



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

**Ontogenia de la madera en tallos
contrastantes de la tribu Cacteeae**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

JORGE REYES RIVERA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO

COMITÉ TUTOR: DR. SALVADOR ARIAS MONTES
DRA. SILVIA AGUILAR RODRIGUEZ

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE, 2010



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

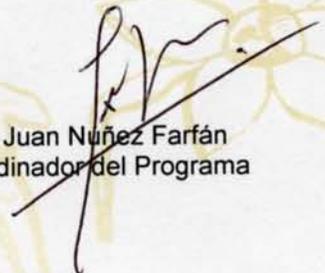
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de junio de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **REYES RIVERA JORGE** con número de cuenta **401089727** con la tesis titulada '**Ontogenia de la madera en tallos contrastantes de la tribu Cactaeae**', realizada bajo la dirección de la **DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO**:

Presidente: DR. ISAÍAS SALGADO UGARTE
Vocal: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ
Secretario: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO
Suplente: DR. GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ
Suplente: DR. SALVADOR ARIAS MONTES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 22 de septiembre de 2010.


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por darme la oportunidad de continuar en la investigación científica.

A la máxima casa de estudios; la Universidad Nacional Autónoma de México por contribuir en gran parte a mi formación académica y profesional, por brindarme tantas oportunidades y fomentar en mi la investigación científica a través de sus excelentes profesores.

Al CONACyT por el apoyo económico otorgado durante la realización de este proyecto.

A la Dra. Teresa Terrazas por su valiosa asesoría, por fomentarme el hábito de la investigación y por todo el apoyo brindado para la culminación de esta tesis.

A mis tutores y los miembros del jurado por los comentarios que sirvieron para enriquecer el contenido de este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio, especialmente a Monse y Dalia, por hacer más amena mi estancia en el laboratorio y por compartir conmigo sus conocimientos.

A Bere, por permanecer tan cerca de mí estos dos años, por apoyarme con este proyecto cuando más lo necesitaba y por todo lo que aprendimos juntos.

En especial a mi familia, por todo lo que significan para mí, por alentarme en todo momento, por ser quienes me han enseñado las cosas más valiosas y por fomentarme los valores que poseo.

*A mis padres, por el inmenso apoyo que me han brindado,
por todo lo que me dan y por las cosas que me han evitado...*

*A mis hermanos: Fco. Javier †, Judith y Paulino,
por todas sus enseñanzas...*

*...como testimonio del amor que les tengo,
el aliento que me dan y lo que significan para mí.*

INDICE

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
Introducción.....	1
Antecedentes.....	2
Objetivos.....	6
Material y métodos	
Recolecta y segmentación de individuos.....	7
Disociados de la madera	11
Microtecnica.....	14
Cuantificaciones y observaciones.....	14
Análisis estadístico.....	15
Tendencia ontogenética por individuo.....	15
Tasas de crecimiento entre especies.....	16
Resultados	
Tipos morfológicos de los tallos.....	16
Descripción anatómica de la madera.....	19
<i>Ariocarpus retusus</i>	19
<i>Astrophytum asterias</i>	20
<i>Coryphantha clavata</i>	23
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	25
<i>Ferocactus pilosus</i>	26
Ontogenia de la madera.....	29
Variación radial.....	31
<i>Ariocarpus retusus</i>	31
<i>Astrophytum asterias</i>	35
<i>Coryphantha clavata</i>	38
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	41
<i>Ferocactus pilosus</i>	46

INDICE DE CUADROS

1	Características de los individuos	10
2	Correlaciones de Spearman para las especies estudiadas.....	30
3	Cuadrantes que se usaron para conocer la variación radial de <i>A. retusus</i>	32
4	Resultados de la prueba de Levene.....	50

INDICE DE FIGURAS

1	Forma de segmentación de los individuos.....	9
2	Procesamiento de <i>Ariocarpus retusus</i>	13
3	Tipología morfológica de los tallos en las especies estudiadas.....	18
4	Xilema secundario de las cinco especies estudiadas.....	21
5	Xilema secundario de <i>A. retusus</i> y <i>A. asterias</i>	22
6	Xilema secundario de <i>C. clavata</i>	24
7	Xilema secundario de <i>E. platyacanthus</i> y <i>F. pilosus</i>	27
8	Variación morfológica de los elementos traqueales	28
9	Variación de la longitud y diámetro de los elementos traqueales en <i>A. retusus</i>	33
10	Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales de <i>A. retusus</i>	34
11	Variación de la longitud y diámetro de los elementos traqueales en <i>A. asterias</i>	36
12	Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales en <i>A. asterias</i>	37
13	Variación de la longitud y diámetro de los elementos traqueales en <i>C. clavata</i>	39
14	Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales de <i>C. clavata</i>	40
15	Variación de la longitud de los elementos traqueales en <i>E. platyacanthus</i>	42
16	Variación del diámetro de los elementos traqueales en <i>E. platyacanthus</i>	43

17	Tendencia de la longitud de los elementos traqueales <i>E. platyacanthus</i>	44
18	Tendencia del diámetro de los elementos traqueales <i>E. platyacanthus</i>	45
19	Variación de la longitud de los elementos traqueales en <i>F. pilosus</i>	47
20	Variación del diámetro de los elementos traqueales en <i>F. pilosus</i>	48
21	Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales de <i>F.</i> <i>pilosus</i>	49

Resumen

Se estudió la ontogenia del xilema secundario en *Ariocarpus retusus* Scheidw., *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., *Coryphantha clavata* (Scheidw.) Backeb., *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto y *Ferocactus pilosus* (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm., especies con morfologías contrastantes de la tribu Cacteeae. Se recolectaron individuos adultos y su madera se procesó para caracterizar y cuantificar, en cortes y disociados, la disposición, diámetro y longitud de los elementos traqueales. Se hicieron análisis de correlación, regresión y pruebas Levene para cada una de las variables de los elementos traqueales. La longitud de los elementos de vaso se correlacionó con la posición dentro del xilema en las cinco especies, mayormente en *A. retusus*. Para las traqueidas de banda ancha y las fibras se observó la mayor variación en *E. platyacanthus* y la menor en *C. clavata*. Los individuos con mayor proporción de fibras tuvieron tasas de crecimiento superiores a los individuos depresos y las tendencias de maduración cambial tuvieron una amplia variación aun entre individuos de la misma especie. La talla de los elementos de vaso decreció durante la ontogenia en *C. clavata*, pero aumentó en *A. retusus*, *A. asterias*, *E. platyacanthus* y *F. pilosus*, en esta última hubo un decremento al final de su ontogenia que se interpreta como senescencia. Las especies con tallos depresos (*A. retusus* y *A. asterias*) carecen de fibras y los elementos de vaso retuvieron características típicas del xilema primario. En las especies con tallos no depresos las traqueidas de banda ancha fueron sustituidas gradualmente por fibras durante la ontogenia temprana, las fibras se encontraron en manchones (*C. clavata*) o fueron abundantes en una matriz (*E. platyacanthus* y *F. pilosus*) y comúnmente con punteaduras pseudoescalariformes en los elementos de vaso. Las maderas de las especies de Cacteeae retienen rasgos juveniles del xilema primario y puede llamarse paedomórfica sólo si se consideran independientes de sus curvas de ontogenia.

Abstract

Secondary xylem ontogeny was studied in *Ariocarpus retusus* Scheidw., *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., *Coryphantha clavata* (Scheidw.) Backeb., *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto and *Ferocactus pilosus* (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm., species with contrasting morphology of the Cacteae tribe. Mature individuals were collected and their wood was processed to characterize and compare their tracheary elements distribution, diameter, and length on sections and macerations. Correlations, regressions, and Levene tests were carried for each of the tracheary element variables. Vessel element length was correlated with position in the secondary xylem in the five species, being more evident in *A. retusus*. Variation in wide band tracheids and fibers was higher in *E. platyacanthus* and lower in *C. clavata*. The individuals with more fibers showed growth rates higher than depressed individuals and the cambial maturation trends had a wide variation even intraspecific. Vessel element length decreased along ontogeny in *C. clavata*, but increased in *A. retusus*, *A. asterias*, *E. platyacanthus*, and *F. pilosus*; in the latter, there was a decrease in late ontogeny that is interpreted as senescence. In species with depressed stems (*A. retusus* and *A. asterias*) fibers were absent and vessel elements retained typical primary xylem characteristics. In species with non-depressed stems the wide bands tracheids were gradually replaced by fibers along early ontogeny, the fibers were found scarce in aggregates (*C. clavata*) or abundantly into a matrix (*E. platyacanthus* and *F. pilosus*), commonly with pseudoscalariform intervacular pits in vessel elements. Woods in species of Cacteae retain juvenile traits from primary xylem and can be called pedomorphic only if these features are independent of their ontogeny curves.

Introducción

La tribu Cactaeae es una de las nueve tribus de la familia Cactaceae *sensu* Anderson (2001) que incluye 34 géneros y 314 especies (Hunt, 1999) ó 26 géneros y 384 especies (Anderson, 2001). La distribución de los miembros de Cactaeae se centra principalmente en México, pero tiene representantes que extienden sus distribución hacia ambos hemisferios del continente Americano, hasta Canadá en el norte (*Escobaria vivipara* (Nutt.) Buxb.) y Venezuela y Colombia en el sur (*Mammillaria columbiana* Salm-Dyck y *M. mammillaris* (L.) Karsten). Aunque predominan las especies de talla corta y globosa también hay formas cilíndricas de 10 a 15 cm de altura (*Turbinicarpus* (Backeb.) Backeb. & Buxb.) y otras que sobrepasan el metro de altura (*Echinocactus* Link & Otto y *Ferocactus* Britton & Rose). Los tallos pueden tener costillas (*Geohintonia* Glass & Fitz Maurice) o ser tuberculados (*Mammillaria* Haw.); sin embargo, hay géneros cuyos miembros presentan tallos tanto con costillas como con tubérculos (*Escobaria* Britton & Rose, *Neolloydia* Britton & Rose, *Thelocactus* (K.Schum.) Britton & Rose).

La monofilia de la tribu Cactaeae se ha reconocido con base en rasgos morfológicos (Terrazas y Arias, 2002) y moleculares (Butterworth et al., 2002; Nyffeler, 2002); pero aun hay controversia en la circunscripción de sus géneros (Butterworth et al., 2002; Butterworth y Wallace, 2004). Para algunos autores esta tribu es una de las más derivadas en la subfamilia Cactoideae (Buxbaum, 1958; Gibson y Nobel, 1986; Wallace, 2002) y sus rasgos morfológicos y anatómicos se

consideran especializados. No obstante, las filogenias moleculares proponen la hipótesis de una posición basal de Cactaceae dentro de la subfamilia Cactoideae (Nyffeler 2002; Edwards et al., 2005).

La controversia sobre la posición de la tribu Cactaceae en la subfamilia Cactoideae la hace un sistema de estudio interesante para evaluar las modificaciones morfológicas y anatómicas, en especial de la ontogenia de la madera (xilema secundario) que podrían estar relacionadas con sus tallos predominantemente globosos con costillas o exclusivamente con tubérculos.

Antecedentes

El estudio del xilema secundario en la familia Cactaceae se ha desarrollado principalmente desde mediados del siglo XX (Gibson, 1973; Mauseth et al., 1995, Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Terrazas y Mauseth, 2002; Terrazas y Arias, 2002). Para la familia Cactaceae se han identificado dos tipos de madera fibrosa y no fibrosa (Terrazas y Mauseth, 2002), así como polimorfa en la subfamilia Cactoideae (Mauseth y Plemons, 1995). Gibson (1973) menciona que en Cactoideae al igual que en otras dicotiledóneas se puede observar una condición especializada en el xilema secundario asociada a la suculencia en los tallos debida a características tales como elementos de vaso con placas de perforación simple, fibras libriformes septadas y no septadas, escaso parénquima axial y presencia de maderas estratificadas. También este autor reconoce varios patrones de crecimiento secundario en Cactoideae; en algunas especies de esta subfamilia el desarrollo temprano del cámbium vascular resulta en la formación de un cilindro

de xilema secundario, en otras existe un retraso en el desarrollo del cámbium interfascicular y mientras éste se desarrolla, los radios primarios son reemplazados por radios multiseriados y algunas veces por elementos axiales hasta que se forma el cilindro completo. En otras, como *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb. y *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, el xilema secundario se desarrolla como un sistema de fascículos discretos que forman un anillo continuo, conforme los fascículos individuales aumentan en tamaño por crecimiento secundario, se forma también un cilindro completo por acción del cámbium interfascicular, reteniendo así una condición juvenil en la parte superior del tallo.

Para el caso específico de la tribu Cacteeae se ha estudiado el xilema secundario de menos del 10 % de sus miembros y se menciona que en esta tribu predominan las maderas con traqueidas de banda ancha o parénquima (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons Rodríguez, 1998); así como maderas dimorfas en *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose, *Echinocactus platyacanthus* Link & Qtto, *Ferocactus histrix* (DC.) G.E.Linds. (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998) y otras variantes cambiales como la fragmentación del xilema por parénquima axial y la formación de peridermis en la región del xilema secundario (Terrazas, datos sin publicar).

La evolución del xilema secundario en Cactaceae al igual que otras angiospermas implica no solo cambios en el tipo de madera sino cambios cuantitativos y cualitativos en las características celulares de la madera (Mauseth

y Plemons-Rodríguez, 1998; Carlquist, 2009). En la madera monomórfica fibrosa presente en *Pereskia* existe una correlación altamente significativa y proporcional entre el diámetro de los elementos de vaso y la proporción de fibras; entre más fibrosa es la madera el diámetro de los elementos de vaso es mayor. Por el contrario, en las especies con maderas dimórficas y generalmente más suculentas como *Echinocactus platyacanthus* (con una fase fibrosa y otra parenquimatosa) o monomórficas (exclusivamente con traqueidas de banda ancha) existe una alta correlación inversamente proporcional entre el diámetro de los elementos de vaso y la dureza de la madera proporcionada por la cantidad de fibras o traqueidas de banda ancha (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998).

Desde los trabajos de Sanio, en el siglo antepasado, se ha estudiado la ontogenia de la madera, llamándola variación radial. Esta variación radial se expresa por diferencias en la longitud y diámetro de los elementos traqueales (traqueidas, elementos de vaso y fibras) que se interpretan como maduración cambial. Así, la madera juvenil (cercana a médula) presenta fluctuaciones amplias en los tamaños celulares, mientras que cerca del cámbium vascular tienden a ser menores. Se reconocen tres tendencias ontogenéticas en diferentes grupos de plantas que explican la maduración cambial. En *Sequoia sempervirens* Endl. (Bailey y Faull, 1934) y *Pinus sylvestris* L. (Sanio, 1872 en Panshin y De Zeeuw, 1980) hay un aumento de la longitud de las fibras o traqueidas y posteriormente una estabilización en dirección de médula a corteza. Mientras que en *Liriodendron tulipiferum* L. (Foulger et al., 1975) hay un incremento de la longitud celular hasta llegar a un límite desde el cual inicia un decremento gradual y en *Thuja plicata*

Donn (Wellwood y Jurazs, 1968) hay un incremento gradual en dirección de médula a corteza. Más recientemente, Olson (2007) enfatiza la importancia de estudiar la ontogenia de la madera para reconocer diferentes procesos evolutivos.

Para el caso de la familia Cactaceae se conocen las tendencias ontogenéticas de los elementos de vaso y las fibras de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeb. y ambos tipos celulares aumentan en longitud conforme aumenta la acumulación de madera, o sea la edad de la planta (Bernal-Salazar y Terrazas, 2005), del mismo modo que en *Thuja plicata* y otros grupos de plantas (Butterfield et al., 1993; Noshiro y Baas, 2000; Noshiro y Suzuki, 2001; Motomura et al., 2007). Sin embargo, se desconoce si la maduración cambial (ontogenia de la madera) en Cactaceae presenta los patrones de variación de los elementos traqueales semejantes a *Neobuxbaumia tetetzo* (Bernal-Salazar y Terrazas, 2005) u otras dicotiledóneas (Panshin y De Zeeuw; 1980; Carlquist, 2001).

Se desconoce si el establecimiento de las variantes cambiales (maderas polimórficas) en Cactaceae se presentan cuando las especies han alcanzado una cierta talla o si están asociadas con una determinada morfología, ya que algunas especies dentro de la familia Cactaceae presentan un cambio de fase temprano y pueden alcanzar una morfología adulta a pesar de que éstas sigan siendo jóvenes, presentando una transición notable de joven a adulto, como aquellas especies en las que el poco crecimiento progresivo que presentan los tallos en edades tempranas las hace más robustas, asemejando la morfología de un individuo adulto. En cambio, en las especies que producirán tallos delgados, hay

una producción inicial de traqueidas de banda ancha y posteriormente un cambio para producir fibras sin presentar una transición joven-adulto aparente ya que florecen mucho tiempo después (Mauseth, 2006). También se desconoce si los cambios en la madera se relacionan con el establecimiento del cámbium vascular y la morfología de los tallos como se observó en *Stenocereus queretaroensis* (F.A.C. Weber) Buxb., especie donde el cambio de traqueidas de banda ancha a fibras ocurre durante la fusión de los tubérculos para formar costillas a las 52 semanas de edad (Loza-Cornejo et al., 2003). Esta modificación se asocia también con un cambio en su metabolismo fotosintético y experimentos adicionales indican que es la edad y no el estrés hídrico el atributo relacionado con esta serie de modificaciones morfo-anatómicas durante el desarrollo temprano en cactáceas (Ayala-Cordero et al., 2006), aunque la exposición a mayor intensidad lumínica acelera este proceso (Hernández-González y Briones-Villarreal, 2007).

Hipótesis

La ontogenia de la madera en la tribu Cacteeae es diferente en especies con morfologías contrastantes y las variantes cambiales existentes en Cacteeae se manifiestan en las etapas más tardías del desarrollo del tallo de las especies.

Objetivos

1) Describir y analizar la madera de cinco tipos morfológicos de la tribu Cacteeae a través de la ontogenia de su madera (variación radial).

2) Evaluar la ontogenia de la madera y sus modificaciones anatómicas con relación a la morfología y tamaño de las especies.

Material y métodos

Se recolectaron individuos reproductivos de cinco especies con morfologías contrastantes de los géneros *Ariocarpus*, *Astrophytum*, *Coryphantha*, *Echinocactus* y *Ferocactus* pertenecientes a la tribu Cacteeae (Cuadro 1). Para cada individuo colectado se registró su altura y diámetro y si presentaban costillas o tubérculos; y cuando costillas, éstas se contabilizaron. Los individuos más grandes de *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus pilosus* se tuvieron que segmentar en campo. Primero se eliminaron todas las costillas y espinas con un serrucho de carpintero para facilitar su manipulación. Enseguida se hicieron tres cortes en sentido tangencial para delimitar un “cubo” con el cilindro vascular al centro (Fig. 1a) y se procedió a la fragmentación del tallo, tomando segmentos de 10 cm de espesor aproximadamente (Fig. 1b). Los segmentos se numeraron del ápice hacia la base y en cada uno de ellos se midió diámetro de la médula, el grosor del xilema y la distancia de la médula a las costillas (Fig. 1b). Los fragmentos se trasladaron al laboratorio. Debido a las características de los individuos más pequeños no hubo necesidad de segmentarlos en campo y se trasladaron completos al laboratorio. En el laboratorio se eliminaron las espinas y con base en su forma de crecimiento y su tamaño se fragmentaron en por lo menos tres fracciones (Cuadro 1). Para todos los individuos fueron separadas por lo menos dos costillas para realizar los ejemplares de herbario (Cuadro 1).

En el segmento basal de cada individuo (Fig. 1a, d), donde se ubica el cuello de la raíz, se registró el diámetro de la médula, grosor del xilema y la distancia de la médula a las costillas (Fig. 1b). Este segmento se dividió en dos a través de la médula y se fijaron en formalina-ácido acético-alcohol-agua (Berlyn y Miksche, 1976) durante 48 h; posteriormente se lavaron con agua y se almacenaron en solución de alcohol etílico, agua y glicerina (1:1:1) para conservar los tejidos y evitar la proliferación de hongos hasta iniciar el procesamiento para realizar la microtecnica o bien los disociados de la madera.

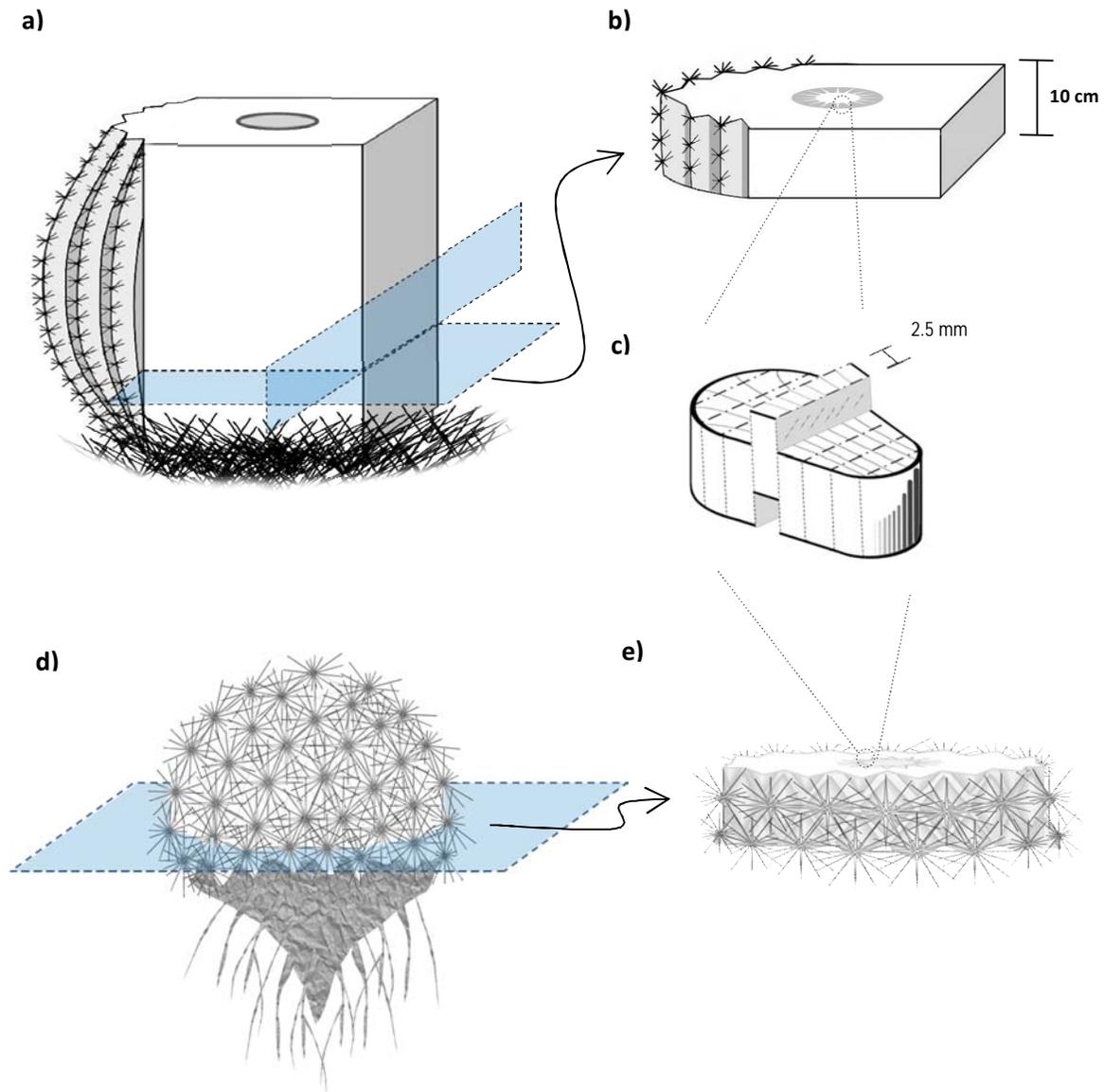


Figura 1. Diagrama que ilustra forma de segmentar los individuos. a) Planos de corte para obtener muestras de la madera en individuos grandes con costillas (*E. platyacanthus* y *F. pilosus*). b) Fragmento de 10 cm con el cilindro vascular al centro. c) Fascículo dividido cada 2.5 mm. d) fragmentación en *Coryphantha clavata* a nivel del cuello de la raíz. e) Fragmento de una región muy pequeña de xilema secundario, de la cual se obtuvieron más de un fascículo para los disociados de la madera.

Cuadro 1. Talla de los individuos, tamaño de xilema secundario y médula en el segmento cercano al cuello de la raíz, procesamiento para disociados. (Ejemplares de herbario se depositaron en MEXU).

	Altura (cm)	Diámetro de la base (cm)	Xilema (cm)	Médula (cm)	Tinción	Longitud del fascículo (cm)	Fragmentación médula-cámbium vascular
<i>Ariocarpus retusus</i> Scheidw							
836-A	10.8	7.7	Disperso	2.5	Azul de toluidina	3.0 * (1)	Reticulada c/0.5cm ²
879-B	18	14	Disperso	8.4	Azul de toluidina	3.0 * (1)	Reticulada c/0.5cm ²
<i>Astrophytum asteria</i> (Zuccarini) Lem.							
846-A	18.7	2.7	2.4	0.2	Azul de toluidina	1.7 (1)	Lineal c/0.25 cm
<i>Coryphantha clavata</i> (Lem. ex Pfeiff.) Lem.							
1705	36	4.8	1.8	0.5	Azul de toluidina	1 (3)	Lineal c/0.25 cm
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto							
880	31.6	9.6	1.8	0.3	Safranina & Verde rápido	1 (1)	Lineal c/0.25 cm
1679-A	13.5	16	2.5	2	Safranina & Verde rápido	1.2 (1)	Lineal c/0.25 cm
1848 **	90	-----	-----	Hueca	Safranina & Verde rápido	2.75 (1)	Lineal c/0.25 cm
1850 **	115	67	2.6	8.4	Safranina & Verde rápido	3 (1)	Lineal c/0.25 cm
<i>Ferocactus pilosus</i> (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm							
827 ***	80	31.3	3.1	2.9	Safranina & Verde rápido	2.04 (1)	Lineal c/0.25 cm
890 ***	118	28	2.4	2	Safranina & Verde rápido	2.75 (1)	Lineal c/0.25 cm

* El xilema en estos individuos se observó fragmentado por lo que la longitud no corresponde a un fascículo sino al diámetro del cilindro vascular completo.

** Individuos que se cortaron con el micrótopo de deslizamiento debido a la dureza y tamaño de los fascículos vasculares.

() Entre paréntesis se indica el número de fascículos disociados.

Disociados de la madera

Dependiendo del tamaño del cilindro vascular y de sus fascículos, se separó uno o más fascículos de xilema secundario (Cuadro 1). Cada fascículo se midió de médula a cámbium vascular y se marcó en dicha dirección con un plumón indeleble cada 0.25 cm (Fig. 1c). Cada segmento se cortó con una navaja desechable (Leica, RP918) para micrótopo y se depositó en tubos de plástico Eppendorf de 2 ml debidamente etiquetados. En el caso de *Ariocarpus retusus*, primero se identificó la parte más cercana a la raíz excluyendo las raíces laterales y se realizó un corte transversal para poder obtener la región con mayor acumulación de xilema secundario (Fig. 2a). Se observó, tanto en el corte transversal inicial como en los cortes al micrótopo, que el xilema secundario no forma fascículos distintivos. A medida que el xilema secundario se acumula, éste se fragmenta por cavidades de mucílago, de modo que los fascículos vasculares no siguen una trayectoria recta y es común encontrarlos desviados sin patrón definido, rodeados parcialmente por dichas cavidades (Fig. 2b, c). Debido a estas características fue necesario estudiar el cilindro vascular en sentido radial y tangencial para deducir la dirección que siguen los fascículos por medio de la similitud entre la longitud y diámetro de sus células. Por ello, se utilizaron dos secciones equivalentes a 1/5 del perímetro del cilindro vascular, cada una con 0.4 cm de espesor (Fig. 2d), mismas que se fragmentaron siguiendo una retícula de 0.5 cm² para abarcar la mayor cantidad de xilema secundario, el contenido de cada cuadrante fue separado en tubos de plástico Eppendorf etiquetados de acuerdo al abecedario en dirección médula a córtex (Fig. 2e).

A cada tubo de plástico se le agregó la solución de Franklin (peróxido de hidrogeno, agua destilada, ácido acético glacial; 1:1:1; Franklin, 1946) o la solución de Jeffrey (10% de ácido crómico, 10% de ácido nítrico, 80% agua; Berlyn y Miksche, 1976) para disociar el tejido (Cuadro 1). Para las partes más suaves y cercanas a la médula se utilizó solución de Franklin; para las más duras y cercanas al cámbium vascular se utilizó la solución de Jeffrey. Para acelerar el proceso de separación los tejidos se colocaron en una estufa a 50° C durante tiempo variable dependiendo de la dureza de los tejidos. Los más suaves y cercanos a la médula durante 4-5 h; las más duras y cercanas al cámbium vascular de 24-48 h. Asimismo se sometieron a vibraciones durante 20-30 minutos en un sonicador marca Branson 2000[®] para completar la separación de las células.

Una vez disociados completamente, los elementos del xilema secundario se lavaron con agua y se deshidrataron con cambios sucesivos de alcohol etílico al 50 %, 70 % y 90 %, posteriormente se tiñeron con safranina (2 h) y montaron con resina sintética para tener preparaciones permanentes (Cuadro 1). Para algunas especies los disociados se tiñeron exclusivamente con Azul de Toluidina acuosa al 0.1 % durante 12 h y se montaron temporalmente (Cuadro 1).

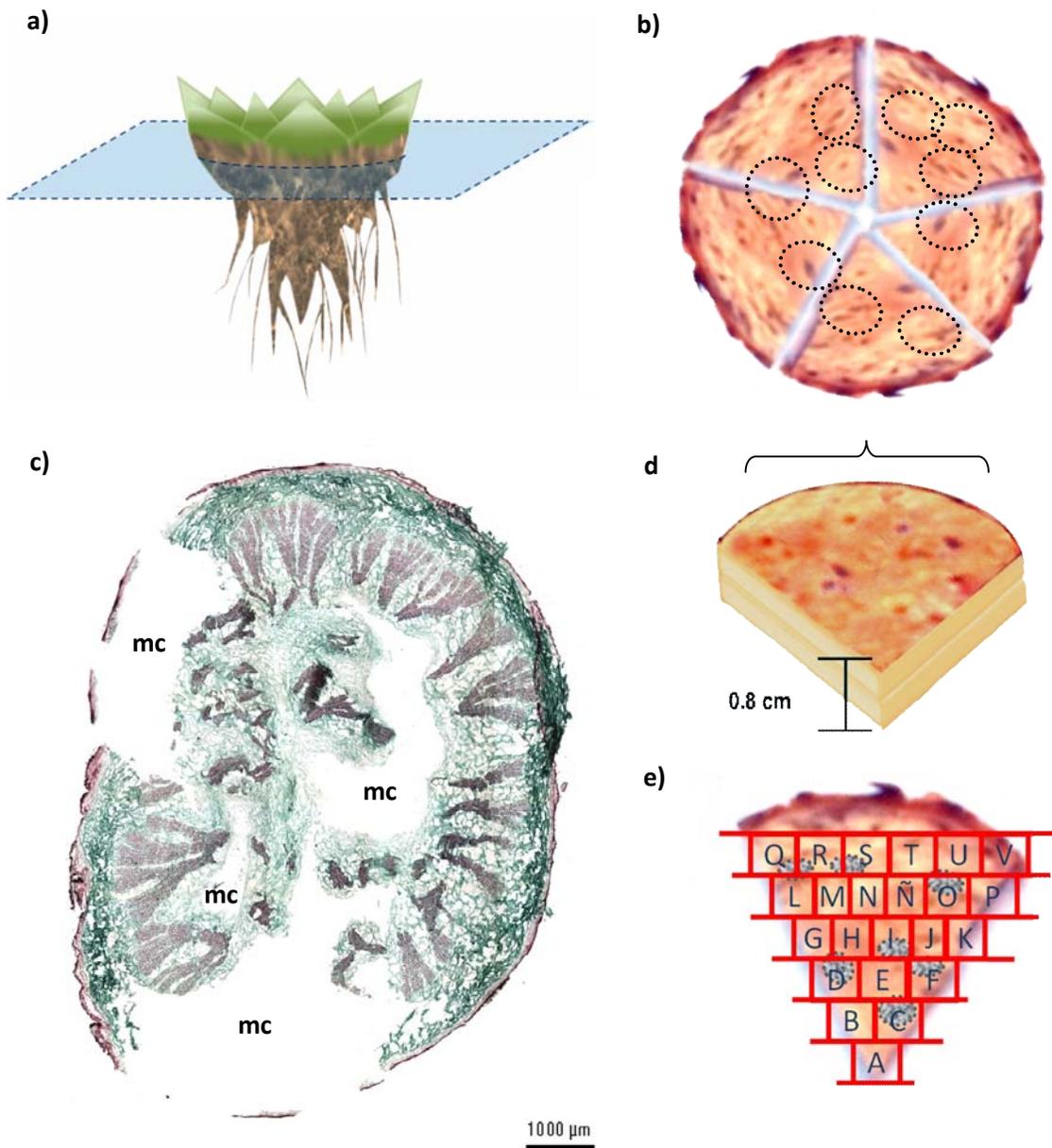


Figura 2. Procesamiento de *Ariocarpus retusus*. a) Corte transversal primario para ubicar el cuello de la raíz. b) Vista transversal de la región donde se concentra la madera. c) Corte transversal del tallo de *A. retusus*. d) Segmentos para obtener los disociados en sentido transversal y tangencial correspondientes a 1/5 del perímetro del cilindro. e) Reticula para la segmentación del cilindro y la obtención de los disociados. mc = cavidades de mucilago. Los óvalos sombreados y punteados representan las regiones donde se concentra el xilema secundario.

Microtecnica

Para el caso de *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus pilosus* se realizaron cortes transversales, tangenciales y radiales de 25 a 35 μm de grosor utilizando un micrótomo de deslizamiento. Se deshidrataron con cambios secuenciales de alcohol etílico al 50 %, 70 %, 96 % y se tiñeron con safranina alcohólica (0.5 % safranina, en alcohol etílico 96 %) durante 45 min. Se eliminó el exceso de safranina con un lavado de alcohol etílico al 96 % e inmediatamente se agregaron gotas de verde rápido (0.15 verde rápido, etanol absoluto, aceite de clavo; 1:1:1) durante 20 seg, el exceso de colorante se eliminó con un lavado de alcohol etílico absoluto, después fueron colocadas en xileno durante 2 h para aclarar el tejido (Ruzin, 1999). Finalmente se montaron con resina sintética.

Para el resto de las especies y los individuos juveniles de *E. platyacanthus* y *F. pilosus* se siguió el procesamiento de inclusión en parafina de acuerdo a Loza-Cornejo y Terrazas (1996) y se hicieron cortes transversales, tangenciales y radiales de 18-20 μm , los cuales se tiñeron y montaron en resina sintética.

Cuantificaciones y observaciones

Se midió la longitud y diámetro tangencial de 50 células por tipo celular (traqueidas de banda ancha, elementos de vaso y fibras) para cada posición (cada 2.5 mm en dirección médula-cámbium vascular) con ayuda de un analizador de imágenes (Image-Pro Plus[®] 6.1), adaptado a un microscopio compuesto marca Olympus BX51[®] y una cámara digital (Evolution[™] LC color). Además, se evaluó la distribución de vasos, fibras, traqueidas de banda ancha y radios en los cortes

transversales y longitudinales. Se obtuvieron fotografías tanto de los cortes como de los elementos celulares en disociados para ilustrar su variación. Para la descripción anatómica de los elementos traqueales se siguió la terminología de Bierhorst y Zamora (1965).

Análisis estadístico

Las mediciones de longitud y diámetro celular se ordenaron por individuo y posición en hojas de cálculo independientes con Excel[®] 2007. Se obtuvieron diagramas de caja y bigotes con ayuda del programa Slide Write Plus[®] 5.0 para observar la dispersión, la simetría, la media, la mediana y los límites mínimos y máximos en cada posición del cilindro vascular y construir las gráficas que permitirán entender la variación. Se realizó un análisis exploratorio descriptivo de los datos para conocer su distribución y la estadística básica con ayuda de los paquetes estadístico PASW[®] 18 (SPSS, 2009.) y SAS[®] 9.1 (SAS Institute, 1989). Asimismo se realizó un análisis de correlación de Spearman para conocer el tipo de asociación entre el tamaño de los elementos traqueales y la posición radial que ocupan en el tallo.

Tendencia ontogenética por individuo

Los datos mostraron una dispersión simétrica tanto para la longitud como para el diámetro celular, por lo que se graficó el valor promedio de cada serie de datos y la posición aplicando un ajuste polinómico de tercer grado (cúbico) para obtener las tendencias de la ontogenia del xilema secundario en cada individuo.

Tasas de crecimiento entre especies

Con el propósito de comparar la variación de la longitud celular a través de la ontogenia e inferir la tasa de crecimiento entre especies, se realizó un análisis de la varianza para los elementos de vaso, por medio de la prueba t de Student para igualdad de medias y la prueba de Levene para igualdad de varianzas basado en la mediana como valor central, ya que se ha observado que los valores de potencia son adecuados (Correa et al., 2006).

Resultados

Tipos morfológicos de los tallos

Los tallos de los individuos estudiados se catalogaron dentro de cinco tipos morfológicos diferentes (Fig. 3). *Ariocarpus retusus* posee un tallo muy compacto, más ancho que alto, a nivel del suelo, con tubérculos en la parte más superficial y se le asignó la forma globosa-depresa con tubérculos. *Astrophytum asterias* tiene un tallo corto igualmente ancho que alto que sobresale poco por encima del nivel del suelo, con costillas amplias poco pronunciadas, globoso-depreso con costillas. *Coryphantha clavata* presenta un tallo cilíndrico con tubérculos, más alto que ancho, sobresale del nivel del suelo, forma cilíndrica tuberculada. *Echinocactus platyacanthus* posee un tallo columnar que sobresale totalmente por encima del nivel del suelo, a menudo aproximadamente igual en ancho y en alto, aunque los individuos más grandes son ligeramente más altos que anchos, con costillas muy pronunciadas que aparentemente se fusionan en la parte basal del tallo por el desarrollo de la peridermis. *Ferocactus pilosus* tiene un tallo cilíndrico, más alto

que ancho, en los individuos más grandes suele ser tres veces más alto que ancho con costillas muy pronunciadas, columnar con costillas. Las especies con tallos columnares suelen sobrepasar fácilmente los 150 cm de altura y aunque ambas especies son columnares con costillas, el grado de succulencia, el número de costillas y la altura de éstas son mayores en *E. platyacanthus*. Además, los tallos juveniles muestran modos de crecimiento diferentes entre ambas especies; los individuos de *E. platyacanthus* tienden a incrementar primeramente su diámetro, siendo los individuos más jóvenes un poco más anchos que altos y los adultos más longevos suelen ser generalmente hasta dos veces más altos que anchos. Por otro lado, los tallos juveniles de *F. pilosus* son generalmente más altos que anchos incluso en las etapas juveniles de su desarrollo.

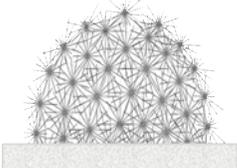
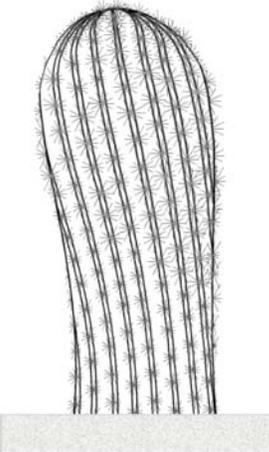
Forma del tallo	Especie / Tipo morfológico	Altura por individuo (cm)	Diámetro en la parte más ancha del tallo (cm)
	<i>Ariocarpus retusus</i> (Depreso con tubérculos)	836 = 10.8* 879 = 18.0*	836 = 7.7 879 = 14.0
	<i>Astrophytum asterias</i> (Depreso con costillas)	846 = 18.7	846 = 18.1
	<i>Coryphantha clavata</i> (Cilíndrico con tubérculos)	1705 = 36.0	1705 = 19.6
	<i>Echinocactus platyacanthus</i> (Columnar con costillas)	880 = 31.6 1679 = 13.5 1848 = 90.0 1850 = 115.0	880 = 23.0 1679 = 16.0 1848 = 62.0 1850 = 68.0
	<i>Ferocactus pilosus</i> (Columnar con costillas)	827 = 80 890 = 118	827 = 32.0 890 = 34.0

Figura 3. Tipología morfológica de los tallos en las especies estudiadas y medidas de los individuos. * incluye la parte subterránea.

Descripción anatómica de la madera

Se encontraron maderas no fibrosas con traqueidas de banda ancha (TBA) y abundante parénquima en *Ariocarpus retusus* y *Astrophytum asterias*. *Coryphantha clavata* posee madera con elementos de vaso y escasos manchones de fibras embebidos en una matriz de traqueidas de banda ancha. *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus pilosus* poseen maderas fibrosas con abundantes vasos y las traqueidas de banda ancha exclusivamente en las regiones más cercanas a médula (Fig. 4).

Ariocarpus retusus. El xilema secundario consta de una matriz de TBA y vasos, con algunas células de parénquima axial y radios secundarios (Fig. 5a), fragmentados principalmente en las áreas más cercanas a la médula donde presentan desviaciones muy marcadas sin ningún patrón definido y rodeados por cavidades de mucílago (Figs. 2c, 5c). En vista transversal, es difícil distinguir entre vasos y TBA excepto por el diámetro de los elementos de vaso que frecuentemente es mayor al de las traqueidas. Los elementos de vaso frecuentemente se agrupan de 2-3 y presentan placas de perforación simple, engrosamientos helicoidales homogéneos y escasamente anulares en la pared secundaria (Figs. 5b, 8a), las paredes primarias son muy delgadas y las punteaduras intervasculares no son observables al microscopio de luz convencional; sin embargo, son muy similares al tipo morfológico que describieron Bierhorst & Zamora (1965) dentro del metaxilema tardío de algunas dicotiledóneas; su longitud fluctúa de 54.78 – 514.63 μm y el diámetro de 12.20 –

64.84 μm . Las TBA presentan engrosamientos anulares y helicoidales (Fig. 5b, 8b), su longitud fluctúa de 111.88 – 512.41 μm y el diámetro de 17.54 – 80.24 μm . Los radios no se observan bien definidos por la gran cantidad de parénquima y las cavidades de mucilago que distorsionan la orientación de las traqueidas de banda ancha y los vasos.

Astrophytum asterias. El xilema secundario consta de TBA y vasos, escaso parénquima axial y abundantes radios con cristales de oxalato de calcio. En vista transversal, es difícil diferenciar los elementos de vaso de las TBA, sin embargo, en vista longitudinal se distinguen los elementos de vasos por tener un diámetro mayor y porque las placas de perforación simples son evidentes (Fig. 5c). Se observan fascículos donde las TBA y los vasos, en algunas áreas, se encuentran muy desviados, pero están bien delimitados por los radios (Fig. 5d), que en vista tangencial tienen de 2-5 células de ancho. Los elementos de vaso presentan placas de perforación simple, pared primaria muy delgada, las punteaduras intervasculares no son visibles al microscopio de luz convencional, las paredes secundarias presentan engrosamientos helicoidales homogéneos, su longitud fluctúa de 81.15 a 437.72 μm , el diámetro de 12.82 a 46.54 μm , generalmente están agrupados de 2 a 3. Las TBA tienen engrosamientos anulares y helicoidales, desviadas sin patrón definido (Figs. 5d, 8d), su longitud fluctúa de 145.24 a 486.74 μm y el diámetro va de 16.59 a 48.09 μm . Los radios son ondulados cerca de médula por el grado de distorsión en la orientación de las TBA y los vasos.

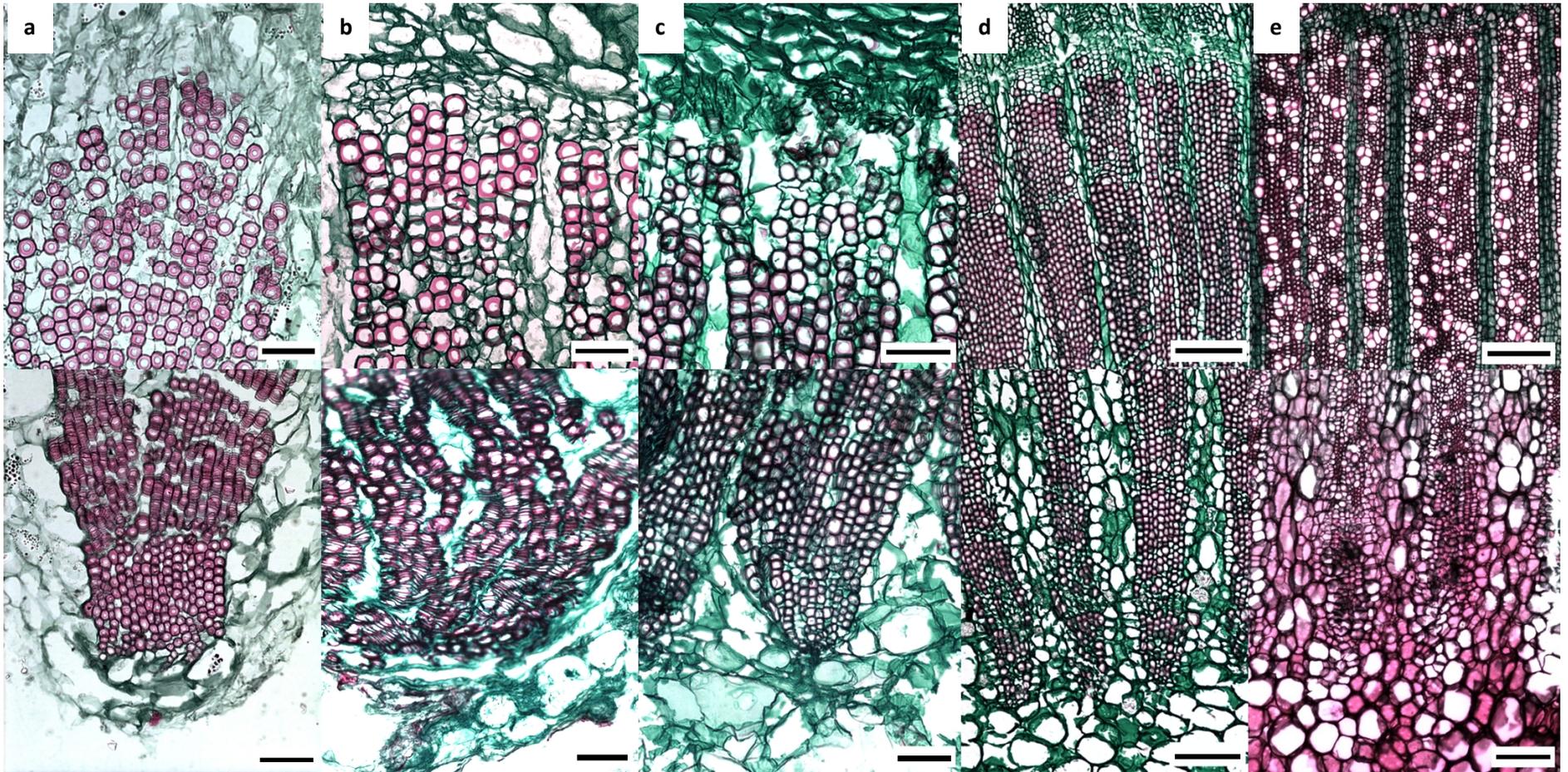


Figura 4. Xilema secundario de las cinco especies estudiadas cerca de cámbium vascular y de médula, cortes transversales. a) *Ariocarpus retusus* y b) *Astrophytum asterias*: Maderas no fibrosas. c) *Coryphantha clavata*: Madera no fibrosa con escasos manchones de fibras. d) *Echinocactus platyacanthus*, e) *Ferocactus pilosus*: Maderas fibrosas. Arriba = Cámbium vascular. Abajo = Médula. Barras = 100 μ m.

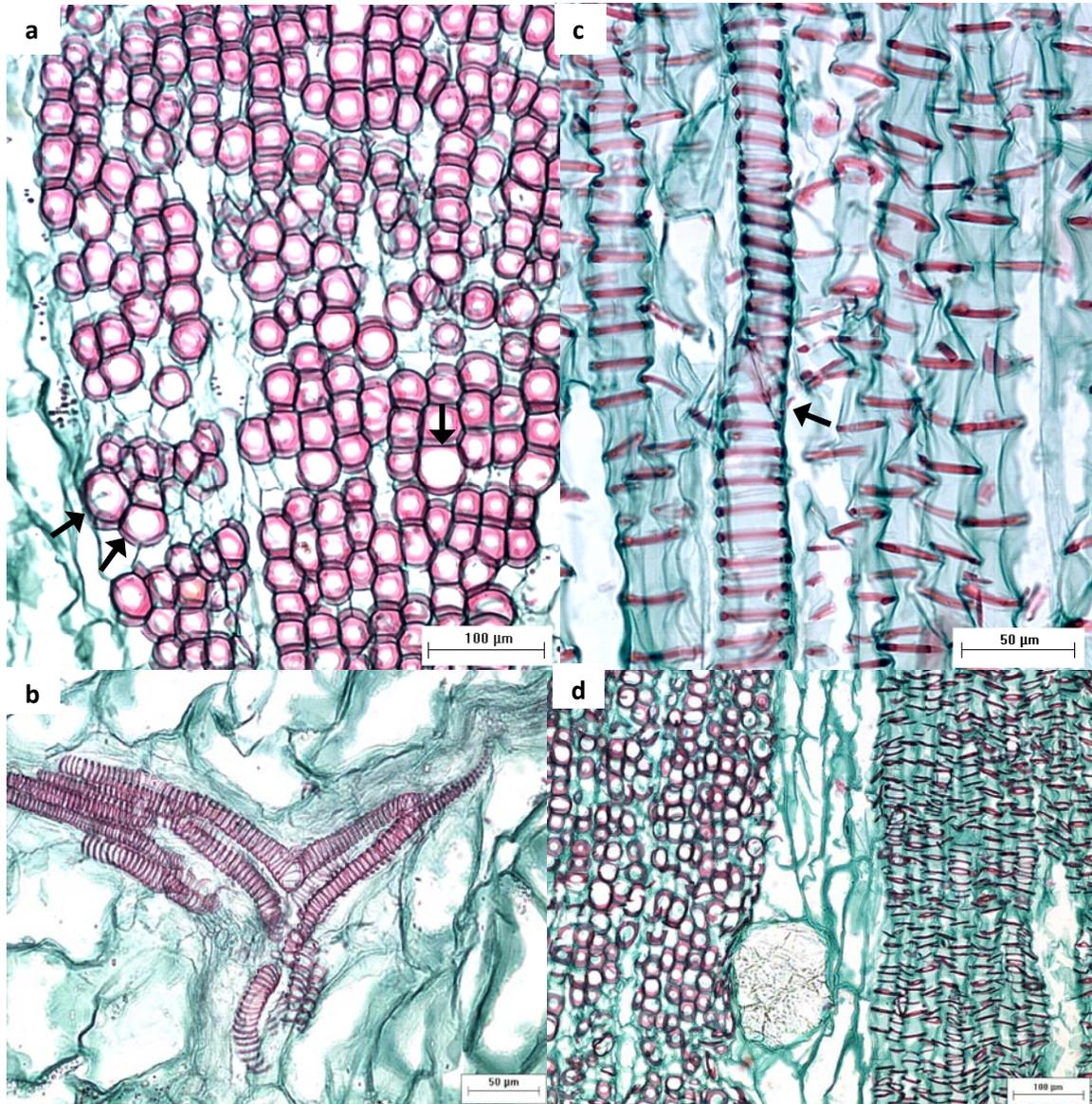


Figura 5. Xilema secundario no fibroso. a, b: *Ariocarpus retusus*. a) Abundantes TBA con parénquima axial y elementos de vasos (flechas), corte transversal. b) Desviación de los elementos traqueales, corte tangencial. c d: *Astrophytum asterias*. c) Elementos de vaso (flecha, placas de perforación simple) rodeados por TBA, corte tangencial. d) Desviación de las traqueidas de un fascículo (derecha) 90° con respecto del fascículo más cercano (izquierda) y radios con cristales de oxalato de calcio, corte transversal.

Coryphantha clavata. El xilema secundario está formado en su mayoría por TBA, vasos, escasos manchones de fibras y abundantes radios secundarios que se dilatan. Los fascículos a menudo están formados por vasos y bandas de TBA muy estrechas en las partes más cercanas a la médula e incluso cerca del cámbium vascular (Fig. 6a, b). Generalmente, los radios están bien delimitados y presentan abundantes cristales de oxalato de calcio, en corte tangencial tienen de 3 a 5 células de ancho. Hay zonas cerca de la médula donde las hileras de TBA y vasos se fragmentan por la dilatación del parénquima axial y radial que puede encontrarse en la región media del fascículo y las bandas aparecen como manchones (Fig. 6c). Los elementos de vaso a menudo se distribuyen en grupos de 2 a 4 con dirección radial, tienen placas de perforación simple, paredes primarias lignificadas, punteaduras intervasculares escalariformes y los más cercanos a la médula tienen paredes secundarias con engrosamientos helicoidales (Fig. 8e), su longitud fluctúa de 66.63 a 447.61 μm y el diámetro de 14.66 a 75.01 μm . Las TBA tienen engrosamientos helicoidales (Fig. 8f), su longitud fluctúa de 85.18 a 435.58 μm y el diámetro de 16.88 a 49.58 μm . Las fibras son libriformes no septadas, con punteaduras simples (Fig. 8g) y pared celular de 2.5 a 3.5 μm de grosor que ocurren en manchones por todo el xilema pero mayormente en la parte más cercana al cámbium vascular (Fig. 6d). Los radios son ondulados por el grado de distorsión en la orientación de las TBA y los vasos son ondulados como producto de la dilatación del parénquima.

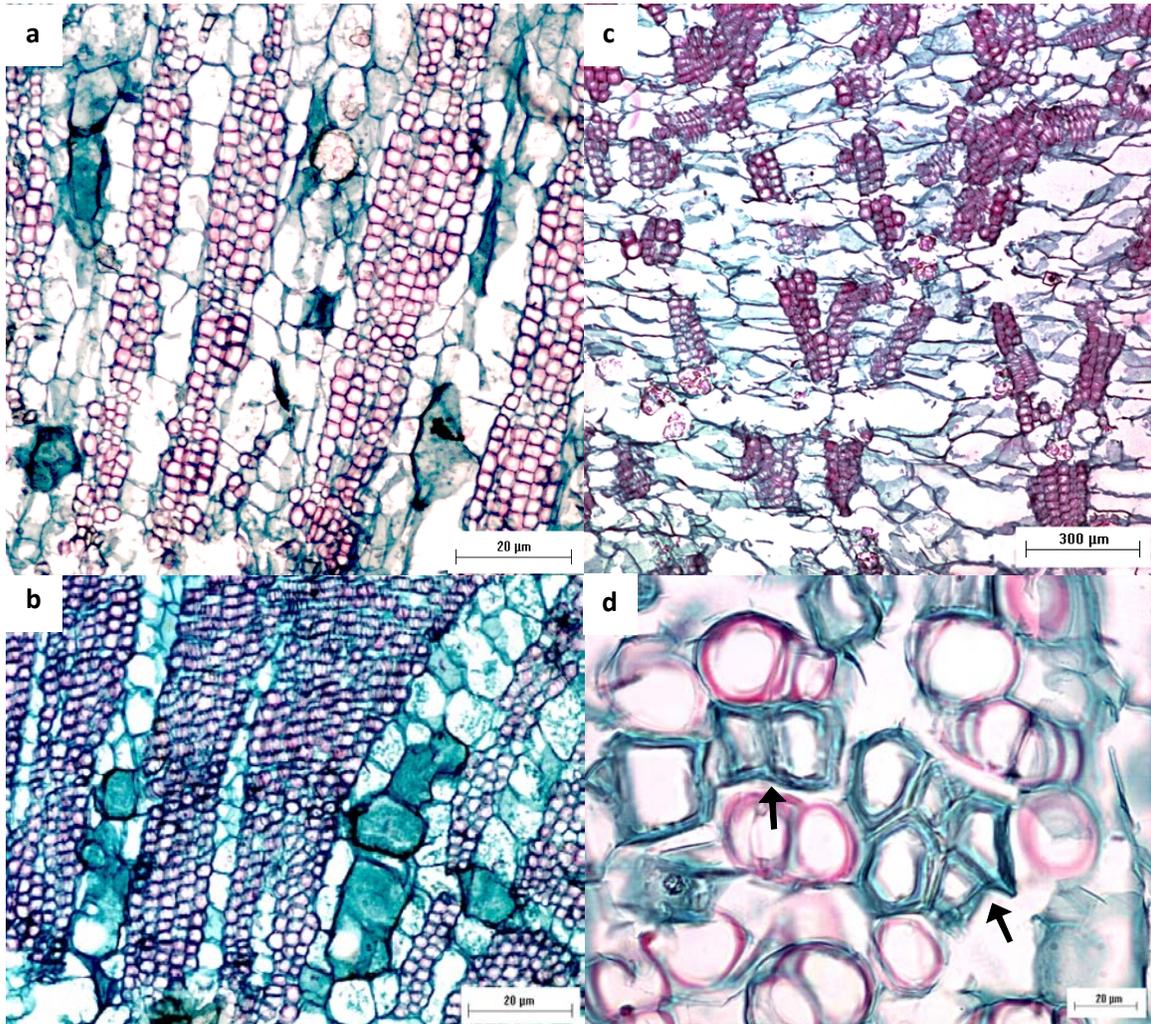


Figura 6. Xilema secundario de *Coryphantha clavata*, cortes transversales. a, b) Fascículos vasculares con TBA abundantes y escaso parénquima axial delimitados por radios con abundantes cristales. a, cerca de cámbium vascular, b, cerca de médula. c) Traqueidas de banda ancha cerca de médula. d) Manchones de fibras dentro de una matriz de traqueidas de banda ancha.

Echinocactus platyacanthus. El xilema secundario presenta porosidad difusa, sin anillos de crecimiento (Fig. 7a). Los fascículos constan principalmente de fibras, vasos generalmente agrupados de 2 a 6 y dispuestos en bandas tangenciales con escaso parénquima paratraqueal vasicéntrico y escasas TBA distribuidas heterogéneamente en los primeros 1.5 cm cercanos a la médula (Fig. 4d). Los fascículos están separados por abundantes radios con células no lignificadas, de 3 a 9 células de ancho vistos en corte tangencial. Los elementos de vaso presentan una gran variación morfológica (Fig. 8h), con placas de perforación simple, a veces hasta 3 placas de perforación por elemento de vaso que corresponden a las células perforadas de radio; las punteaduras intervasculares son escalariformes y pseudoescalariformes (Fig. 7c), su longitud varía de 68.78 a 579.20 μm y el diámetro de 12.26 a 94.33 μm . En los disociados se encontraron fragmentos de vaso circulares con fibras asociadas, en los cortes transversales se observaron algunos en sentido vertical (Fig. 7b). Las TBA presentan engrosamientos helicoidales con paredes primarias delgadas (Fig. 8i), su longitud varía de 73.98 a 440.90 μm y el diámetro de 12.51 a 55.81 μm . Las fibras son libriformes, no septadas (Fig. 8j), algunas presentan engrosamientos helicoidales, el grosor de sus paredes fluctúa de 3.60 a 4.23 μm , su longitud varía de 151.61 a 886.55 μm y el diámetro de 7.88 a 54.00 μm . Los radios son multiseriados heterogéneos con células procumbentes, cuadradas, erectas y presentan una gran cantidad de cristales de oxalato de calcio.

Ferocactus pilosus. El xilema secundario presenta porosidad difusa sin anillos de crecimiento evidentes, los fascículos constan principalmente de fibras, vasos generalmente agrupados de 3 a 8 dispuestos en hileras radiales con escaso parénquima paratraqueal vasicéntrico (Fig. 7d, e), además, se observa una transición de TBA a fibras en los primeros 1.25 cm cercanos a la médula (Fig. 4e). Los fascículos se separan por radios de células no lignificadas, de 5 a 8 células de ancho vistos en corte tangencial. Los elementos de vaso presentan placas de perforación simple, punteaduras intervasculares escalariformes y pseudoescalariformes (Fig. 8k), los más cercanos a la médula tienen engrosamientos helicoidales en las paredes secundarias, la longitud varía de 78.14 a 440.82 μm y el diámetro de 12.98 a 91.22 μm . Las TBA presentan engrosamientos helicoidales con paredes primarias muy delgadas (Fig. 8l), su longitud varía de 91.95 a 383.15 μm y el diámetro de 25.99 a 64.75 μm . Las fibras son libriformes, no septadas (Fig. 8m) con paredes de 3.0 a 5.0 μm de grosor, su longitud varía de 151.61 a 886.55 μm y el diámetro de 7.88 a 54.00 μm . Los radios son multiseriados heterogéneos, altos, con células cuadradas y mayormente erectas (Fig. 7f).

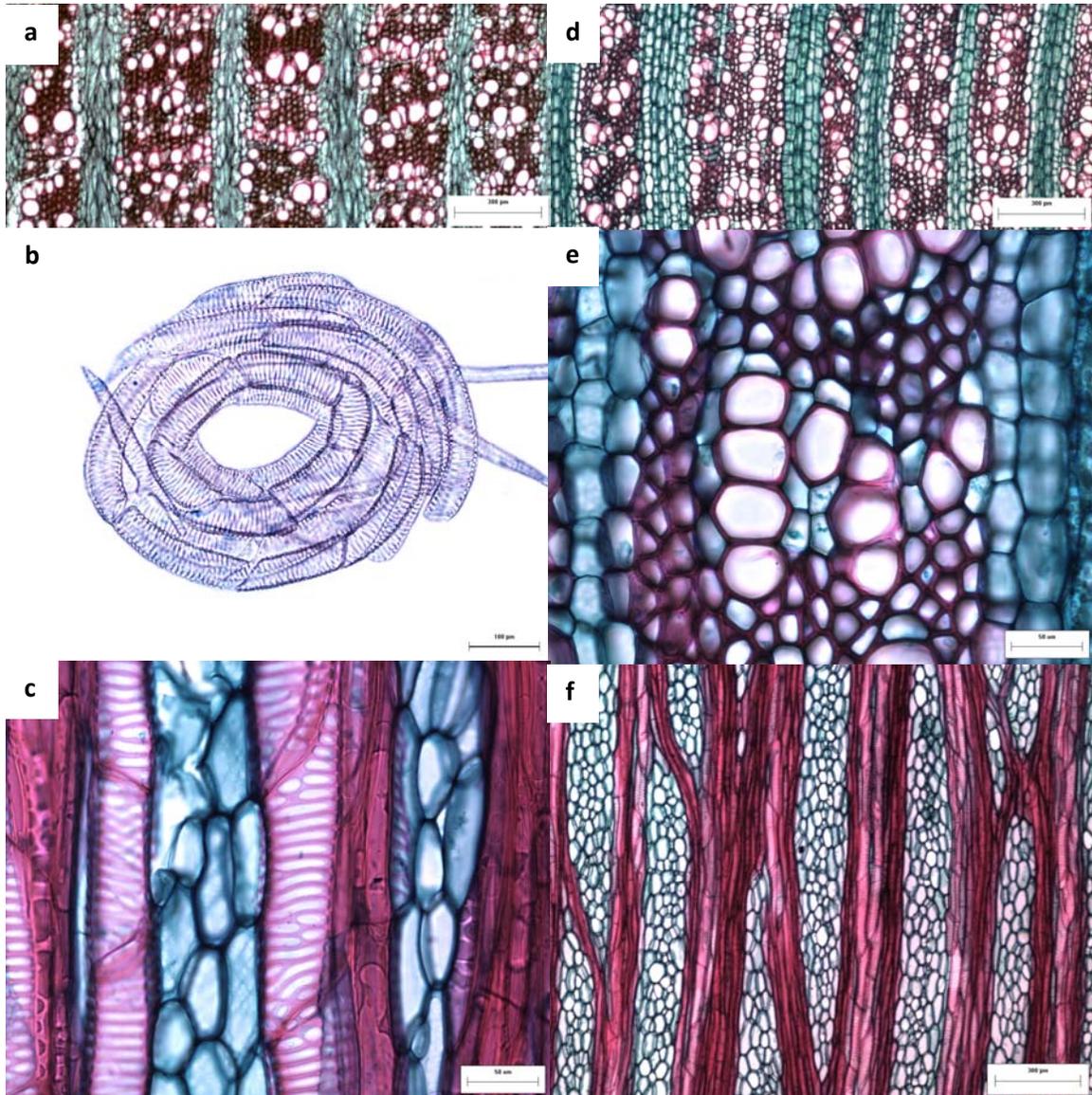


Figura 7. Xilema secundario fibroso. a-c) *Echinocactus platyacanthus*. a) Vasos en bandas tangenciales embebidos en una matriz de fibras. b) Elementos de vaso circulares vistos en disociados. c) elementos de vaso con punteaduras pseudoescalariformes y células de radios triseriados no lignificados. d-f) *Ferocactus pilosus* d) Vasos en hileras radiales embebidos en una matriz de fibras. e) Detalle de vasos y parénquima paratraqueal escaso. f) Radios multiseriados.

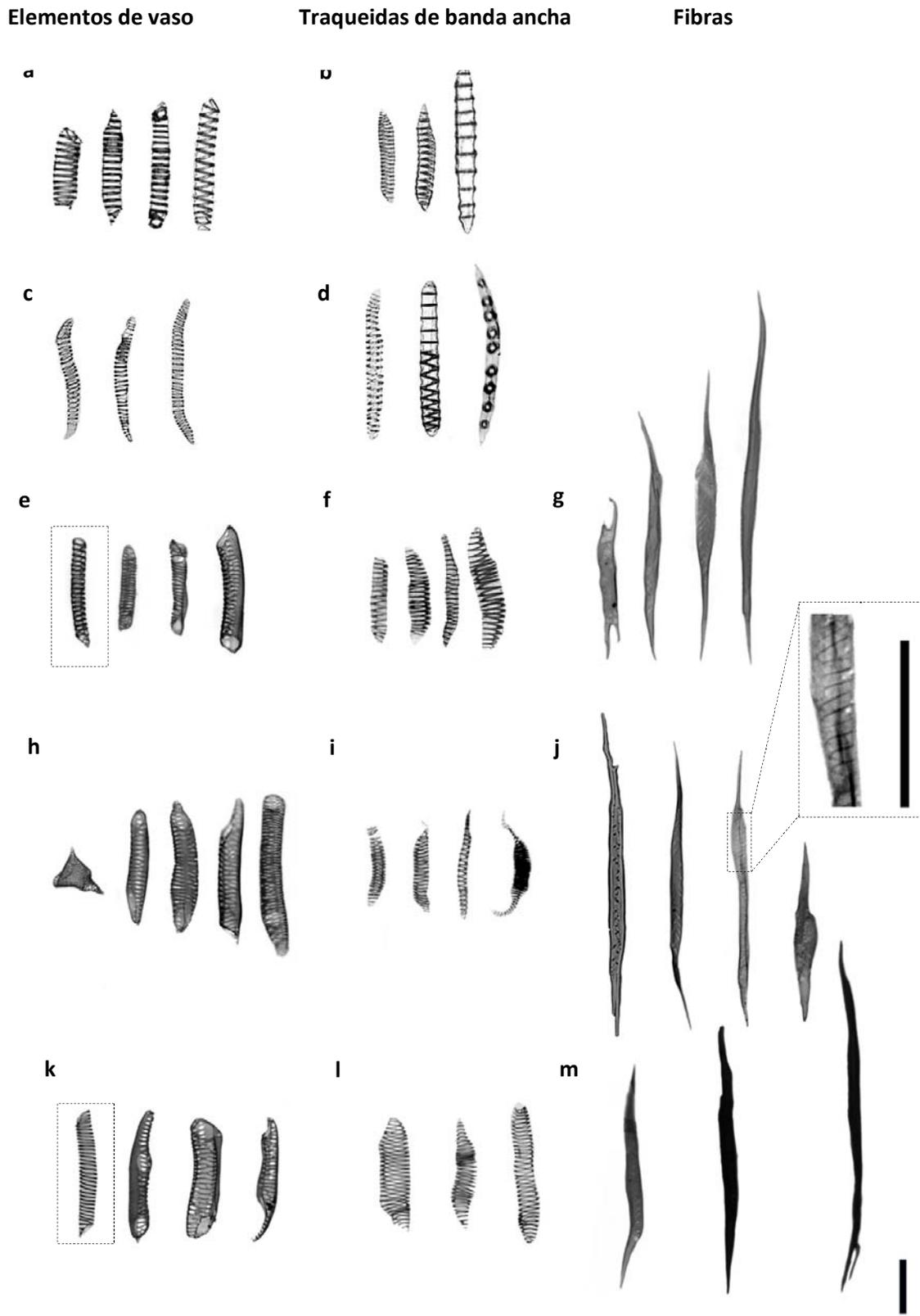


Figura 8: Variación morfológica de los elementos traqueales en el xilema secundario. a, b) *Ariocarpus retusus*. c, d) *Astrophytum asterias*. e, f, g) *Coryphantha clavata*. h, i, j) *Echinocactus platyacanthus*. k, l, m) *Ferocactus pilosus*. Barras=100 μ m. En e y k se muestran en recuadros punteados los elementos de vaso de la madera más cercana a la médula. En j se muestra un acercamiento de los engrosamientos helicoidales de las fibras.

Ontogenia de la madera

El espesor de los fascículos vasculares de xilema secundario a la altura de la base del tallo fue distinto entre los individuos estudiados, fluctuó de 1 a 3 cm (Cuadro 1), por lo que el número de posiciones en las gráficas de maduración varió de 4-12 dependiendo del tamaño de los fascículos vasculares.

Los análisis de correlación de Spearman revelaron que algunos de los caracteres evaluados estuvieron correlacionados con la posición que ocupan en el xilema secundario en sentido radial (Cuadro 2). La longitud de los elementos de vaso estuvo correlacionada positiva o negativamente con la posición que ocupan dentro del xilema secundario en sentido radial.

La longitud de las TBA y la posición estuvieron correlacionadas positivamente en *A. retusus*, *A. asterias* y un individuo de *E. platyacanthus*, pero negativamente en *F. pilosus*. La longitud de las fibras no se correlacionó con la posición excepto para uno de los dos individuos de *F. pilosus* (Cuadro 2).

Por otro lado, el diámetro de los elementos de vaso y la posición estuvieron correlacionados en la mayoría de los géneros excepto en *A. asterias* y dos individuos de *A. retusus*. El diámetro de las TBA y la posición no se correlacionaron significativamente, pero el diámetro de las fibras mostró correlación significativa con la posición en el xilema secundario en los géneros con tallos más grandes (Cuadro 2).

Cuadro 2. Correlaciones de Spearman para las especies estudiadas. En *A. retusus* los individuos fueron seccionados por duplicado. Parte superior = 1, parte inferior = 2.
 * = Correlación significativa al nivel 0.01 (bilateral), ** = Correlación significativa al nivel 0.001 (bilateral), *** = Correlación significativa al nivel 0.0001 (bilateral).
 N = número total de mediciones por tipo celular, igual para longitud y diámetro. Fib.= fibras, E.V.= elementos de vaso. TBA = traqueidas de banda ancha. Long.= longitud.
 Diám. = diámetro.

Especie / Individuos	Long E.V.	Long TBA	Long Fib.	Diám E.V.	Diám TBA	Diám Fib.
<i>Ariocarpus retusus</i>						
836-1	-0,16* (N= 212)	0,24*** (N= 261)	----	-0,45***	-0,24***	----
836-2	0,20** (N= 300)	0,32*** (N= 263)	----	-0,25***	-0,05 ^{ns}	----
879-1	0,29*** (N= 300)	0,47*** (N= 300)	----	0,05 ^{ns}	0,19**	----
879-2	0,30*** (N= 300)	0,60*** (N= 300)	----	-0,06 ^{ns}	0,36***	----
<i>Astrophytum asterias</i>						
846	0,51*** (N= 313)	0,54*** (N= 350)	----	0,02 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	----
<i>Coryphantha clavata</i>						
1705	-0,44*** (N= 313)	0,03 ^{ns} (N= 313)	-0,01 ^{ns} (N= 313)	-0,25***	0,34***	-0,12*
<i>Echinocactus platyacanthus</i>						
880	-0,04 ^{ns} (N= 200)	0,27*** (N= 300)	0,11 ^{ns} (N= 200)	-0,51***	0,05 ^{ns}	-0,28***
1679	0,30*** (N= 200)	-0,28*** (N= 200)	0,09 ^{ns} (N= 200)	0,56***	0,38***	0,50***
1848	0,24*** (N= 550)	----	0,04 ^{ns} (N= 550)	0,11**	----	0,19***
1850	0,05 ^{ns} (N= 600)	----	0,02 ^{ns} (N= 600)	0,09*	----	0,04 ^{ns}
<i>Ferocactus pilosus</i>						
827	0,25*** (N= 359)	-0,23** (N= 156)	0,22*** (N= 389)	0,50**	0,05 ^{ns}	-0,17**
890	-0,05 ^{ns} (N= 541)	----	0,06 ^{ns} (N= 550)	0,13**	----	0,09*

Variación radial. Los elementos traqueales mostraron varias tendencias en cuanto a la variación radial de sus longitudes y diámetros que se presentan a continuación ordenadas por especie.

Ariocarpus retusus. Se observó que las longitudes y diámetros celulares mostraron una gran similitud con respecto a la distancia de la médula en sentido radial, independientemente del desvío que sufre el tejido vascular debido a las cavidades de mucilago, por lo que se usaron las longitudes y diámetros de los cuadrantes correspondientes a una posición radial (cada 2.5 mm en dirección médula a cámbium vascular) para formar categorías que se graficaron para conocer las tendencias de la variación radial (Cuadro 3).

En las zonas más cercanas a la médula los elementos traqueales no mostraron una variación muy amplia en su longitud; sin embargo, su amplitud de variación aumentó en las partes más cercanas al cámbium vascular (Fig. 9a, b). Por otro lado, el diámetro de los elementos de vaso mantuvo una amplitud de variación constante, pero la variación de las TBA fue más grande en las zonas más cercanas al cámbium vascular (Fig. 9c, d).

La longitud de los elementos de vaso y las TBA se incrementó hasta llegar a un máximo desde el cual se observó un ligero decremento. No obstante, en la parte más cercana al cámbium vascular se volvió a observar un ligero aumento (Fig. 10a, b). El diámetro de los elementos de vaso mostró un patrón de fluctuación similar al de las TBA pero las tendencias fueron contrarias; mientras los elementos de vaso aumentan en diámetro al inicio de la ontogenia y después

decrecen al final, las TBA tienden a incrementarlo al final de la ontogenia (Fig. 10c, d). El ajuste polinómico de tercer grado empleado para obtener las tendencias de éste y los demás individuos mostró ser el modelo más explicativo.

Cuadro 3. Cuadrantes que se usaron para obtener una categoría y conocer la variación radial de *A. retusus*. En cada categoría se escogieron 50 mediciones para cada tipo celular, mismas que se graficaron para obtener las tendencias de variación radial.

Cuadrantes promediados	Categoría / posición	Distancia desde la médula (mm)
Individuo 836		
A	1	2.5
B + C	2	5.0
D+E+F	3	7.5
G+H+I+J+K	4	10.0
L+M+N+Ñ+O+P	5	12.5
Q+R+S+T+U+V	6	15.0
Individuo 836		
A+B	1	2.5
C+D	2	5.0
E+F+G	3	7.5
H+I+J	4	10.0
K+L+M+N	5	12.5
Ñ+O+P+Q	6	15.0

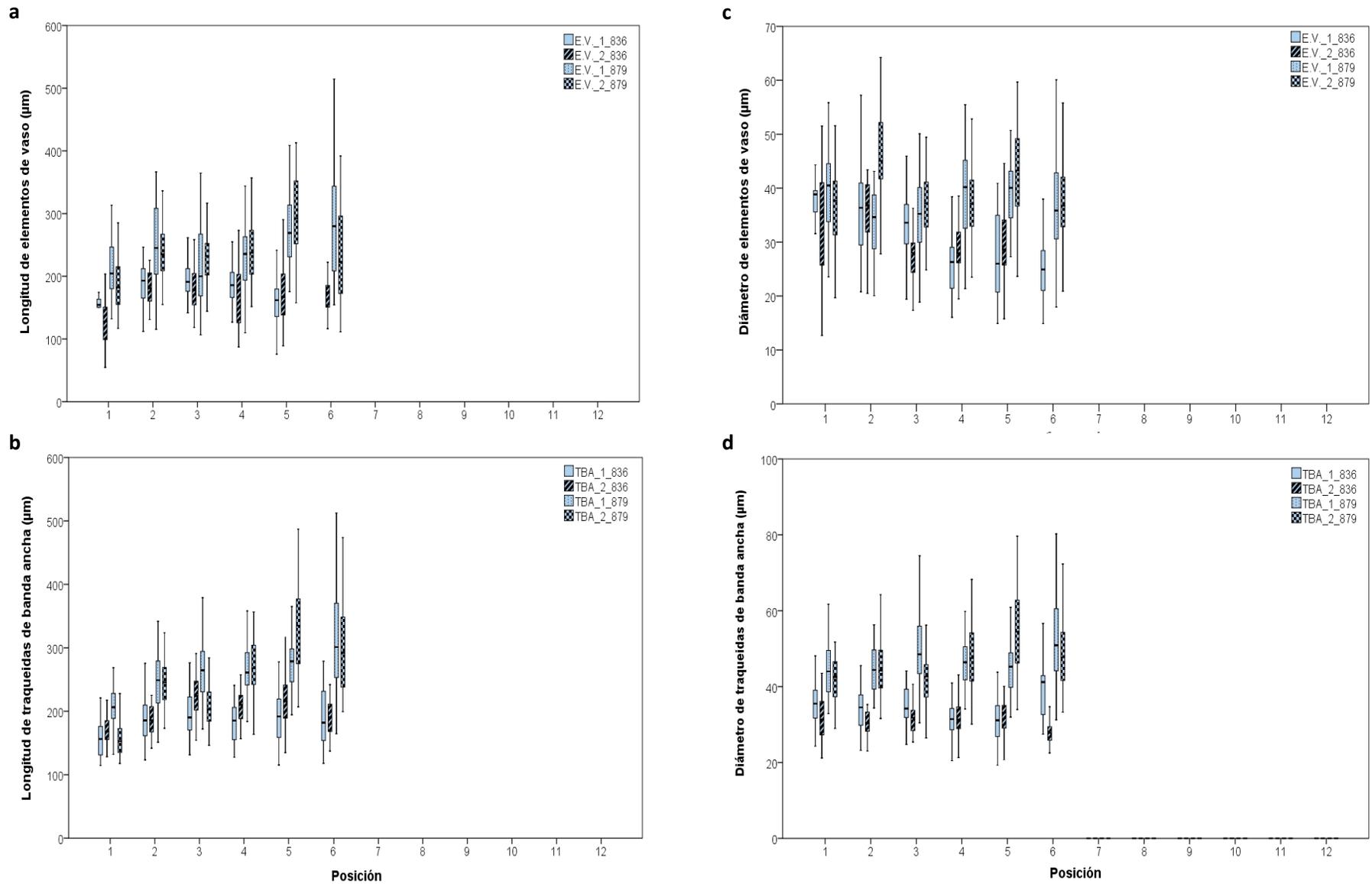


Figura 9. Variación de la longitud y diámetro de los elementos traqueales en *A. retusus*.

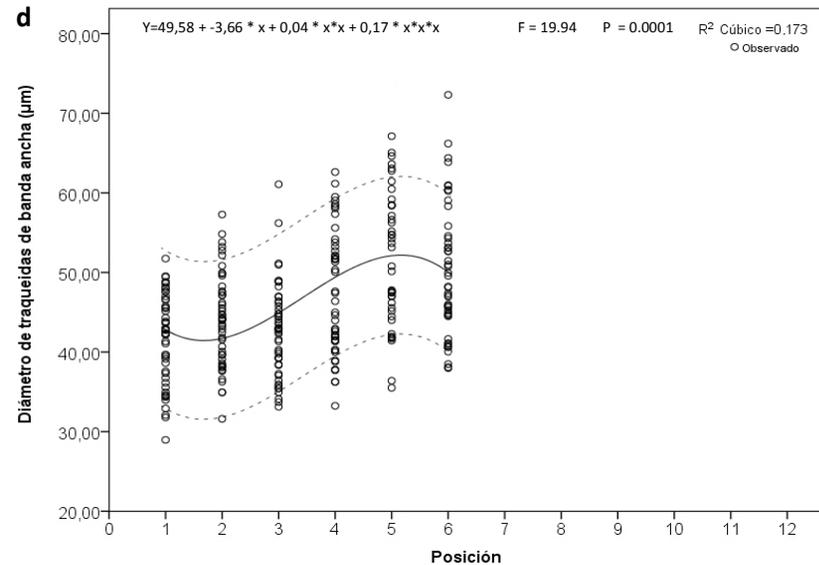
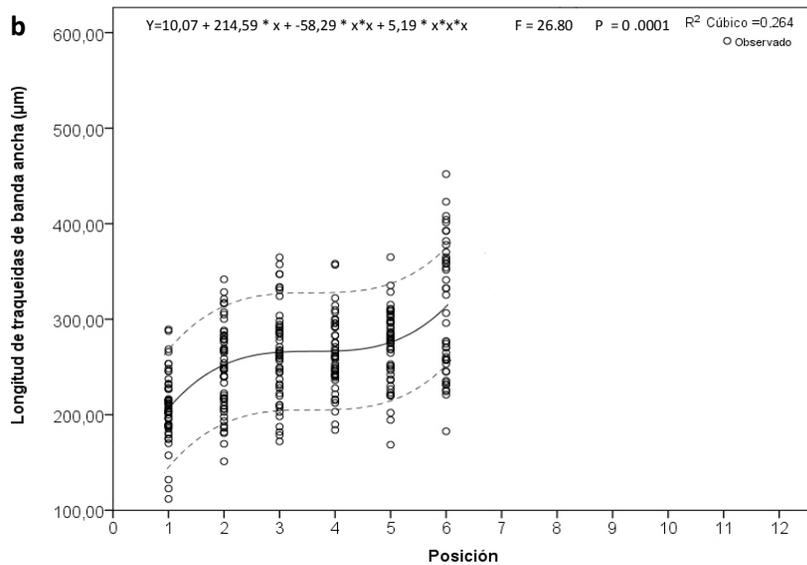
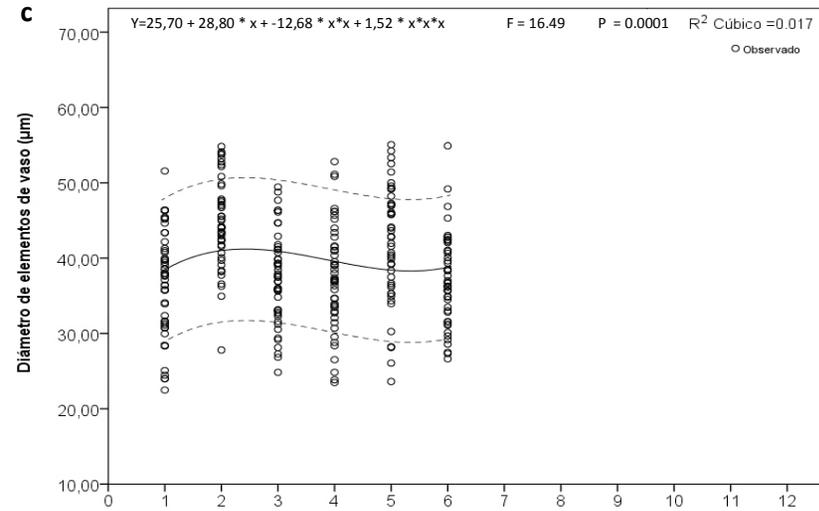
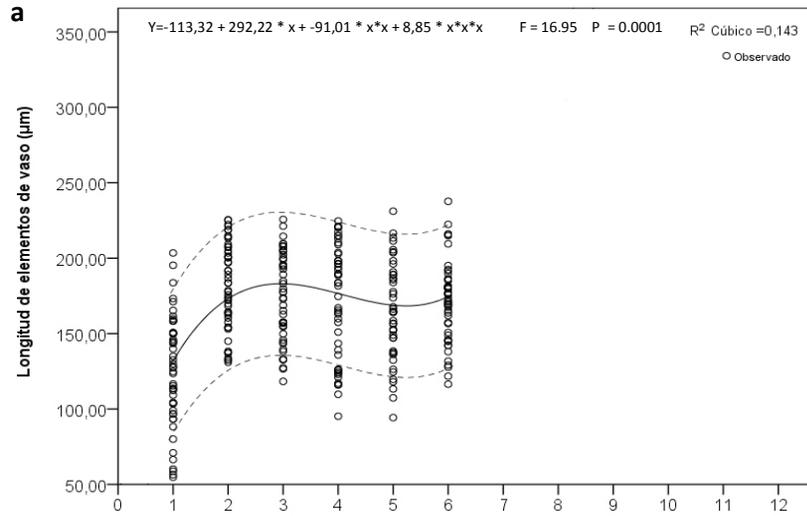


Figura 10. Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales de *A. retusus*. a, c) Elementos de vaso. b, d) Traqueidas de banda ancha. Líneas punteadas = Intervalos de confianza al 75 %.

Astrophytum asterias. La variación en los elementos traqueales fue amplia. La longitud de las TBA se incrementó con dirección de la médula al cámbium vascular y el diámetro de los elementos de vaso se redujo al acercarse a cámbium vascular (Fig. 11a, b).

El ajuste polinómico de tercer grado empleado para obtener las tendencias para esta especie mostró ser el modelo más explicativo (Fig. 12). La longitud de TBA y elementos de vaso se incrementó constantemente de médula a cámbium vascular (Fig. 12a, b), el diámetro de ambos tipos celulares presentó comportamientos contrapuestos pero con un patrón de fluctuación semejante; cuando el diámetro de los elementos de vaso aumentó ligeramente en las primeras etapas de la ontogenia, el de las TBA disminuyó y al final los elementos de vaso disminuyeron en diámetro y las TBA aumentaron (Fig. 12c, d).

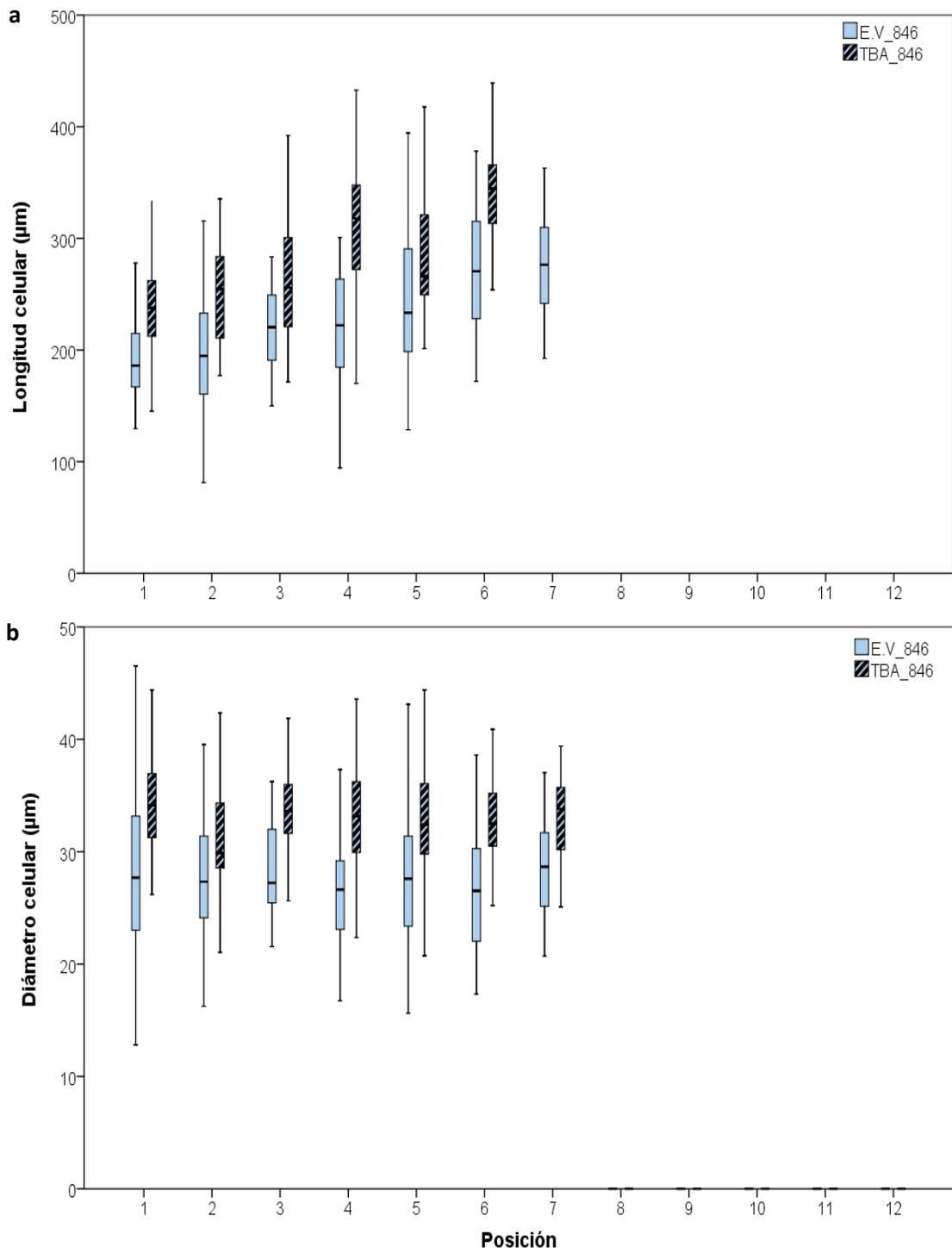


Figura 11. Variación de la longitud y diámetro de los elementos traqueales en *A. asterias*. a: Longitud celular. b: Diámetro celular.

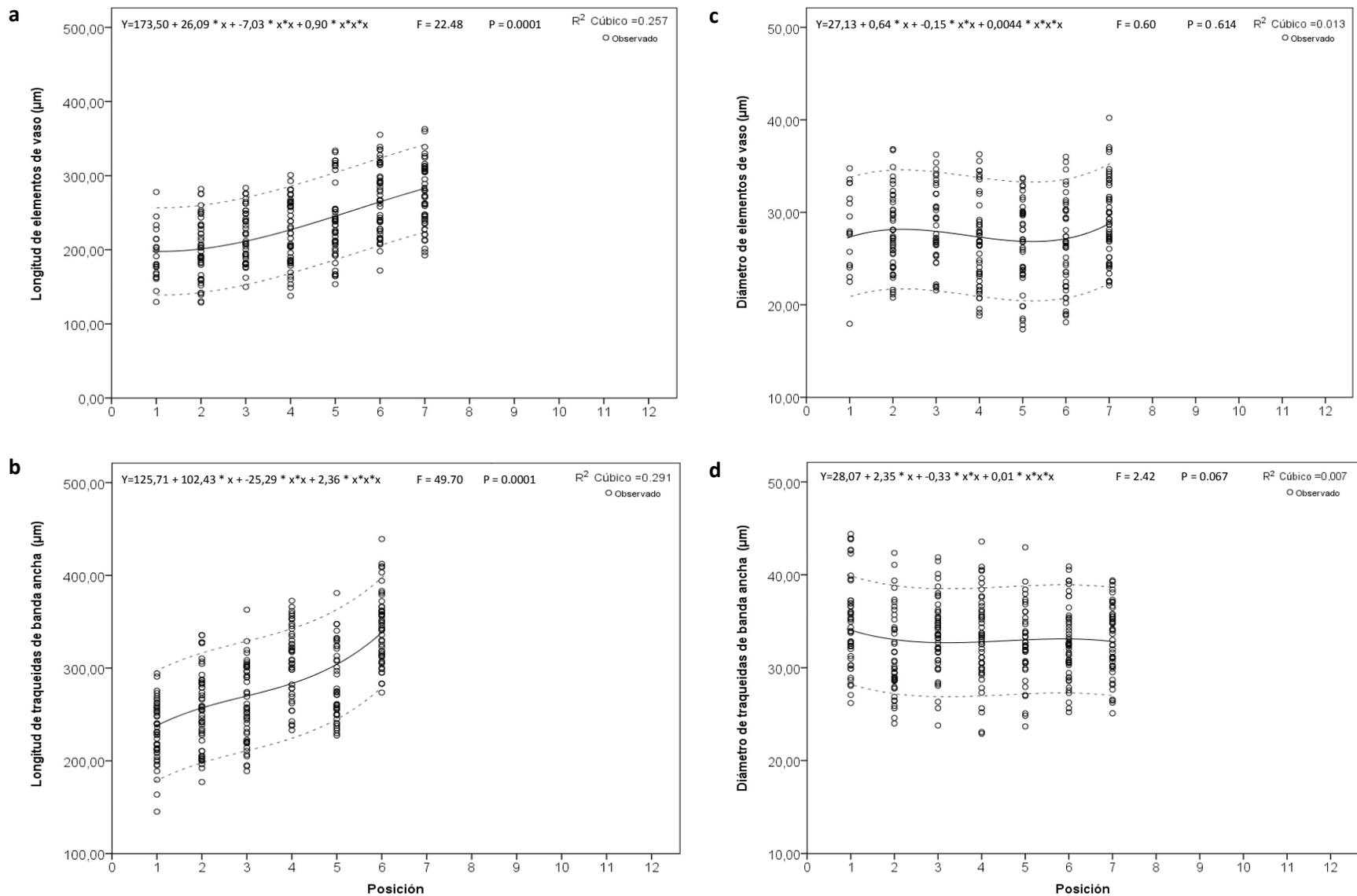


Figura 12. Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales en *A. asterias*. a, c) Elementos de vaso. b, d) Traqueidas de banda ancha. Líneas punteadas = Intervalos de confianza al 75 %.

Coryphantha clavata. La amplitud en la variación de la longitud de los elementos de vaso y las fibras disminuye en las partes más cercanas a cámbium vascular. De modo contrario, la variación en la longitud de las TBA es menor en las partes más cercanas a la médula (Fig. 13a), pero las fibras mostraron la mayor amplitud de variación de médula a cámbium vascular. La amplitud en la variación del diámetro de fibras y elementos de vaso es ligeramente mayor en las zonas cercanas a la médula. La variación del diámetro de las TBA es mayor en la parte más cercana a cámbium vascular (Fig. 13b).

La longitud de los elementos de vaso tiende a disminuir gradualmente hasta llegar a un nivel de estabilización temporal, justo a la mitad, después comienza nuevamente un descenso hasta el final de la ontogenia (Fig. 14a). La longitud de las TBA y las fibras tienen comportamientos similares, pero la tendencia es más marcada en las TBA, donde inicia con un ligero descenso en los primeros 0.5 mm de la madera, después se nota un aumento en la longitud que finaliza con una disminución por debajo de la longitud inicial (Figs. 14b, c). El diámetro de los elementos de vaso tiende a disminuir según aumenta la maduración cambial (Fig. 14d). Las fibras inician con un ligero aumento en su diámetro seguido de una disminución y finalmente aumenta por encima del punto inicial (Fig. 14e). El diámetro de las traqueidas tiende a aumentar según transcurre la maduración cambial (Fig. 14f).

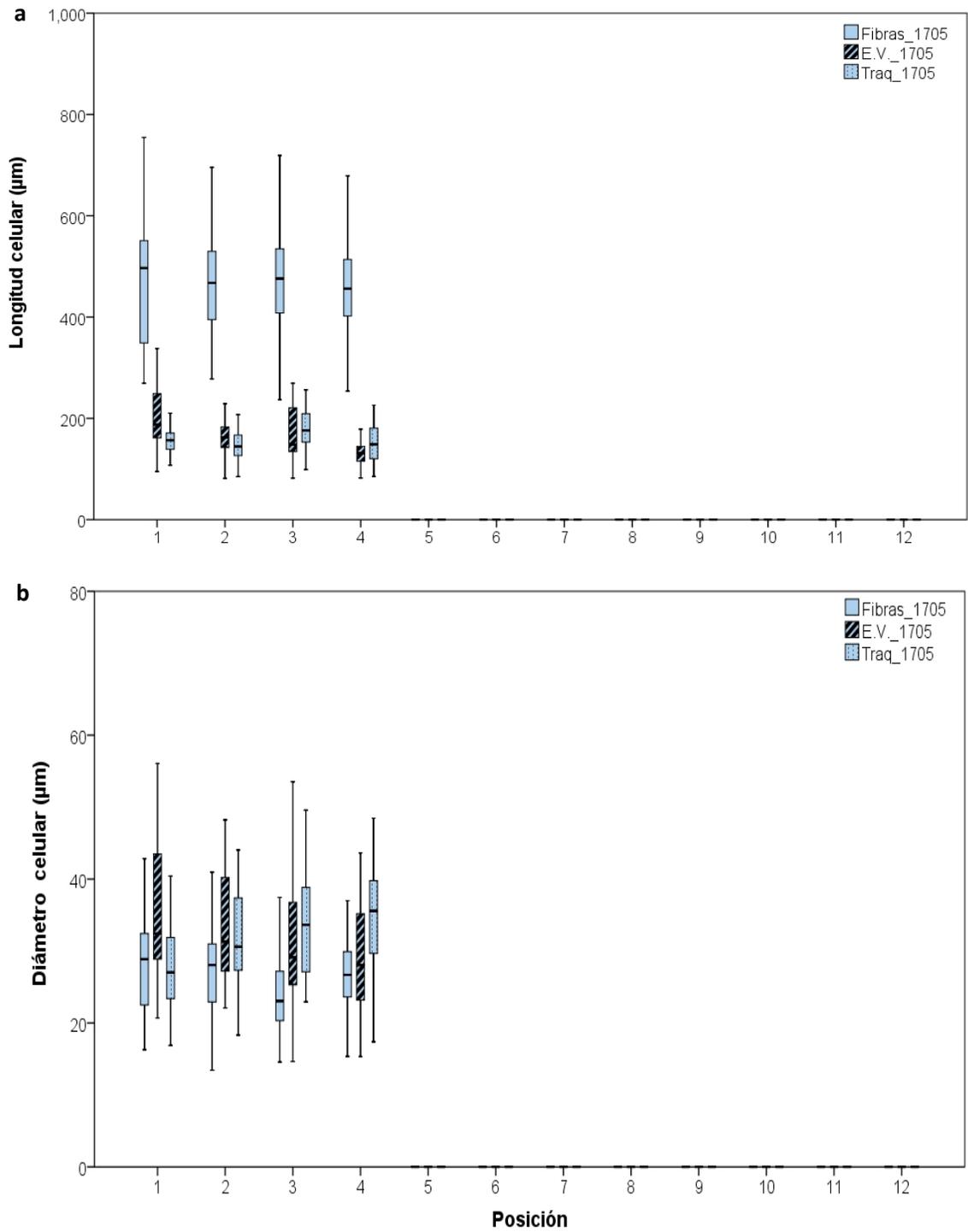


Figura 13. Variación de la longitud y diámetro de los elementos traqueales en *C. clavata*. a) Longitud celular. b) Diámetro celular.

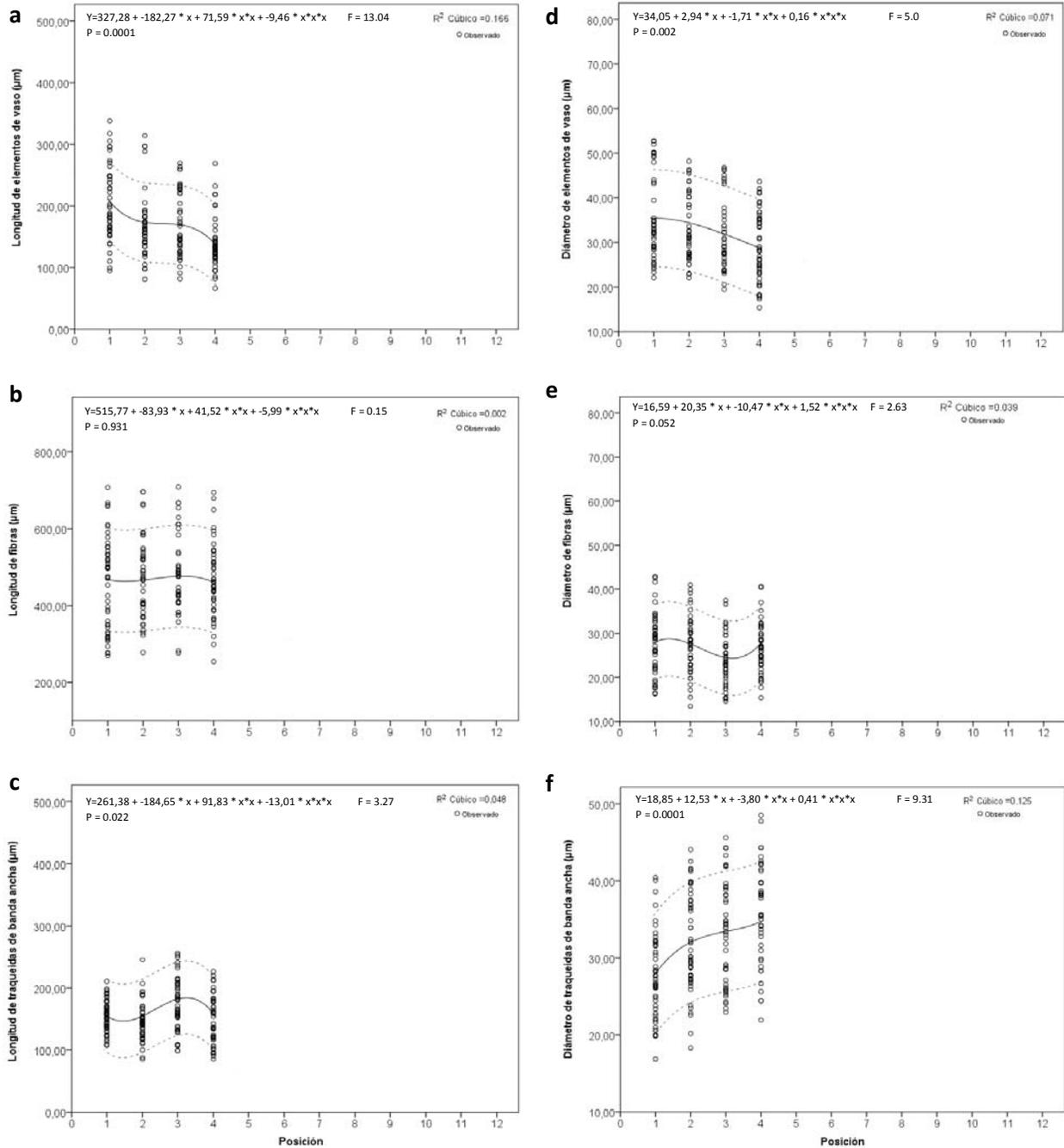


Figura 14. Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales de *C. clavata*. a,d) Elementos de vaso. b,e) Fibras. c,f) Traqueidas de banda ancha. Líneas punteadas = Intervalos de confianza al 75 %.

Echinocactus platyacanthus. La variación tanto en la morfología como en el diámetro y longitud celular fue muy amplia, especialmente para las fibras (Figs. 8h-j, 15, 16). En el caso de las TBA disminuyeron su longitud antes de dejar de diferenciarse a los 1.5 cm de distancia de la médula.

Las tendencias de la longitud celular en los individuos más pequeños mostraron algunas fluctuaciones en los tres tipos celulares, principalmente en los elementos de vaso (Fig. 17a). Sin embargo, en los individuos más grandes se observó una tendencia a incrementar la longitud de los elementos de vaso y las fibras a medida que ocurrió la maduración cambial (Fig. 17b, c) y las TBA disminuyeron ligeramente su longitud (Fig. 17d). El diámetro de los elementos de vaso y fibras mostró algunas fluctuaciones en los individuos más pequeños, pero en los individuos más grandes se incrementó, mayormente en los elementos de vaso (Fig. 18a) y ligeramente en las fibras (Fig. 18b). Las TBA incrementaron su diámetro (Fig. 18c), y estuvieron ausentes en los individuos más viejos o fueron muy escasas (Fig. 18d).

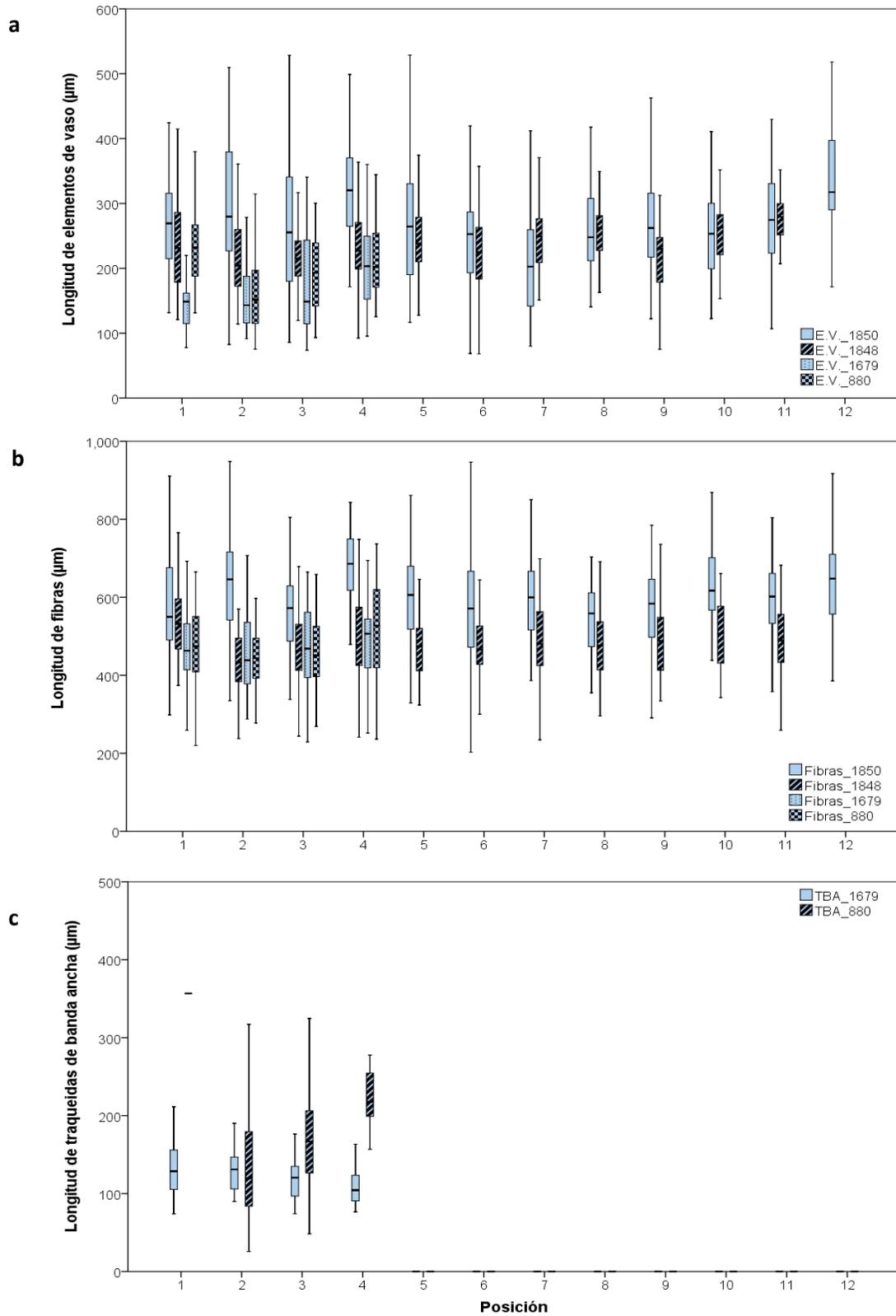


Figura 15. Variación de la longitud de los elementos traqueales en *E. platyacanthus*. a) Elementos de vaso. b) Fibras. c) Traqueidas de banda ancha.

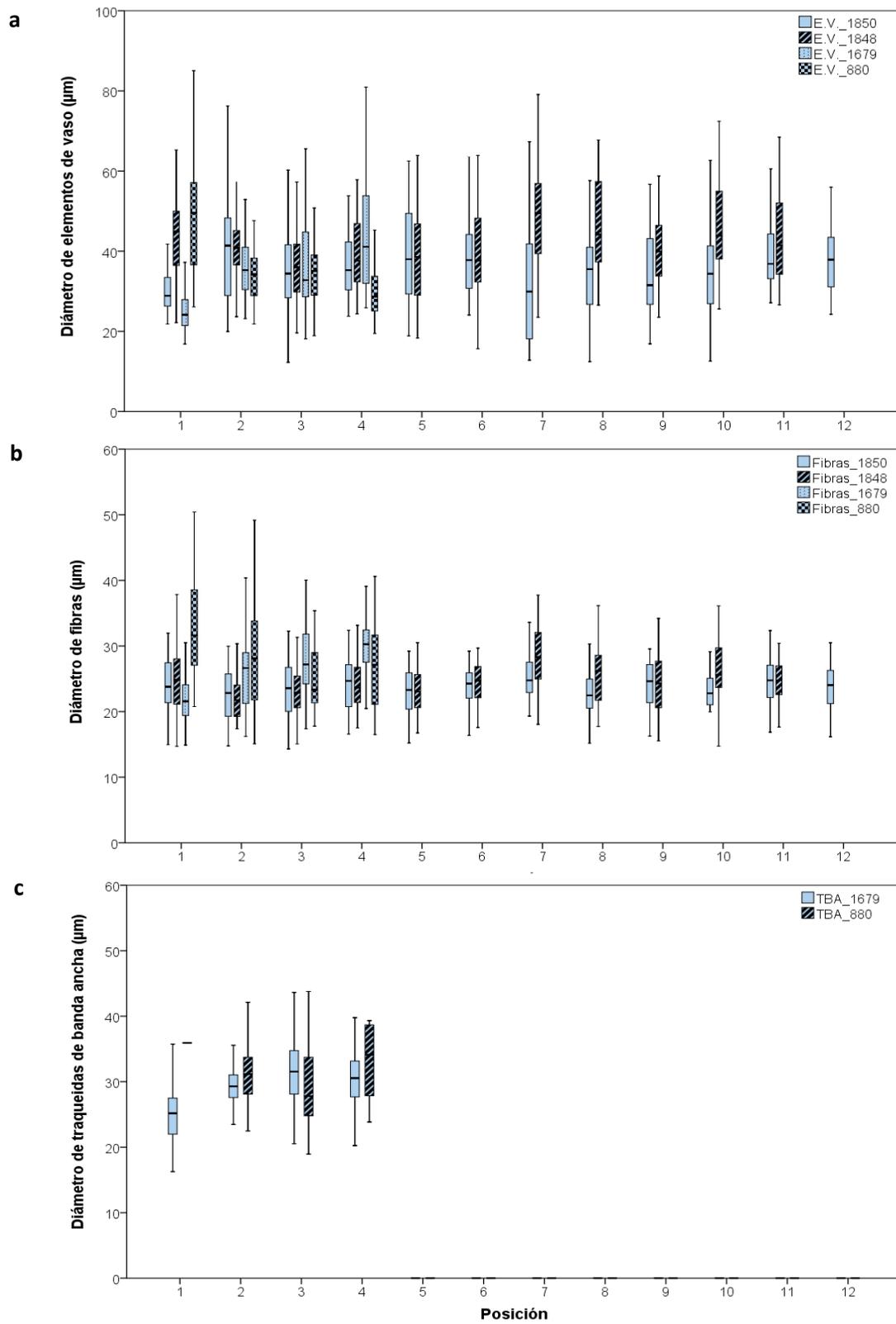


Figura 16. Variación del diámetro de los elementos traqueales en *E. platyacanthus*. a) Elementos de vaso. b) Fibras. c) Traqueidas de banda ancha.

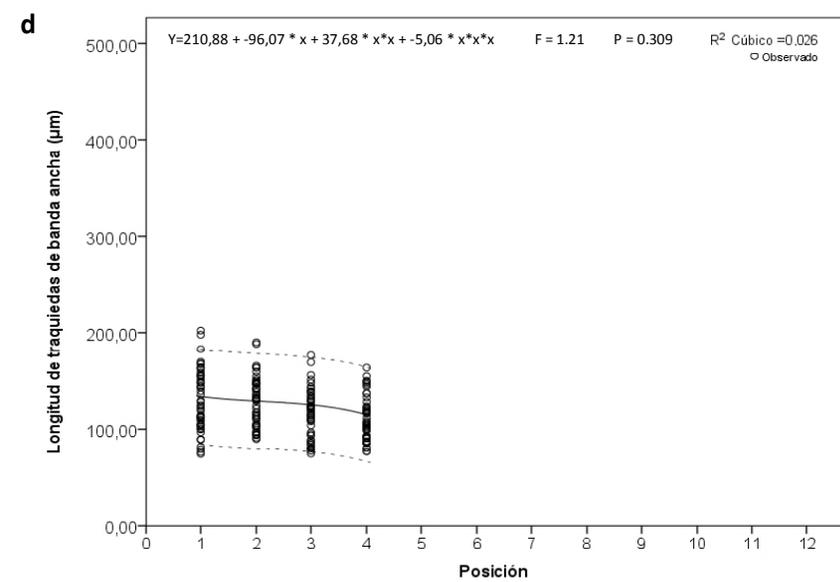
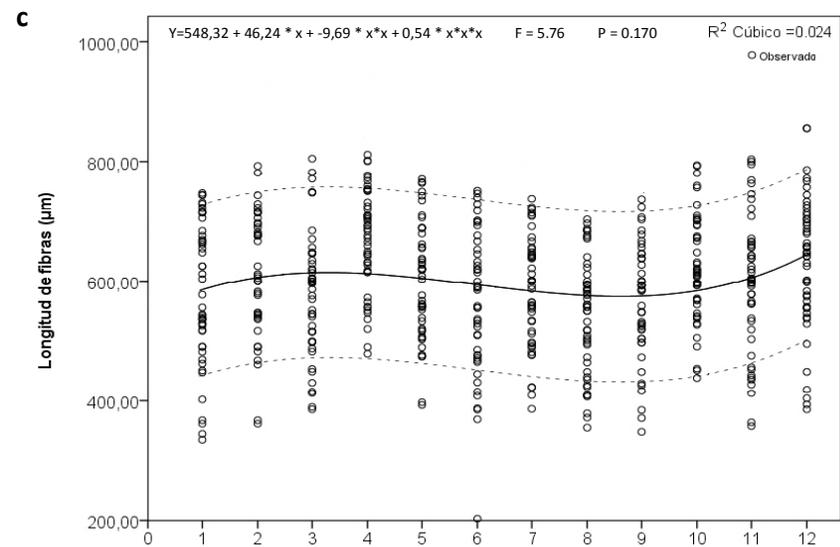
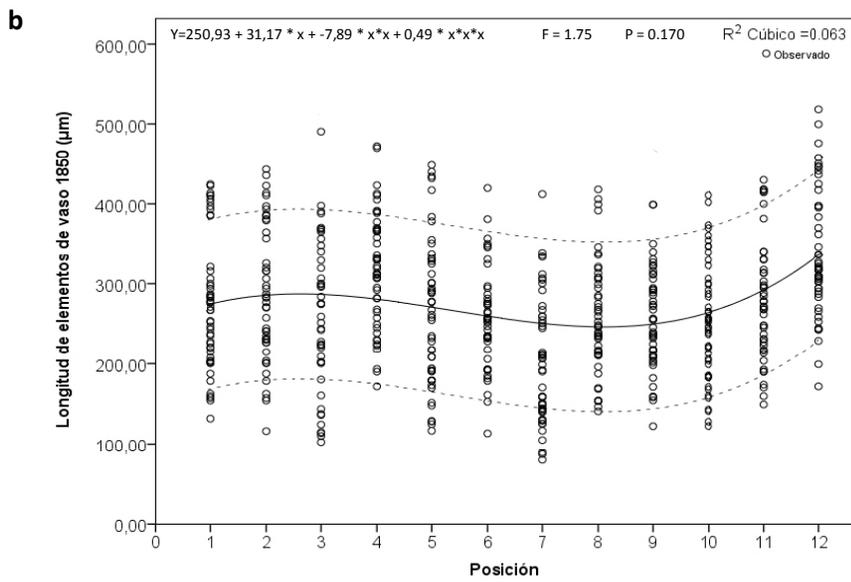
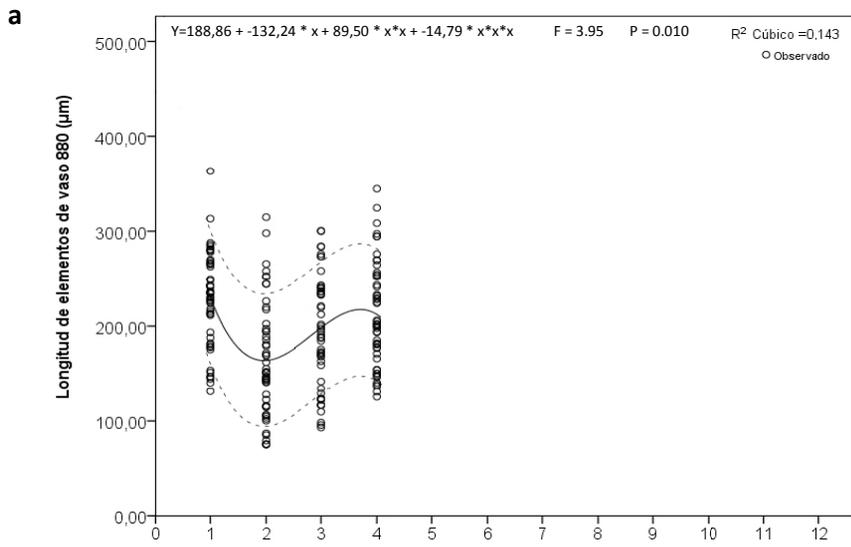


Figura 17. Tendencia de la longitud de los elementos traqueales *E. platyacanthus*. Elementos de vaso: a) Individuo pequeño, b) individuo grande. c) Fibras. d) Traqueidas de banda ancha. Líneas punteadas = Intervalos de confianza al 75 %.

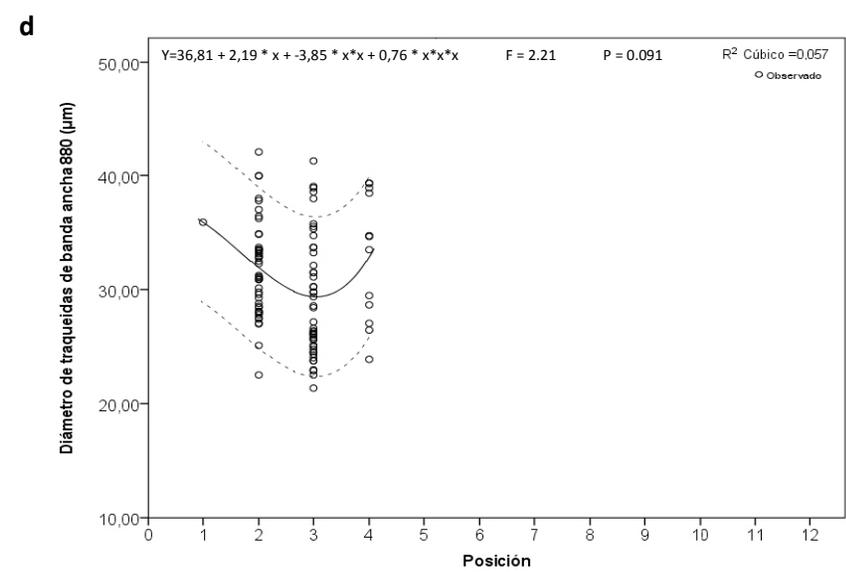
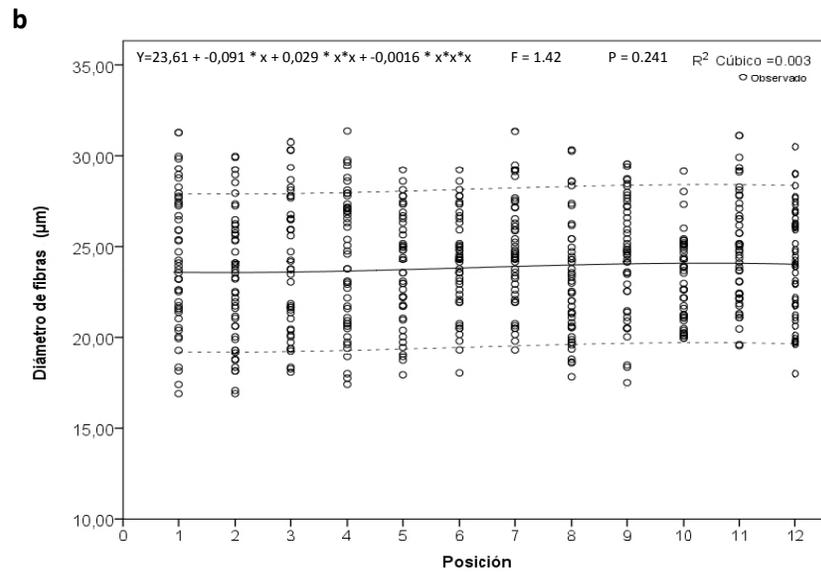
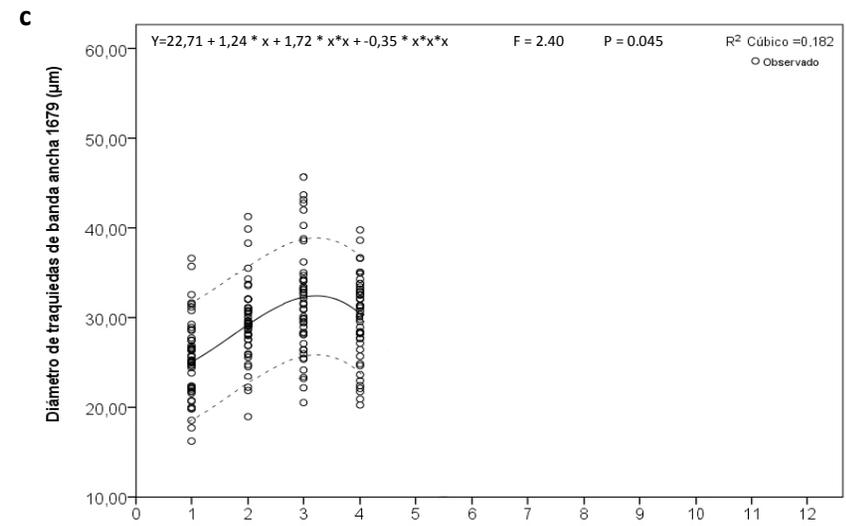
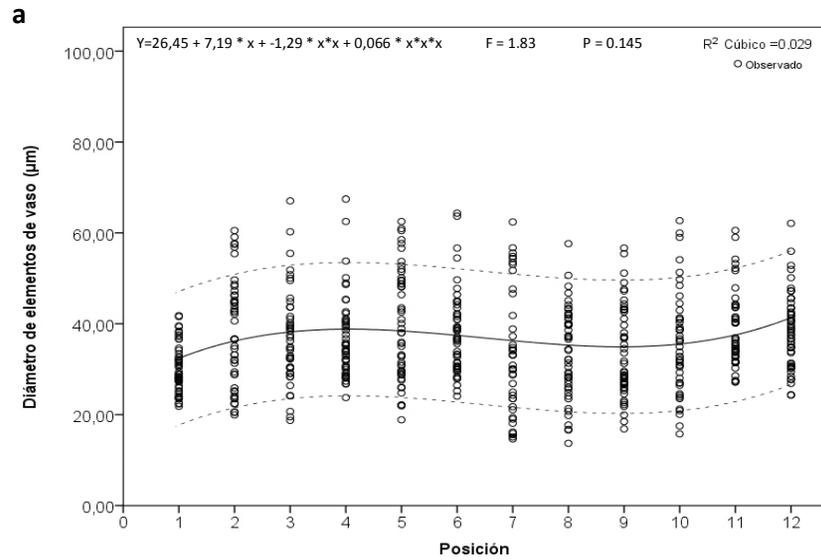


Figura 18. Tendencia del diámetro de los elementos traqueales *E. platyacanthus*. a) Elementos de vaso. b) Fibras. c, d) Traqueidas de banda ancha. Líneas punteadas = Intervalos de confianza al 75 %.

Ferocactus pilosus. La variación de la longitud celular fue muy amplia (Fig. 19). La amplitud de variación en el diámetro de los elementos de vaso fue mayor en la parte media del xilema secundario, la variación en el diámetro de las fibras y las TBA fue más amplia en la parte cercana a la médula (Fig. 20).

La longitud de los elementos de vaso disminuyó ligeramente al inicio de la ontogenia, posteriormente se incrementó llegando hasta un máximo desde el cual comenzó una disminución hasta quedar por debajo de la longitud inicial (Fig. 21a). Las fibras y las TBA incrementaron su longitud conforme aumentó la maduración cambial (Fig. 21b, c). El diámetro de los elementos de vaso aumentó ligeramente de forma constante según ocurre la maduración cambial (Fig. 21d). Las fibras mostraron ligeras fluctuaciones en su diámetro durante la ontogenia y el diámetro final fue muy parecido al diámetro inicial (Fig. 21e).

Las traqueidas de banda ancha incrementaron su diámetro cerca de médula y las pocas TBA encontradas a 1.5 cm de la médula tuvieron un mayor diámetro (Fig. 21f). Es importante destacar que esa tendencia probablemente se debe a la disminución en sus proporciones dentro del xilema secundario en los primeros 1.25 cm cercanos a la médula, ya que como se observó en los cortes transversales, la diferenciación a nivel del cámbium vascular para producir fibras y dejar de diferenciar TBA se da en forma gradual.

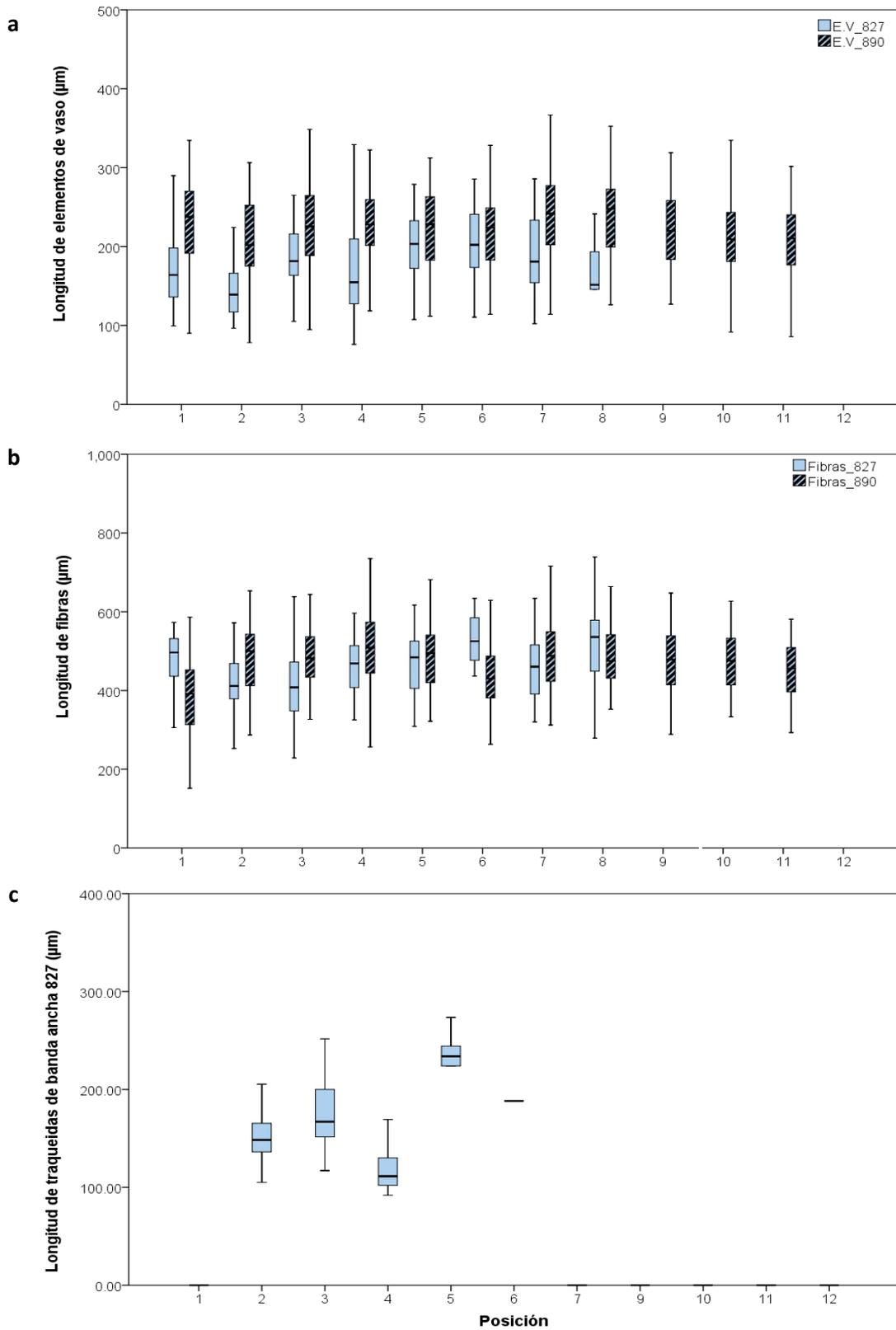


Figura 19. Variación de la longitud de los elementos traqueales en *F. pilosus*. a) Elementos de vaso. b) Fibras. c) Traqueidas de banda ancha.

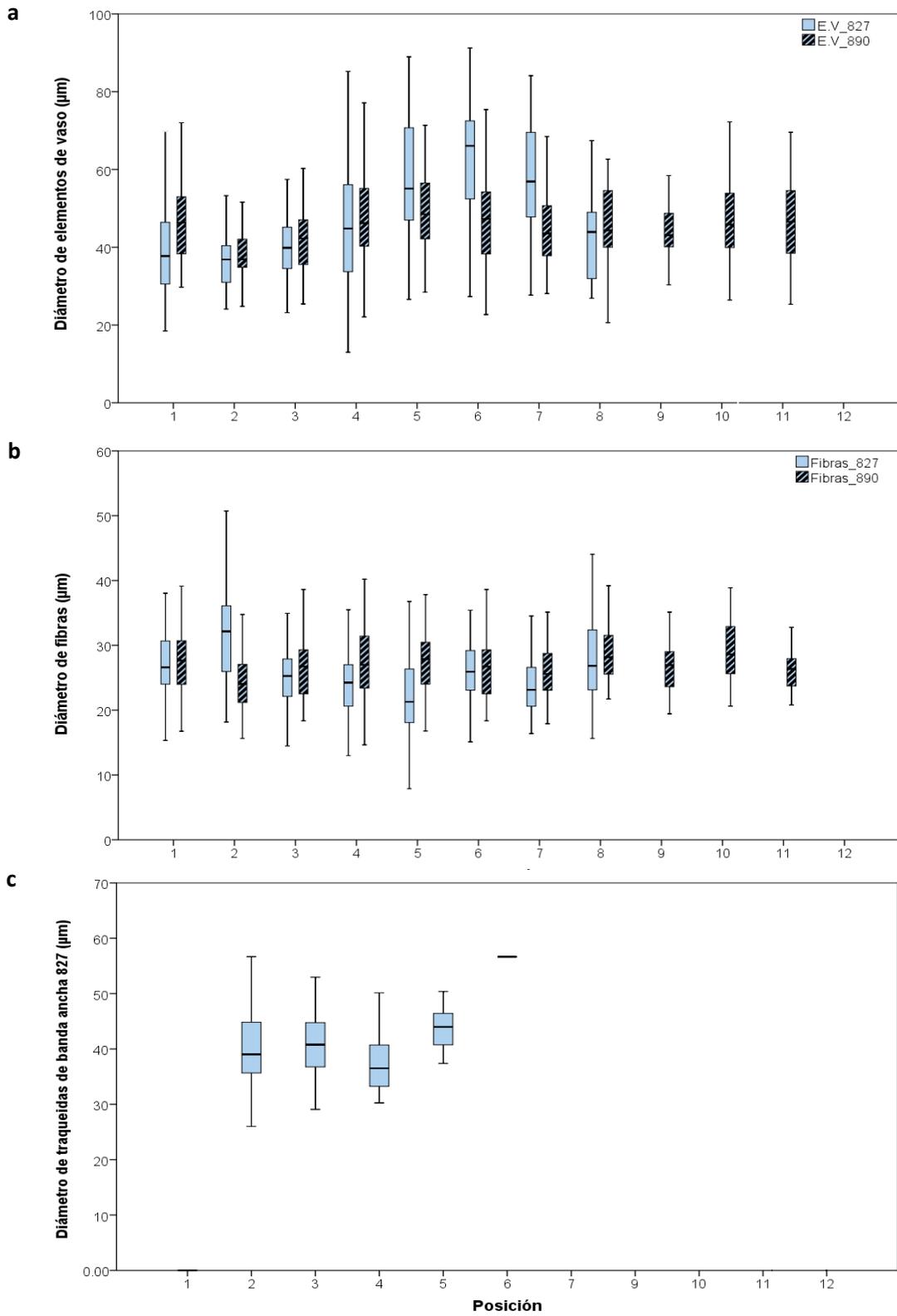


Figura 20. Variación del diámetro de los elementos traqueales en *F. pilosus*. a) Elementos de vaso. b) Fibras. c) Traqueidas de banda ancha.

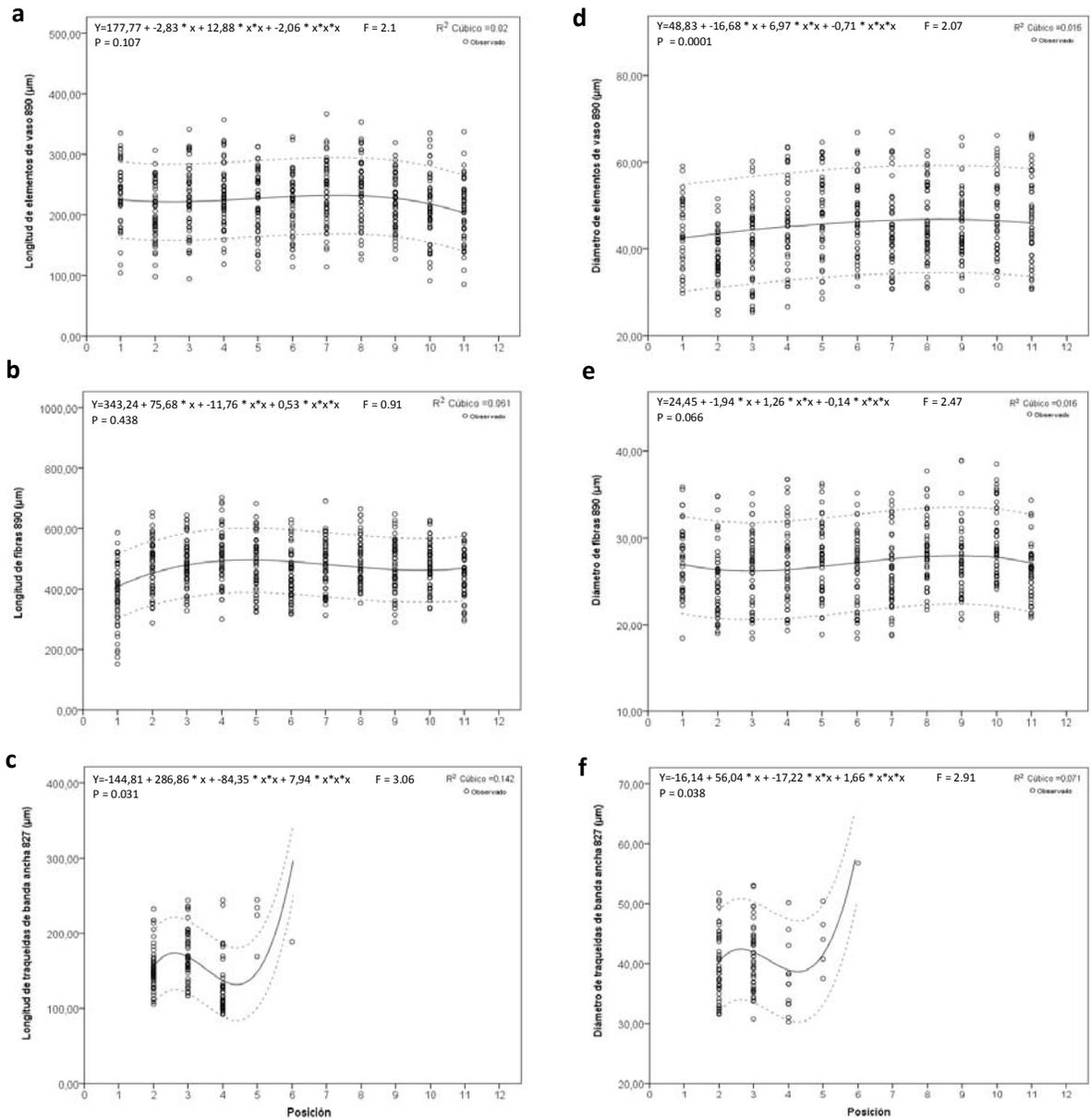


Figura 21. Tendencia en la longitud y diámetro de los elementos traqueales de *F. pilosus*. a, d) Elementos de vaso. b, e) Fibras. c, f) Traqueidas de banda ancha. Líneas punteadas = Intervalos de confianza al 75 %.

Tasas de crecimiento

Se utilizó la prueba de Levene para comparar la variación celular en términos de la elongación de los elementos de vaso para cada especie, comparando la longitud inicial y la longitud final, así como su variación durante la ontogenia. Esta prueba permitió evaluar estadísticamente las diferencias en la variación celular en la ontogenia temprana y la tardía. Los resultados se utilizaron para inferir la tasa de crecimiento entre especies; comparando la cantidad de madera acumulada en el cilindro vascular (tamaño de los fascículos vasculares) y la diferencia entre la elongación de los elementos de vaso en la ontogenia tardía con respecto a la ontogenia temprana (estadístico de Levene).

Se obtuvieron los valores más altos y significativos para *A. retusus* y *A. asterias* (Cuadro 4), un valor moderado y significativo en *C. clavata* y no significativos en *E. platyacanthus* y *F. pilosus*. La varianza de la longitud, con respecto a la posición dentro del xilema, fue estadísticamente muy diferente en las especies con tallos depresos y moderadamente en *C. clavata*. Las varianzas de la longitud de los elementos de vaso en los individuos más fibrosos son similares entre sí, pero de acuerdo con los valores del estadístico de Levene son diferentes al resto de las especies.

Cuadro 4. Resultados de la prueba de Levene para la comparación de la varianza en la longitud de los elementos de vaso y el tamaño de los fascículos vasculares.

Especie	Estadístico de Levene	Significancia	Tamaño del fascículo vascular (cm)
<i>Astrophytum asterias</i>	8.279	0.00001	1.7
<i>Ariocarpus retusus</i>	9.870	0.00001	Fragmentados
<i>Coryphantha clavata</i>	5.722	0.001	1
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	1.161	0.327	3
<i>Ferocactus pilosus</i>	1.169	0.322	2.7

Discusión

Las tendencias ontogenéticas de algunos elementos traqueales en las especies estudiadas son similares a las que ya se habían reportado para otras dicotiledóneas (Sanio, 1872 en Panshin y De Zeeuw; 1980; Bailey y Tupper, 1918; Bailey y Faull, 1934; Wellwood y Jurazs, 1968; Foulger et al., 1975; Carlquist, 2009) y para algunas cactáceas (Bernal-Salazar y Terrazas, 2005). En tales casos se ha destacado la variación de la longitud celular, principalmente de los elementos de vaso. Además, se ha reconocido que los elementos de vaso son quizás la principal evidencia de los procesos ontogenéticos y evolutivos en el xilema secundario de las angiospermas (Bailey, 1944; Carlquist, 1962, 2009; Bierhorst y Zamora, 1965) y las tendencias ontogenéticas de la madera en las especies estudiadas mostraron que estos procesos están directamente relacionados con la forma del tallo y el grado de especialización de los elementos traqueales dentro de la tribu Cacteeae.

Variación intraespecífica. La variación en la longitud celular de las especies con tallos depresos fue similar entre individuos de la misma especie. Sin embargo, en las especies con tallos más grandes y maderas fibrosas *E. platyacanthus* y *F. pilosus*, se observó un comportamiento distinto, incluso entre individuos de la misma especie. Asimismo, se observaron fluctuaciones en las tendencias tanto del diámetro como de las longitudes celulares, las cuales fueron más pronunciadas en los individuos pequeños, ya que el periodo de evaluación de la ontogenia es

menor y los cambios se maximizaron por los modelos aplicados; aumentando la curvatura de la línea de tendencia (Fig. 17a).

Las fluctuaciones de la variación celular pueden atribuirse a los cambios en la turgencia del parénquima (suculencia), ya que se ha reportado que en cactáceas con costillas, la altura y el número de costillas influyen en la capacidad de almacenamiento de agua, la transpiración y la fotosíntesis (Mauseth, 2000) y que esos eventos están relacionados con el vigor en el crecimiento de los individuos y con la ontogenia de sus elementos traqueales (Mauseth, 2006). Debido a que estas especies tienen un número de costillas relativamente alto, la capacidad de expansión-contracción que adquiere el tallo es amplia y favorece la frecuencia de los cambios en el interior del tallo, ya sea por exceso de transpiración o disminución de las tasas de fotosíntesis y recursos metabólicos o por pérdida de suculencia debida a estrés hídrico como se ha observado en otras cactáceas (Loza-Cornejo et al., 2003; Ayala-Cordero et al., 2006).

Aunque los individuos más grandes mostraron fluctuaciones semejantes a las de los individuos juveniles (Figs. 17b, 21a), se observó una tendencia a reducir la variación con la maduración cambial, ya que al ser un periodo más amplio la ontogenia alcanza su equilibrio en ambas especies. Esas fluctuaciones pueden ser producto de la estabilización del cámbium vascular y la orientación en el plano de las divisiones en las células fusiformes iniciales (Bailey y Srivastava, 1962). Como se ha visto en otras dicotiledóneas, los elementos traqueales producidos por un cámbium vascular no estratificado en maduración, suelen presentar una amplia

variación en la longitud al establecerse el cámbium vascular (zona cercana a la médula) y la amplitud suele hacerse más estable cuando se alcanza el equilibrio de divisiones periclinales y anticlinales en los estados más maduros de la ontogenia (Bailey, 1920; Panshin y De Zeeuw, 1980), la madera en este último periodo es denominada madera madura, éste podría ser el caso de los individuos de mayor talla de *E. platyacanthus* y *F. pilosus*.

Por otro lado, las condiciones ambientales pueden afectar el comportamiento de las curvas de longitud celular como se ha visto en otras dicotiledóneas (Panshin y De Zeeuw, 1980; Carlquist, 1985; Noshiro y Baas, 2000). Seguramente parte de la variación observada en este trabajo está relacionada con las condiciones microambientales donde se desarrollan cada uno de los individuos de la misma especie.

Tallos depresos. Las tendencias ontogenéticas de la madera en las especies con tallas pequeñas mostraron el comportamiento típico de dicotiledóneas de incrementar su longitud celular con la maduración de los individuos (Butterfield et al., 1993; Motomura et al., 2007; Carlquist, 2009). Además, los valores altamente significativos que se obtuvieron de las correlaciones de Spearman confirmaron la fuerte asociación que existe entre el aumento de longitud de los elementos traqueales y la maduración del cámbium vascular en *Ariocarpus retusus* y *Astrophytum asterias*.

Asimismo, la comparación de la varianza en la longitud de los elementos de vaso mostró que la velocidad de desarrollo de los individuos con tallos depresos

es diferente y más lenta al del resto de las especies estudiadas, como anteriormente habían señalado Altesor et al. (1994) al comparar cuatro especies con formas de crecimiento diferentes para la familia Cactaceae. De acuerdo a estos autores, la morfología de los tallos en Cactaceae está influida por las tasas de crecimiento diferenciales en términos de considerar las formas adultas como plantas juveniles gigantes por la estructura de sus fascículos vasculares, lo que también es aplicable para el caso de los individuos con tallos depresos. En términos de elongación celular, las diferencias en las varianzas de la longitud celular en las especies con tallos depresos y la poca acumulación de madera que mostraron en comparación con las especies de tallos más grandes, indican que los tallos depresos una tasa de crecimiento mayor porque la longitud inicial de sus elementos de vaso es menor a la longitud final y la velocidad de crecimiento de los individuos es lenta, ya que probablemente los recursos metabólicos son destinados a la elongación celular en vez de utilizarlos para producir altas cantidades de madera. Esto se traduciría en un crecimiento más acelerado por una acumulación mayor de madera, como es el caso de las especies más fibrosas, donde probablemente los grandes requerimientos de rigidez en el tallo para soportar el peso de los individuos inducen un crecimiento más rápido por una mayor producción de fibras (mayor acumulación de madera) y una elongación sutil y oscilante en los elementos de vaso como en el caso de *F. pilosus* o nula como en *E. platyacanthus*.

El grado de especialización que exhibieron los elementos traqueales de ambas especies es alto; diferentes autores reconocen que las placas de

perforación simples en los elementos de vasos son una característica de especialización al igual que la reducción en los bordes de las punteaduras intervasculares y la deposición asincrónica de los sistemas de primer y segundo orden en las paredes celulares (Bailey, 1944; Carlquist 1962; Bierhorst y Zamora, 1965).

Anteriormente Mauseth y Plemons (1995) señalaron que dentro de Cactaceae existen maderas donde los elementos de vaso están distribuidos dentro de una matriz de TBA y las fibras están ausentes; este es el caso de *A. retusus* y *A. asterias* donde ambas especies carecen de fibras, probablemente por la poca resistencia mecánica que requiere el tallo, ya que son depresos, y el soporte es proporcionado principalmente por el suelo. Asimismo, el parénquima y las TBA contribuyen al soporte mecánico del individuo mediante la turgencia que adquieren cuando almacenan grandes cantidades de agua, gracias a la flexibilidad que tienen en sus paredes celulares, pueden hincharse cuando el agua está disponible (Gibson, 1973; Mauseth, 1989, 1998, 1999, 2000; Mauseth y Plemons, 1995; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Mauseth y Stone-Palmquist, 2001; Terrazas y Mauseth, 2002).

La presencia de parénquima axial en el xilema secundario se ha considerado como una característica de especialización (Kribs, 1937) y como un signo de paedomorfosis en algunas dicotiledóneas (Carlquist, 1962). En el caso de *Ariocarpus retusus*, el xilema secundario es fragmentado por proliferación del parénquima y principalmente por las cavidades de mucílago. En cambio, en

Astrophytum asterias el parénquima se limita al de los radios que se ubican entre los fascículos en el caso de los radios primarios y dentro de los fascículos en el de los radios secundarios. Estas diferencias en la proliferación del parénquima de *A. retusus* hacen pensar que es la morfología con tubérculos la principal causa de la presencia del parénquima dentro del xilema secundario, debido a que el tallo se mantiene como un tallo corto pero se expande radialmente.

Aunque las características de especialización antes mencionadas se presentan desde el xilema primario, las curvas de maduración en los tallos depresos mostraron un incremento en la longitud celular conforme ocurre la maduración cambial. Carlquist (1962) menciona un comportamiento similar para *Trematolobelia macrostachys* Zahlbr. ex Rock y atribuye dicho comportamiento a la naturaleza monocárpica de árbol arrosado. Deberá confirmarse en otras especies de Cactaceae con tallos depresos, la combinación de ambos atributos como una posible estrategia para mantener el transporte eficientemente en sus tallos más anchos que altos.

Tanto *Ariocarpus retusus* como *Astrophytum asterias* son especies de lento crecimiento que conservan rasgos juveniles dentro del xilema secundario, principalmente en los elementos de vaso; esto es, paredes celulares con engrosamientos anulares o helicoidales típicos del protoxilema, por lo que su desarrollo ontogenético puede considerarse equivalente al que se ha observado en etapas tempranas de otras especies de Cactaceae (Mérida y Arias, 1979; Rosas, 2002; Loza-Cornejo et al., 2003; Ayala-Cordero et al., 2006), lo que hace

pensar que al igual que en las plántulas, una vez que ha concluido la fase de establecimiento, los recursos metabólicos en combinación con las bajas tasas de crecimiento aumentan el vigor del individuo y con ello pueden alcanzar una mayor elongación de sus elementos traqueales.

Tallos no depresos, con perduración de TBA. Coryphantha clavata es la única especie estudiada con tallos cilíndricos tuberculados en la cual se observó un decremento en la longitud y diámetro de los elementos traqueales con respecto a la maduración. Este comportamiento negativo se confirmó con los valores del coeficiente de correlación entre la longitud de los elementos de vaso y la posición que ocupan dentro del xilema secundario. Ni la longitud de las fibras ni las de las TBA se modificaron con respecto a la posición. La prueba de Levene para la comparación de las varianzas en la longitud de los elementos de vaso arrojó valores diferentes a los observados en las especies con tallos depresos y las especies más fibrosas. Ambos comportamientos, disminución de la longitud de los elementos de vaso o una longitud casi constante de médula a cambium vascular, ya habían sido registrados para los elementos de vaso de otros taxa (Carlquist, 1962, 2009; Lens et al., 2009).

Los elementos de vaso se pueden considerar los indicadores de variación ontogenética más constantes, ya que a diferencia de las fibras, la cantidad de crecimiento intrusivo que presentan es mínima (Chattaway, 1936; Bierhorst y Zamora, 1965; Esau, 1972) y puede afectar en menor grado a las tendencias de variación radial. En cuanto a las tendencias de las TBA, posiblemente también se

vean influenciadas por crecimiento intrusivo durante la elongación celular ya que las paredes de las TBA son delgadas y favorecen la elongación por medio de la expansión en el volumen interno, y como indican nuestros datos para *C. clavata*, difiere del comportamiento de los elementos de vaso.

En cuanto al acortamiento en la longitud celular mostrado por *C. clavata*, se ha reportado el mismo tipo de tendencia en maderas paedomórficas (Carlquist, 1962; Lens et al., 2009), al respecto Gibson (1973) sugiere que también se podría encontrar este comportamiento en otras Cactáceas como *Cochemiea poselgeri* (Hildm.) Britton & Rose, *Echinocereus scopulorum* Britton & Rose y *Weberocereus bradei* Britton & Rose (Hunt), sin embargo este autor no presenten evidencias de ello. Además del decremento en la longitud de los elementos de vaso en *C. clavata* se observaron otras características paedomórficas, tales como engrosamientos de la pared secundaria y punteaduras intervasculares alargadas (Carlquist, 1975; 1985), mismas que proporcionan un equilibrio entre resistencia mecánica y flexibilidad al tallo.

Carlquist (1962) menciona que *Lobelia giberroa* Hemsl. tiene madera paedomórfica porque muestra parenquimatización por presencia de fibras de diámetro amplio en el xilema primario y secundario, debido a la moderada resistencia mecánica que necesita la madera para soportar al árbol. Sin embargo, en el caso de *C. clavata* la presencia de fibras en el xilema secundario no se puede considerar signo de paedomorfosis, ya que no es un rasgo juvenil retenido del xilema primario, porque las fibras se desarrollan únicamente en el xilema

secundario y, además, las fibras inician su diferenciación únicamente en la periferia de los fascículos y es en la madera madura cuando se desarrollan dentro de los fascículos vasculares.

Posiblemente la madera de *C. clavata* también tiene una moderada resistencia mecánica y no necesita una estructura interna muy rígida porque los individuos no son más altos que anchos (Fig. 3). Únicamente se diferencian manchones de fibras con paredes relativamente delgadas (Fig. 6d), que fluctúan ligeramente en diámetro (Fig. 14e). Los manchones de fibras fueron más frecuentes en las partes marginales de los fascículos, posiblemente para mantener la integridad de los fascículos, ya que al presentar una morfología cilíndrica y no presentar fibras sería muy probable que la disposición de los elementos del xilema secundario se observara fragmentada como en *A. retusus*.

Tallos no depresos con madera fibrosa y sin perduración de TBA. En el caso de *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus pilosus* se observaron tendencias con fluctuaciones en la longitud y diámetro celular, este fenómeno ya había sido notado en otras angiospermas (Bailey y Tupper, 1918). Únicamente la longitud de los elementos de vaso y TBA muestran tendencias diferentes entre una especie y otra.

Las TBA muestran tendencias opuestas entre *E. platyacanthus* y *F. pilosus*. Asimismo, la proporción de TBA fue diferente en ambas especies, lo que pudo haber afectado el comportamiento de la curva, además de la duración del cambio de diferenciación de TBA a fibras en el cámbium vascular, ya que en *F. pilosus*

este cambio es gradual y abarca desde las partes más cercanas a la médula hasta 1.5 cm con dirección hacia cámbium vascular en sentido radial. Por otra parte, en *E. platyacanthus* el cambio de fase es muy breve, como se ha reportado para otras cactáceas (Mauseth, 2006), ya que se puede observar un aumento drástico en la proporción de las fibras a 1.0 cm de distancia de la médula, lo que podría justificar las diferencias en el comportamiento de las TBA.

Los elementos de vaso de *E. platyacanthus* aumentan ligeramente en longitud al final de la ontogenia; esto concuerda con el aumento en la longitud de los elementos traqueales de *A. asterias* y de otras dicotiledóneas (Butterfield et al., 1993; Motomura et al., 2007; Carlquist, 2009). Ambos géneros poseen tallos con costillas y un grado de succulencia considerable; sin embargo, las tasas de crecimiento en *E. platyacanthus* son mayores a las de *A. asterias*, lo que hace pensar que, en las especies fibrosas con alto grado de succulencia y tasas de crecimiento mayor, se atenúa la elongación de los elementos de vaso. El decremento en la talla de los elementos de vaso en la fase tardía de la ontogenia de *F. pilosus* está probablemente relacionada con su forma de crecimiento y con la fase de senectud, ya que se observó al final de la ontogenia en la cual el individuo ya alcanzó su madurez y comienza a perder vigor.

Tanto las fibras como las TBA tienden a incrementar su longitud en las etapas iniciales de la ontogenia alcanzando su máximo cuando las TBA dejan de diferenciarse. Una vez que la longitud de las fibras se estabiliza inicia el decremento de la longitud de los elemento de vaso. Seguramente este

comportamiento da mayor rigidez a la base del tallo cuando alcanza su talla máxima. En el caso de *E. platyacanthus*, especie con tallos columnares, el grado de succulencia que alcanzan sus tallos provoca que aumente el área basal de los individuos, sobre la cual descansa y se distribuye una gran parte del peso. Asimismo, los individuos más viejos desarrollan abundante peridermis en las costillas que seguramente tiene la función de soporte mecánico, aunado a esta condición morfo-anatómica, la presencia de fibras con engrosamientos en espiral y paredes gruesas (3.6 – 4.2 μm), le confieren una gran estabilidad y rigidez al tallo, la suficiente para permitir que la elongación de los elementos de vaso ocurra conforme transcurre la maduración cambial como se ha observado en otras dicotiledóneas (Panshin y De Zeeuw, 1980; Carlquist, 2001, 2009).

El aumento en la talla de las fibras en *E. platyacanthus* y *F. pilosus* es atribuido a la resistencia mecánica que requiere el tallo conforme crece, ya que la estructura del cilindro vascular es soportada mayormente por las fibras (Mauseth, 1996; Mauseth y Landrum, 1997; Terrazas y Arias, 2002; Terrazas et al., 2005), a diferencia de los individuos depresos o cilíndricos, en los cuales la turgencia y el suelo son los principales elementos que proveen el soporte. La morfología de los elementos de vaso con mayor proporción de lignificación en el sistema de segundo orden provee una explicación adicional ya que en las especies con tallos no depresos y maderas fibrosas (*C. clavata* y mayormente en *E. platyacanthus* y *F. pilosus*) los elementos de vaso presentan placas de perforación orientadas diagonalmente y una deposición homogénea de los sistemas de primer y segundo orden en las paredes celulares. Además, en las últimas dos especies, que

alcanzan tallas más grandes, se presentaron paredes terminales con lígulas como describió Gibson (1973). En estas especies, es evidente que las lígulas, junto con el mayor grado de lignificación en la pared celular están relacionados con los tallos más robustos y permiten conservar la seguridad en la conducción sin una posible ruptura de los elementos de vaso. La asociación de estos rasgos en los elementos de vaso es más drástica en *F. pilosus* debido a la morfología de sus tallos columnares, ya que a mayor lignificación de los elementos traqueales es mayor la resistencia adquiere el tallo en general.

Por otro lado, el diámetro de los elementos traqueales mostró tendencias diferentes: en las especies con tallos depresos el diámetro de los elementos de vaso tiene un patrón de fluctuación parecido, pero en *A. asterias* es ligeramente mayor en el periodo final de la ontogenia con respecto al inicial. En *C. clavata* el diámetro de los elementos de vaso se redujo durante el transcurso de la ontogenia. En *E. platyacanthus* y *F. pilosus* el diámetro de los elementos traqueales aumentó ligeramente en los individuos más grandes. Las fibras aumentaron su diámetro ligeramente en *E. platyacanthus* y *F. pilosus* pero en *C. clavata* el diámetro se redujo al final de la ontogenia.

La ontogenia del diámetro de los elementos de vaso y TBA fue a incrementar sus diámetro en cuatro de las cinco especies como ocurre en otras dicotiledóneas; sin embargo, la variación fue muy amplia en cualquiera de las fases de la ontogenia. Posiblemente esta variación permite mantener la seguridad en la conducción de agua (Gibson, 1973; Mauseth, 1993; Loza-Cornejo et al.,

2003; Stevenson y Mauseth, 2004, Ayala-Cordero et al., 2006) en estas especies que crecen en sitios donde la disponibilidad de agua es limitante.

Variación morfológica de los elementos de vaso. En *E. platyacanthus* y *F. pilosus* (tallos no depresos) predominaron los elementos de vasos con punteaduras escalariformes o pseudoescalariformes con paredes primarias lignificadas. Este tipo de elementos de vaso también están presentes en *C. clavata*, pero en menos abundancia. En las zonas más cercanas a la médula de *C. clavata* y *F. pilosus* se encontraron elementos de vaso parecidos a los elementos de las especies con tallos depresos (paredes primarias poco lignificadas y engrosamientos anulares o helicoidales en las paredes secundarias). La presencia de estos rasgos en los elementos de vaso es consecuencia directa de su capacidad de expansión-contracción, ya sea en estados juveniles como es el caso de *F. pilosus*, o durante toda la ontogenia como en las especies con tallos depresos. Estas características de especialización en los elementos de vaso y la ausencia de fibras en el xilema secundario le confieren gran flexibilidad al xilema secundario y principalmente a los elementos de vaso, permitiendo que el tallo se expanda o contraiga sin afectar la conducción. Un ejemplo de esta dinámica es fácilmente observable en los tallos de *A. retusus*, donde los cambios de turgencia del parénquima tanto cortical como medular no afecta la integridad de los vasos ni la conducción al tener los fascículos vasculares fragmentados.

Paedomorfosis en Cacteeae. Carlquist (1962) señala que las maderas paedomórficas pueden presentar una combinación de características juveniles con

características típicamente maduras, por diferencias en las tasas de evolución. Este autor considera que las maderas de Cactaceae poseen rasgos juveniles (son paedomórficas). Los resultados aquí presentados para cinco especies de Cactaceae mostraron que no todas las especies presentaron graficas de maduración paedomórficas y las características de los elementos de vaso no son del todo juveniles. El concepto de paedomorfosis debe ser cuidadosamente empleado en Cactaceae. Por ejemplo, en las especies más grandes y fibrosas (*E. platyacanthus* y *F. pilosus*), los rasgos juveniles no son tan evidente ni están en la misma proporción que en las especies con tallos depresos. Tal es el caso de *E. platyacanthus* donde se observó un ligero aumento en la talla de los elementos de vaso (tendencia no paedomórfica) y otras características en los elementos traqueales que difieren de aquellas encontradas en las especies consideradas como paedomórficas.

Conclusiones

Las tendencias ontogenéticas de la madera en especies de Cactaceae muestran comportamientos distintos entre formas de crecimiento y aunque son similares a las que se han observado en otras dicotiledóneas proveen, en conjunción con las tasas de crecimiento diferenciales y el grado de especialización de los elementos traqueales, una explicación a la variedad de formas en los tallos presentes en Cactaceae.

El concepto de paedomorfosis en Cactaceae es ambiguo ya que especies con curvas de maduración cambial típicas de dicotiledóneas leñosas (no

paedomórficas) conservan propiedades juveniles en el xilema secundario. Asimismo, especies con curvas de ontogenia paedomórficas (*C. clavata*) poseen tipos celulares adicionales en la madera, como son las fibras, que no se diferencian en otras especies de la tribu consideradas como paedomórficas (*A. retusus* y *A. asterias*). Este comportamiento hace invocar otros procesos como los heterocrónicos, diferentes a la paedomorfosis para explicar la evolución de algunos caracteres en la madera. En Cacteeae, la variación morfológica de los tallos está influida por la succulencia y las características especializadas en los elementos traqueales (paredes primarias poco lignificadas y engrosamientos anulares o helicoidales en las paredes secundarias). Por lo tanto la generalización de paedomorfosis en el xilema secundario, al menos en esta tribu, es correctamente aplicada solo si se consideran dichas características de especialización como independientes de la variación en la talla celular.

Las características de los elementos de vaso proporcionan información importante para el entendimiento de la evolución de la madera en Cacteeae y en combinación con otras evidencias (embriológicas, moleculares) pueden ser de gran ayuda en el entendimiento de la filogenia de este grupo.

Literatura citada

- Altesor, A., C. Silva y E. Ezcurra. 1994. Allometric neoteny and the evolution of succulence in cacti. *Bot. J. Linn. Soc.* 114: 283–292.
- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland.
- Ayala-Cordero, G., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *J. Exp. Bot.* 57: 3165-3174.
- Bailey, I. W. 1920. The cambium and its derivative tissues. II. Size variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. *Am. J. Bot.* 7: 355-367.
- Bailey, I. W. 1944. The development of vessels in angiosperms in morphological research. *Am. J. Bot.* 31: 421-428.
- Bailey, I. W. y A. F. Faull. 1934. The cambium and its derivatives tissues. IX. Structural variability in the Redwood, "*Sequoia sempervirens*" and its significance in the identification of fossil woods. *J. Arnold Arbor.* 15: 233–254.
- Bailey, I.W. y I.M. Srivastava. 1962. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, IV. The fusiform initials of the cambium and the form and structure of their derivatives. *J. Arnold Arbor.* 43:187-202.

- Bailey, I. W. y W. W. Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 54: 149-204.
- Berlyn, G. R. y J. R. Miksche. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State Univ. Press. Ohio.
- Bernal-Salazar, S. y T. Terrazas. 2005. Wood anatomical variation of *Neobuxbaumia tetetzo*: a columnar Cactaceae. *J. Arid Environ.* 63: 671-685.
- Bierhorst, D. W. y P. M. Zamora. 1965. Primary xylem elements and element associations of angiosperms. *Am. J. Bot.* 52: 657-710.
- Butterfield, R., R. P. Crook, R. Adams y R. Morris. 1993. Radial variation in wood specific gravity, fibre length and vessel area for two Central American hardwoods: *Hieronima alchorneoides* and *Vochysia guatemalensis*: natural and plantation-grown trees. *IAWA J.* 14: 153-161.
- Butterworth, C. A. y R. S. Wallace. 2004. Phylogenetic studies of *Mammillaria* (Cactaceae) insights from chloroplast sequence variation and hypothesis testing using the parametric bootstrap. *Am. J. Bot.* 91: 1086-1098.
- Butterworth, C. A., J. H. Cota-Sanchez y R. S. Wallace. 2002. Molecular systematics of tribe Cacteeae (Cactaceae:Cactoideae): a phylogeny based on *rpl16* intron sequence variation. *Syst. Bot.* 27: 257-270.

- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* 14: 177-216.
- Carlquist, S. 1962. A theory of paedomorphosis in dicotyledonous woods. *Phytomorphology* 12: 30-45.
- Carlquist, S. 1975. Wood anatomy of Onagraceae, with the notes on alternative modes of photosynthate movement in dicotyledon woods. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 386-424.
- Carlquist, S. 1985. Wood anatomy of Begoniaceae, with comments on raylessness, paedomorphosis, relationships, vessel diameter, and ecology. *Bull. Torrey Bot. Club* 112: 59–69.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy, Springer-Verlag, Berlin.
- Carlquist, S. 2009. Xylem heterochrony: An unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 25-65.
- Chattaway, M. M. 1936. The relation between fibre and cambial initial length in dicotyledonous woods. *Trop. Woods* 46: 16-20.
- Correa, J. C., R. Iral y L. Rojas. 2006. Estudio de potencia de pruebas de homogeneidad de varianza. *Rev. Colomb. Estad.* 29: 57-76.
- Edwards, E. J., R. Nyffeler y M. J. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life forms. *Am. J. Bot.* 92: 1177-1188.

- Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. Omega, Barcelona.
- Franklin, G. L. 1946. A rapid method of softening wood for microtome sectioning. *Trop. Woods* 88: 35-41.
- Foulger, A. N., J. P. Vimmerstedt y C. Eichar. 1975. Stem anatomy of 30-year-old yellow poplar. *For. Sci.* 21: 23-33.
- Gibson, A. C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard Univ. Press. Cambridge.
- Hernández-González, O. y O. Briones-Villarreal. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *Am. J. Bot.* 94: 1344-1351.
- Hunt, D. R. 1999. CITES Cactaceae checklist. 2nd ed. Remous Li., Milborne Port.
- Kribs, D. 1937. Salient lines of structural specialization in the wood parenchyma of dicotyledons. *Bull. Torrey Bot. Club* 64: 177-186.
- Lens, F., I. Groeninckx, E. Smets y S. Dessein. 2009. Woodiness within the Spermaceae–Knoxieae alliance (Rubiaceae): retention of the basal woody condition in Rubiaceae or recent innovation? *Ann. Bot.* 103: 1049–1064.

- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) del noreste de México. *Bol. Soc. Bot. México*. 59: 13-23.
- Loza-Cornejo, S., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2003. Características morfoanatómicas y metabolismo fotosintético de plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28: 83-89.
- Mauseth, J. D. 1989. Comparative structure–function studies within a single strongly dimorphic species, *Melocactus intortus* (Cactaceae). *Bradleya* 7: 1–12.
- Mauseth, J. D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Ann. Bot.* 72: 81–89.
- Mauseth, J. D. 1996. Comparative anatomy of tribes Cereeae and Browningieae (Cactaceae). *Bradleya* 14: 66-81.
- Mauseth, J. D. 1998. Ontogenetic mechanisms and the evolution of Cactaceae. In: R. Fortunato y N. Bacigalupo (eds.) Proceedings of the IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Missouri Botanical Garden Press. pp. 355-362.
- Mauseth, J. D. 1999. Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a relictual, leaf-bearing cactus. *J. Plant Res.* 112: 307–315.

- Mauseth, J. D. 2000. Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots. *Am. J. Bot.* 88: 1107–1115.
- Mauseth, J. D. 2006. Invited Review. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Ann. Bot.* 98: 901-926.
- Mauseth, J. D. y J. V. Landrum. 1997. Relictual vegetative anatomical characters in Cactaceae: the genus *Pereskia*. *J. Plant Res.* 110: 55-64.
- Mauseth, J. D. y B. J. Plemons. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *Am. J. Bot.* 82: 1199-1205.
- Mauseth, J. D. y B. J. Plemons-Rodriguez. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *Am. J. Bot.* 85: 209-218.
- Mauseth, J. D. y M. E. Stone-Palmquist. 2001. Root wood differs strongly from shoot wood within individual plants of many Cactaceae. *Int. J. Plant Sci.* 162: 767-776.
- Mauseth, J. D., Y. Uozumi, B. J. Plemons y J. V. Landrum. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. *J. Plant Res.* 108: 517-526.
- Mérida, T. y I. Arias. 1979. Estudios fisio-ecológicos en plantas de las zonas áridas y semiáridas de Venezuela III: Desarrollo de gloquideas por efecto de ácido

- abscísico (ABA) en plántulas de *Cereus griseus* Haw. (Cactaceae). *Acta Cient. Venez.* 30: 162-166.
- Motomura, H., S. Noshiro y M. Mikage, 2007. Variable wood formation and adaptation to the alpine environment of *Ephedra pachyclada* (Gnetales: Ephedraceae) in the Mustang district, western Nepal. *Am. J. Bot.* 100: 315-324.
- Noshiro, S. y P. Baas. 2000. Latitudinal trends in wood anatomy within species and genera: case study in *Cornus s.l.* (Cornaceae). *Am. J. Bot.* 87: 1495-1506.
- Noshiro, S. y M. Suzuki. 2001. Ontogenetic wood anatomy of tree and subtree species of *Nepalese Rhododendron* (Ericaceae) and characterization of shrub species. *Am. J. Bot.* 88: 560–569.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relations in the cactus family (Cactaceae). Based on evidence from TRNKIMATK and TRNL-TRNF sequences. *Am. J. Bot.* 89: 312-326.
- Olson, M. E. 2007. Wood ontogeny as a model for studying heterochrony, with an example of paedomorphosis in *Moringa* (Moringaceae). *Syst. Biodiv.* 5: 145–158.
- Panshin, A. J. y C. De Zeeuw. 1980. Textbook of wood technology. 3rd. Ed. McGraw-Hill. New York.

- Rosas, L. Y. 2002. Anatomía fisiológica de plántulas de cactáceas bajo estrés hídrico. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Ruzin, E. S. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford Univ. Press, New York.
- SAS Institute. 1989. SAS[®] 9.1; users guide statistics. SAS Institute Inc., North Carolina.
- Stevenson, J. F y J. D. Mauseth. 2004. Effects of environment on vessel characters in cactus wood. *Int. J. Plant Sci.* 165: 347–357.
- SPSS. 2009. PASW[®] Statistics 18; Manual del usuario. SPSS Inc., Chicago.
- Terrazas, T. y S. Arias. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot. Rev.* 68: 444-473.
- Terrazas, T. y J. D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. In: P. S. Nobel (ed.) *Cacti: Biology and uses*. California Univ. Press. California. pp. 23-40.
- Terrazas, T., S. Loza-Cornejo y H.J. Arreola-Nava. 2005. Anatomía caulinar de las especies del género *Stenocereus* (Cactaceae). *Acta Bot. Venez.* 28: 321-336.
- Wallace, R. S. 2002. The phylogeny and systematics of columnar cacti: an overview. In: Fleming T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.) *Columnar cacti and*

their mutualist: evolution, ecology and conservation. Arizona Univ. Press.
Tucson. pp. 42-65.

Wellwood, R. W. y P. E. Jurazs, 1968. Variation in sapwood thickness, specific gravity and tracheid length in western redcedar. *For. Prod. J.* 18: 37-40.