



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**La epidermis del género *Ferocactus* Britton & Rose
(Cacteeae-Cactaceae): su valor en la sistemática**

T E S I S

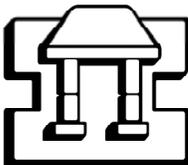
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A

DALIA GREGO VALENCIA

**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO**



TLALNEPANTLA, EDO. DE MÉXICO.

2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco infinitamente a la Dra. Teresa Terrazas por la dirección, paciencia y apoyo para la realización de este trabajo; también por la oportunidad, apoyo y confianza para seguir aprendiendo y por contagiarme el interés por la anatomía vegetal.

A los sinodales Dr. Daniel Tejero Díez, la Dra. Silvia Aguilar, la M. en C. Leonor Ana Ma. Abundiz y la M. en C. Edith López por sus valiosos comentarios hacia el mejoramiento de este trabajo.

Al Dr. Salvador Arias por proporcionar datos y por sus comentarios sobre el género *Ferocactus*.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias del IBUNAM por su apoyo y asesoría en la observación de muestras al microscopio electrónico de barrido y sus comentarios sobre análisis fenético.

A Julio César Montero Rojas del IBUNAM por su asesoría, colaboración, paciencia y agradable espacio para el diseño de imágenes.

Le doy las más sinceras gracias al Biol. José del Carmen Benítez por la enseñanza en el laboratorio y por sus valiosas pláticas; su conocimiento compartido me dio la base para iniciarme en este campo y me contagió el gusto de seguir aprendiendo de histología.

A mi muy estimada candidata de doctorado Monserrat Vázquez, por sus certeros comentarios, conocimientos y discusiones sobre el género *Ferocactus*, además de su tiempo, paciencia, desinteresada ayuda y amistad.

A mis amigos Susana, Hugo, Simón, Héctor, Sandy, Mary y Josue, que a pesar del tiempo aún perdura la amistad, por tantos buenos momentos fuera del

laboratorio y formar parte de una etapa más. A Héctor Hernández por su incondicional apoyo, agradable compañía y por hacerme sentir parte de su linda familia.

Al Biol. Ernesto, por los agradables momentos, por sus ánimos y saber que éste año sería el bueno para concluir esta etapa. Al M. en C. Daniel por sus conocimientos compartidos y buenos momentos.

Especialmente a Juan Carlos Gómez Peña, agradezco tu cariño, compañía, y amistad y todas las experiencias que vivimos dentro y fuera del aula. Gracias por decir las inesperadas palabras mágicas para que este objetivo se cumpliera este año.

Se agradece al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, DGAPA, UNAM por el financiamiento al proyecto “Xilema secundario en la tribu Cacteeae: evolución, ontogenia y variación del cámbium vascular y derivados” IN224307 del cual esta tesis forma parte. Al Instituto de Biología por la facilidades para realizar el trabajo de laboratorio.

DEDICATORIA

A mi madre, Rosa Valencia, por tu amor, apoyo, consejos y paciencia. Gracias por los valores que me haz inculcado y tu fortaleza para seguir siempre adelante.

A la memoria de mi padre Salomón Grego, por su amor, sus valores, su perseverancia e infinita sabiduría.

Salam aleikum

A mi hermano, Samir, por las alegrías y sinsabores de la vida.

Si el conocimiento genera problemas, no los resuelvas con la ignorancia.

Isaac Asimov

"Lo poco que sé se lo debo a mi ignorancia".

Platón

Nunca consideres el estudio como una obligación, sino como una oportunidad para penetrar en el bello y maravilloso mundo del saber.

Albert Einstein

RESUMEN

En este trabajo se caracteriza y compara la epidermis del tallo de 23 especies y 2 subespecies del género *Ferocactus* de la tribu Cacteeae (Cactaceae) mediante de las observaciones generadas al microscopio electrónico de barrido y el microscopio de luz, para ello se removieron muestras (0.5-1 cm²) de epidermis-hipodermis de la parte media de los tallos de 2 ó 3 individuos reproductivos por especie y se procesaron para su observación. Los caracteres se analizaron por el método de similitud. Se observaron cuatro formas celulares, predominando la tetragonal alargada. Las paredes anticlinales son rectas, también hay onduladas tipo “U” y “S”, generalmente hundidas; el microrelieve es liso aunque hay estriado grueso y estriado fino en dos o más paredes. La pared periclinal varía entre las especies ya que tienen paredes lisas, rugosas y verrucosas; mientras que en la mayoría la posición de la pared es a nivel, pero también se encuentran con reborde en su periferia o tiene forma de pústula como en *F. emoryi*. Los estomas son paralelocíticos en el 89% de las especies, ligeramente hundidos y hundidos; también presentan de 2 a 3 pares de células subsidiarias. El grosor de las cutículas varía desde 5 µm en *F. alamosensis* a más de 30 µm en *F. hamatacanthus*. El fenograma reveló varios grupos, siendo *Ferocactus haematacanthus* la especie más disímil. En general, existe una amplia diversidad en la epidermis del género *Ferocactus* que no apoya las clasificaciones infragenéricas.

INDICE

Introducción	1
Antecedentes	2
Epidermis	2
El género <i>Ferocactus</i>	6
Problemática taxonómica del género <i>Ferocactus</i>	9
Objetivos	11
Materiales y métodos	11
Trabajo de laboratorio	11
Descripciones y mediciones	12
Resultados	15
Caracteres	15
Epidermis	15
Forma celular	15
Apariencia multicelular	15
Pared anticlinal	16
Pared periclinal	17
Pared colenquimatosa	21
Cutícula	21
Estoma	22
Análisis de similitud	24
Discusión	26
Epidermis	26

Forma	26
Pared anticlinal	27
Pared periclinal	29
Pared colenquimatosa	30
Cutícula	31
Estoma	32
Valor taxonómico	34
Grupos	36
Variación individual	38
Conclusiones	39
Referencias	40

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución del género <i>Ferocactus</i>	8
Figura 2. Diagrama de los caracteres epidérmicos	14
Figura 3. Forma celular	16
Figura 4. Apariencia multicelular y curvatura de la pared anticlinal	18
Figura 5. Microrelieve de la pared anticlinal	19
Figura 6. Posición de la pared periclinal	20
Figura 7. Cutículas y células epidérmicas	22
Figura 8. Estoma y células epidérmicas	23
Figura 9. Estoma	24
Figura 10. Fenograma	25

INDICE DE CUADROS Y APÉNDICES

Cuadro 1. Clasificaciones del género <i>Ferocactus</i>	10
Apéndice 1. Especies del género <i>Ferocactus</i>	46
Apéndice 2. Clasificaciones del género <i>Ferocactus</i>	47
Apéndice 3. Datos de colecta	49
Apéndice 4. Características de las células epidérmicas	50
Apéndice 5. Valores mínimos, máximos y medias del grosor de las cutículas	52
Apéndice 6. Características anatómicas de estomas	53
Apéndice 7. Matriz de datos doble-estado	54

INTRODUCCION

En la familia Cactaceae se ha estudiado la epidermis de tallos mediante el uso del microscopio electrónico de barrido en algunos miembros de la subfamilia Cactoideae (Terrazas y Arias, 2003; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003) con la finalidad de encontrar caracteres que expliquen sus adaptaciones a las zonas áridas, así como reconocer aquellos que ayuden a la circunscripción de especies a diferentes niveles jerárquicos. Otros trabajos se han enfocado a describir y comparar las características de la epidermis de algunas especies de varios géneros de la tribu Cactaeae (Gasson, 1981; Egli, 1984; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). El género *Ferocactus* es uno de los más numerosos de la tribu Cactaeae y se distribuye en zonas áridas y semiáridas de Estados Unidos y México. *Ferocactus* ha tenido una historia taxonómica problemática (Britton y Rose, 1922; Backeberg, 1961; Taylor y Clark, 1983; Taylor, 1984; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Unger, 1992; Lindsay, 1996; Anderson, 2001) y hasta la fecha no se han realizado estudios donde se incluya la epidermis de sus tallos con el objetivo de observar caracteres que apoyen la circunscripción a nivel de especie o infragenérico. Por lo que existe la necesidad de evaluar las características de la epidermis para confirmar su valor taxonómico en este género.

ANTECEDENTES

Epidermis

La epidermis es el tejido que cubre la planta durante el crecimiento primario y se encuentra en contacto directo con el ambiente. En ella se pueden encontrar, además de las células típicas, estomas, tricomas, células buliformes, células silíceas y células de corcho (Flores-Vindas, 1999). Las funciones normales de la epidermis de las partes aéreas de la planta son: limitación de la transpiración, protección mecánica, intercambio gaseoso a través de los estomas y almacenaje de agua y productos metabólicos (Esau, 1976). La epidermis presenta una cutícula más o menos impermeable, sin la cual la planta se desecaría en poco tiempo (Flores-Vindas, 1999). La cutícula puede presentar una escultura muy marcada en algunas especies, y aunque algunos patrones se pueden observar con microscopía de luz, es importante estudiarlas con microscopía electrónica de barrido (Cutler *et al.*, 2008).

Las células de la epidermis varían en forma, tamaño y arreglo (Fahn, 1967), en vista frontal, las células suelen ser más o menos isodiamétricas, o bien tener forma alargada. Generalmente se disponen muy próximas unas a otras, sin dejar espacios intercelulares (Santamarina *et al.*, 2004) a excepción de los estomas; ellos consisten en un poro que está rodeado por un par de células conocidas como “guarda” u “oclusivas” (frecuentemente en forma de riñón) (Cutler *et al.*, 2008). Estas últimas células pueden estar a nivel, hundidas o ligeramente elevadas respecto a las demás células epidérmicas (Fahn, 1967). En algunas especies de dicotiledóneas, las células guarda están rodeadas por dos o más células epidérmicas que son distintivas por su forma, tamaño y orientación respecto a las células guarda, éstas son conocidas como subsidiarias o accesorias, las cuales están, aparentemente, conectadas funcionalmente (Metcalf y Chalk, 1950). El arreglo de las células subsidiarias, es de gran interés taxonómico (Cutler *et al.*, 2008). Con base en su

arreglo se conocen principalmente cuatro tipos de estomas en las dicotiledóneas (Wilkinson, 1988a). El tipo anomocítico es en el cual las células oclusivas están rodeadas por un número indeterminado de células que no difieren en tamaño y forma de otras células epidérmicas; el tipo anisocítico donde las células oclusivas están rodeadas por tres células subsidiarias de diferente tamaño; tipo paracítico en el cual cada célula oclusiva está acompañada por una o más células subsidiarias paralelas y también al eje longitudinal del poro; tipo diacítico donde el estoma está rodeado por dos células subsidiarias cuya pared común es perpendicular al eje mayor de las células oclusivas (Fig. 2A). Sin embargo, Wilkinson (1988a) también describe e ilustra otros 30 tipos de estomas.

Como mencionan Metcalfe y Chalk (1988), la epidermis es una fuente de datos importante para la sistemática; entre los rasgos a destacar indican las formas de las células delimitadas por las paredes anticlinales, los engrosamientos de las paredes anticlinales, sus ondulaciones y la frecuencia y distribución de papilas, cuando se presentan. Stace (1965) estudió ocho géneros de las familias Combretaceae, Rhizophoraceae y Avicenniaceae donde encontró que los mejores caracteres para diferenciar las familias son la estructura y distribución de los estomas y las células subsidiarias, así como la distribución de tricomas y la organización de los tejidos internos de la hoja, particularmente los tejidos que almacenan agua y la hipodermis. Además, los caracteres epidérmicos también le permitieron distinguir entre dos especies del género *Lumnitzera* (Combretaceae). Por ello concluye que los caracteres epidérmicos y cuticulares de la hoja pueden ser de gran valor en investigaciones taxonómicas y filogenéticas a diferentes niveles jerárquicos.

Nishida y Van der Werff (2007) concluyen que las características cuticulares pueden definir grupos de especies o géneros de la familia Lauraceae y que dichos caracteres son una herramienta para resolver el nivel genérico de especies poco conocidas o de especímenes que poseen caracteres típicos de más de un género. Elías *et al.* (2008) confirman que las ceras epicuticulares, los estomas paracíticos y los tipos de tricomas observados en diez especies del género *Alchornea* (Euphorbiaceae) son muy útiles para distinguir entre especies del género. Estas aseveraciones se han confirmado en diferentes familias de angiospermas (Rendón-Carmona *et al.*, 2006; Andrés-Hernández y Terrazas, 2006; Lu *et al.*, 2008; Cervantes *et al.*, 2009; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Dunthorn, 2009; Silva *et al.*, 2010). Las características epidérmicas también se han utilizado para distinguir entre híbridos y sus progenitores. Por ejemplo, Oladele (1983) comparó las características cuticulares de la pared anticlinal del híbrido X *Cupressocyparis leylandii* con *Chamaecyparis nootkatensis* y *Cupressus macrocarpa*, observando que el híbrido muestra características intermedias en el macrorelieve y microrelieve de la pared anticlinal con las especies de ambos géneros.

En general, la epidermis de las cactáceas es semejante a la de las demás dicotiledóneas, pero tiene algunas modalidades propias de las plantas suculentas como son estomas hundidos y gruesas capas de cutina y ceras (Bravo-Hollis, 1978). La epidermis de los tallos en las cactáceas ha sido también utilizada como un carácter taxonómico. Uno de los primeros trabajos es el de Schleiden (1845) quien concluyó que las cactáceas pueden ser reconocidas sólo por sus estomas, así mismo obtuvo imágenes detalladas de cuatro géneros de Cactoideae enfatizando la epidermis, cutícula e hipodermis.

Otros estudios han mostrando que la epidermis es una fuente de información cuando se trata de determinar si dos especies están relacionadas usando el tamaño y la forma de sus células (Boke, 1959). Bailey (1961) registró que los caracteres de la epidermis e hipodermis, así como sus inclusiones celulares permiten separar los géneros *Pereskia*, *Pereskiopsis* y *Quiabentia* de la familia Cactaceae. Boke y Anderson (1970) demostraron que los caracteres anatómicos, entre ellos la epidermis, pueden contribuir a distinguir entre especies del género *Lophophora*. Di Fulvio (1976) realizó observaciones en epidermis de *Notocactus* y *Wigginsia* (Cactaceae) y señala que en *N. submammulosus* presenta el aparato estomático al mismo nivel que la epidermis, cutícula reticulada, células epidérmicas alargadas, con paredes anticlinales casi rectas, mientras que en *W. tephraantha* el aparato estomático es hundido, llegando hasta el nivel de la hipodermis, la cutícula estriada-reticulada y las células epidérmicas tienden a ser isodiamétricas, con paredes anticlinales frecuentemente onduladas; esas diferencias revelan el valor taxonómico de la epidermis. Gasson (1981) realizó un estudio con 17 especies de cactáceas globosas de Norte América, donde los caracteres de la superficie epidérmica le permitieron reconocer tres grupos de especies. Eggli (1984) hizo un estudio descriptivo de los tipos de estomas de Cactaceae utilizando microscopía electrónica de barrido donde encontró que la familia se caracteriza por presentar estomas paralelocíticos. Nyffeler y Eggli (1997) estudiaron 27 taxa de *Eriogyne* y géneros relacionados, probando el uso de tejido fundamental y dérmico para apoyar varios clados, como *Eriogyne* subsec. *Chileogyne* (incluyendo *E. napina* y *E. odieri*, pero excluyendo *E. laui*) y *E.* subsec. *Neoporteria* que está muy bien caracterizado por un número de atributos estudiados, tales como relieve epidérmico papiloso o

completamente plano, un córtex suave o altamente mucilaginoso o un tallo tuberculado arreglado en líneas helicoidales.

Loza-Cornejo y Terrazas (2003) observaron que las 70 especies de 21 géneros de Cactoideae de Norte América estudiadas tienen estomas paralelocíticos y las paredes anticlinales varían de rectas a onduladas; ocho especies de cuatro géneros presentan papilas y esa característica es compartida por todos los miembros de *Peniocereus* subg. *Peniocereus*. Terrazas y Arias (2003) estudiaron la subfamilia Cactoideae para sintetizar la información sobre los caracteres anatómicos del tallo en Cactoideae y evaluarla desde una perspectiva filogenética, concluyen que varios caracteres anatómicos son únicos y distinguen a algunos taxa terminales como son la presencia de cuerpos de sílice en la epidermis e hipodermis de *Stenocereus*, los cristales prismáticos en la epidermis e hipodermis de *Neobuxbaumia* y la ausencia de haces medulares en especies de Cactaceae.

Pocos trabajos han evaluado la variación dentro de géneros de Cactaceae con un número mayor de diez especies, la mayoría sólo se centra en revisar a pocas especies de un género o de varios géneros de diferentes subfamilias o tribus (Bailey, 1961; Conde, 1970; Gasson, 1981; Egli, 1984; Loza-Cornejo y Terrazas, 1996, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Soffiatti y Angyalossy, 2007; Calvente *et al.*, 2008; García-Aguilar *et al.*, 2009). Un género con más de diez especies es *Ferocactus* y es un sistema de estudio apropiado para evaluar su diversidad dérmica.

El género *Ferocactus*

Ferocactus proviene del latín *ferox* salvaje o feroz, es decir, el cactus feroz, refiriéndose al carácter espinoso de las plantas. Son plantas suculentas muy voluminosas de formas cilíndricas o globosas (Apéndice 1). La presencia de costillas es característica de todos los miembros de este género. La epidermis está protegida

por una cutícula gruesa (Lindsay, 1996). Las espinas, en la mayoría de las especies están diferenciadas en radiales y centrales; las radiales son delgadas, generalmente aciculares hasta pilosas, rígidas o suaves, rectas o más o menos torcidas, de color semejante a las centrales o más claras hasta blancas; las espinas centrales con frecuencia son aplanadas y anchas, anilladas, duras, rectas o con la punta curva o ganchuda, de color rojo, rojo purpúreo, amarillento o castaño, volviéndose grises con la edad. En algunas especies, las espinas están modificadas para la producción de néctar y sirven como nectario extrafloral. Las flores comúnmente se presentan en las areolas jóvenes del ápice del tallo, son grandes infundibuliformes o campanuladas, con pericarpelo o tubo receptacular casi siempre muy gruesos, con escamas orbiculares, enteras o ciliadas, sin lana axilar, de forma y tamaño en transición con los segmentos del perianto con margen ciliado, amarillentos o rojizos; estambres numerosos y cortos, insertos desde arriba de la cámara nectarial hasta la garganta; cámara nectarial algo amplia y corta; estilo grueso, estriado longitudinalmente; lóbulos del estigma numerosos; óvulos con funículos cortos. Los frutos son más o menos ovoides, muy escamosos, al principio de paredes carnosas y pulpa también carnosas, después secos, se abren longitudinalmente o por medio de un poro basal y conservan los restos secos del perianto, las semillas son globoso-alargadas, algo curvas con testa negra o castaño rojiza oscura, foveolada o reticulada, no verrucosa (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Las especies del género *Ferocactus* se distribuyen en diferentes comunidades vegetales, principalmente el matorral xerófilo, desde el suroeste de Estados Unidos hasta Oaxaca en México (Fig. 1). Particularmente un número alto de especies se encuentran en la Península de Baja California y en el desierto Sonorense (Anderson, 2001).

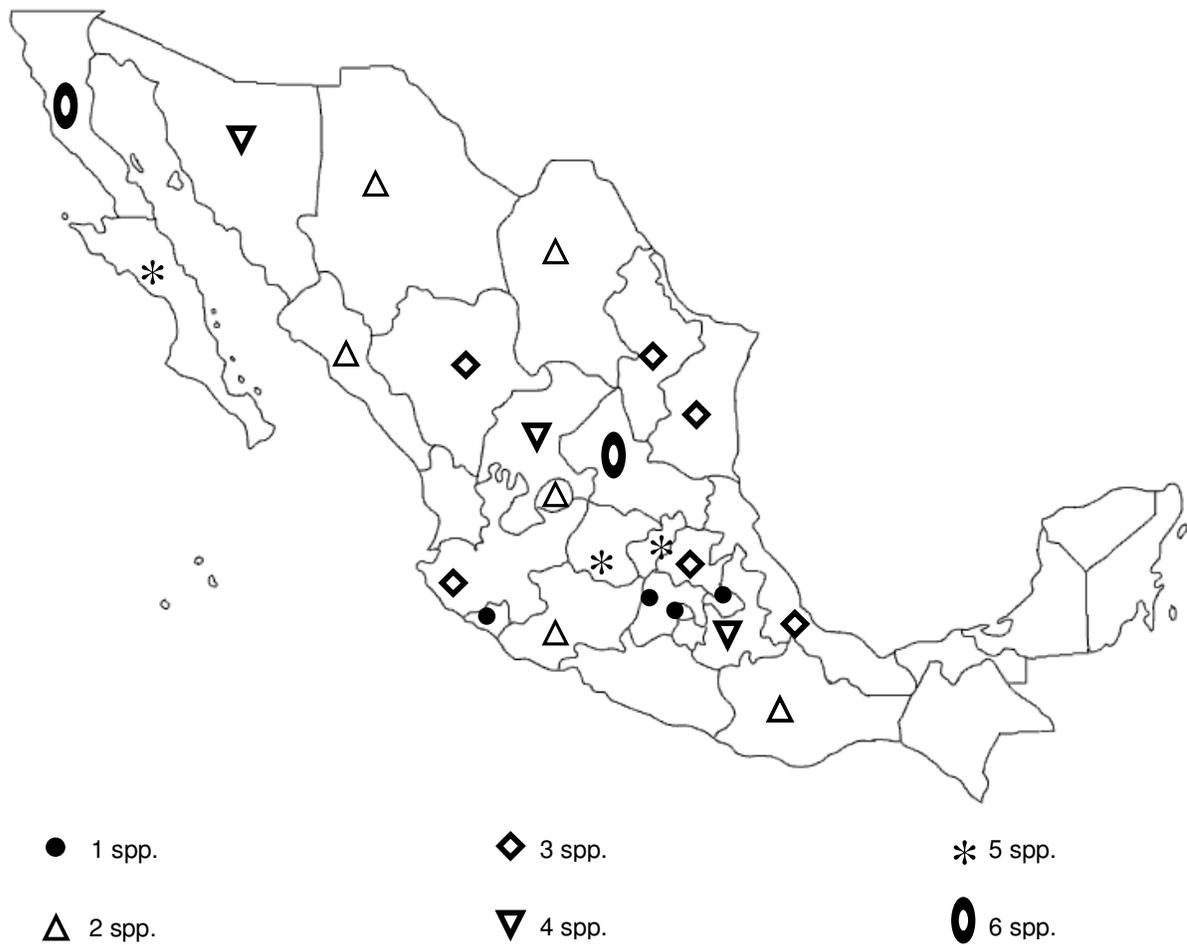


Fig. 1. Distribución del género *Ferocactus* en México. Los símbolos indican el número de especies registradas para cada estado de la República Mexicana (Guzmán *et al.*, 2003).

Problemática taxonómica del género *Ferocactus*

Como una consecuencia de la variación natural y delimitación taxonómica, el número de especies circunscritas al género *Ferocactus* ha sido un tema de discusión y se refleja en varios estudios taxonómicos (Cuadro 1, Apéndice 2). Britton y Rose (1922) incluyeron 30 especies en *Ferocactus*. Lindsay (1955) en un estudio ecológico del género, propuso un total de 25 especies y diez variedades, aunque en 1996 publicó su revisión del género donde incluyó 29 especies y 12 variedades. Posteriormente, en un tratado taxonómico de *Ferocactus sensu stricto* Taylor y Clark (1983) incluyeron 29 especies; Taylor (1984) reconoció 23 especies y 20 taxa infraespecíficos. Estos dos últimos trabajos están entre los más importantes ya que sus ideas acerca de la evolución y radiación del género se basaron en caracteres vegetativos, reproductivos y geográficos, así como caracteres macro y micromorfológicos de la cubierta de la semilla. Más tarde, Bravo y Sánchez-Mejorada (1991) aceptaron 29 especies y 25 variedades clasificadas dentro de tres subgéneros, basándose en el trabajo aún inédito de Lindsay, debido a que las especies presentan características muy particulares. Unger (1992) hizo una revisión en la cual discute los datos sobre distribución y presenta descripciones taxonómicas, aunque sus delimitaciones taxonómicas se basaron en trabajos previos, él presenta una clasificación en la cual incluye cuatro secciones y una lista de híbridos. En el Catálogo de Cactáceas Mexicanas para México se reconocen 28 especies y 12 subespecies (Guzmán *et al.*, 2003). Con base en la amplia distribución del género en México y su problemática taxonómica surgen las siguientes preguntas: ¿Qué tan variable es la epidermis en las especies de *Ferocactus*, hay caracteres constantes o varían con relación a su distribución?, ¿algún carácter de la epidermis de las especies de *Ferocactus* apoya(n) los grupos de Taylor y Clark (1983) o los de Taylor (1984)?

Cuadro 1. Clasificaciones del género *Ferocactus*, 1922-2006 indicando las categorías infragenéricas y el número de especies. Se incluyen los nombres *sensu* Guzmán et al. (2003).

Autor (es)	subgénero	Sección	grupo	Especies
Britton y Rose, 1922	----	-----	-----	30
Backeberg, 1961	----	-----	-----	30
Lindsay, 1955	----	-----	-----	34
Taylor y Clark, 1983	<i>Ferocactus</i>	<i>Ferocactus</i>	<i>F. robustus</i>	12
			<i>F. pottsii</i>	4
		<i>Bisnaga</i>	<i>F. glaucescens</i>	5
			<i>F. recurvus</i>	7
Taylor, 1984	<i>Ferocactus</i>	<i>Ferocactus</i>	<i>F. robustus</i>	20
			<i>F. pottsii</i>	6
		<i>Bisnaga</i>	<i>F. glaucescens</i>	5
			<i>F. latispinus</i>	9
Bravo-Hollis y Sanchez-Mejorada, 1991	<i>Ferocactus</i>			27
	<i>Hamatacanthus</i>			2
	<i>Pennisquama</i>			1
Unger, 1992	<i>Ferocactus</i>	<i>Ferocactus</i>		21 y 4 híbridos
			<i>Pottsia</i>	6
	<i>Bisnaga</i>	<i>Bisnaga</i>		11
		<i>Glaucescenti</i>		6
Lindsay, 1996	----	-----	-----	44
Anderson, 2001	----	-----	-----	42
Guzmán <i>et al.</i> 2003	----	-----	-----	36
Hunt, 2006	----	-----	-----	42

OBJETIVOS

Caracterizar y comparar la epidermis de las especies del género *Ferocactus* *sensu* Guzmán *et al.* (2003).

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir los caracteres microscópicos de la epidermis del género *Ferocactus* mediante de las imágenes obtenidas por microscopía electrónica de barrido (MEB).
- Revisar cortes hechos en parafina para apoyar las observaciones de MEB de la epidermis del género *Ferocactus*.
- Identificar caracteres que permitan distinguir especies o grupos de especies del género *Ferocactus*.
- Agrupar a las especies a través de su similitud epidérmica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de laboratorio

Se tomaron muestras de los individuos del género *Ferocactus* de los ejemplares colectados por varios investigadores y depositados en el herbario MEXU (Apéndice 3). Estos ejemplares abarcan el área de distribución del género desde Baja California hasta Oaxaca. Se obtuvieron de cuatro a seis muestras de una porción de epidermis-hipodermis aproximadamente 0.5 a 1 cm² de la parte media de los tallos de 1 a 3 individuos reproductivos de 23 especies y tres subespecies del género *sensu* Guzmán *et al.* (2003). Las muestras se fijaron en formaldehído-ácido acético glacial-alcohol etílico (F.A.A. Johansen, 1940) por 24 horas. Para la observación mediante MEB, se lavaron con agua destilada y se deshidrataron gradualmente en una batería de alcoholes del 50 al 100%. Posteriormente, se

colocaron en xilol y se sometieron a ultrasonido aproximadamente 20 minutos para remover las ceras y poder observar la superficie epidérmica (Eggl, 1984). Enseguida se colocaron en un secador de punto crítico y se fijaron a un porta-muestra de aluminio con pegamento a base de carbono y se cubrieron con oro (Hitachi-S-2460N). La forma de las células epidérmicas, los límites de su pared anticlinal (relieve y curvatura) y la escultura de la pared periclinal (relieve, convexidad y microrelieve) se determinaron con base en el análisis de imágenes obtenidas en el MEB (Hitachi-S-2460N field emisión SEM) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM).

Para confirmar los caracteres vistos en las imágenes que se obtuvieron en MEB, se realizaron cortes histológicos de epidermis de 0.5 a 1 cm² de las mismas especies de las muestras fijadas en F.A.A. las cuales se lavaron con agua destilada y se deshidrataron gradualmente en una batería de ATB (alcohol terbutílico) con inmersiones cada 24 horas en un cambiador automático Leica. Posteriormente, las muestras se incluyeron en parafina. Se realizaron cortes transversales de aproximadamente 12 a 14 µm con un micrótopo rotatorio Leica modelo RM2125, y se usó la tinción safranina-verde rápido (Johansen, 1940) y se montaron en resina sintética. Se tomaron fotos y se describieron para sintetizar la información en cuadros para comparar entre especies. Las laminillas obtenidas se encuentran depositadas en la colección del Laboratorio de botánica estructural del IBUNAM.

Descripciones y mediciones

Para la descripción de los caracteres de la epidermis se utilizaron los términos de Koch *et al.* (2009) para la forma celular y la curvatura de las paredes anticlinales (Fig. 2B, C). Para el microrelieve de la pared periclinal se emplearon algunos de los términos de Hickey y King (2000). Los términos para describir el tipo de estoma,

fueron tomados de Wilkinson (1988a) (Fig. 2A). En este trabajo, la posición de las células oclusivas se caracterizó en función de las células epidérmicas (Fig. 2D), refiriéndose con el término “arriba” a las células oclusivas que están al mismo nivel que la pared periclinal superior las células epidérmicas sin tomar en cuenta la cutícula, mientras que el término “abajo” se refiere a las células oclusivas estando al extremo contrario, sin que lleguen a estar por debajo del primer estrato de células epidérmicas.

En cortes transversales se midió el grosor de la cutícula, con ayuda de un analizador de imágenes Image-Pro Plus versión 6.1 (Media Cybernetics, 2006). En aquellas especies donde la cutícula es rugosa se tomaron dos medidas, una en la parte más alta (cresta) y otra en la parte mas baja (valle). Se realizó un análisis de varianza del modelo general lineal, seguido de un análisis de comparación de medias de Tukey para detectar diferencias significativas entre las especies estudiadas con el paquete estadístico SAS versión 6.03 (SAS Institute, 1989).

Se generó una matriz de datos doble-estado (Apéndice 7) de 41 caracteres para 35 individuos que representan 23 especies y 3 subespecies. Con esta matriz se calculó una matriz de similitud mediante el coeficiente de Jaccard. Este índice de similitud omite la consideración de datos negativos, es el coeficiente más simple y varia entre el 0 y el 1. Como algoritmo de amalgamiento se usó el promedio no ponderado de los pares de grupos UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages) donde el valor de similitud es un promedio de los valores de similitud entre los pares posibles de OTU's. Para obtener el fenograma se utilizó el programa NT-SYSpC 2.1 (Numerical Taxonomy System of Multivariate Statistical Programs) (Rohlf *et. al.*, 1971). De los 12 árboles generados, se eligió el fenograma con valor de correlación cofenético más alto.

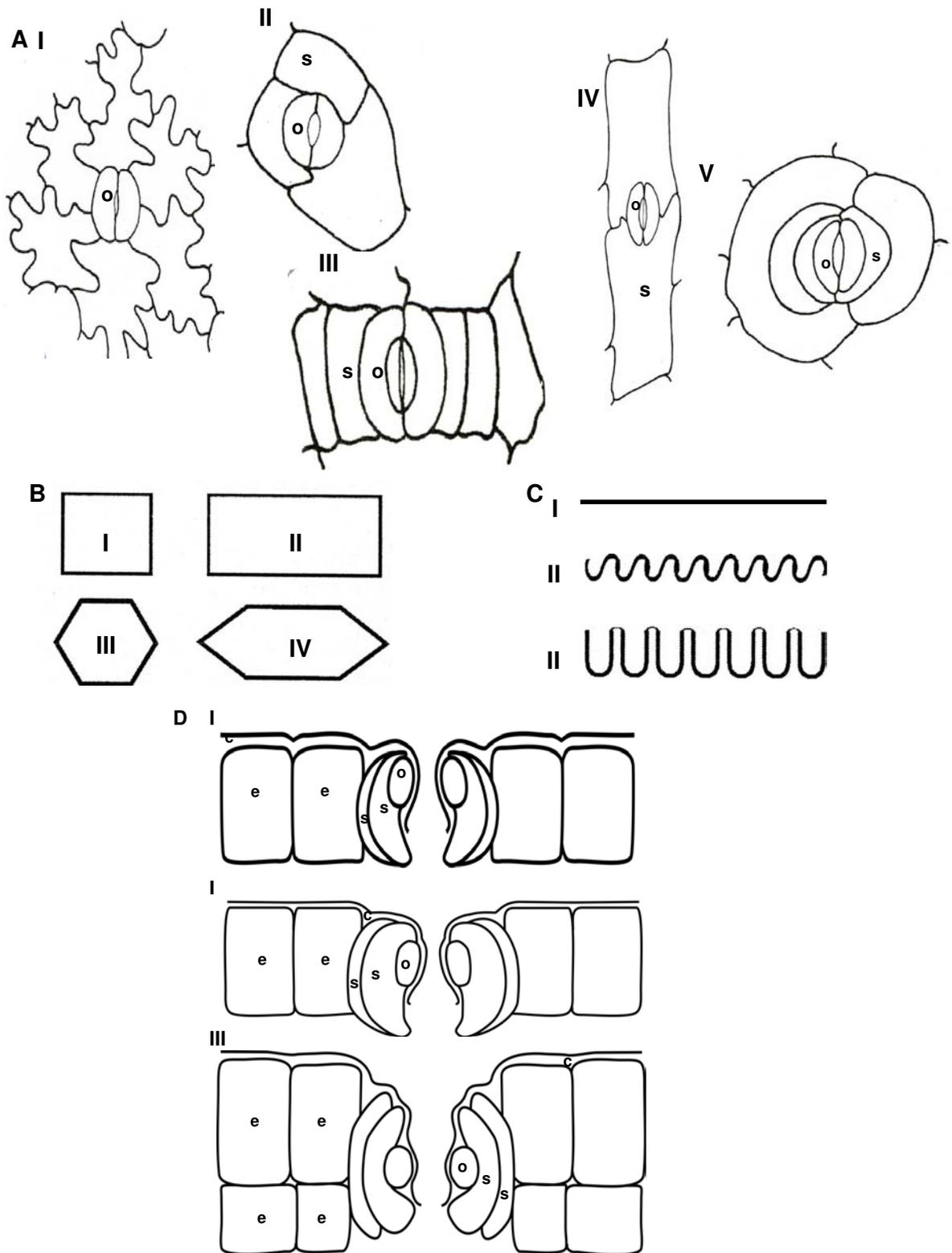


Fig. 2. Diagrama de los caracteres epidérmicos. A. Tipos de estomas de dicotiledóneas (I=anomocítico, II=anisocítico, III=paracítico, IV=diacítico, V=paralelocítico) tomado de Wilkinson, 1988a. B. Forma celular (I=Tetragonal isodiamétrica, II=Tetragonal alargada, III=Poligonal isodiamétrica, IV=Poligonal alargada). C. curvatura de la pared anticlinal (I.recta, II. ondulada tipo "S", III. ondulada tipo "U") tomado de Koch *et al.* 2009. D. Posición de las células oclusivas respecto a las células epidérmicas, vistas en corte transversal. (I=células oclusivas arriba. II=células oclusivas en medio. III=células oclusivas abajo). c = cutícula, e = célula epidérmica, o = célula oclusiva, s = célula subsidiaria.

RESULTADOS

Los caracteres anatómicos cualitativos observados en la epidermis del género *Ferocactus*, se sintetizan en el apéndice 4; los valores de la media, máximos y mínimos para cutículas se presentan en el apéndice 5; los atributos del aparato estomático se sintetiza en el apéndice 6 y en las figuras 3-9 se ilustran los caracteres evaluados y el fenograma se presenta en la figura 10.

Caracteres

La descripción de los caracteres se realizó mediante observación de cortes transversales y vistas en superficie con ayuda de MEB.

Epidermis. En cortes transversales la epidermis de las especies estudiadas es simple, de una célula de grosor, salvo la especie *F. haematacanthus* que presentó epidermis biseriada (Fig. 8D).

Forma celular. Vista en superficie, la forma celular predominante en la epidermis de las especies del género *Ferocactus* es tetragonal alargada (46 %) (Fig. 3A), el 23 % de las especies presenta la forma tetragonal isodiamétrica (Fig. 3B), el 14 % presenta células epidérmicas de forma poligonal isodiamétrica (Fig. 3C) y el resto de las especies presenta células de forma poligonal alargada (Fig. 3D). En cortes transversales son tabicadas de forma cuadrada en la mayoría de las especies y en otras son alargadas (Figs. 7, 8), donde la mayor longitud puede o no ser perpendicular al eje del tallo.

Apariencia multicelular. El 54 % de las especies estudiadas presenta una apariencia rugosa, mientras que las demás especies tienen apariencia lisa (Fig. 4A, B).

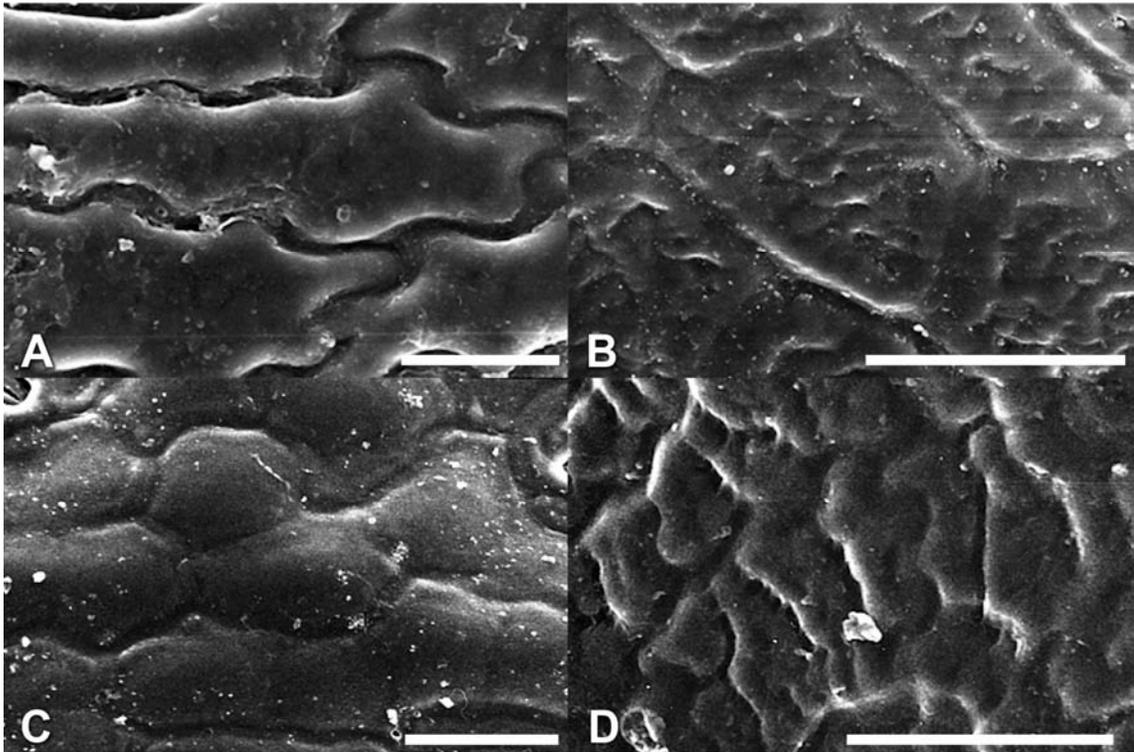


Fig. 3. Forma celular vista en MEB. **A.** *Ferocactus alamosensis*, tetragonal alargada; **B.** *F. chrysacanthus*, tetragonal isodiamétrica; **C.** *F. hamatacanthus*, poligonal isodiamétrica; **D.** *F. peninsulae*, poligonal alargada. Barra de 20 μm en A; de 50 μm en C,D.

Pared anticlinal. La forma de la pared anticlinal de las células epidérmicas, vistas en superficie, es predominantemente recta (66 %) (Fig. 4C), también se observaron formas onduladas tipo “S” en el 29 % y onduladas tipo “U” únicamente en las especies *F. glaucescens* y *F. peninsulae* (Fig. 4E, F). El nivel de la pared anticlinal observado en vista superficial y confirmado en cortes transversales, es hundido para la mayoría de las especies (60 %) y ligeramente hundido en el 40 %. Para el microrelieve de la pared anticlinal se reconocen cinco tipos (Apéndice 4) que son: liso, estrías gruesas o finas presentes exclusivamente en dos paredes anticlinales y estrías gruesas o finas presentes en todas las paredes anticlinales

(Fig. 5). El microrelieve es liso en la mayoría de las especies (63 %). El microrelieve con estrías gruesas exclusivamente en dos paredes anticlinales se registró en el 17 % de las especies (Apéndice 4) y en *F. haematacanthus*, *F. histrix* y un individuo de *F. peninsulae* se observaron estrías finas. Cuando el microrelieve se encuentra en toda la pared anticlinal también predominan las estrías gruesas (9 % de las especies) y estrías finas se observaron únicamente en la especie *F. reppenhagenii*.

Pared periclinal. La posición de la pared periclinal vista en superficie, se caracteriza en tres tipos: a nivel, a nivel con reborde y pústula (Fig. 6). Vistas en superficie y en cortes transversales, el 80 % de las especies presentan pared periclinal a nivel, mientras que el 14 % de las especies tienen a nivel con reborde (Apéndice 4). Este reborde se encuentra en la periferia de la pared periclinal (Fig. 6B, H) y *F. emoryi* es la única especie con tipo pústula (Fig. 6C). El microrelieve de la pared periclinal observado en vista superficial se pudo agrupar, por el grado de modificación en la cutícula, en cinco tipos: liso, ligeramente rugoso, rugoso, verrucoso fino y verrucoso grueso (Apéndice 4). El tipo más común fue liso en 37 % de las especies y verrucoso grueso el menos frecuente (9 %).

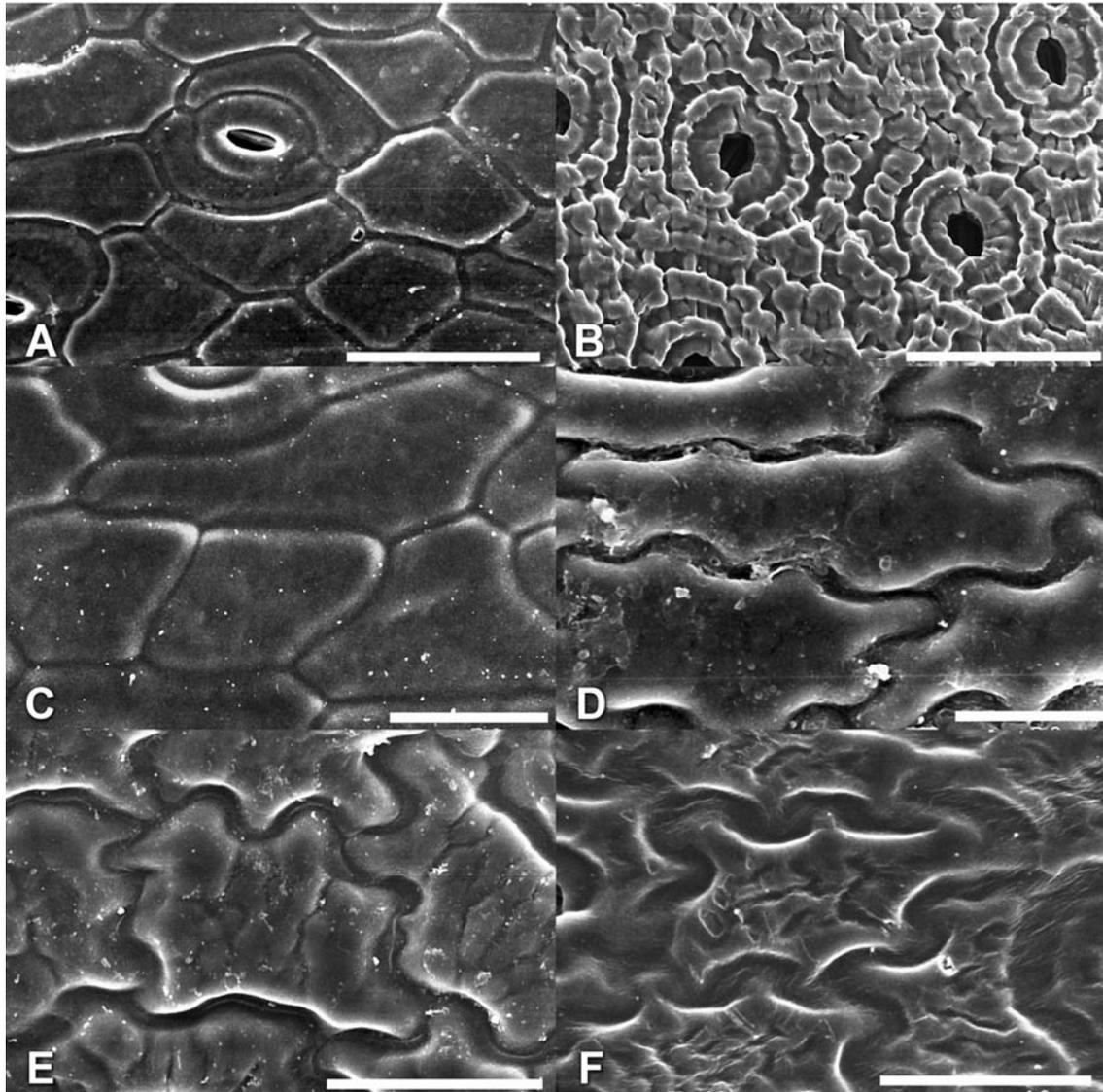


Fig. 4. Apariencia multicelular (A,B) y curvatura de la pared anticlinal (C-F) vista en MEB. **A.** *Ferocactus echidne*, apariencia lisa; **B.** *F. peninsulae*, apariencia rugosa; **C.** *F. pilosus*, recta; **D.** *F. alamosanus*, ondulada "S"; **E.** *F. glaucescens*, ondulada "U"; **F.** *F. peninsulae*, ondulada "U". Barra de 100 μm en A, B; 20 μm en C, D, de 40 μm en D-F.

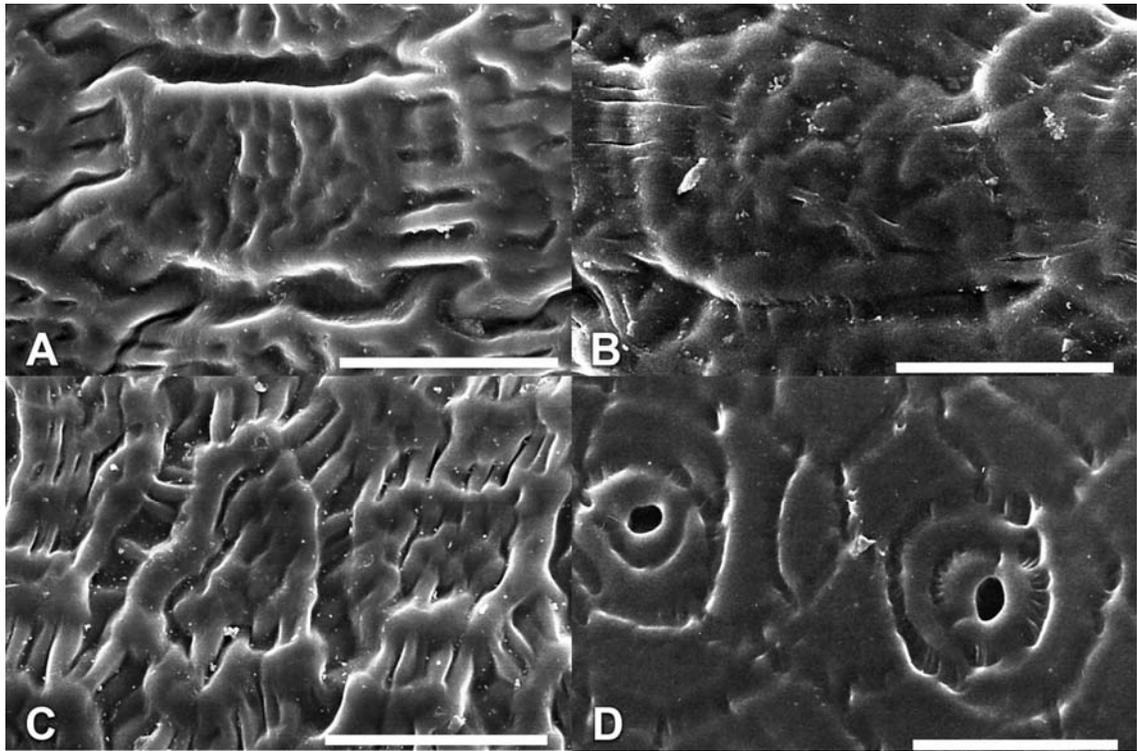


Fig 5. Microrelieve de la pared anticlinal de la epidermis en *Ferocactus*, MEB. **A.** *Ferocactus cylindraceus* subsp. *tortulispinus*, estriás gruesas en dos paredes anticlinales; **B.** *F. haematacanthus*, estriás finas en dos paredes anticlinales; **C.** *F. rectispinus*, estriás gruesas en todas las paredes anticlinales; **D.** *F. reppenhagenii*, estriás finas en todas las paredes anticlinales. Barra de 40 μm en A-C; de 100 μm en D.

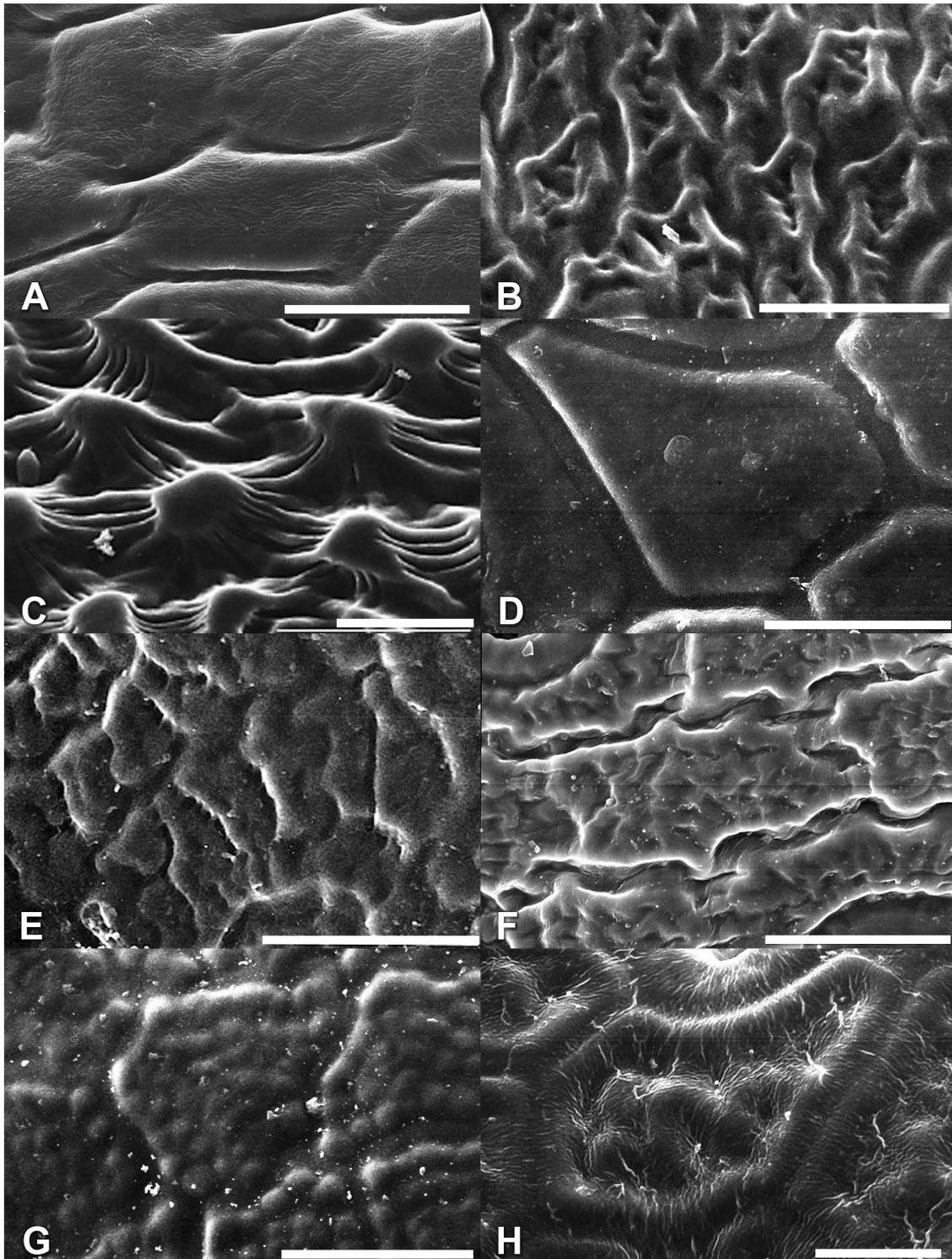


Fig. 6. Posición de la pared periclinal y microrelieve de la epidermis en *Ferocactus*, MEB. **A.** *Ferocactus viridescens*, a nivel; **B.** *F. recurvus*, reborde en la periferia; **C.** *F. emoryi*, pústula; **D.** *F. echidne*, microrelieve liso; **E.** *F. peninsulae*, microrelieve ligeramente rugoso; **F.** *F. rectispinus*, microrelieve rugoso; **G.** *F. wislizenii* subsp. *herreriae*, microrelieve verrucoso fino; **H.** *F. macrodiscus*, reborde con microrelieve verrucoso grueso. Barra de 40 μm en A, B, D, F, G; de 50 μm en C, E; de 20 μm en H.

Pared colenquimatosa. En cortes transversales se observaron las células epidérmicas y con base en el espesor de su pared y la reacción a la doble tinción se identificó que la pared puede ser gruesa o delgada, el grosor es por la acumulación de celulosa, indicada por su coloración verde. La pared colenquimatosa se registró en el 77 % de las especies (Fig. 7A, D) mientras que el 23 % de las especies no presentó dicha pared (Fig. 7B, C).

Cutícula. Vista en corte transversal el grosor de la cutícula fue muy variable (Apéndice 5) y el análisis de varianza detectó diferencias significativas ($F=190.63$, $P<0.0001$). Este análisis permitió agrupar la variación de la cutícula en cinco categorías. El 11 % de las especies se agrupó en la categoría de cutículas menores a 5 μm de grosor (Fig. 7), el 20 % en cutículas de 5 a 10 μm , el 40 % de las especies presenta cutículas de 11 a 20 μm de grosor, 11 % de las especies con cutículas de 21 a 30 μm de grosor y cutículas mayores a 30 μm se encontraron en las especies *F. emoryi*, donde el grosor está dado principalmente por las pústulas que forma cutícula (Figs. 6C, 7D) y en *F. hamathacanthus* y *F. pilosus*, cuya cutícula causa cierta deformación en las células debido a que llega a depositarse ampliamente entre las paredes anticlinales de cada célula (Fig. 7C).

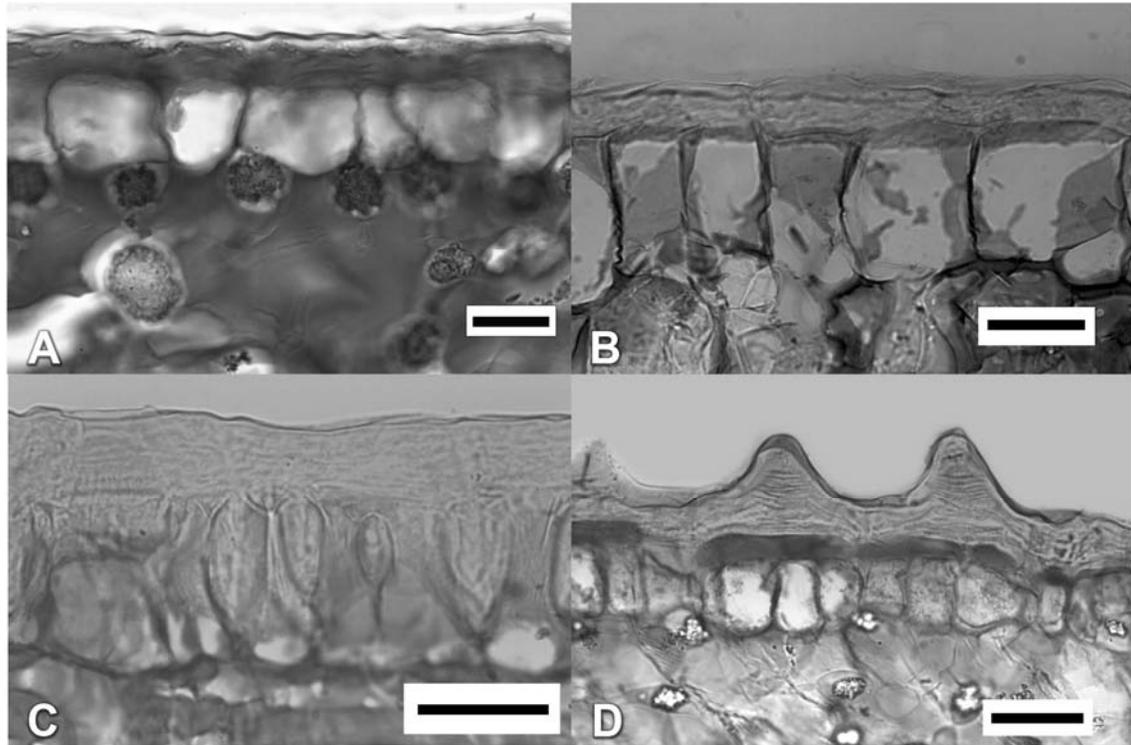


Fig. 7. Cutículas y células epidérmicas en *Ferocactus*, cortes transversales. **A.** *Ferocactus histrix*, cutícula menor de 5 μm y células epidérmicas con pared colenquimatosas; **B.** *F. echidne*, cutícula de 20 a 30 μm y células epidérmicas con paredes no colenquimatosas; **C.** *F. pilosus*, cutícula mayor a 30 μm ; **D.** *F. emoryi*, cutícula que forma pústulas. Barras de 20 μm en A; 50 μm en B-D.

Estoma. En vista superficial, se observaron dos tipos de estoma, paralelocítico y paracítico (Fig. 9). El tipo paralelocítico se registró en el 89 % de las especies (Apéndice 6) y el tipo paracítico sólo estuvo presente en las especies *F. echidne*, *F. hamatacanthus* y *F. latispinus*. La posición del estoma es ligeramente hundida en el 89 % de las especies (Fig. 9A-C) y únicamente en las especies *F. haemathacanthus*, *F. robustus* y *F. viridescens*, el estoma es hundido (Fig. 9D). Otro carácter evaluado, en cortes transversales, fue el número de pares de células subsidiarias. La mayoría (63 %) de las especies estudiadas tiene dos pares (Apéndice 5) y, en menor abundancia, se presentan tres pares de células subsidiarias (37 %).

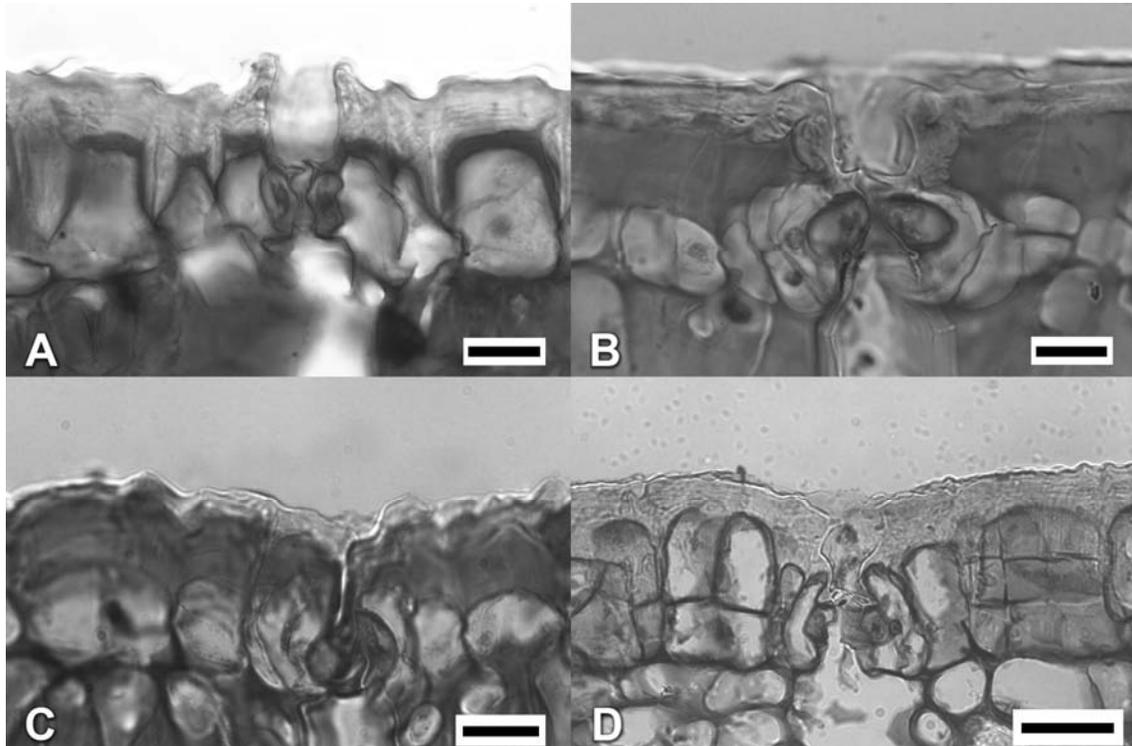


Fig. 8. Estoma y células epidérmicas, cortes transversales. **A.** *Ferocactus glaucescens* células oclusivas en medio y epidermis uniseriada. **B.** *F. fordii* células oclusivas arriba. **C.** *F. cylindraceus* subsp. *tortulispinus*, células oclusivas abajo. **D.** *F. haematacanthus* células oclusivas abajo y epidermis biseriada. Barra de 20 μm en A-C; de 50 μm en D.

Con base en la variación de la posición de las células oclusivas, vistas en corte transversal, se reconocen 3 tipos (Fig. 8): la posición media con respecto a las células epidérmicas se observó en el 77 % de las especies, el 15 % tuvieron las células oclusivas arriba y sólo tres especies (*F. chrysacanthus*, *F. cylindraceus* subsp. *tortulispinus* y *F. haemathacanthus*) fueron abajo. Cabe mencionar que en esta última especie, la posición de las células oclusivas se asignó respecto al primer estrato de células epidérmicas (Fig. 8D).

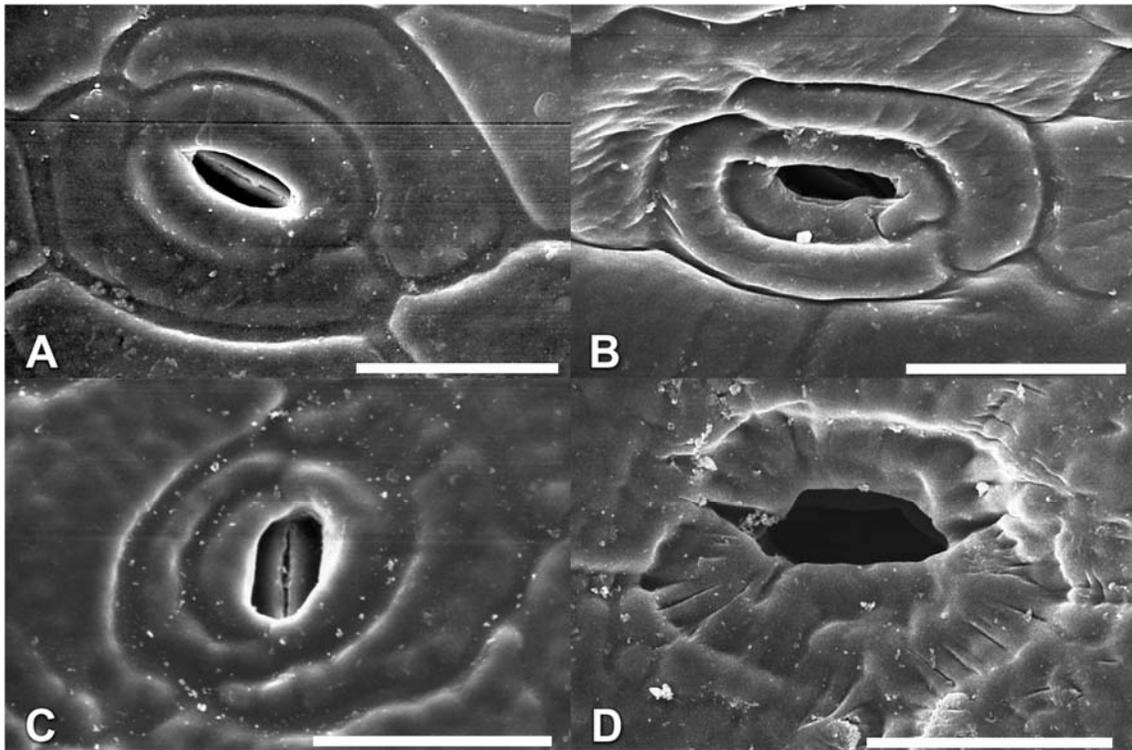


Fig. 9. Estomas, MEB. **A.** *Ferocactus echidne*, estoma parásítico; **B.** *F. townsendianus*, estoma ligeramente hundido y paralelocítico; **C.** *F. wislizenii* subsp. *herrerae*, estoma ligeramente hundido y paralelocítico; **D.** *F. haematacanthus*, estoma hundido. Barra de 50 μm en A, D; de 40 μm en B, C.

Análisis de similitud

Los resultados del análisis de similitud mostraron en el fenograma, cinco grupos de especies con base en su similitud epidérmica (Fig. 10). Un grupo sólo consta de una especie que fue la más disímil del género estudiado con un valor de 0.21 y el grupo más grande a su vez se divide en dos subgrupos de especies. Únicamente los individuos de dos especies (*F. echidne* y *F. pilosus*) tuvieron 100 % de similitud.

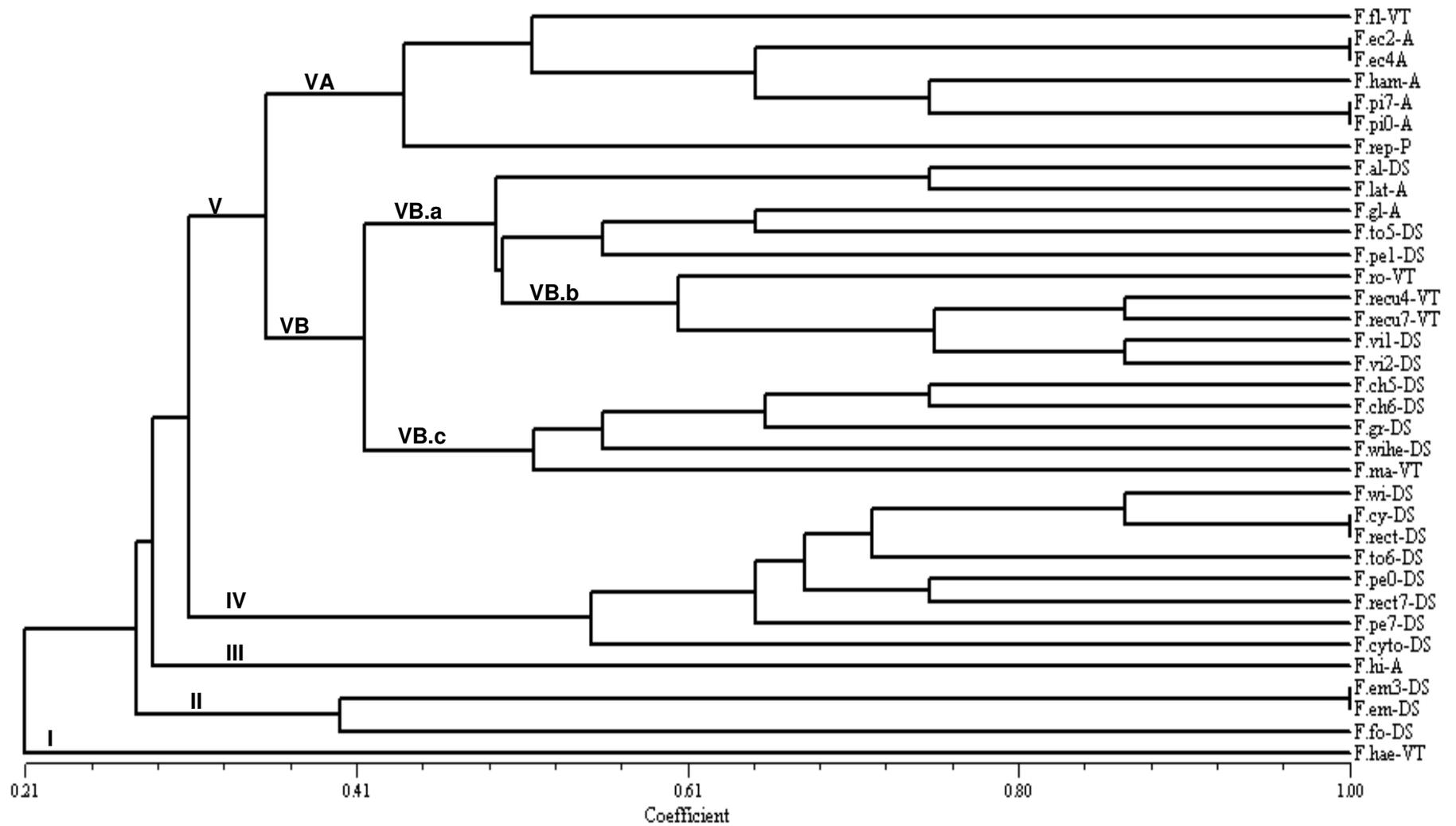


Fig. 10. Fenograma del género *Ferocactus* de acuerdo a su similitud con base a características de la epidermis. Valor de correlación cofenético= 0.835. Los acrónimos de las especies (ver apéndice 4) seguidos del acrónimo de su distribución: A=Altiplano, DS=Desierto Sonorense, P=Pacífico, VT=Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

DISCUSIÓN

La epidermis en el género *Ferocactus* tiene una amplia variación entre especies tanto vista en superficie como en cortes transversales. Los resultados de este trabajo tienen semejanzas y diferencias con los rasgos de la epidermis registrados por otros autores que han estudiado otras especies de la tribu Cacteeae o la familia Cactaceae.

Epidermis. La epidermis fue principalmente de una célula de grosor como se ha reportado en la mayoría de las especies estudiadas de Cactaceae (Gasson, 1981; Loza-Cornejo y Terrazas, 1996; Mauseth *et al.*, 1998; Vázquez, 2002; Soffiatti y Angyalossy, 2007; Calvente *et al.*, 2008), y biseriada sólo en la especie *F. haematacanthus*. La epidermis biseriada también se ha reportado en *Pachycereus pecten-aboriginum* y *P. tepamo* (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). El origen de la epidermis biseriada está dado por las divisiones periclinales de las células epidérmicas (Flores-Vindas, 1999). Aunque en *Ferocactus* no se encontró epidermis multiseriada (más de dos estratos), Terrazas y Arias (2003) la reportan para miembros de cuatro tribus: Cacteeae (*Astrophytum*), Browningieae (*Armatocereus*), Notocacteeae (*Eulychnia* y *Eriosyce*) y Pachycereeae (*Pachycereus*).

Forma. Barthlott y Hunt (2000) y Kerstin *et al.* (2009) mencionan que existen dos formas básicas de las células epidérmicas vistas en superficie, tetragonal y poligonal, y cada una de ellas puede ser isodiamétrica o alargada. En las especies estudiadas del género *Ferocactus* se observaron las cuatro formas celulares aunque predominan las tetragonales alargadas. También para otros géneros de Cactaceae se han reportado células epidérmicas tetragonales y poligonales (Di Fulvio, 1976; Gasson, 1981; Calvente *et al.*, 2008). A pesar de que en este trabajo se asignó la forma que predomina, ésta es muy variable aún dentro de la misma muestra; por

ejemplo en *F. peninsulae* y *F. robustus*. Esta variación dentro de la misma especie, sugiere que su incorporación a interpretaciones en sistemática se debe hacer con precaución y solo utilizarse en aquellos casos donde la variación es entre especies y no dentro del mismo individuo o individuos de la misma especie. En cortes transversales, las células epidérmicas pueden tener forma cuadrada o alargada (rectangulares). Estas formas también las reportan para Cactaceae Gasson (1981), Loza-Cornejo y Terrazas (2003) y Calvente *et al.* (2008). Notoriamente las alargadas pueden tener la mayor longitud en la pared anticlinal o sea perpendicular al eje del tallo, confiriéndole un rasgo distintivo a la especie como *F. echidne* (Fig. 7B).

Pared anticlinal. Los resultados indican que en el género *Ferocactus* predominan las especies con paredes rectas aunque también se observan especies con paredes onduladas tipo “S” y tipo “U”. Una variación tan amplia también fue registrada por Anderson (1987) para el género *Thelocactus*, cuyas especies presentan paredes más o menos rectas y onduladas. Este mismo autor registra que la especie *F. hamatacanthus* presenta paredes rectas, coincidiendo con las observaciones aquí realizadas. Otros géneros también pueden tener paredes sinuosas, rectas o ambas condiciones en la misma especie (Gasson, 1981; Eggli, 1984; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). Por ejemplo, Gasson (1981) observó ambas condiciones para pocas especies de *Coryphantha*, *Escobaria* y *Mammillaria*, así como en *Ferocactus latispinus*. Sin embargo las observaciones aquí realizadas en *F. latispinus* para este carácter no coinciden con lo registrado por Gasson (1981), ya que solo se observaron paredes anticlinales onduladas tipo “S”.

Nyffeler y Eggli (1997) mencionan que la variación entre paredes anticlinales rectas y onduladas parece estar más relacionada con la madurez de la planta ya que el tejido joven comúnmente muestra más paredes onduladas que el tejido maduro.

Esta afirmación fue apoyada con la variación registrada en tallos de *Myrtillocactus geometrizans* (Hernández *et al.*, 2007). Sin embargo, este no es el caso en las especies estudiadas de *Ferocactus*, ya que todas las observaciones provienen de muestras removidas de la parte media del tallo de los individuos y mostró ser un carácter constante a este nivel del tallo y por ello útil para comparar entre especies. Mauseth (1984) señala que las paredes anticlinales onduladas en Cactaceae puede ser una característica que permite a las células epidérmicas expandirse y contraerse cuando la planta absorbe o pierde agua. La posición hundida de la pared anticlinal junto con la pared colenquimatosa también podrían contribuir a la expansión y contracción de las células en las especies de *Ferocactus*.

El nivel de la pared anticlinal es predominantemente hundido para *Ferocactus* carácter que se corroboró en el estudio de los cortes transversales. Barthlott y Hunt (2000) y Koch *et al.* (2009) mencionan además de la posición hundida de la pared anticlinal, pared anticlinal al mismo nivel que la pared periclinal de las células epidérmicas, o bien pared elevada. Aunque estos dos estados no se encontraron en *Ferocactus*, sí se han registrado en otros miembros de Cactaceae y Cactoideae.

El microrelieve que se genera por la ornamentación cuticular en la pared anticlinal se ha descrito para diversas angiospermas (Wilkinson, 1988b). En este estudio se encontró que hay variedad en el microrelieve ya que algunas especies de *Ferocactus* presentaron estrías de diferente grosor y varían también su presencia en el número de paredes anticlinales. En la familia Cactaceae no se había reportado algún tipo de ornamentación cuticular de la pared anticlinal, en este trabajo se encontraron estrías en 10 especies, Sin embargo, se han observado estrías en

pocas especies de la tribu Cacteeae como *Stenocactus coptonogonus* y *Thelocactus bicolor* (Terrazas, com. pers.).

Pared periclinal. La posición de la pared periclinal en las especies estudiadas en este trabajo, es predominantemente a nivel, es decir, es recta sin presentar algún tipo de elevación o hundimiento; sin embargo en *F. macrodiscus*, *F. recurvus* y *F. viridescens* se observó a nivel con reborde debido a que presentan un tipo de elevación únicamente en la periferia de la célula. En *F. emoryi* se asignó el nombre de pústula a la depositación diferencial de la cutícula sobre la pared periclinal externa de la célula epidérmica como se confirmó en los cortes transversales (Fig. 8D). En otras especies de Cacteeae se reporta una papila por célula, que es una convexidad de la pared periclinal externa, en *Lophophora williamsii*, *Thelocactus hexaedrophorus*, *T. rinconensis*, *T. uncinatus* y *Turbinicarpus schmiedickeanus* (Boke y Anderson, 1970; Gasson, 1981; Anderson, 1987) mostrando que a diferencia de *F. emoryi*, se forma por una convexidad de la pared periclinal. También Loza-Cornejo y Terrazas (2003) reportan papilas unicelulares derivadas por la convexidad de la pared periclinal en varias especies de *Peniocereus*. Como señala Flores-Vindas (1999), las papilas pueden ser el resultado del desarrollo excesivo de la capa péctica, de la capa de celulosa o de la cutícula misma y dentro de este contexto, las papilas podrían estar involucradas en la reflexión de la luz. Además de que por origen no serían homólogos, de ahí la importancia de observar las convexidades tanto con MEB como con microscopía de luz.

Solereeder (1908, cit. in: Wilkinson 1988b), menciona que los engrosamientos de la cutícula varían, confiriéndole a la superficie una apariencia lisa, granular, verrucosa o estriada. Estas marcas de la cutícula son un carácter muy importante

desde el punto de vista sistemático. En este trabajo, las especies revisadas muestran un microrelieve de la pared periclinal muy diverso, siendo predominantemente liso aunque también se observó rugoso y verrucoso. Esta diversidad también fue registrada por Gasson (1981), quien señala que el microrelieve liso es el más abundante y sólo en pocas especies de *Mammillaria* es verrucoso y en dos especies de *Thelocactus* es rugoso. En algunas especies de Cactoideae, Loza-Cornejo y Terrazas (2003) reportan microrelieve liso para la mayoría de las especies estudiadas y estriada, micropapilosa y reticulada para pocas especies. Di Fulvio (1976) menciona para una especie de *Notocactus* cutícula reticulada y para *Wigginsia* como estriado-reticulada. Dunn *et al.* (1965) afirman que en las especies xerófitas de las dicotiledóneas generalmente la cutícula es rugosa, mientras que las especies de ambientes mesófiticos presentan superficies lisas. Esto no se cumple en las especies de *Ferocactus*, debido a que todas ellas se desarrollan en regiones áridas y semiáridas de México y presentan tanto cutículas rugosas como lisas.

Pared colenquimatosa. De acuerdo con las observaciones realizadas, la mayoría de las especies presentan pared colenquimatosa en la pared periclinal exterior del tallo. Gasson (1981) la menciona en *Mammillaria* aff. *haageana*, *M. polythele*, *M. perbella* y *Ferocactus latispinus*; la última especie coincide con las observaciones de este trabajo. Loza-Cornejo y Terrazas (2003) reportan paredes delgadas en la mayoría de las especies de Cactoideae y sólo pared periclinal externa colenquimatosa en *Coryphantha retusa*, *Mammillaria mazatlanensis* y *M. pottsii*. Esau (1976) señala que el colénquima es el primer tejido de sostén en tallos, hojas y partes florales; así como el principal apoyo de las hojas y algunos tallos verdes en la mayoría de las dicotiledóneas adultas, debido a que combina

considerable fuerza de tensión con flexibilidad y plasticidad. Mauseth (1988) sugiere que el colenquima también permite almacén de agua en sus paredes ricas en celulosa y pectina. En las pocas especies del género *Ferocactus* donde no hay pared colenquimatosa y las paredes anticlinales son rectas, la función de sostén podría estar dada por el grosor de la cutícula ya que dichas especies están catalogadas dentro de los últimos dos rangos de grosor (Apéndice 5), salvo *F. haematacanthus* que no tiene una cutícula tan gruesa.

Cutícula. El grosor de la cutícula varió en las especies estudiadas de 5 μm hasta más de 30 μm de espesor. Esta amplitud encontrada en *Ferocactus* es normal entre los valores registrados para la familia Cactaceae. Por ejemplo, para algunas especies de los géneros *Mammillaria*, *Thelocactus* y *Turbinicarpus* se reportan cutículas que varían de 3.5 a 7 μm , mientras en algunas especies de *Escobaria*, *Gymnocactus*, *Mammillaria* y *Wilcoxia* el grosor de la cutícula es menor a 1 μm (Gasson, 1981; Anderson, 1987; Loza-Cornejo y Terrazas, 1996). También dentro de algunos géneros de Cactaceae (*Acanthocereus*, *Dendrocereus*, *Leptocereus*, *Neoabbottia* y *Peniocereus*) Mauseth *et al.* (1998) registran valores de 2 a 20 μm aproximadamente en el grosor de la cutícula de los diferentes géneros, mientras que en *Hylocereus* éstas fluctúan entre 7 y 12 μm (García-Aguilar *et al.*, 2009). Para algunas especies de Cactoideae, Loza-Cornejo y Terrazas (2003) reportan cutículas comúnmente entre 1 y 13 μm , pero para *Myrtillocactus schenckii*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *P. hollianus* y *P. pringlei*, se registran grosores de 20 a 49 μm y *Ariocarpus fissuratus* se distingue por tener cutículas de 220 μm de espesor. Flores-Vindas (1999) señala que el grosor de la cutícula parece mostrar una respuesta variable a las condiciones ambientales, pues sus principales funciones en conjunto con las ceras epicuticulares, son reducción de la pérdida de agua, formación de una

barrera mecánica que dificulte la penetración de hifas fungales y la herbivoría, protección contra el daño mecánico, reflexión y atenuación de la radiación. Generalmente, se dice que las plantas de regiones áridas tienen hojas fuertemente cutinizadas (Wilkinson, 1988). Por ello se esperaría que todas las especies de *Ferocactus*, en especial las que se distribuyen en el Altiplano y el desierto Sonorense tuvieran las cutículas más gruesas. Hay tres especies del Altiplano con las cutículas más gruesas (*F. echidne*, *F. hamatacanthus* y *F. pilosus*). Sin embargo, en esta región también se distribuyen las especies con las cutículas más delgadas *F. histrix* y *F. latispinus*. Los resultados sugieren que en *Ferocactus* la variación del grosor de la cutícula es propia de la especie y no un componente del ambiente. También se observó que la cutícula en las especies *F. echidne*, *F. hamatacanthus*, *F. histrix*, *F. glaucescens* y *F. pilosus* se depositó entre las paredes anticlinales de cada célula provocando deformación de éstas (Fig. 8A). Este depósito de la cutícula también fue reportado por Bailey (1964) para *Pereskia grandifolia*, Di Fulvio (1976) para *Wigginsia tephraantha* y también por Loza-Cornejo y Terrazas (2003) para *Bergerocactus emoryi*, *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus schenckii*, *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus Avensis*.

Estoma. El género *Ferocactus* presenta estomas predominantemente paralelocíticos. Este tipo de estoma lo han descrito para diversos géneros de Cactoideae (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Terrazas y Arias, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Soffiatti y Angyalossy, 2007), la presencia de estomas paralelocíticos y paracíticos sólo en algunas especies de *Notocactus*, *Rhipsalis* y *Wigginsia* (Di Fulvio, 1976; Calvente *et al.*, 2008). Anderson (1987) describe para el género *Thelocactus* estomas paracíticos. Gasson (1981) menciona que los estomas son paracíticos en Cacteeae con tendencia a ser paralelocíticos en algunas especies. No

se encontró dicha tendencia en las especies de *Ferocactus* porque cuando hay asimetría en las células subsidiarias se nombró como paralelocítico, lo que coincide con estos resultados en describir los estomas de a *F. latispinus* como paracíticos. Egli (1984) registró para *F. townsendianus* estomas paralelocíticos coincidiendo con lo descrito en este trabajo. De acuerdo a Egli (1984) en Cactaceae se pueden encontrar dos condiciones para la posición del estoma: superficial y hundido. Cuando el complejo estomático está al mismo nivel de las células epidérmicas corresponde al primero y es común en varios miembros de Cactoideae (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Soffiati y Angyalossy, 2007). El tipo hundido se reconoce cuando las células oclusivas están bajo el nivel de la epidermis y también es considerada por Egli (1984) una típica condición en Cactaceae. Sin embargo, hay estomas escondidos por papilas como en *Selenicereus grandiflorus*, *Wilcoxia viperina* y tres especies de *Acanthocalycium* que de acuerdo a Egli (1984) también pueden ser clasificados como complejo estomático hundido. Esta condición no se observó en *Ferocactus*, sin embargo se ha reportado hundido cuando hay papilas o los estomas se encuentran en regiones especializadas de la superficie como *Aztekium* y *Blosfelia*. En el género *Ferocactus* predomina el estoma ligeramente hundido, lo que corresponde a la definición de “hundido” dada por Egli (1984). Para pocas especies como *F. haematacanthus*, donde el complejo estomático se encuentra en pequeñas depresiones en la epidermis y las células oclusivas se encuentran en el límite inferior respecto a las células epidérmicas se asignó la categoría de estomas hundidos. Un arreglo similar se describió para tres especies de *Rhipsalis* donde se reportan como estomas hundidos (Calvente *et al.*, 2008). De acuerdo a las observaciones realizadas, en el género *Ferocactus* las células oclusivas pueden estar en diferente posición respecto

a las células epidérmicas; las predominantes se ubican en medio. Gasson (1981) reporta para *Coryphantha elephantidens* y *Mammillaria magnimamma* células oclusivas hundidas respecto a las células epidérmicas. Loza-Cornejo y Terrazas (2003) registran células oclusivas al mismo nivel que las células epidérmicas en la mayoría de las especies de Cactoideae.

El número de células subsidiarias generalmente es bastante elevado en Cactaceae, en particular en Opuntioideae y Pereskioideae, pero el número más alto fue de nueve células subsidiarias y se registró en *Rhipsalis baccifera* (Egglí, 1984). Sin embargo, varios autores coinciden que lo más común es tener uno o dos pares (Mauseth, 1984; Losa-Cornejo y Terrazas, 2003). En las especies estudiadas del género *Ferocactus*, el mayor número encontrado fue de tres pares de células subsidiarias en nueve especies, incluyendo a *F. townsendianus*. Esta especie también fue estudiada por Egglí (1984) quien registró tres pares de subsidiarias. Loza-Cornejo y Terrazas (2003) reportan tres y cuatro pares de células subsidiarias en *Ariocarpus retusus* y *Echinocereus pensilis* respectivamente.

Valor taxonómico

De acuerdo a las observaciones en este trabajo, las especies del género *Ferocactus* no tienen caracteres exclusivos epidérmicos que las diferencien de los otros géneros de Cactoideae, a la fecha estudiados.

Los grupos obtenidos en el fenograma con base exclusivamente en las características de la epidermis no permiten apoyar ninguna de las clasificaciones infragenéricas propuestas para *Ferocactus* (Taylor y Clark, 1983; Taylor, 1984; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Unger, 1992).

Al comparar el fenograma con la clasificación de Taylor y Clark (1983) sólo se recuperan dos grupos parcialmente. Algunas especies del grupo *Ferocactus robustus* con las del grupo VB del fenograma (*F. peninsulae*, *F. robustus* y *F. townsendianus*) y el grupo *F. glaucescens* de Taylor y Clark (1983), con el grupo VA (*F. echidne*, *F. flavovirens* y *F. reppenhagenii*).

Respecto a la clasificación de Taylor (1984) donde también establece cuatro grupos que pertenecen a dos secciones, algunas especies del grupo *F. robustus* son recuperadas en el grupo VB del fenograma (*F. robustus*, *F. peninsulae*, *F. viridescens*). Así como tres especies del VA (*F. flavovirens*, *F. echidne* y *F. reppenhagenii*) que corresponden al grupo *glaucescens* de la sección *Bisnaga* de Taylor (1984).

Guzmán *et al.* (2003) no reconocen ni a *F. herrerae* ni a *F. wislizenii* subsp. *herrerae*. Sin embargo, las dos muestras estudiadas de *F. wislizenii* no se recuperan en el mismo grupo del fenograma. Varios autores reconocen a *F. herrerae* como especie válida (Lindsay, 1955; Backeberg, 1961; Taylor y Clark, 1983; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Lindsay, 1996; Anderson, 2001). De acuerdo a las características epidérmicas, *F. herrerae* sí es diferente de *F. wislizenii* y pertenecen a grupos disímiles (VB.c y IV). Por lo tanto, las características de la epidermis que las hacen diferentes como la forma celular, el microrelieve de la pared anticlinal, el nivel de la pared anticlinal, el grosor de la cutícula y el número de células subsidiarias; podrían utilizarse para apoyar el reconocimiento de *F. herrerae*.

Los tres individuos colectados de *F. peninsulae*, resultaron diferentes entre sí con base en sus rasgos epidérmicos debido a que se distinguieron en dos grupos diferentes del fenograma (IV y VB.a). Hay autores que prefieren reconocer una sólo especie con amplia variación morfológica como es el caso de *F. peninsulae* (Britton y

Rose, 1922; Taylor y Clark, 1983; Anderson, 2001; Guzmán *et al.*, 2003, Hunt, 2006), mientras que otros autores prefieren separar dicha variación en subespecies, reconociéndose hasta seis subespecies de *F. peninsulae* (Backeberg, 1961; Lindsay, 1955; Taylor y Clark, 1983, Taylor, 1984; Bravo-Hollis y Sanchez-Mejorada, 1991, Unger, 1992; Lindsay, 1996). Las diferencias en la epidermis sugieren que se podría apoyar el reconocimiento de algunas subespecies. Sería importante hacer un muestreo más amplio para confirmar si la epidermis apoya el reconocimiento de las subespecies o si la variación se asocia al gradiente latitudinal de distribución de *F. peninsulae* en ambos estados de la península de Baja California.

Grupos. De acuerdo al fenograma se obtuvieron cinco grupos y uno de ellos a su vez se divide en dos subgrupos. El primer grupo consta de una especie, *F. haematacanthus* cuya distribución es en los estados de Puebla y Veracruz. Esta especie resultó ser la más disímil del género, debido a la combinación de los caracteres epidérmicos: pared anticlinal recta con microrelieve estriado presente en dos paredes, microrelieve de la pared periclinal verrucoso fino, ausencia de pared colenquimatosa y estomas ligeramente hundidos. Además de ser la única especie que presentó epidermis biseriada.

El grupo II también consta de una sola especie, *F. hystrix* que se distribuye ampliamente en el Altiplano. Se separa por tener apariencia multicelular lisa, estrías finas en dos paredes anticlinales, las cuales son ligeramente hundidas, tener pared periclinal lisa y células oclusivas “arriba”. Además de ser la especie con la cutícula más delgada (menor a 5 μm) de todo el género.

El grupo III consta de las especies *F. emoryi* y *F. fordii* con un nivel de similitud bajo, que están agrupadas sólo por presentar células de forma tetragonal alargada, apariencia multicelular rugosa, pared anticlinal recta, pared

colenquimatoso, estomas paralelocíticos ligeramente hundidos, tres pares de células subsidiarias con posición de las células oclusivas arriba. Distintivamente se distribuyen la primera en Sonora y Sinaloa y la segunda exclusivamente en la Península de Baja California.

Todas las especies que forman grupo IV se distribuyen en el desierto Sonorense y, en general, el grupo comparte la presencia de estrías en la pared anticlinal, predominan las estrías gruesas en dos paredes anticlinales aunque también hay finas, así como pared anticlinal ondulada tipo "S" salvo un individuo de *F. townsendianus* que tiene pared anticlinal recta. Predominan las cutículas entre 10 y 20 μm de grosor, excepto *F. cylindraceus* subsp. *tortulispinus* con 20 a 30 μm de grosor. También se agrupan por presentar estomas paralelocíticos, ligeramente hundidos. El valor apomórfico de este carácter deberá confirmarse a la luz de un análisis filogenético.

El grupo V está dividido a su vez en dos grupos más. El VA y VB, donde el grupo VA se caracteriza por tener células epidérmicas isodiamétricas, anticlinales rectas, periclinales lisas, dos pares de células subsidiarias y estomas ligeramente hundidos, salvo *F. flavovirens* con pared periclinal rugosa y estoma paralelocítico. La especie más disímil en este grupo es *F. emoryi* que presenta estrías finas en la pared anticlinal. Cabe resaltar que es la especie con cutícula más gruesa de todo el género y por lo tanto de este grupo, aunque las especies con las que comparte caracteres, también son de las especies que tienen cutículas muy gruesas salvo *F. reppenhagenii*. La distribución no es un factor que intervenga en su agrupación, pues tres especies (*F. echidne*, *F. hamatacanthus* y *F. pilosus*) se encuentran en el Altiplano y dos especies (*F. flavovirens* y *F. reppenhagenii*), que son las más disímiles de dicho grupo, se distribuyen en el Valle de Tehuacán y el Pacífico. Se

sugiere que un estudio donde se incluyan un mayor número de muestras por especie, que representen su área de distribución, permitirá apoyar las agrupaciones aquí sugeridas y evaluar las posibles diferencias por distribución geográfica.

El grupo VB es muy heterogéneo en sus rasgos epidérmicos y por ello se reconocen tres subgrupos (a, b, c). En el subgrupo “a”, las especies tienen pared anticlinal hundida, pared periclinal a nivel, pared colenquimatosa y células oclusivas “en medio”. También predominan paredes anticlinales onduladas aunque se presentan ambos tipos (“S” y “U”) y sólo *F. townsendianus* tiene pared anticlinal recta. Las especies del subgrupo VB.b se caracterizan por tener célula de forma tetragonal alargada, pared anticlinal recta, pared colenquimatosa, pared periclinal a nivel con reborde salvo *F. viridescens*, cutícula de 5 a 10 µm, estoma paralelocítico y células oclusivas “en medio”. Las especies del subgrupo VB.c tienen la pared periclinal verrucosa aunque se presentan las condiciones verrucoso fino y grueso, pared colenquimatosa y estomas paralelocíticos ligeramente hundidos. También la mayoría de las especies de este subgrupo tienen pared anticlinal recta salvo *F. wislizenii* subsp. *herreræ* con ondulaciones tipo “S”.

La distribución de las especies que forman los grupos II y IV son del desierto Sonorense, no obstante, son grupos evidentemente separados lo cual indica que las características que cada grupo presenta no son homogéneas por la distribución. Lo mismo se confirma en el resto de los grupos al observar que en cada grupo o subgrupo su distribución es muy heterogénea.

Variación individual. La variación a nivel individual en la mayoría de los casos donde se tuvieron más de dos muestras por especie, en el fenograma se recuperan con un 100% de similitud como fue el caso de *F. echidne*, *F. emoryi* y *F. pilosus*. Otras especies como *F. chrysacanthus*, *F. recurvus* y *F. viridescens*

mostraron variación entre individuos, no se agrupa en un 100 % de similitud, pero sí se recuperan dentro de su especie. Los dos individuos de *F. recurvus* son disímiles por un par de células subsidiarias de diferencia y los individuos de *F. viridescens* sólo difieren en la pared periclinal que es a nivel con reborde en un individuo y el otro es a nivel. Este no fue el caso de *F. peninsulae*, *F. rectispinus* y *F. townsendianus* donde sus individuos no se agrupan en sus respectivas especies. Estos resultados sugieren que las diferentes especies de *Ferocactus* tienen diferentes patrones de “límite de variación”.

CONCLUSIONES

El género *Ferocactus* presenta una gran diversidad en la epidermis aunque hay algunos caracteres más variables que otros. Los caracteres de la epidermis sí permitieron recuperar grupos en el fenograma. Los grupos obtenidos únicamente coinciden parcialmente con dos grupos de las clasificaciones de Taylor y Clark (1983) y de Taylor (1984). Se confirma el valor taxonómico de los caracteres de la epidermis ya que permitieron obtener cinco grupos de especies. La distribución no es un factor determinante en la variación de los rasgos epidérmicos incluyendo la cutícula.

Las diferencias epidérmicas de los dos individuos de *F. wislizenii* puede apoyar el reconocimiento de *F. herrerae* como se ha hecho por diversos autores. Además, se sugiere obtener más muestras de *F. peninsulae* a lo largo del gradiente latitudinal para confirmar si esto afecta su epidermis y hacer un estudio donde se valoren otros caracteres para apoyar el reconocimiento de subespecies como lo han hecho otros autores.

REFERENCIAS

- Anderson, E. F. 1987. A revision of the genus *Thelocactus* B. & R. (Cactaceae). *Bradleya* 5: 49-76.
- Anderson, F. E. 2001. The cactus family. Timber Press. Estados Unidos.
- Andrés-Hernandez, A. R. y T. Terrazas. 2006. Anatomía foliar y del pecíolo de especies del género *Rhus s. str.* (Anacardiaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 95-106.
- Backeberg, G. 1961. Die Cactaceae Vol. 5. Alemania
- Bailey, I. W. 1961. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. III. Form, distribution of crystals in *Pereskia*, *Pereskiopsis*, and *Quiabentia*. *Journal of the Arnold Arboretum* 42: 334-347.
- Bailey, I. W. 1964. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, XII preliminary observations upon the structure of the epidermis, stomata and cuticle. *Journal of the Arnold Arboretum* 45: 374-389.
- Barthlott, W. y D. Hunt. 2000. Seed-diversity in the Cactaceae subfam. Cactoideae. The Manse. Inglaterra.
- Boke, N. H. 1959. Endomorphic and ectomorphic in *Pelecypora* and *Encephalocarpus*. *American Journal of Botany* 46: 197-209.
- Boke, N. H. y E. F. Anderson. 1970. Structure, development, and taxonomy in the genus *Lophophora*. *American Journal of Botany* 57: 569-578.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. 1. Segunda edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vol. II. Segunda edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1922. *Ferocactus*. In: The Cactaceae. Vol. II Dover Pub. Inc., Estados Unidos.
- Calvente, M. A., R. H. P. Andreato y R. C. Vieira. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. *Plant Systematics and Evolution* 276: 1-7.
- Cervantes, A., T. Terrazas y H. M. Hernández. 2009. Foliar architecture and anatomy of *Bernardia* and other genera of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *Brittonia* 61: 375-391.
- Conde, L. F. 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 425-473.
- Cutler, D. F., C. E. J. Botha y D. W. Stevenson. 2008. *Plant anatomy*. Blackwell Publishing. Estados Unidos.
- Di Fulvio, E. T. 1976. Observaciones en epidermis de *Notocactus* y *Wigginsia* (Cactaceae). *Kurtziana* 9: 7-17.
- Dunn, D. B., G. K. Sharma y C. C. Campbell. 1965. Stomatal patterns of dicotyledons and monocotyledons. *The American Midland Naturalist* 74: 185-195.
- Dunthorn, M. 2009. Foliar anatomy and fiber motifs in *Mammea* (Clusiaceae, Kilmeyeroideae). *Plant Systematics and Evolution* 280: 153-166.
- Eggl, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146: 197-214.
- Elías, M., M. Martínez y S. Espinosa-Matias. 2008. Caracteres foliares del género *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) en Mesoamérica. *Candollea* 63: 39-56.
- Esau, K. 1976. *Anatomía vegetal*. Tercera edición. Ed. Omega. España.
- Fahn, A. 1967. *Plant anatomy*. Pergamon Press. Inglaterra.

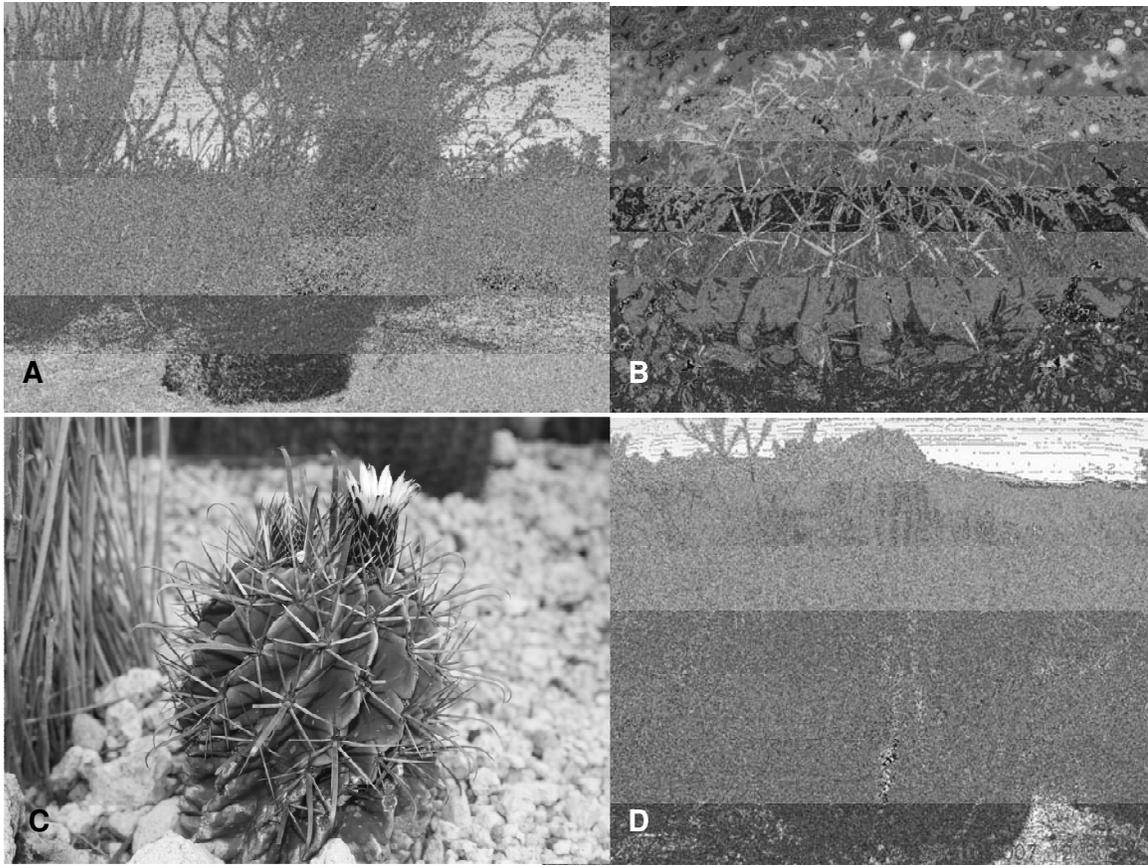
- Flores-Vindas, E. 1999. La planta: estructura y función. Vol. I. Ed. Libro Universitario Regional. Costa Rica.
- García-Aguilar, M. A., T. Terrazas y S. Arias. 2009. Anatomía caular de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32: 201-208.
- Gasson, P. 1981. Epidermal anatomy of some North American globular cacti. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 43: 101-108.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactaceas mexicanas. CONABIO-UNAM. México.
- Hernández, M., T. Terrazas, A. A. Delgado y M. L. Cavazos. 2007. Los estomas de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex. Pfeiff.) Console (Cactaceae): variación en su área de distribución. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30: 235-240.
- Hickey, M. y C. King. 2000. *Illustrated glossary of botanical terms*. The Cambridge University Press. Inglaterra.
- Hunt, D. 2006. *The new cactus lexicon*. Inglaterra.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. MacGraw Hill. Estados Unidos.
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science* 54: 137-178.
- Lindsay, G. 1955. Some new varieties and nomenclatural changes in *Ferocactus*. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 27: 163-175.
- Lindsay, G. 1996. *The taxonomy and ecology of the genus Ferocactus*. Tireless Termites Press. Estados Unidos.

- Loza-Cornejo, A. y T. Terrazas. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) del Noreste de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 59: 13-23.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). Journal Plant Research 116: 27-35.
- Lu, H. F., B. Jiang, Z. G. Shen, J. B. Shen, Q. F. Peng y C. G. Cheng. 2008. Comparative leaf anatomy, FTIR discrimination and biogeographical analysis of *Camellia* section *Tuberculata* (Theaceae) with a discussion of its taxonomic treatments. Plant Systematics and Evolution 274: 223-235.
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y H. Ochoterena. 2009. Foliar and petiole anatomy of tribe Hamelieae and other Rubiaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 96: 133-1145.
- Mauseth, J. D. 1984. Introduction to cactus anatomy, part 7, epidermis. Cactus and Succulent Journal (Los Angeles) 56: 33-37.
- Mauseth, J. D. 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings. Estados Unidos.
- Mauseth, J. D., T. Terrazas, S. Loza-Cornejo. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS group 1a (Cactaceae). Bradleya 16: 31-43.
- Media Cybernetics. 2006. Inage-Pro Plus. Versión 6.1 for windows. Maryland.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Clarendon Press. Inglaterra.
- Metcalf, C. R. 1988. The leaf: general topography and ontogeny of the tissues. En Metcalfe y Chalk (Eds.) Anatomy of the dicotyledons. Vol. I. Segunda edición. Clarendon Press-Oxford. Inglaterra. 63-75.

- Niffeler, R. y U. Egli. 1997. Comparative stem anatomy and systematics of *Eriosyce sensu lato* (Cactaceae). *Annals of Botany* 80: 767-786.
- Nishida, S. y H. Van der Werff. 2007. Are cuticular characters useful in solving generic relationships of problematic species of Lauraceae? *Taxon* 56: 1229-1237.
- Rendón-Carmona, N., M. Ishiki-Ishihara, T. Terrazas y M. G. Nieto-López. 2006. Indumento y tricomas en la caracterización de un grupo de nueve especies del género *Mortoni dendron* (Tiliaceae) *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 169-176.
- Rohlf, J. Kishpaugh y Kirk. 1971. NT-SYSpC 2.1. Estados Unidos
- Santamarina, M.P., F.J. García, V. Vilella, J. L. Roselló. 2004. *Biología y Botánica*, Tomo I. Ed. UPV. España.
- SAS Institute. 1989. SAS user's guide: statistics, Cary, Estados Unidos.
- Schleiden, J. 1845. Beiträge zur Anatomie der Cacteen. *Mém. Acad. Imp. Sci. Saint-Pétersbourg*, Sér. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat., 6.
- Stace, C. A. 1965. The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. *The New Phytologist* 65: 304-318.
- Silva, A. J., A. A. Alves, L. S. Campos y R. M. S. M. Alves. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286: 117-131.
- Soffiatti, P. y V. Angyalossy. 2007. Anatomy of Brazilian Cereae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. *Acta Botánica Brasileña* 21: 813-822.
- Taylor, N. 1984. A review of *Ferocactus* Britton y Rose. *Bradleya* 2: 19-38.

- Taylor, N. y J. Y. Clark. 1983. Seed-morphology and classification in *Ferocactus* subg. *Ferocactus*. *Bradleya* 1: 3-16.
- Terrazas, T. y S. Arias. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* 68: 444-473.
- Unger, G. 1992. *Die großen Kugelkakteen Nordamerikas*. Graz. Austria.
- Vázquez, S. M. 2002. El cefalio de *Pachycereus militaris* (Audot) Hunt (Cactaceae): Morfología y anatomía. Tesis de Licenciatura. FES-Iztacala. Tlalnepantla, Estado de México.
- Wilkinson, P. H. 1988a. Stomata. En: Metcalfe y Chalk (Eds.) *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. Segunda edición. Clarendon Press-Oxford. Inglaterra. 97-117.
- Wilkinson, P. H. 1988b. The cuticle. En: Metcalfe y Chalk (Eds.) *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. Segunda edición. Clarendon Press-Oxford. Inglaterra. 140-156.

Apéndice 1. Especies del género *Ferocactus*.



A. *Ferocactus peninsulae*, **B.** *F. macrodiscus*, **C.** *F. latispinus*, **D.** *F. pilosus*.

Apéndice 2. Clasificaciones del género *Ferocactus* 1922-2001, anotando las especies y categorías infraespecíficas. Se respeta el uso de variedades y subespecies de acuerdo al autor, aunque en este trabajo se usa subespecie.

Autor (es)	Especie - subespecie (var.), híbridos
Britton y Rose, 1922	<i>F. alamosanus</i> , <i>F. acanthodes</i> , <i>F. chrysacanthus</i> , <i>F. covillei</i> , <i>F. crassihamathus</i> , <i>F. diguetii</i> , <i>F. echidne</i> , <i>F. flavovirens</i> , <i>F. fordii</i> , <i>F. glaucescens</i> , <i>F. hamatacanthus</i> , <i>F. horridus</i> , <i>F. johnsonii</i> , <i>F. latispinus</i> , <i>F. lecontei</i> , <i>F. macrodiscus</i> , <i>F. melacactiformis</i> , <i>F. nobilis</i> , <i>F. orcuttii</i> , <i>F. peninsulæ</i> , <i>F. pringlei</i> , <i>F. rectispinus</i> , <i>F. robustus</i> , <i>F. rostitii</i> , <i>F. santa-maria</i> , <i>F. stainesii</i> , <i>F. townsendianus</i> , <i>F. uncinatus</i> , <i>F. viridescens</i> , <i>F. wislizenii</i> .
Backeberg, 1961	<i>F. alamosanus</i> var. <i>platygonus</i> , <i>F. acanthodes</i> var. <i>lecontei</i> , <i>F. chrysacanthus</i> , <i>F. coloratus</i> , <i>F. diguetii</i> var. <i>carmenensis</i> , <i>F. echidne</i> , <i>F. emoryi</i> , <i>F. flavovirens</i> , <i>F. fordii</i> var. <i>grandiflorus</i> , <i>F. gatesii</i> , <i>F. glaucescens</i> , <i>F. gracilis</i> , <i>F. herrerae</i> , <i>F. histrix</i> , <i>F. horridus</i> , <i>F. johnstonianus</i> , <i>F. latispinus</i> , <i>F. macrodiscus</i> , <i>F. orcuttii</i> , <i>F. peninsulæ</i> var. <i>viscainensis</i> , <i>F. pottsii</i> , <i>F. rectispinus</i> , <i>F. recurvus</i> , <i>F. robustus</i> , <i>F. rostitii</i> , <i>F. schwarzii</i> , <i>F. stainesii</i> var. <i>haematacanthus</i> , <i>F. stainesii</i> var. <i>pringlei</i> , <i>F. stainesii</i> var. <i>pilosus</i> , <i>F. tiburonensis</i> , <i>F. tortulispinus</i> , <i>F. townsendianus</i> var. <i>santa-maria</i> , <i>F. victoriensis</i> , <i>F. viridescens</i> , <i>F. wislizenii</i> .
Lindsay, 1955	<i>F. flavovirens</i> , <i>F. robustus</i> , <i>F. glaucescens</i> , <i>F. echidne</i> var. <i>echidne</i> , <i>F. echidne</i> var. <i>victoriensis</i> , <i>F. schwarzii</i> , <i>F. histrix</i> , <i>F. alamosanus</i> var. <i>alamosanus</i> , <i>F. alamosanus</i> var. <i>platygonus</i> , <i>F. macrodiscus</i> , <i>F. recurvus</i> , <i>F. latispinus</i> , <i>F. pilosus</i> , <i>F. wislizenii</i> var. <i>wislizenii</i> , <i>F. wislizenii</i> var. <i>tiburonensis</i> , <i>F. herrerae</i> , <i>F. covillei</i> , <i>F. rectispinus</i> , <i>F. peninsulæ</i> var. <i>peninsulæ</i> , <i>F. peninsulæ</i> var. <i>viscainensis</i> , <i>F. townsendianus</i> var. <i>townsendianus</i> , <i>F. townsendianus</i> var. <i>santa-maria</i> , <i>F. gracilis</i> var. <i>gracilis</i> , <i>F. gracilis</i> var. <i>coloratus</i> , <i>F. gatesii</i> , <i>F. chrysacanthus</i> , <i>F. fordii</i> var. <i>fordii</i> , <i>F. fordii</i> var. <i>grandiflorus</i> , <i>F. viridescens</i> , <i>F. acanthodes</i> var. <i>acanthodes</i> , <i>F. acanthodes</i> var. <i>tortulispinus</i> , <i>F. acanthodes</i> var. <i>lecontei</i> , <i>F. johnstonianus</i> , <i>F. diguetii</i> var. <i>diguetii</i> , <i>F. diguetii</i> var. <i>carmenensis</i> .
Taylor y Clark, 1983	<i>F. robustus</i> , <i>F. townsendianus</i> , <i>F. peninsulæ</i> , <i>F. gracilis</i> , <i>F. gatesii</i> , <i>F. fordii</i> , <i>F. chrysacanthus</i> , <i>F. johnstonianus</i> , <i>F. cylindraceus</i> ("acanthodes"), <i>F. eastwoodie</i> , <i>F. herrerae</i> , <i>F. wislizenii</i> . <i>F. pottsii</i> , <i>F. rectispinus</i> , <i>F. covillei</i> , <i>F. diguetii</i> . <i>F. flavovirens</i> , <i>F. echidne</i> , <i>F. glaucescens</i> , <i>F. reppenhagenii</i> , <i>F. schwarzii</i> . <i>F. lindsay</i> , <i>F. macrodiscus</i> , <i>F. haematacanthus</i> , <i>F. histrix</i> , <i>F. recurvus</i> , <i>F. latispinus</i> , <i>F. hamatacanthus</i> .
Taylor, 1984	<i>F. robustus</i> , <i>F. peninsulæ</i> var. <i>peninsulæ</i> , <i>F. peninsulæ</i> var. <i>townsendianus</i> , <i>F. peninsulæ</i> var. <i>santa-maria</i> , <i>F. gracilis</i> var. <i>gracilis</i> , <i>F. gracilis</i> var. <i>coloratus</i> , <i>F. gatesii</i> , <i>F. viridescens</i> var. <i>viridescens</i> , <i>F. viridescens</i> var. <i>littoralis</i> , <i>F. cylindraceus</i> var. <i>cylindraceus</i> , <i>F. cylindraceus</i> var. <i>lecontei</i> , <i>F. cylindraceus</i> var. <i>eastwoodiae</i> , <i>F. cylindraceus</i> var. <i>tortulispinus</i> , <i>F. johnstonianus</i> , <i>F. chrysacanthus</i> , <i>F. fordii</i> var. <i>grandiflorus</i> , <i>F. fordii</i> var. <i>fordii</i> , <i>F. wislizenii</i> var. <i>wislizenii</i> , <i>F. wislizenii</i> var. <i>herrerae</i> , <i>F. wislizenii</i> var. <i>tiburonensis</i> , <i>F. pilosus</i> . <i>F. pottsii</i> var. <i>pottsii</i> , <i>F. pottsii</i> var. <i>alamosanus</i> , <i>F. diguetii</i> var. <i>diguetii</i> , <i>F. diguetii</i> var. <i>carmenensis</i> , <i>F. emoryi</i> var. <i>emoryi</i> , <i>F. emoryi</i> var. <i>rectispinus</i> . <i>F. flavovirens</i> , <i>F. echidne</i> , <i>F. glaucescens</i> , <i>F. reppenhagenii</i> , <i>F. schwarzii</i> . <i>F. lindsay</i> , <i>F. haematacanthus</i> , <i>F. histrix</i> , <i>F. macrodiscus</i> var. <i>macrodiscus</i> , <i>F. latispinus</i> var. <i>latispinus</i> , <i>F. latispinus</i> var. <i>spiralis</i> , <i>F. latispinus</i> var. <i>greenwoodii</i> , <i>F. hamatacanthus</i> var. <i>hamatacanthus</i> , <i>F. hamatacanthus</i> var. <i>sinuatus</i> .
Bravo-Hollis y Sanchez-Mejorada, 1991	<i>F. glaucescens</i> , <i>F. echidne</i> , <i>F. lindsay</i> , <i>F. reppenhagenii</i> , <i>F. pottsii</i> , <i>F. histrix</i> , <i>F. covillei</i> , <i>F. rectispinus</i> , <i>F. macrodiscus</i> , <i>F. haematacanthus</i> , <i>F. recurvus</i> , <i>F. latispinus</i> , <i>F. fordii</i> , <i>F. viridescens</i> , <i>F. wislizenii</i> , <i>F. peninsulæ</i> , <i>F. chrysacanthus</i> , <i>F. robustus</i> , <i>F. townsendianus</i> , <i>F. gatesii</i> , <i>F. cylindraceus</i> , <i>F. herrerae</i> , <i>F. pilosus</i> , <i>F. gracilis</i> , <i>F. schwarzii</i> , <i>F. diguetii</i> , <i>F. johnstonianus</i> . <i>F. hamatacanthus</i> var. <i>hamatacanthus</i> , <i>F. hamatacanthus</i> var. <i>sinuatus</i> . <i>F. flavovirens</i> .

-
- Unger, 1992 *F. robustus*, *F. viridescens*, *F. viridescens* var. *orcuttii*, *F. viridescens* var. *littoralis*, *F. acanthodes*, *F. acanthodes* var. *johnstonianus*, *F. acanthodes* var. *tortulispinus*, *F. wislizeni*, *F. wislizeni* var. *herreræ*, *F. piliferus*, *F. piliferus* var. *stainesii*, *F. piliferus* f. *flavispinus*, *F. peninsulæ*, *F. peninsulæ* var. *townsendianus*, *F. peninsulæ* var. *santa-maria*, *F. peninsulæ* var. *gracilis*, *F. peninsulæ* var. *viscainensis*, *F. peninsulæ* var. *coloratus*, *F. chrysacanthus*, *F. chrysacanthus* f. *rubrispinus*, *F. fordii*.
Híbridos: *F. X californicus*, *F. X leAcontei*, *F. X gatesii*, *F. X grandiflorus*, *F. X tiburonensis*.
- F. pottsii*, *F. emoryi*, *F. rectispinus*, *F. diguetii*, *F. diguetii* var. *carmenensis*, *F. lindsay*
F. recurvus, *F. recurvus* f. *spiralis*, *F. recurvus* var. *greenwoodii*, *F. recurvus* var. *latispinus*, *F. recurvus* f. *flavispinus*, *F. histrix*, *F. macrodiscus*, *F. macrodiscus* var. *septentrionalis*, *F. hamatacanthus*, *F. hamatacanthus* var. *sinuatus*, *F. haematacanthus*.
F. glaucescens, *F. echidne*, *F. echidne* var. *victoriensis*, *F. flavovirens*, *F. schwarzii*, *F. reppenhagenii*.
- Lindsay, 1996 *F. acanthodes* var. *acanthodes*, *F. acanthodes* var. *lecontei*, *F. acanthodes* var. *tortulispinus*, *F. acanthodes* var. *eastwoodiæ*, *F. crysacanthus*, *F. covillei* (*emoryi*), *F. diguetii* var. *diguetii*, *F. diguetii* var. *carmenensis*, *F. echidne* var. *echidne*, *F. echidne* var. *victoriensis*, *F. flavovirens*, *F. fordii* var. *fordii*, *F. fordii* var. *grandiflorus*, *F. gatesii*, *F. glaucescens*, *F. gracilis* var. *gracilis*, *F. gracilis* var. *coloratus*, *F. haematacanthus*, *F. hamatacanthus* var. *hamatacanthus*, *F. hamatacanthus* var. *sinuatus*, *F. herreræ*, *F. histrix*, *F. johnstonianus*, *F. latispinus*, *F. lindsay*, *F. macrodiscus*, *F. peninsulæ*, *F. var. peninsulæ*, *F. var. viscainensis*, *F. pilosus*, *F. pottsii* var. *pottsii*, *F. pottsii* var. *alamosanus*, *F. rectispinus*, *F. reppenhagenii*, *F. recurvus* var. *recurvus*, *F. recurvus* var. *greenwoodii*, *F. robustus*, *F. schwarzii* var. *schwarzii*, *F. setispinus*, *F. townsendianus* var. *townsendianus*, *F. townsendianus* var. *santa-maria*, *F. viridescens* var. *viridescens*, *F. viridescens* var. *littoralis*, *F. wislizenii* var. *wislizenii*, *F. wislizenii* var. *tiburonensis*.
- Anderson, 2001 *F. alamosanus* subsp. *alamosanus*, *F. alamosanus* subsp. *reppenhagenii*, *F. chrysacanthus* subsp. *chrysacanthus*, *F. chrysacanthus* subsp. *grandiflorus*, *F. cylindraceus* subsp. *cylindraceus*, *F. cylindraceus* subsp. *lecontei*, *F. cylindraceus* subsp. *tortulispinus*, *F. diguetii* var. *diguetii*, *F. diguetii* var. *carmenensis*, *F. eastwoodiæ*, *F. echidne* var. *echidne*, *F. echidne* var. *victoriensis*, *F. emoryi* subsp. *emoryi*, *F. emoryi*, subsp. *rectispinus*, *F. flavovirens*, *F. fordii*, *F. glaucescens*, *F. gracilis* subsp. *gracilis*, *F. gracilis* subsp. *coloratus*, *F. gracilis*, subsp. *gatesii*, *F. haematacanthus*, *F. hamatacanthus* subsp. *hamatacanthus*, *F. hamatacanthus* subsp. *sinuatus*, *F. herreræ*, *F. histrix*, *F. johnstonianus*, *F. latispinus* subsp. *latispinus*, *F. latispinus* subsp. *spiralis*, *F. lindsayi*, *F. macrodiscus* subsp. *macrodiscus*, *F. macrodiscus* subsp. *septentrionalis*, *F. peninsulæ*, *F. pilosus*, *F. pottsii*, *F. robustus*, *F. santa-maria*, *F. schwarzii*, *F. tiburonensis*, *F. townsendianus*, *F. viridescens* var. *viridescens*, *F. viridescens* var. *littoralis*, *F. wislizenii*.
- Guzmán et al. 2003 *F. alamosanus*, *F. chrysacanthus* subsp. *chrysacanthus*, *F. chrysacanthus* subsp. *grandiflorus*, *F. cylindraceus* subsp. *cylindraceus*, *F. cylindraceus* subsp. *lecontei*, *F. cylindraceus* subsp. *tortulispinus*, *F. diguetii*, *F. echidne*, *F. emoryi*, *F. flavovirens*, *F. fordii* subsp. *fordii*, *F. fordii* subsp. *borealis*, *F. glaucescens*, *F. gracilis* subsp. *gracilis*, *F. gracilis* subsp. *coloratus*, *F. haematacanthus*, *F. hamatacanthus* subsp. *hamatacanthus*, *F. hamatacanthus* subsp. *sinuatus*, *F. histrix*, *F. johnstonianus*, *F. latispinus*, *F. Lindsayi*, *F. macrodiscus* subsp. *macrodiscus*, *F. macrodiscus* subsp. *septentrionalis*, *F. peninsulæ*, *F. pilosus*, *F. pottsii*, *F. rectispinus*, *F. recurvus*, *F. reppenhagenii*, *F. robustus*, *F. schwarzii*, *F. townsendianus*, *F. viridescens*, *F. wislizenii*.
- Hunt, 2006 *F. alamosanus* subsp. *alamosanus*, *F. alamosanus* subsp. *reppenhagenii*, *F. chrysacanthus* subsp. *chrysacanthus*, *F. chrysacanthus* subsp. *grandiflorus*, *F. cylindraceus* var. *cylindraceus*, *F. cylindraceus* var. *lecontei*, *F. cylindraceus* var. *eastwoodiæ*, *F. cylindraceus* var. *tortulispinus*, *F. diguetii*, *F. echidne*, *F. emoryi* subsp. *emoryi*, *F. emoryi* subsp. *covillei*, *F. emoryi*, subsp. *rectispinus*, *F. flavovirens*, *F. fordii* subsp. *fordii*, *F. fordii* subsp. *borealis*, *F. glaucescens*, *F. gracilis* subsp. *gracilis*, *F. gracilis* subsp. *coloratus*, *F. haematacanthus*, *F. hamatacanthus* subsp. *hamatacanthus*, *F. hamatacanthus* subsp. *sinuatus*, *F. herreræ*, *F. histrix*, *F. johnstonianus*, *F. latispinus* subsp. *latispinus*, *F. latispinus* subsp. *greenwoodii*, *F. latispinus* subsp. *spiralis*, *F. Lindsayi*, *F. macrodiscus* subsp. *macrodiscus*, *F. macrodiscus* subsp. *septentrionalis*, *F. peninsulæ*, *F. pilosus*, *F. pottsii*, *F. robustus*, *F. santa-maria*, *F. schwarzii*, *F. tiburonensis*, *F. townsendianus*, *F. viridescens*, *F. wislizenii*.
-

Apéndice 3. Especies colectadas, estado donde fueron colectadas y número de colecta. H.J.Arreola-Nava = Hilda Julieta Arreola Nava, SA = Salvador Arias y TT = Teresa Terrazas. Todos los ejemplares se depositaron en MEXU y las laminillas en la colección del laboratorio de Botánica Estructural del IBUNAM.

Ferocactus alamosanus (Britton & Rose) Britton & Rose. Son. Alamos, SA1846.

Ferocactus chrysacanthus* subsp. *grandiflorus (G.E. Linds.) N.P. Taylor. B.C.S. Mulegé, SA1815, SA1816. ***Ferocactus cylindraceus* subsp. *cylindraceus*** (Engelm.) Orcutt. B.C. Ensenada, SA1808. ***Ferocactus cylindraceus* subsp. *tortulispinus*** (H. E. Gates) N. P. Taylor. B.C. Ensenada, SA1812. ***Ferocactus echidne*** (DC.) Britton y Rose. Qro. Cadereyta, Qro. Peñamiller, SA1682, SA1694. ***Ferocactus emoryi*** (Engelm.) Orcutt. Son. Guasimas, Son. Nogales, SA2013, SA2022. ***Ferocactus flavovirens*** (Scheidw.) Britton & Rose. Pue. Ajalpan, SA1920. ***Ferocactus fordii*** (Orcutt) Britton y Rose. B.C. Tijuana, B.C. Ensenada, SA1809. ***Ferocactus glaucescens*** (DC.) Britton y Rose. Qro. Peñamiller, SA1701.

Ferocactus gracilis H. E. Gates. B.C. Ensenada, SA1810. ***Ferocactus haematacanthus*** (Salm-Dyck) Bravo. Pue. Atexcal, SA1796. ***Ferocactus hamatacanthus*** (Muehlen pf.) Britton y Rose. S.L.P. Estación Vanegas TT828. ***Ferocactus histrix*** (DC.) G. E. Linds. Hgo. Zimapán, SA1675. ***Ferocactus latispinus*** (Haw.) Britton y Rose. Hgo. Zimapán, SA1673.

Ferocactus macrodiscus (Mart.) Britton y Rose. Oax. Coixtlahuaca, SA1798. ***Ferocactus peninsulae*** (Engelm. ex F. A. C. Weber) Britton y Rose. B.C.S. Mulegé, SA1817, SA1820, SA1821. ***Ferocactus pilosus*** (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm.S.L.P. Mpio. S.L.P., S.L.P. Milagro de Guadalupe, TT 827, TT 890. ***Ferocactus rectispinus*** (Engelm. ex J. M. Coult.) Britton y Rose. B.C.S. Loreto, B.C.S. Mulegé, SA1822, SA1827. ***Ferocactus reppenhagenii*** G. Unger. Jal. Tolimán, H.J.Arreola-Nava1179. ***Ferocactus robustus*** (Pfeiff) Britton y Rose. Pue. Tepanco de López, SA1795. ***Ferocactus townsendianus*** Britton y Rose. B.C.S. Cd. Constitución, B.C.S. Loreto, SA1825, SA1826. ***Ferocactus viridescens*** (Nutt. Ex Torr. y A. Gray) Britton y Rose. B.C. Ensenada, SA1801, SA1802. ***Ferocactus wislizenii* subsp. *wislizenii*** (Engelm.) Britton y Rose. Son. Saric, SA2027. ***Ferocactus wislizenii* subsp. *herrerae***. Sin. Navolato, SA1833.

Apéndice 4. Características de las células epidérmicas observadas en MEB: forma celular (Ta=Tetragonal alargada, Ti=Tetragonal isodiamétrica, Pa=Poligonal alargada, Pi=Poligonal isodiamétrica), apariencia multicelular (Li=lisa, Ru=rugosa), Pared anticlinal: contorno (R=recta, O=Ondulada tipo “s”, “u”), microrelieve (Li=lisa, Ef=estría fina, Eg=estría gruesa), presencia (to= toda, 2=dos paredes), posición (H=Hundida, Lh=Ligeramente hundida); Pared periclinal: posición (N=nivel, P=Pústula, Nr=Nivel con reborde), microrelieve (L=Liso, Lr=Ligeramente rugoso, R=Rugoso, Vf=Verrucoso fino, Vg=verrucoso grueso) y pared colenquimatosa (+=presente, -=ausente).

Especie	Acrónimo	Forma celular	Apariencia multicelular	Pared anticlinal				Pared periclinal		Pared colenquimatosa
				Contorno	Microrelieve	presencia	Posición	nivel	microrelieve	
<i>F. alamosanus</i>	<i>F. al</i>	Ta	Li	Os	Li	To	H	N	Lr	+
<i>F. chrysacanthus</i> subsp. <i>grandiflorus</i> 1815, 1816	<i>F. ch5</i>	Ti	Ru	R	Li	To	Lh	N	Vf	+
	<i>F. ch6</i>	Ta	Ru	R	Li	To	Lh	N	Vf	+
<i>F. cylindraceus</i>	<i>F. cy</i>	Ta	Ru	Os	Eg	2	H	N	R	+
<i>F. cylindraceus</i> subsp. <i>tortulispinus</i>	<i>F. cyto</i>	Ta	Ru	R	Eg	2	H	N	R	+
<i>F. echidne</i> 1682, 1694	<i>F. ec2</i>	Ti	Li	R	Li	To	Lh	N	L	-
	<i>F. ec4</i>	Ti	Li	R	Li	To	Lh	N	L	-
<i>F. emoryi</i> 2013, 2022	<i>F. em3</i>	Ti	Ru	R	Eg	To	H	P	L	+
	<i>F. em2</i>	Ti	Ru	R	Eg	To	H	P	L	+
<i>F. fordii</i>	<i>F. fo</i>	Pa	Ru	R	Li	To	Lh	Nr	R	+
<i>F. flavovirens</i>	<i>F. fl</i>	Pi	Ru	R	Li	To	H	N	R	-
<i>F. glaucescens</i>	<i>F. gl</i>	Pi	Li	Ou	Li	To	H	N	Lr	+
<i>F. gracilis</i>	<i>F. gr</i>	Ta	Ru	R	Li	To	Lh	N	Vg	+
<i>F. hamatacanthus</i>	<i>F. ham</i>	Pi	Li	R	Li	To	Lh	N	L	-
<i>F. haematacanthus</i>	<i>F. hae</i>	Pa	Ru	R	Ef	2	Lh	N	Vf	-
<i>F. histrix</i>	<i>F. hi</i>	Ti	Li	Os	Ef	2	Lh	N	L	+
<i>F. latispinus</i>	<i>F. lat</i>	Ta	Li	Os	Li	To	H	N	L	+
<i>F. macrodiscus</i>	<i>F. ma</i>	Pa	Ru	R	Li	To	Lh	Nr	Vg	+
<i>F. peninsulæ</i> 1817, 1820, 1821	<i>F. pe7</i>	Pa	Ru	Os	Eg	2	H	N	Lr	+
	<i>F. pe0</i>	Pa	Ru	Os	Ef	2	H	N	R	+
	<i>F. pe1</i>	Ta	Ru	Ou	Li	To	H	N	R	+
<i>F. pilosus</i>	<i>F. pi7</i>	Pi	Li	R	Li	To	Lh	N	L	-

827, 890	<i>F. pi0</i>	Pi	Li	R	Li	To	Lh	N	L	-
<i>F. rectispinus</i> 1822, 1827	<i>F. rect2</i>	Ta	Ru	Os	Eg	2	H	N	R	+
	<i>F. rect7</i>	Pa	Ru	Os	Eg	To	H	N	R	+
<i>F. recurvus</i> 1794, 1797	<i>F. recu4</i>	Ta	Li	R	Li	To	H	Nr	L	+
	<i>F. recu7</i>	Ta	Li	R	Li	To	H	Nr	L	+
<i>F. reppenhagenii</i>	<i>F. rep</i>	Ti	Li	R	Ef	To	H	N	L	-
<i>F. robustus</i>	<i>F. ro</i>	Ta	Li	R	Li	To	Lh	N	L	+
<i>F. townsendianus</i> 1825, 1826	<i>F. to5</i>	Pa	Li	R	Li	To	H	N	Lr	+
	<i>F. to6</i>	Ta	Ru	R	Eg	2	H	N	R	+
<i>F. viridescens</i> 1801, 1802	<i>F. vi1</i>	Ta	Li	R	Li	To	H	Nr	Lr	+
	<i>F. vi2</i>	Ta	Li	R	Li	To	H	N	Lr	+
<i>F. wislizenii</i>	<i>F. wi</i>	Ta	Ru	Os	Eg	2	H	N	Vg	+
<i>F. wislizenii</i> subsp. <i>herrerae</i>	<i>F. wihe</i>	Ti	Ru	Os	Li	To	Lh	N	Vf	+

Apéndice 5. Valores de la media, mínimo y máximo del grosor de las cutículas. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey, P<0.05).

Especie	Media	Mínimo	Máximo	Especie	Media	Mínimo	Máximo
<i>F. histrix</i>	2.54A	1.93	3.57	<i>F. haematacanthus</i>	12.25EFG	9.28	13.77
<i>F. latispinus</i>	2.77AB	2.08	3.87	<i>F. wislizenii</i>	12.40EFG	9.52	15.77
<i>F. alamosanus</i>	4.32AB	2.82	6.63	<i>F. reppenhagenii</i>	12.47EFG	8.38	17.36
<i>F. fordii</i>	4.82ABC	3.29	6.59	<i>F. rectispinus</i>	13.23FG	6.57	17.96
<i>F. wislizeni</i> subsp. <i>herrerae</i>	5.24ABC	3.89	6.29	<i>F. glaucescens</i>	14.02FG	11.67	17.06
<i>F. viridescens</i>	5.50ABC	3.35	8.08	<i>F. peninsulae</i>	15.36H	10.12	19.94
<i>F. robustus</i>	6.24ABC	4.79	8.08	<i>F. cylindraceus</i> subsp. <i>tortulispinus</i>	16.34H	10.48	17.96
<i>F. macrodiscus</i>	7.76BCD	5.39	10.48	<i>F. emory</i>	21.12HI	11.38	32.33
<i>F. recurvus</i>	8.62BCD	4.76	16.14	<i>F. echidne</i>	22.07I	17.66	26.35
<i>F. gracilis</i>	9.87DE	7.48	11.67	<i>F. pilosus</i>	31.72I	23.95	38.99
<i>F. townsendianus</i>	11.14DEF	8.98	12.5	<i>F. hamatacanthus</i>	34.42I	24.55	41.01
<i>F. cylindraceus</i>	11.17DEF	7.78	16.17	<i>F. flavovirens</i>	39.74 J	34.13	44.91
<i>F. chrysacanthus</i>	11.46DEF	8.98					

Apéndice 6. Características de los estomas observados en MEB y en cortes transversales. Tipo (Pa=paracítico, Pl=paralelocítico), posición del estoma (Lh=ligeramente hundido, H=hundido), número de pares de células subsidiarias y posición de células oclusivas (Ar=arriba, M=medio, Ab=abajo).

Especie	Tipo de estoma	Posición del estoma	Par de células subsidiarias	Posición de células oclusivas
<i>F. alamosanus</i>	Pl	Lh	2	M
<i>F. chrysacanthus</i> 5	Pl	Lh	2	Ab
<i>F. chrysacanthus</i> 6	Pl	Lh	2	M
<i>F. cylindraceus</i>	Pl	Lh	2	M
<i>F. cylindraceus</i> subsp. <i>tortulispinus</i>	Pl	Lh	2	Ab
<i>F. echidne</i> 2	Pa	Lh	2	M
<i>F. echidne</i> 4	Pa	Lh	2	M
<i>F. emoryi</i> 3	Pl	Lh	3	Ar
<i>F. emoryi</i> 2	Pl	Lh	3	Ar
<i>F. fordii</i>	Pl	Lh	3	Ar
<i>F. flavovirens</i>	Pl	Lh	2	M
<i>F. glaucescens</i>	Pl	Lh	2	M
<i>F. gracilis</i>	Pl	Lh	3	M
<i>F. hamatacanthus</i>	Pa	Lh	2	Ar
<i>F. haematacanthus</i>	Pl	H	2	Ab
<i>F. hystrix</i>	Pl	Lh	2	Ar
<i>F. latispinus</i>	Pa	Lh	2	M
<i>F. macrodiscus</i>	Pl	Lh	2	M
<i>F. peninsulae</i> 7	Pl	Lh	3	M
<i>F. peninsulae</i> 0	Pl	Lh	2	M
<i>F. peninsulae</i> 1	Pl	Lh	3	M
<i>F. pilosus</i> 7	Pl	Lh	2	M
<i>F. pilosus</i> 0	Pl	Lh	2	M
<i>F. rectispinus</i> 2	Pl	Lh	2	M
<i>F. rectispinus</i> 7	Pl	Lh	2	M
<i>F. recurvus</i> 4	Pl	Lh	3	M
<i>F. recurvus</i> 7	Pl	Lh	2	M
<i>F. robustus</i>	Pl	H	3	M
<i>F. reppenhagenii</i>	Pl	Lh	2	M
<i>F. townsendianus</i> 5	Pl	Lh	3	M
<i>F. townsendianus</i> 6	Pl	Lh	3	M
<i>F. viridescens</i> 1	Pl	H	3	M
<i>F. viridescens</i> 2	Pl	H	3	M
<i>F. wislizenii</i>	Pl	Lh	2	M
<i>F. wislizenii</i> subsp. <i>herreriae</i>	Pl	Lh	3	M

Apéndice 7. Matriz de datos doble-estado. Las columnas corresponden a los individuos, las filas a los caracteres. Ver acrónimos en Apéndice 3

	F.al	F.ch5	F.ch6	F.cy	F.cyto	F.ec2	F.ec4	F.em3	F.em2	F.fo	F.fl	F.gl	F.gr	F.ham	F.hae	F.hi	F.lat	F.ma	F.pe7	F.pe0	F.pe1	F.pi7	F.pi0	F.rect2	F.rect7	F.recu4	F.recu7	F.rep	F.ro	F.to5	F.to6	F.vi1	F.vi2	F.wi	F.wi			
Ta	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0		
Ti	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1		
Pa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0		
Pi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Li	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0		
Ru	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1		
R	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0		
Ou	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Os	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Li	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1		
Ef	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
Eg	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0		
2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0		
To	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	
Lh	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
h	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
N	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
Nr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
P	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
lisa	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Lr	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	
R	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Vf	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Vg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
+	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
-	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
menor																																						
5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
5.01 a																																						
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	
10.01																																						
a 20	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	
20.01																																						
a 30	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

