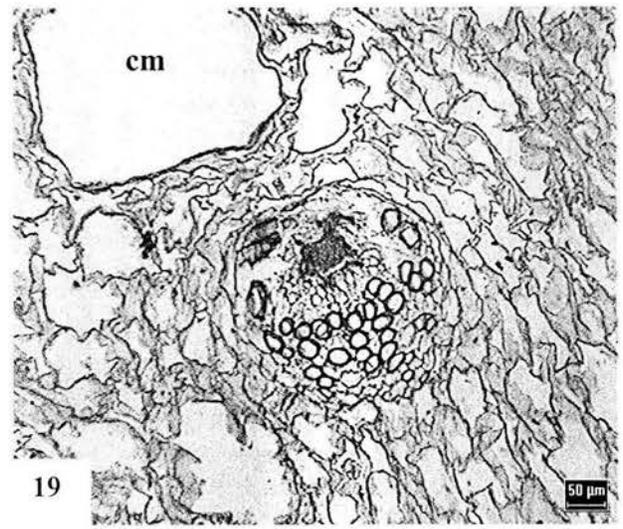
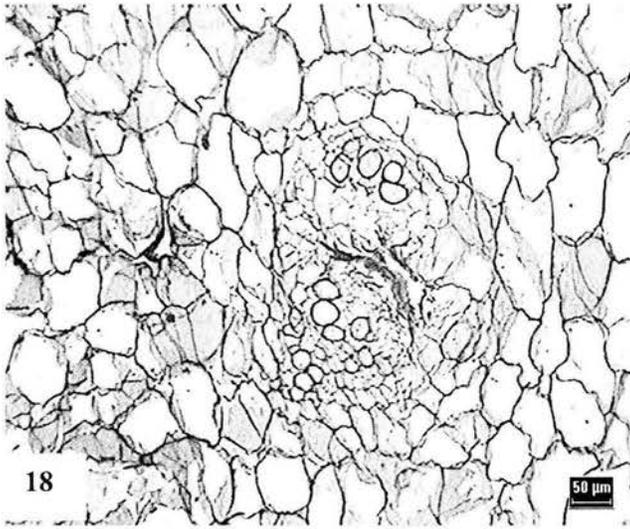
Rama vegetativa (Figs. 12-20).

Sistema dérmico

Epidermis. La cutícula es gruesa y lisa con apariencia ondulada. La epidermis presenta un estrato de células el cual se conserva hasta la base de la rama. La forma de las células varían de rectangulares de 36.8 ± 4.4 μm de largo por 20.9 ± 3 μm de ancho, a cuadradas de 20.7 ± 3.3 μm de largo por 21.1 ± 2.3 μm de ancho con las paredes anticlinales rectas, estas últimas se presentan en las depresiones de las costillas en las regiones cercanas al ápice. De la región media de la rama a la base de ésta solo se pueden observar células rectangulares de 36.5 ± 5.2 μm de largo por 17.8 ± 2.1 μm de ancho. Presenta estomas de tipo paracítico más abundantes en las depresiones de las costillas y las células guarda se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas.



Figs. 12-17. Sistema dérmico y fundamental de la rama vegetativa en *P. militaris*. Cortes transversales. 12. Epidermis, hipodermis y corteza en empalizada. 13. Epidermis e hipodermis interrumpida por la presencia de cámaras subestomáticas. 14. Corteza interna o de reserva con células de mucílago (cm) y haces corticales (flecha). 15. Haz cortical colateral con escaso crecimiento secundario. 16. Haz cortical colateral con crecimiento secundario abundante. 17. Haces vasculares de la estela con fibras sobre floema (flecha).



Figs. 18-20. Haces del tejido fundamental y vascular de la rama vegetativa. Cortes transversales. 18. Haz cortical anfigasal y células de mucílago. 19. Haz medular anfigasal. 20. Xilema secundario de la rama vegetativa constituido por vasos, fibras y radios. cm= célula de mucílago, v= vaso, r=radios

Tejido fundamental

Hipodermis. La hipodermis multiestratificada es colenquimatosa y consiste de cuatro a seis capas de células de paredes gruesas. Tiene un espesor de $144.3 \pm 11.3 \mu\text{m}$. Esta hipodermis se ve interrumpida solamente por las cámaras subestomáticas.

Corteza primaria. Se presentan dos regiones distintivas. El área más externa es conocida como clorénquima y la interna como reservante. La región del clorénquima consiste de filas radiales de cinco a siete células parenquimáticas en empalizada. En esta región no se observan haces corticales ni células de mucílago. La región reservante tiene células de parénquima de forma isodiamétrica, en esta región se observan haces corticales en promedio 5 ± 2.5 haces/ mm^2 en el ápice y de 1.7 ± 1.5 haces/ mm^2 en la base, células de mucílago son más abundantes encontrando en promedio 18.1 ± 5.7 células/ mm^2 en el ápice y 7.7 ± 2.1 células/ mm^2 en la base y esferocristales. Los haces corticales son colaterales y anfivasales. El xilema primario se constituye por vasos y parénquima y el floema por tubos cribosos, células acompañantes y parénquima. Los haces corticales que presentan crecimiento secundario se distinguen por la acumulación de floema colapsado. El número de vasos en el ápice varía de 5 a 13 vasos y en la base de 7 a 22 vasos.

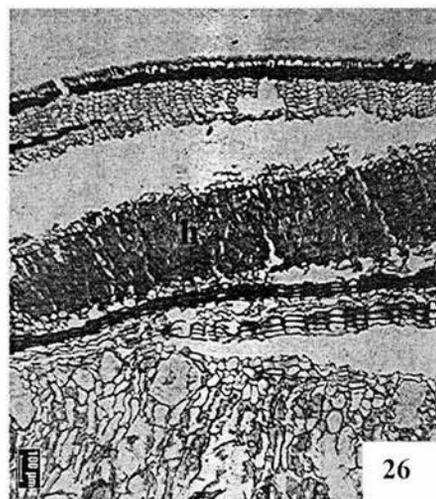
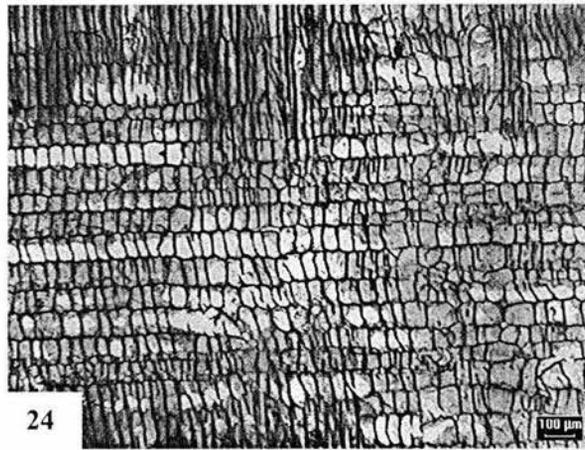
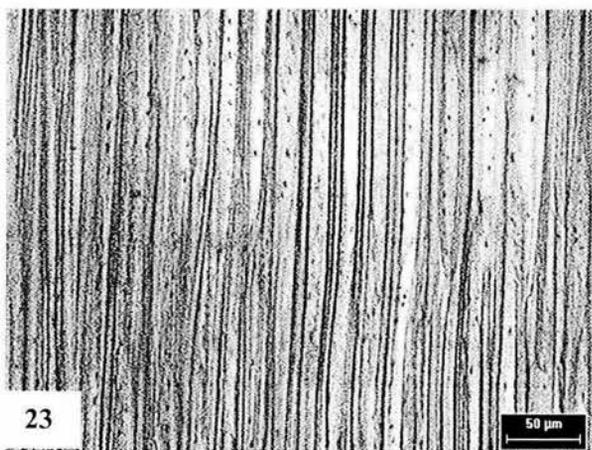
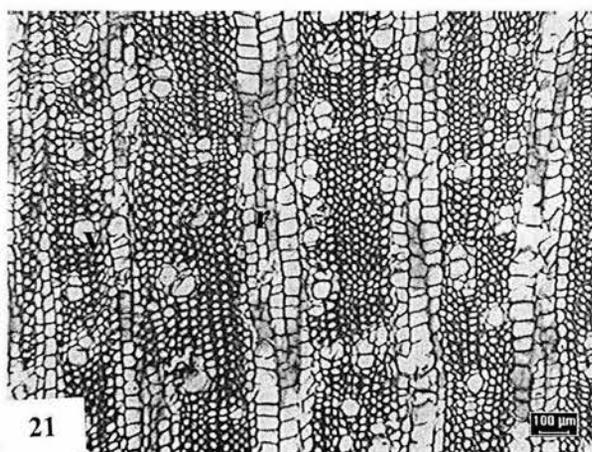
Médula. Tiene células de parénquima de forma isodiamétrica. Los haces medulares son colaterales y anfivasales con crecimiento secundario y escasos a todo lo largo de la rama y se encuentran en promedio 1.9 ± 1.1 haces/ mm^2 en el ápice y 1.9 ± 3.8 haces/ mm^2 en la base. Las células de mucílago son escasas y de tamaño variable tanto en el ápice en promedio 6.5 ± 3.2 haces / mm^2 como en la base 4 ± 1.9 haces/ mm^2 de la rama. Los granos de almidón son abundantes principalmente en el ápice.

Tejido vascular

Primario. Este tejido presenta un conjunto de haces colaterales que conforman la estela. El xilema está constituido por 5 a 13 vasos y células de parénquima. El floema primario se constituye por tubos cribosos y células acompañantes y células de parénquima floemático.

Secundario. La porosidad es difusa. Los vasos tienen forma circular, vistos en corte transversal. El número de vasos varía en promedio 22 ± 6 vasos/ mm^2 en el ápice a 12 ± 8 vasos/ mm^2 en la base con un diámetro de 13 ± 2.9 μm en el ápice y 70 ± 9.2 en la base. La placa de perforación es simple con orientación transversal. Los elementos de vaso se encuentran distribuidos entre fibras y asociados al parénquima paratraqueal escaso. El floema secundario presenta dos zonas distintivas, una región colapsada y una región sin colapsar. La región no colapsada presenta tubos cribosos con placa cribosa en posición horizontal, células acompañantes de forma angulosa y células de parénquima floemático. En la región colapsada no se distinguen células, sobre esta región se hacen visibles de dos a seis fibras.

En el tallo (Figs. 21-26) la porosidad es difusa con 7 a 9 vasos/ mm^2 . Vasos solitarios o en hileras radiales de dos a tres vasos y en grupos de tres a nueve vasos con un diámetro de 69 ± 16.2 μm . Elementos de vaso con una longitud de 369.45 ± 75.26 μm , la placa de perforación es simple, las punteaduras intervasculares son escalariformes y pseudoescalariformes en menor proporción. Las punteaduras radio-vaso son elípticas con tendencia a ser elongadas horizontalmente. Las fibras son libriformes septadas y no septadas con punteaduras simples abundantes en las paredes radiales y escasas en las tangenciales. Las fibras tienen una longitud promedio de 0.99 ± 0.15 mm, con un diámetro de 15.27 ± 2.27 μm , y un grosor de pared de 5.96 ± 1 μm . El parénquima axial es predominantemente paratraqueal escaso y vasicéntrico con series parenquimatosa de dos a cinco



Figs. 21-26. Xilema secundario del tallo. 21. Porosidad difusa. 22. Elemento de vaso con punteaduras escalariformes y fibras septadas (flechas) (CTa). 23. Fibras con punteaduras simples abundantes (CR). 24. Radios heterogéneos formados por células erectas cortas cuadradas y procumbentes (CT). 25. Esclerénquima en floema colapsado acumulado extensivamente (CT). 26. Ritidoma, la peridermis sucesiva se desarrolla por debajo de la hipodermis (h) (CT). CT= corte transversal, CR= corte radial, Cta= corte tangencial

células. Los radios son heterogéneos. La altura promedio varía de 5.95 ± 2.5 mm y 45 ± 8 μ m de ancho. Los radios están formados por células cuadradas, erectas y procumbentes cortas.

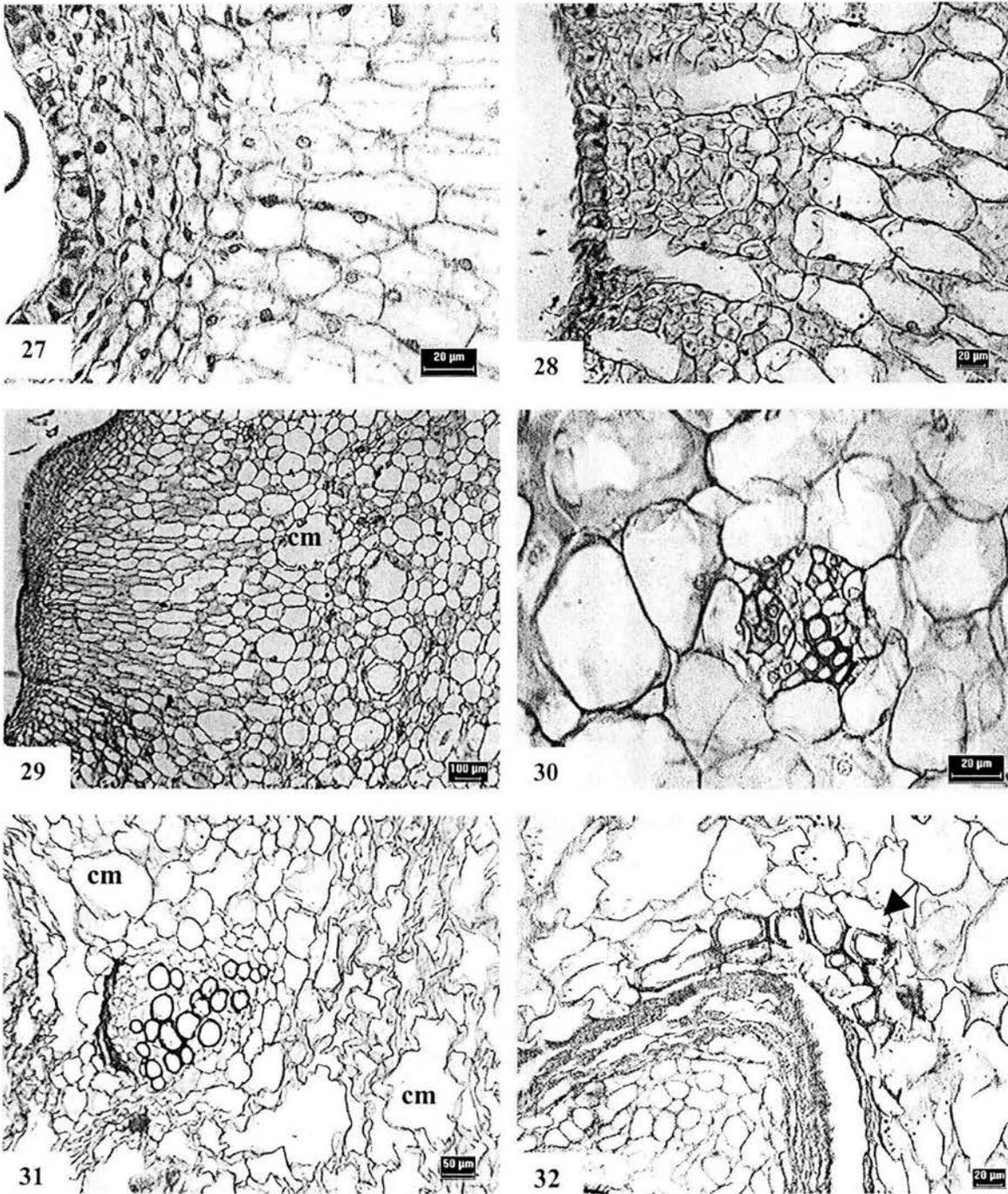
El floema secundario presenta dos zonas distintivas, la región colapsada y la región no colapsada. En la región no colapsada presenta tubos cribosos de forma angulosa con su placa cribosa en posición horizontal, células acompañantes también de forma angulosa y células de parénquima floemático mientras que en la región colapsada no se distinguen las células, únicamente es posible observar una acumulación extensiva de esclerénquima que limitan la región colapsada.

Peridermis. En el tallo se presenta peridermis bidireccional. El felema tiene dos tipos de células que se alternan, las más próximas al felógeno constituyen estratos de células rectangulares de pared delgada suberificada alternando con estratos de células de pared gruesa. La felodermis tiene células arregladas radialmente que llegan a esclerificarse. Se forma ritidoma, desarrollándose peridermis sucesivas por debajo de la hipodermis.

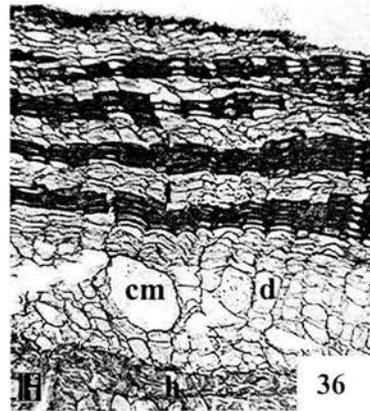
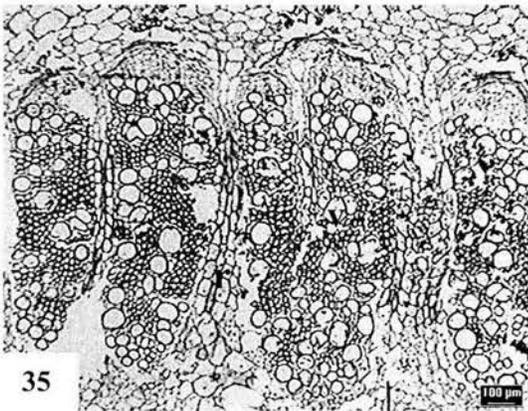
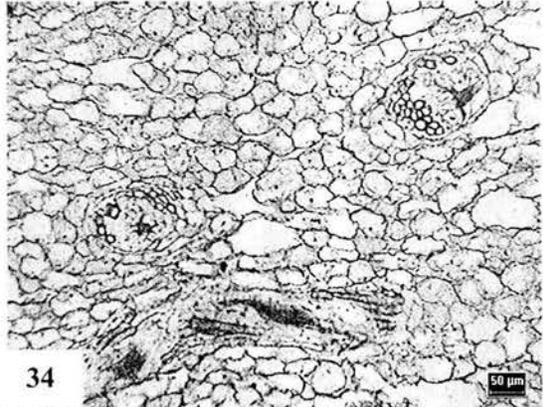
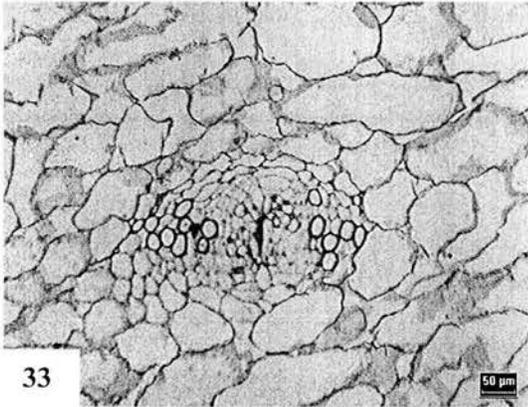
Zona fértil (Fig. 27-36).

Sistema dérmico

Epidermis. Se presenta una cutícula delgada y lisa con ondulaciones. La epidermis consta de una sola capa de células rectangulares de 32 ± 5.4 μ m de largo por 18 ± 3.4 μ m de ancho con las paredes anticlinales rectas, estas células en la base de la aréola son más pequeñas y cuadradas de 21 ± 4.3 μ m de largo por 21 ± 3.8 μ m de ancho. Presenta estomas de tipo paracítico en los tubérculos, las células guarda se encuentran al mismo nivel que las células epidérmicas adyacentes. La epidermis de la base de la aréola dan origen a tricomas. Las bases de las cerdas están constituidas por células cuadradas con núcleos conspicuos que al avanzar el crecimiento de



Figs. 27-32. Sistema dérmico y fundamental de la zona fértil en *P. militaris*. Cortes transversales. 27. Epidermis, hipodermis y corteza en empalizada. 28. Epidermis e hipodermis separada por la presencia de cámaras subestomáticas. 29. Epidermis, hipodermis, corteza en empalizada y corteza interno o de reserva. 30. Haz cortical joven sin crecimiento secundario. 31. Haz cortical colateral con crecimiento secundario. 32. Fibras (flecha) sobre floema colapsado. cm= célula de mucílago.



Figs. 33-36. Haces de tejido fundamental y tejido vascular de la zona fértil. Cortes transversales. 33. Haz cortical anfvival. 34. Haces medulares anfvivales. 35. Xilema secundario en la base consistiendo de vasos, parénquima, fibras y radios. 36. Peridermis con crecimiento bidireccional. cm= célula de mucílago, h= hipodermis, f= felem, d= felodermis, v= vaso, r= radios.

las espinas se tornan rectangulares. Los tricomas presentan células cuadradas en la base en las cuales es posible observar sus núcleos y conforme continua la división y diferenciación estas células se alargan y las que están más lejos de la base pierden su núcleo y se esclerifican.

Tejido fundamental

Hipodermis. La hipodermis sólo se encuentra en el tubérculo, es multiestratificada de cuatro estratos con un espesor de $64 \pm 8.6 \mu\text{m}$ y colenquimatosa de paredes gruesas separada exclusivamente por las cámaras subestomáticas que atraviesan todos sus estratos.

Corteza primaria. Se distinguen claramente dos regiones, clorénquima y reservante. La región más próxima a la hipodermis, está constituida por células alargadas verticalmente formando hileras radiales de seis a ocho células con abundantes cloroplastos. La región reservante presenta células de forma isodiamétrica que no presentan contenidos. Los haces corticales son colaterales y anfibasales. Se encuentran en promedio de 9.6 ± 2.9 haces/ mm^2 haces corticales en el ápice y 2.3 ± 1.5 haces/ mm^2 en la base. El xilema de los haces corticales consta de un número variable de elementos de vaso (2 a 36 vasos) de pared helicoidal. El floema está constituido por elementos de tubo criboso, células acompañantes y células de parénquima. Los haces corticales presentan crecimiento secundario desde el ápice del cefalio en los que además es posible observar cámbium vascular y floema colapsado. El número de vasos de los haces corticales en el ápice varía de 2 a 19 vasos y en la base de 19 a 36 vasos. Cuando hay una mayor acumulación de crecimiento secundario se observan con la típica forma anfibasal. En ambas regiones se presentan células de mucílago, en la región clorénquimatosa son menos abundantes y más pequeñas y en la región reservante son abundantes y de tamaño variable; en promedio hay 25.4 ± 7.7 células/ mm^2 en el ápice y 9.4 ± 4.2 células/ mm^2 en la base. En ambas regiones de la

corteza primaria es posible observar esferocristales y granos de almidón, en la región clorénquimatososa ambos contenidos son muy escasos y más conspicuos en la región reservante.

Médula: Se presentan células de parénquima y haces medulares. Las células de parénquima tienen forma isodiamétrica. Los haces medulares son del tipo colateral y anfigasal con crecimiento primario únicamente muy cercana al meristemo apical; fuera de esta región los hay con crecimiento primario y secundario. Tanto en la región apical como en la base son escasos en promedio 2.7 ± 1.7 haces/mm² en el ápice y 1.3 ± 2.2 haces/mm² en la base; las células de mucílago también son muy escasas, pero los granos de almidón son muy abundantes principalmente en la base del cefalio.

Tejido vascular

Primario. El tejido vascular primario consiste de un conjunto de haces colaterales que se ubican exclusivamente cerca de meristemo apical de la zona fértil formando parte de la estela. En cada haz el xilema se compone de 2 a 9 vasos y células de parénquima. Los elementos de vaso tienen paredes helicoidales y placa de perforación simple. El floema primario está constituido por elementos de tubo criboso con placas cribosas de forma redondeada y células acompañantes con forma angulosa y parénquima floemático.

Secundario. El crecimiento secundario en los haces se inicia muy cerca de la zona apical de la zona fértil, este crecimiento está limitado a la región fascicular del haz, el cámbium vascular está constituido por células rectangulares. El xilema secundario se compone por un número de elementos de vaso que varía de 18 a 60 vasos/mm² cuyo diámetro promedio es de 12.07 ± 2.91 μm en el ápice y 48.25 ± 6.01 μm en la base, placa de perforación simple con orientación casi transversal. Estos elementos de vaso se encuentran distribuidos entre fibras y asociados a parénquima paratraqueal escaso.

El floema secundario presenta dos zonas distintivas, una región no colapsada y una colapsada. La región sin colapsar se compone por elementos de tubo criboso con su placa cribosa, células acompañantes de forma angulosa y células de parénquima floemático funcional. Sobre el floema colapsado se pueden observar algunas fibras.

Peridermis. La epidermis del cefalio es reemplazada por la peridermis muy temprano en el desarrollo. Esta peridermis presenta crecimiento bidireccional. El felógeno se inicia mediante divisiones periclinales de las células epidérmicas en las elevaciones de la región interareolar, a su vez el felógeno produce el felema constituido por células de pared delgada, suberificada de forma rectangular a veces colapsadas que se alternan con células de paredes gruesas y lignificadas, mientras la felodermis está constituida por células rectangulares parénquimatosas de pared delgada. Por encima del felema se puede aun observar en forma discontinua una capa delgada de epidermis y la cutícula.

Comparación

Sistema dérmico

Epidermis. La cutícula en ambas regiones es lisa con apariencia ondulada. Esta cutícula se conserva en la región del cefalio por encima de la peridermis. La epidermis es de un solo estrato de células rectangulares con las paredes anticlinales rectas en ambas regiones. En las depresiones de las costillas de la rama vegetativa las células epidérmicas son cuadradas, células epidérmicas también cuadradas es posible observarlas solo en la base de la aréola y entre la rama con zona fértil y la vegetativa no se detectaron diferencias significativas en el largo y ancho de las células epidérmicas cuadradas. En la zona fértil el estrato de células epidérmicas se observa únicamente en el ápice y son reemplazadas muy temprano en el desarrollo por la peridermis. En la región vegetativa se conserva el estrato de células epidérmicas rectangulares hasta la base de la

rama en donde no se encuentran diferencias estadísticamente significativas en el largo de las células del ápice con respecto de las de la base ($F=0.03$, $g.l=1$, $P>0.86$), pero si se presentan diferencias significativas para el ancho ($F=9.94$, $g.l=1$, $P<0.004$).

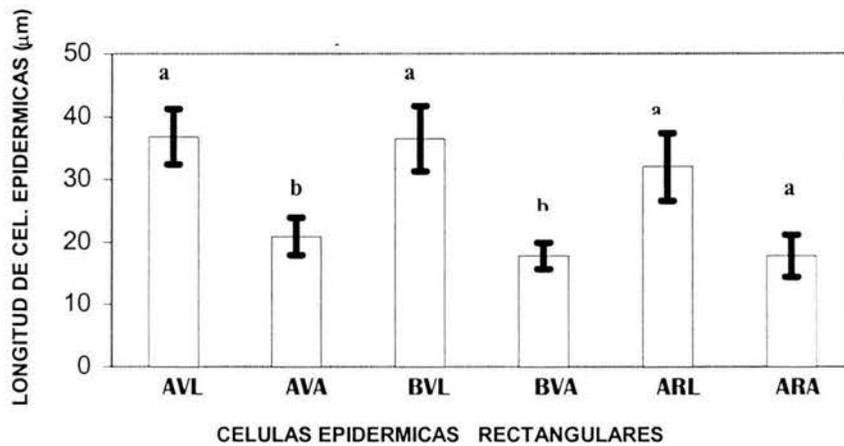


Fig 37. Largo y ancho de las células epidérmicas rectangulares en el ápice y base de la rama vegetativa y en el ápice de la reproductiva. Apice vegetativo largo (AVL) y ancho (AVA). Base vegetativa largo (BVL) y ancho (BVA). Apice reproductivo largo (ARL) y ancho (ARA). La barra representa la media y la línea una desviación estándar

Tejido fundamental

Hipodermis. La hipodermis en ambas regiones es multiestratificada. En la región vegetativa consiste de cuatro a seis capas de paredes gruesas, mientras que la zona fértil consta de cuatro estratos. El espesor de la hipodermis mostró diferencias significativas ($F=465.05$, $g.l=1$, $P<0.0001$) entre ramas, teniendo la rama vegetativa un grosor promedio de 144 μm y la rama reproductiva solamente 64 μm de grosor. En la rama reproductiva solo se observa esta hipodermis en el tubérculo de la región apical.

Corteza primaria. La región clorénquimatososa y la reservante se encuentran en ambas ramas. Solamente difieren en que no se observan haces corticales ni células de mucílago en el clorénquima de la rama vegetativa, mientras que en la zona fértil presentan algunas células de mucílago pequeñas. Para el número de haces corticales en el ápice de ambas ramas se encontraron diferencias significativas ($F=20.45$, $g.l.=1$, $P<0.0001$), teniendo la rama con zona fértil en el ápice 9.5 ± 2.7 haces/ mm^2 , mientras que la rama vegetativa únicamente presenta 5 ± 2.5 haces/ mm^2 . Sin embargo para el número de haces corticales en la base de las dos ramas no se detectaron diferencias significativas ($F=0.75$, $g.l.=1$, $P=0.39$). El número de vasos por haz cortical en la región vegetativa varía de 5 a 30 vasos en el ápice y de 7 a 22 vasos en la base, mientras que en la zona fértil el número varía de 2 a 19 vasos en el ápice y de 19 a 36 vasos en la base. Se presentan haces corticales colaterales y anfibasales en ambas ramas. Las células de mucílago en el ápice de ambas ramas presentan diferencias significativas ($F=8.6$, $g.l.=1$, $P<0.0067$) siendo más abundantes en el ápice de la rama con zona fértil (25.6 ± 7.5 células/ mm^2) y un número escaso (9.42 ± 3 células/ mm^2) en la rama vegetativa; sin embargo, en la base no se encontraron diferencias significativas ($F=2.03$, $g.l.=1$, $P<0.16$) con un promedio de 9.4 ± 4.2 células/ mm^2 en la rama con zona fértil y en la rama vegetativa 7.5 ± 2.1 células/ mm^2 (Cuadro 3). Los esferocristales se observan en ambas ramas, pero son más conspicuos en la base de la zona fértil principalmente en la región reservante, aunque también se pueden observar algunos en la región clorénquimatososa. Los granos de almidón se encuentran en ambas ramas principalmente en la región reservante; sin embargo, en la región vegetativa éstos se concentran en el ápice y en la rama con zona fértil se localizan en la base.

Médula. En ambas regiones son similares. En la región apical no se presentan diferencias significativas para el número de haces ($F=1.64$, $g.l.=1$, $P<0.2$) entre ramas ni tampoco para el

Cuadro. 3. Algunos caracteres anatómicos de cuantitativos del sistema dérmico, fundamental y vascular. Letra diferente indica diferencias significativas.

	Diámetro de vaso (µm)	Hipodermis (µm)	Número de vasos en el ápice	Número de vasos en la base	Haces corticales en el ápice	Haces corticales en la base	Haces medulares en el ápice	Haces medulares en la base	Células de mucílago en el cortex apice	Células de mucílago en el cortex base	Células de mucílago en la medula apice	Células de mucílago en la medula base
Rama vegetativa	14.33 ± 2.89 a	144.32 ± 11.29 a	21.76 ± 5.77 a	12.21 ± 7.82 b	5 ± 2.4 b	1.8 ± 1.6 a	2.06 ± 1.17 a	2.06 ± 3.9 a	18.1 ± 5.7 b	7.5 ± 2.2 a	6.6 ± 3.2 a	4.1 ± 1.9 a
Cefalio	9.36 ± 3.31 b	64.33 ± 8.58 b	25.20 ± 7.17 a	41.93 ± 11.30 a	9.53 ± 2.7 a	2.3 ± 1.6 a	2.8 ± 1.9 a	1.3 ± 1.17 a	25.5 ± 7.6 a	9.4 ± 4.2 a	8.6 ± 2.5 a	5.6 ± 2.5 a

número de haces en la base de las ramas ($F=0.53$, g.l.=1, $P<0.5$). Las células de mucílago en ambas regiones son escasas en el ápice, en donde no se presentan diferencias significativas ($F=3.4$, g.l.=1, $P<0.07$), en la zona fértil el promedio de éstas fue de 8.7 ± 2.5 células/mm² y en la rama vegetativa de 6.5 ± 3.2 células/mm² (Cuadro 3). En la base al igual que en el ápice no se presentan diferencias significativas ($F=3$, g.l.=1, $P<0.09$), el número de células de mucilago en la base de la zona fértil tiene un promedio de 5.6 ± 2.5 células/mm², mientras en la rama vegetativa de 4 ± 1.9 células/mm². Los granos de almidón son muy abundantes en el ápice de la rama vegetativa y escasos en la base, mientras que en la zona fértil son más abundantes en la base.

Tejido vascular

Primario. Este tejido es similar en ambas ramas y solo difieren en el número de vasos presentes en cada haz. En la rama con zona fértil cada haz está constituido por dos a nueve vasos mientras que en la rama vegetativa de cinco a trece vasos.

Secundario: En ambas ramas es similar. El número de vasos por haz en el ápice no presenta diferencias significativas ($F=1.90$, g.l.=1, $P<0.17$), en promedio el número de vasos por haz en la zona fértil es de 25.2 ± 7.17 y en la rama vegetativa de 21.8 ± 5.8 . En la base se presentan diferencias significativas ($F=66.9$, g.l.=1, $P<0.0001$), el promedio de vasos en la zona fértil es de 41.9 ± 11.3 y en la rama vegetativa de 12.2 ± 7.8 . En el diámetro de vasos también se presentan diferencias significativas ($F=30.99$, g.l.=59, $P<0.0001$) siendo este mayor en los vasos de la base de la rama vegetativa 13.4 ± 2.92 μm en el ápice y 70.1 ± 9.18 en la base, y en la zona fértil el diámetro promedio es de 12.1 ± 2.91 μm en el ápice y 48.2 ± 6.01 μm en la base (Figs. 38 y 39). No se detectaron diferencias significativas entre el ápice de las dos ramas, pero entre las bases si existen diferencias para el diámetro.

El floema secundario es similar en ambas ramas.

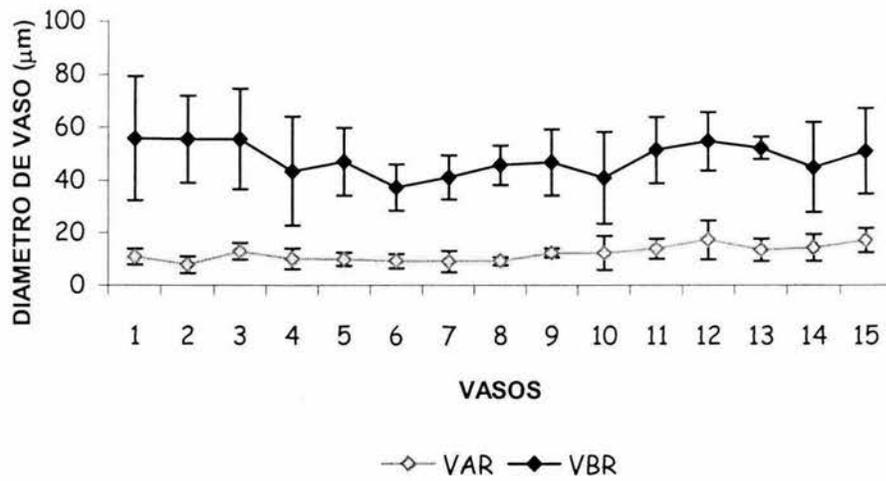


Fig. 38. Variación en el diámetro de vasos del ápice y base en la rama reproductiva. Vasos ápice reproductivo (VAR). Vasos base reproductiva (VBR).

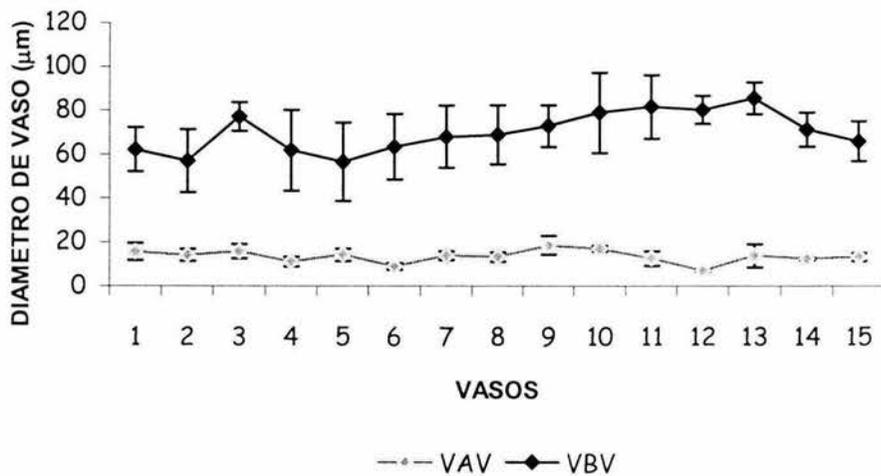


Fig. 39. Variación en el diámetro de vasos del ápice y base de la rama vegetativa. Vasos ápice vegetativo (VAV). Vasos base vegetativa (VBV).

DISCUSIÓN

Morfología

La problemática del término cefalio y pseudocefalio se atribuye principalmente a la carencia de estudios que permitan caracterizar y clasificar a las especies que desarrollan ramas con una zona fértil. De acuerdo con la descripción de Buxbaum (1964), Bravo-Hollis (1978) y Werdermann (citado por Buxbaum, 1964) un cefalio es una región florífera que surge de la porción vegetativa y un pseudocefalio a aquel que surge posteriormente de las aréolas. Por lo tanto, se considera, con base en las modificaciones morfológicas que sufre la rama vegetativa para dar origen a una zona fértil que *Pachycereus militaris* presenta un cefalio y éste es el término que debe ser empleado para llamar a la zona fértil.

Las especies con ramas dimorfas, durante su fase juvenil, se parecen a otros cactus y cuando alcanzan la madurez reproductiva el cambio es notablemente diferente (Mauseth, 1989), tal es el caso de *P. militaris* el cual presenta un prominente cefalio apical (denominado así porque se encuentra cubriendo todo el ápice de la rama), donde la rama reproductiva y vegetativa no tienen parecido, ya que en la rama vegetativa hay una diferenciación en costillas y se mantienen los espacios interareolares mientras que en el cefalio estos espacios se estrechan modificando la filotaxia, además de que se presenta una abundante producción de espinas y tricomas que cubre por completo a la rama. El cefalio es producido por el mismo meristemo apical y este mismo meristemo produce también el tallo juvenil (Niklas y Mauseth, 1980; Terrazas y Mauseth, 2002). Datos ontogénicos de *Trichocereus pachanoi* (Britton & Rose) H. Friederich y G. D. Rowley y *Melocactus matanzanus* León, indican una sorprendente constancia de varios parámetros dentro del meristemo apical. El volumen relativo de las zonas dentro del ápice no se altera significativamente de una fase de crecimiento a otra, excepto quizá en los estados más juveniles, sin tener en cuenta cambios morfológicos dramáticos como es la formación de un cefalio, en

Melocactus matanzanus a pesar de esta alteración los parámetros de geometría celular (largo, ancho y profundidad) del meristemo apical continúan sin afectarse (Niklas y Mauseth, 1981). El problema de la producción de brotes axilares y la flor ha sido resuelta por la evolución del cefalio, ya que los brotes axilares están muy juntos y los tallos son estrechos lo cual reduce el gasto de producción de cada nuevo brote y por consiguiente de cada nueva flor (Mauseth, 1989; Terrazas y Mauseth, 2002); además debido a la densa producción de espinas y tricomas los brotes quedan bien protegidos de los insectos haciendo también la producción de la flor algo seguro para la planta (Mauseth, 1989). Debido a esta densa cubierta el cefalio es incapaz de fotosintetizar y se nutre por translocación de la porción juvenil hacia arriba, la porción juvenil es autotrófica y la porción adulta es heterotrófica, y una vez que la translocación ocurre, no hay reversión (Mauseth, 1989). El problema que presentan las plantas con cefalio apical es que éste impide la formación de nuevo tejido fotosintético por lo que posiblemente la capacidad fotosintética decrece debido a que los cloroplastos y el tejido fotosintético disminuyen su eficiencia con el tiempo (Mauseth, 1989; Terrazas y Mauseth, 2002). Parece ser que una solución de algunos cactus al problema del cefalio apical, es la formación de un cefalio lateral, el cual además de ser capaz de producir tejido fotosintético, protege bien los brotes axilares y las flores. En estas plantas la conversión a la fase adulta solo afecta a algunas costillas, mismas que también son producidas por el mismo meristemo apical del tallo, mientras que las que serán parte del cefalio lateral alteran su morfogénesis y el resto de costillas continúan desarrollándose ordinariamente (Mauseth, 1999; Terrazas y Mauseth, 2002). En *P. militaris* la formación de un cefalio apical parece no ser un problema ya que el clorénquima funcional se conserva aun en regiones cercanas a la base.

Sistema dérmico

La cutícula en ambas regiones de la rama es lisa, con apariencia ondulada. En todas las especies con cefalio estudiadas esta cutícula es similar con diferencias en el grosor y en *Thrixanthocereus senilis* (F. Ritter) N. P. Taylor, es casi indetectable (Mauseth y Ross, 1988; Mauseth, 1999).

La epidermis es un carácter taxonómico, en varios estudios se ha mostrado que la epidermis frecuentemente puede ser una fuente valiosa de información que ayuda a determinar la relación entre especies, el tamaño y forma de las células, la naturaleza de las paredes de las células y la presencia de contenidos, es la información que puede ayudar a hacer esas evaluaciones (Mauseth, 1984).

La epidermis en *Pachycereus militaris* es uniestratificada, con células de pared delgada y forma cuadrada o rectangular vistas en corte transversal. La forma cuadrada se presenta en la parte interna de la costilla, cerca de la unión de dos costillas de la rama vegetativa y en la base de las aréolas en el cefalio. En la rama vegetativa la epidermis uniestratificada se localiza a todo lo largo de la rama, esta rama no forma peridermis ya que debe mantenerse translúcida y con capacidad para el intercambio gaseoso. En el cefalio, sin embargo a pesar de que el tejido es más joven que el de la rama vegetativa, las células epidérmicas sufren divisiones periclinales muy temprano en el desarrollo originando una peridermis. De acuerdo a Mauseth (1989) un cefalio no necesita un sistema dermal translucido porque no hay fotosíntesis, ya que en los cefalios a la fecha estudiados únicamente es posible ubicar la epidermis muy cerca del ápice del cefalio. Sin embargo, esto no sucede en *P. militaris* ya que a pesar de la formación temprana de una peridermis, la presencia de clorénquima sugiere actividad fotosintética.

El tipo de aparato estomático en las dos regiones es de tipo paracítico similar a todos los géneros de Cactoideae estudiados (Egglí, 1984; Terrazas y Mauseth, 2002). Las células guarda se

encuentran al mismo nivel que las células epidérmicas adyacentes. En la rama vegetativa son más abundantes a lo largo de las costillas, en las partes internas de éstas. La distribución de los estomas en las partes bajas de las costillas de la rama vegetativa podría regular la tasa de transpiración en la planta además de mantener los estomas funcionales durante varios años (Loza-Cornejo y Terrazas, 1996; Herrera, *et al.*, 2000). En el cefalio de *P. militaris*, los estomas se presentan en los tubérculos de la región apical. La presencia de estomas en la región apical del cefalio es una diferencia marcada entre esta especie y otras con cefalio (Cuadro 4). En *Melocactus intortus* (P. Miller) Urban estuvieron ausentes al igual que en *Leptocereus quadricostatus* (Bello) Britton & Rose (Mauseth y Ross, 1988; Mauseth, 1989), pero se reportan como presentes en áreas donde la hipodermis es delgada en *Vatricania guentheri* (Kupper) Buxbaum, y *T. senilis* (Mauseth, 1999). Este comportamiento sugiere una especialización hacia la pérdida de los estomas posiblemente relacionada con una translocación más eficiente de la parte vegetativa al cefalio sea este lateral o apical.

Tejido fundamental

Hipodermis. La hipodermis probablemente actúa como el principal tejido de protección, proporciona soporte al esqueleto y elasticidad, pero también dureza que da forma y firmeza al parénquima del tejido cortical (Mauseth y Ross, 1988; Mauseth, 1989). La hipodermis observada en *P. militaris* es multiestratificada y colenquimatosa, más gruesa en la región vegetativa y a pesar de también ser multiestratificada en el cefalio es más delgada y se encuentra restringida a los tubérculos. En otros cefalios la hipodermis es uniestratificada como en *Melocactus intortus* (Mauseth, 1989) o se reporta como ausente en *Esposota mirabilis*, *E. ritteri*, *Pseudoespostoa melanostele* y *T. senilis* (Mauseth, 1999). Una posible explicación a presentar una hipodermis más delgada o estar ausente es que la pesada capa de espinas y tricomas entrelazados proporcionan el soporte mecánico necesario, adicional a la función de protección de

los meristemas reproductivos (Mauseth, 1989). Además de que la epidermis rápidamente dará origen a una peridermis y el posible gasto energético sería costoso para la planta.

Corteza primaria. Se reconoce una región de clorénquima y una de reserva bien definidas en ambas ramas. La región clorénquimatososa es la más cercana a la hipodermis, donde las células son alargadas radialmente y tienden a formar hileras en el mismo sentido. Este arreglo de las células permite la difusión de CO₂ a través del aumento en espacios intercelulares que de acuerdo con Sajeva y Mauseth (1991) se denomina corteza en empalizada. En el cefalio de *Pachycereus militaris*, estas células presentan una gran cantidad de cloroplastos en el ápice. En *Melocactus intortus* no presenta una corteza en empalizada y la mayoría de los tejidos dentro del cefalio parecen tener un nivel bajo de actividad metabólica (Mauseth, 1989). En las especies de estudiadas por Mauseth (1999) únicamente *Vatricania guentheri* presentó una corteza primaria en empalizada (Cuadro 4). La región más interna o de reserva tiene exclusivamente las células de parénquima de forma isodiamétricas, en esta región se encuentran solo algunos cloroplastos que disminuyen su frecuencia hacia la estela y presumiblemente llevan afuera productos de la fotosíntesis (Terrazas y Mauseth, 2002). Esta distribución también se observó en *P. militaris*. Los haces corticales en Cactoideae parecen estar involucrados en tres procesos de transporte: 1) fotosintatos del exterior y clorofila del clorénquima en empalizada a la estela; 2) azúcar para su almacén en el interior de las células corticales no clorénquimáticas y 3) agua a lo largo de la corteza primaria (Mauseth y Sajeva, 1992; Terrazas y Mauseth, 2002). En la mayoría de las Cactoideae estudiadas, los haces vasculares corticales son colaterales (Terrazas y Mauseth, 2002); sin embargo, en *P. militaris* se observan colaterales y anfigvasales tanto en la rama vegetativa como en el cefalio. Esta es una característica distintiva en relación a otras especies de *Pachycereus*, sin haces corticales anfigvasales (Terrazas, 2000). Un

Cuadro 4. Diferencias anatómicas de la rama vegetativa y el cefalio de *Leptocereus*, *Melocactus*, *Melocactus*, *Espostoa* (Mauseth, 1988, 1989, 1999) y *Pachycereus militaris*.

	<i>Leptocereus quadricostatus</i>	<i>Melocactus intortus</i>	<i>Espostoa lanata</i>	<i>Espostoa mirabilis</i>	<i>Espostoa Ritteri</i>	<i>P. melanostele</i>	<i>T. senilis</i>	<i>V. guentheri</i>	<i>Pachycereus militaris</i>
Epidermis	Uniseriada	uniseriada multiseriada	uniseriada	Uniseriada	uniseriada	multiseriada	multiseriada	parches multiseriada	uniseriada
Hipodermis	3 a 5 estratos	4 a 5 estratos	multiseriada	Multiseriada	multiseriada	multiseriada	2 estratos	2 estratos	4 a 6 capas
Cortex en empalizada	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Células de mucílago en cortex	Abundantes		abundantes	Abundantes	Esparcidas o no observadas	abundantes	abundantes	Esparcidas o no observadas	Abundantes
Haces corticales	Colaterales	colaterales sin crecimiento secundario	pequeños colaterales sin crecimiento secundario	Colaterales	colaterales	colaterales	colaterales	colaterales	colaterales y anfibasales
Xilema secundario	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras	Vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras. Traqueidas de banda ancha	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras
Haces medulares	Colaterales						colaterales con crecimiento primario y secundario	colaterales con crecimiento primario y secundario	colaterales y anfibasales con crecimiento primario y secundario

R
A
M
A
V
E
G
E
T
A
T
I
V
A

C E F A L I O	Epidermis	Uniseriada	uniseriada	-	-	-	-	-	uniseriada	uniseriada
	Estomas	-	-	-	-	-	-	-	presentes	presentes
	Hipodermis	3-5 estratos	1 estrato	4 a 5 estratos	Delgada	delgada	delgada	delgada	delgada	4 estratos
	Cortex en empalizada	-	-	-	-	-	-	-	✓	✓
	Células de mucílago en cortex	Abundantes								abundantes
	Haces corticales	Colaterales sin crecimiento secundario	muy pequeños sin crecimiento secundario	colaterales	Colaterales	colaterales	colaterales	colaterales	colaterales	Colaterales y anfibasales con crecimiento secundario
	Xilema secundario	vasos y parénquima	Pocos vasos y parénquima sin fibras o traqueidas de banda ancha	vasos y parénquima	vasos y parénquima (tal vez nunca produce xilema secundario).	vasos y parénquima	vasos y parénquima	vasos y parénquima	vasos y parénquima	vasos, parénquima paratraqueal escaso y fibras
	Haces medulares	colaterales la mayoría sin crecimiento secundario	colaterales, la mayoría sin crecimiento secundario	colaterales sin crecimiento secundario	Colaterales sin crecimiento secundario	colaterales sin crecimiento secundario	colaterales sin crecimiento secundario	colaterales sin crecimiento secundario	colaterales sin crecimiento secundario	colaterales y anfibasales con crecimiento secundario

determinado tipo de haz puede presentar muchas variaciones en los detalles de su estructura y estar relacionado con otro tipo. De acuerdo con Esau (1976) se observan a menudo formas de transición entre los haces colaterales y los anfibasales y la disposición anfibasal es interpretada como la más especializada. El número de haces corticales tanto en el ápice como en la base es mayor en el cefalio, estos haces corticales podrían no estar involucrados en la colecta de nuevos fotosintatos, pero sí en la transferencia de carbohidratos y como sitios de almacén en tejido cortical (Mauseth y Sajeve, 1992). Sin embargo, en *Pachycereus militaris* esta disposición de los haces corticales es la consecuencia de la ausencia de espacios interareolares. El número de vasos por haz cortical en la rama vegetativa varía de 5 a 30 vasos en el ápice y de 7 a 22 vasos en la base. En el cefalio el número varía de 2 a 19 vasos en el ápice y de 19 a 36 vasos en la base. Este arreglo es fundamental en especies como *M. intortus* que se nutren principalmente por translocación, debido a la pérdida de la capacidad fotosintética. Pero *P. militaris* no pierde su capacidad fotosintética, razón por la cual se considera que este cefalio es autotrófico. En el cefalio de *P. militaris* los haces corticales cercanos al meristemo apical presentan crecimiento primario y secundario, en contraste con el cefalio de *M. intortus* en el cual los haces no tienen crecimiento secundario (Mauseth, 1989). En la rama vegetativa el crecimiento secundario se presenta también cerca del ápice, estos se comportan como las venas menores de una hoja, las cuales están en contacto con el tejido fotosintético y llevan agua a ellos, además de que deben estar transportando azúcares de las células en empalizada del tejido cortical al resto de la planta, por esto los haces corticales deben ser persistentemente funcionales y el crecimiento secundario es esencial (Mauseth, 1989; Mauseth y Sajeve, 1992). Las células de mucílago del tejido cortical son relativamente más abundantes en la parte apical de las dos ramas y mayor tanto en el ápice como en la base del cefalio. Trachtenberg y Fahn (1981) citado por Loza-Cornejo (1996) mencionan que la diferenciación se inicia en la proximidad del meristemo apical del tallo en

varios géneros de Cactaceae. Las células de mucílago en especies de zonas áridas aparentemente funcionan como un mecanismo de retención de agua (Mauseth, 1988).

Médula. Invariablemente la médula está constituida por células de parénquima de forma isodiamétrica y un número variable de células de mucílago y granos de almidón (Terrazas y Mauseth, 2002). Dentro de la subfamilia Cactoideae se presentan en todas las especies de todos los géneros con la excepción de las tribus Hylocereeae, Rhipsalideae y algunos miembros de Cacteeae, Echinocereae y Notocacteeae (Mauseth, 1993; Terrazas y Mauseth, 2002). En la rama vegetativa de *Pachycereus militaris* y en el cefalio los haces medulares son del tipo colateral y anfibasal. En *Leptocereus quadricostatus* y las especies de *Escontria*, *Polaskia* y *Rathbunia*, los haces medulares también son anfibasales (Mauseth y Ross, 1988; Terrazas, 2000). Mauseth (1989) reporta la presencia de haces medulares sin crecimiento secundario en la mayoría en *Melocactus intortus*, mientras que en las especies de *Espostoa*, *Pseudoespostoa*, *Thrixanthocereus* y *Vatricania* los haces medulares comúnmente no tienen crecimiento secundario al igual que *L. quadricostatus* (Mauseth y Ross, 1988; Mauseth, 1999).

Tejido vascular

IZT.

Primario. El sistema vascular primario deriva del procambium cerca del ápice del tallo (Rudall, 1992), tanto en la rama vegetativa como en el cefalio presenta haces colaterales que conforman la estela con xilema y floema adyacente. El crecimiento primario se localiza exclusivamente cerca del ápice; no se observaron fibras sobre el floema primario ni en la rama vegetativa ni en el cefalio. Esta es una diferencia con otras especies de Cactoideae donde las fibras sobre el floema primario se desarrollan antes de la presencia de cámbium vascular (Terrazas y Mauseth, 2002).

Secundario. El xilema ocupa una posición única entre los tejidos vegetales, debido a que su estudio ha desempeñado un papel importante con respecto a la taxonomía y la filogenia de las



plantas vasculares (Esau, 1976). *Pachycereus militaris* presenta madera fibrosa, al igual que las demás especies de la tribu Pachycereeae (Terrazas, 2000). En sus ramas vegetativas y la base del cefalio el xilema está constituido por fibras, vasos y parénquima paratraqueal escaso en la región fascicular. La presencia de fibras en la madera del cefalio de *P. militaris* es una característica que la distingue de las otras especies que llevan cefalio apical o lateral como *Leptocereus quadricostatus*, *Melocactus intortus*, *Espostoa lanata*, *Espostoa mirabilis*, *Espostoa ritteri*, *Pseudoespostoa melanostele*, *Trichocereus senilis* y *Vatricania guentheri*, las cuales pierden las fibras en esta región, pero tienen madera fibrosa en la región vegetativa. (Mauseth y Ross, 1988; Mauseth, 1989, 1999; Mauseth, *et al.* 1998). El xilema secundario en el cefalio de *M. intortus* está compuesto por abundante parénquima y pocos vasos, sin fibras o traqueidas de banda ancha. Para esta especie las fibras son innecesarias ya que el sostén lo proporciona la cubierta de espinas y tricomas (Mauseth, 1989). En el cefalio apical de *P. militaris*, este no es el caso, ya que a pesar de presentar abundantes cerdas y tricomas conserva las fibras del xilema y el floema; así como la hipodermis anteriormente discutida. El origen evolutivo de las maderas polimórficas no es conocido, los cactus relictuales tienen maderas monomórficas fibrosas semejante a la fase fibrosa de las maderas polimórficas. Este tipo de madera es probablemente el ancestro de las maderas polimórficas con una fase fibrosa (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons, 1995, 1998). En general, Cactoideae se caracteriza por tener maderas fibrosas, no fibrosas y con diferentes grados de heteromorfismo (Mauseth, 1993; Mauseth y Plemons, 1995). La presencia de madera monomórfica tanto en la región vegetativa como en el cefalio de *P. militaris* permite sugerir que el cefalio de esta especie no es homólogo al de las otras especies estudiadas de las tribus Cereae y Trichocereeae estudiadas por Mauseth (1989; 1999).

El diámetro de los vasos en el cefalio de *Pachycereus militaris* es menor en el ápice y algo similar se observa en la región vegetativa. Esta variación longitudinal de mayor diámetro en la

base y una disminución en el ápice se ha reportado en *Neobuxbaumia tetetzo* (F. A. C. Weber ex J. M. Coulter) Backeberg (Bernal, 1996) y es un patrón general en dicotiledóneas (Carlquist, 1988). Es común que los vasos en el ápice de la planta sean más estrechos. Estos vasos presentan un mayor riesgo de cavitación porque la columna de agua dentro de ellos está soportando el peso y la fricción de la columna de agua (Mauseth, 1989, 1993). Sin embargo, debido a la existencia de haces corticales abundantes es posible una conducción axial extensiva, esto ha sido reportado para otros miembros de la tribu Pachycereae (Mauseth y Sajeva, 1992). Una posible explicación a la presencia de vasos estrechos podría ser que las flores y frutos pueden transpirar tan despacio que es suficiente tener vasos estrechos. Además debido al cambio de filotaxia cada simpodio debe llevar solo una pequeña cantidad de agua y los vasos grandes serían innecesarios (Mauseth, 1989). Esta interpretación puede estar también relacionada con la ausencia de espacios interareolares y la edad del cambium vascular, esta condición es segura para la planta ya que se permite una mayor difusión horizontal y se evita la cavitación.

En el tallo la porosidad es difusa al igual que todas las maderas fibrosas estudiadas (Gibson, 1973; Terrazas y Mauseth, 2002). Las fibras son libriformes septadas y no septadas en *P. militaris* al igual que en las de *Espostoa*, excepto por *Espostoa mirabilis* y *Espostoa ritteri*, especies exclusivamente con fibras septadas (Mauseth, 1999). Las fibras septadas y las no septadas pueden conservar protoplastos vivos en el duramen y servir para almacenar almidón, aceites y otras sustancias de reserva (Esau, 1976). La cantidad de parénquima axial en las dicotiledóneas varía desde muy escasa a muy abundante o estar ausente (Esau, 1976). El parénquima axial en *Pachycereus militaris* fue predominantemente paratraqueal escaso y vasicéntrico. Debido a que las fibras pueden funcionar como almacenadoras de almidón y que la retención de los protoplastos por las fibras es un avance evolutivo, este desarrollo está asociado con una eliminación del parénquima axial o su reducción al parénquima paratraqueal escaso

(Esau, 1976; Dickison, 1986). Esta interpretación se puede dar a la presencia de fibras septadas y escaso parénquima axial presentes en *P. militaris*. Los radios contienen granos de almidón escasos, contrario a lo esperado ya que son sitios de almacenamiento. Sin embargo, Gibson y Horak (1978) indican que la cantidad de almidón varía en diferentes partes de la planta, así como de la época en que son colectadas, porque su presencia está fuertemente asociada a procesos fisiológicos del individuo (Nobel, 1994, 1999).

Peridermis. Se presenta una peridermis con crecimiento bidireccional en el cefalio de *Pachycereus militaris*, mientras que para *Melocactus intortus*, *Leptocereus quadricostatus* y las Espostoas, únicamente se reporta la presencia de felema (Mauseth y Ross, 1988; Mauseth, 1989, 1999) y por ello se interpreta como una peridermis unidireccional en el cefalio de estas especies. La peridermis se diferencia muy temprano cerca del meristemo apical en las especies con un cefalio apical y lateral de las especies a la fecha estudiadas, incluyendo a *P. militaris*. En general el meristemo ubicado en las aréolas del cefalio tiene una vida corta. Esto es, una vez que producen la flor y el fruto madura, la peridermis prolifera en la región bajo la dermis diferenciada en tricomas. En especies que son monopodiales, esto posiblemente implica un gran costo, porque las aréolas nunca son activas otra vez y no es común que los cefalios produzca ramas. El cefalio es la continuación directa del tallo vegetativo, la planta sigue creciendo por muchos años y el cefalio continua alargándose como es el caso de *M. intortus* (Mauseth, 1989). En otras especies que llevan cefalio apical como *L. quadricostatus* y *P. militaris* y no son plantas monopodicas existe la posibilidad de formar nuevos cefalios y nuevas ramas.

En el tallo de *Pachycereus militaris* se forma ritidoma. Comúnmente la formación de peridermis sucesivas es superficial, penetrando únicamente a las capas más externas de la corteza primaria o el floema secundario colapsado. No obstante algunas peridermis penetran hasta el xilema o el floema no colapsado (Roth, 1981). Las peridermis sucesivas en *P. militaris* se forman

por debajo de la hipodermis, a partir de células de la corteza primaria. Un comportamiento semejante se observa en *Pachycereus hollianus*, *Pachycereus marginatus*, *Pachycereus grandis*, *Pachycereus pringlei*, y *Pachycereus weberi* (Terrazas, 2000).

CONCLUSIONES

La morfología entre la rama vegetativa y la zona fértil de *Pachycereus militaris* es diferente. Mientras la rama vegetativa tiene un cuerpo verde con costillas claramente diferenciadas y separadas por las regiones interareolares; la zona fértil de dichas ramas sufre un cambio total. Bajo la densa producción de espinas y tricomas en las aréolas desaparecen por completo las costillas y los espacios interareolares, dando lugar a la formación de tubérculos y por ello se concluye que *P. militaris* posee un cefalio apical.

Anatómicamente en *Pachycereus militaris* la región vegetativa y el cefalio son similares, a diferencia de las otras especies que tienen un cefalio apical o lateral. En estas especies existe una marcada diferencia anatómica asociada a las diferencias morfológicas entre la región vegetativa y el cefalio. La presencia de madera monomórfica en la rama vegetativa y en el cefalio hace a *P. militaris* distintiva entre las especies estudiadas que llevan cefalio, las cuales presentan maderas dimorfas. La presencia de estomas y una corteza primaria con clorénquima bien diferenciado, hacen a *P. militaris* un modelo interesante para realizar estudios fisiológicos, ya que todas las especies que llevan cefalio con excepción de *V. guentheri* no tienen actividad fotosintética en dicha región.

Con base en la presencia de madera monomórfica, esclereidas en el floema secundario, epidermis con estomas y corteza en empalizada con cloroplastos, se considera que el cefalio de *P. militaris* no es homólogo a los cefalios hasta la fecha estudiados anatómicamente, por ello deberá de buscarse la mejor forma de codificar estos caracteres antes de emplearlos en cualquier análisis filogenético a nivel tribal. Es de suma importancia continuar con el estudio de los cefalios o pseudocefalios presentes en otros miembros de la tribu Pachycereeae con objeto de corroborar si los atributos anatómicos encontrados en *Pachycereus militaris* también se presenten en estas especies y confirmar si son homólogos.

Bibliografía

- Anderson, E. F. 2001. The Cactus Family. Timber Press. Portland Oregon.
- Barthlott, W. y D.R. Hunt. 1993. Cactaceae. 161-197. En: K. Kubitzki (ed) The families and genera of vascular plantas. Springer-Verlag. Berlin.
- Becerra R. 2000. Las cactáceas plantas amenazadas por su belleza. Biodiversitas, Boletín bimestral de la CONABIO. 39: 2-5.
- Bernal-Salazar. I.S. 1996. Comparación de las características anatómicas del xilema secundario (elementos de vaso y fibras) entre individuos de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg var. *tetetzo* presentes en laderas y valles de la comunidad de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura. FES-Zaragoza, UNAM. México, D.F.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Buxbaum, F. 1964. Was ist ein Cephalium? IN Kakt. And Sukk. 15: 28-31.
- Carlquist, S. 1988. Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Cota J., H y R.S. Wallace (1996). La citología y la sistemática molecular en la familia Cactaceae. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 41: 27-46.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of clasifications of flowering plants. Columbia University Press New York.
- Eggl, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. Plant Systematics and Evolution. 146: 197-214.
- Esau, K. 1976. Anatomía vegetal. 3a. edición. Omega. Barcelona.
- Dickison, W. C. 1986. Wood anatomy and affinities of the Alseuosmiaceae. Systematic Botany 11: 214-221.
- Dickison, W. C. 1989. Steps toward the natural system of dicotyledons: vegetative anatomy. Aliso 12: 555-556.
- Gibson A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactaideae (Cactaceae). Biotropica 5:29-65
- Gibson, A. C. y K. E., Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. Annal of the Missouri Botanical Garden 65: 999-1057.

- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Guzmán, C. 1997. Grupos Taxonómicos. En: *Suculentas Mexicanas, Cactáceas*. CVS Publicaciones CONABIO-UNAM-Semarnap, México.
- Hernández M., H. y A. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Herrera-Cárdenas, R, T. Terrazas y S. Loza-Cornejo. 2000. Anatomía del tallo y de la raíz de las especies del género *Neoevansia* Marshall (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 7-15.
- Hunt, D. R. y N. Taylor. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards a consensus. *Bradleya* 8: 85-107.
- Hunt, D. R. 1992. CITES cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens. Kew, Surrey.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identifications. *IAWA. Bulletin n.s.* 10: 219-332.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. MacGraw Hill, New York.
- León de la Luz, J. L. y Valiente-Banuet. 1994. Las Cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 117: 58-65.
- Loza-Cornejo, S. 1996. Anatomía sistemática de género *Wilcoxia* Britton y Rose (Cactaceae). Tesis de maestría. Especialidad en Botánica. Colegio de Postgraduados. México.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) del noroeste de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 13-23.
- Mauseth, J. D. 1984. Introduction to cactus anatomy. Part 7. Epidermis. *Cactus and Succulent Journal (US)* 56: 33-37.
- Mauseth, J. D. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). *Bradleya* 7: 1-11.
- Mauseth, J. D. 1993. Medullary bundles and the evolution of cacti. *American Journal of Botany* 80: 938-932.
- Mauseth, J. D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany* 72: 81-89.

- Mauseth, J. D. 1999. Comparative anatomy of *Espostoa*, *Pseudoespostoa*, *Thrixanthocereus*, and *Vatricania* (Cactaceae). *Bradleya* 17: 33-43.
- Mauseth, J. D. y R. G. Ross. 1988. Systematic anatomy of the primitive ceroid cactus *Leptocereus quadricostatus*. *Bradleya*. 6: 49-64.
- Mauseth, J. D. y M. Sajeva. 1992. Cortical bundles in the persistent photosynthetic stems of cacti. *Annals of Botany* 70: 317-324.
- Mauseth, J. D. y B. J. Plemons. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *American Journal of Botany* 82: 1199-1205.
- Mauseth, J. D. y B. J. Plemons. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218.
- Mauseth J.D. Terrazas T. y Loza-Cornejo S. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS Group 1^a (Cactaceae). *Bradleya* 16:31-43.
- Media Cybernetics. 1997. Image-Pro Plus. Versión 3.1 for windows. Maryland
- Niklas, K. L. y J. D. Mauseth. 1980. Simulations of cell dimensions in shoot apical meristems: implications concerning zonate apices. *American Journal of Botany*. 67: 715-732.
- Niklas, K. L. y J. D. Mauseth. 1981. Relationships among shoot apical meristem ontogenic features in *Trichocereus pachanoi* and *Melocactus matanzanus* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 68: 101-106.
- Nobel, P. S. 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University Press, New York.
- Nobel. P. S. 1999. Physicochemical and Environmental Plant Physiology, 2nd ed. Academic Press, San Diego, California.
- Núñez-Mariel, C., M. E Engleman y J. Márquez-Guzmán. 2001. Embriología de *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68: 5-13.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from TRNK/MATK and TRNL-TRNF sequenes. *American Journal of Botany* 89: 312-326.
- Roth, I. 1981. Structural patterns of tropical barks. *Encyclopedia of plant anatomy*. Gebrüder Borntraeger Berlin-Stuttgart.
- Rudall, P. 1992. Anatomy of flowering plants: An introduction to structure and development. Cambridge University Press.
- SAS Institute. 1989. SAS user's guide: statistics, Cary, North Carolina.

- Sajeva, M. y J. D. Mauseth. 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic succulent stems of cacti. *Annals of Botany* 68: 405-411.
- Terrazas, T. 2000. Filogenia de las cactáceas columnares (Pachycereeae) con base en caracteres anatómicos-morfológicos. Informe técnico CONABIO. Proyecto L074. Montecillo, Estado de México.
- Terrazas, T. y L. Loza-Cornejo. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. En: T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet (eds.) *Evolution, ecology and conservation of the columnar cacti and their mutualists*. Arizona Univeristy Press (en prensa, chapter 4).
- Terrazas, T. y D. J. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. En: P. Nobel (ed.) *Cacti: Biology and Uses*. California University Press. (en prensa).
- Terrazas, T. y S. Arias. 1999. Las ramas dimórficas de la tribu Pachycereeae (Cactaceae). En: M. A. Vásquez (ed.) *II Congreso mexicano y I congreso Latinoamericano y del Caribe de cactáceas y otras plantas suculentas, resumen*. Sociedad Mexicana de Cactología, Oaxaca, Oaxaca, México.