



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Análisis comparativo de los elementos traqueales del  
tallo y tubérculo de seis especies de *Coryphantha*  
(Cactaceae)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**Escamilla Molina Rocío Montserrat**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado**

**2013**



## Hoja de Datos del Jurado

<b>1. Datos del alumno</b> Apellido paterno Apellido materno Nombres Teléfono Universidad Nacional Autónoma México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta	<b>1. Datos del alumno</b> Escamilla Molina Rocío Montserrat 55 88 25 23 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 406079949
<b>2. Datos del tutor</b> Grado Nombres Apellido paterno Apellido materno	<b>2. Datos del tutor</b> Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado
<b>3. Datos del sinodal 1</b> Grado Nombre Apellido paterno Apellido materno	<b>3. Datos del sinodal 1</b> Dra. Aurora Zlotnik Espinosa
<b>4. Datos del sinodal 2</b> Grado Nombre Apellido paterno Apellido materno	<b>4. Datos del sinodal 2</b> Dra. Monserrat Vázquez Sánchez
<b>5. Datos del sinodal 3</b> Grado Nombre Apellido paterno Apellido materno	<b>5. Datos del sinodal 3</b> Biólogo Gabriel Olalde Parra
<b>6. Datos del sinodal 4</b> Grado Nombre Apellido paterno Apellido materno	<b>6. Datos del sinodal 4</b> M. en C. Jorge Reyes Rivera
<b>7. Datos del trabajo escrito</b> Título   Número de páginas Año	<b>7. Datos del trabajo escrito</b> Análisis comparativo de los elementos traqueales del tallo y tubérculo de seis especies de <i>Coryphantha</i> (Cactaceae) 59 2013

***Le dedico este trabajo con todo mi amor:***

***A mi Maya por siempre motivarme a seguir adelante***

***A mi mamá por su apoyo incondicional durante todas las fases de mi vida***

***A mi abuela por su cariño***

***A mi familia por todo su apoyo***

***A Ignacio López por estar a mi lado***

***Y a Prudencia, Bulmara<sup>+</sup> y Filemón<sup>+</sup> por su compañía***

***Gracias a todos.***

***Es más grande la conquista sobre uno mismo que la victoria en batalla contra mil hombres***

***Buda***

## **Agradecimientos:**

Esta investigación fue realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM con clave IN209012 y título “Ultraestructura, composición química y expresión génica de los elementos traqueales de la madera en Cactaceae”. Agradezco a la DGAPA-UNAM por la beca recibida.

A mi tutora de tesis Dra. Teresa Terrazas por su comprensión, su apoyo, paciencia y por compartir su conocimiento en este proyecto de investigación.

A mis sinodales por sus valiosos comentarios para el enriquecimiento de este trabajo: Dra. Aurora Zlotnik, Dra. Monserrat Sánchez-Vázquez, M. en C. Jorge Reyes y Biól. Gabriel Olalde

Y a los profesores con los que tuve la oportunidad de trabajar y aprender .

A mis amigos:

Ariana Valdés, Dalia Goldhaber, Mary Huerta, Betzy Rivera y Sergio Chapeado por esos grandes momentos llenos de emociones, mucha felicidad, consejos y ayuda en todo momento.

Yareli Joselin Cadena y Ana Susana Estrada por estar siempre cerca y brindar una compañía incondicional, gracias por su amistad y todo su apoyo.

A Diana, Claudia y Ramiro por las risas y aventuras.

A Alejandra Celeste, Rosario y Rodrigo, que siempre tienen buenos consejos y la pasamos fenomenal.

*You and all sentient beings are linked together. You are a part of all sentient beings.*

*Yongey Mingyur Rinpoche*

## ÍNDICE

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Introducción</b> .....	2
<b>Antecedentes</b> .....	4
Anatomía del tallo y la hoja en dicotiledóneas.....	5
Tallo .....	5
Hoja .....	6
Generalidades del sistema vascular de Cactaceae .....	7
Tallo.....	7
Tubérculos.....	10
<b>Hipótesis</b> .....	12
<b>Objetivo</b> .....	12
<b>Objetivos particulares</b> .....	12
<b>Material y Método</b> .....	13
Las especies a estudiar.....	13
Disociados de madera y haces del tubérculo.....	16
Microtecnica .....	17
Cuantificaciones y Observaciones.....	18
Tallo.....	18
Tubérculos.....	18
Análisis Estadístico.....	19
<b>Resultados</b> .....	20
Descripción Anatómica.....	20
Cilindro vascular del tallo .....	20
Tejido vascular de Tubérculos .....	23
Variación radial.....	26
Madera.....	26

Variación de diámetro de los elementos traqueales (cortes transversales).....	31
Relación de entre diámetro y longitud de elementos traqueales en madera.....	32
Variación de los elementos traqueales de tubérculos .....	36
<b>Discusión</b> .....	<b>44</b>
Caracterización de los elementos traqueales en el cilindro vascular del tallo.....	43
Dimensiones celulares y la forma de crecimiento de las especies .....	47
Caracterización de los elementos traqueales de los haces corticales de los tubérculos..	48
Ontogenia del xilema en el tallo.....	41
<b>Conclusiones</b> .....	<b>53</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>54</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Morfología de un individuo de <i>Coryphantha</i> .....	5
<b>Figura 2.</b> Xilema secundario de <i>Coryphantha</i> .....	8
<b>Figura 3.</b> Individuos de <i>Coryphantha</i> .....	15
<b>Figura 4.</b> Esquema de la morfología y anatomía del tejido vascular .....	16
<b>Figura 5.</b> Base del tallo .....	17
<b>Figura 6.</b> Cortes transversales de xilema secundario.....	21
<b>Figura 7.</b> Variación morfológica de los elementos traqueales en disociados.....	22
<b>Figura 8.</b> Cortes transversales de tubérculo.....	24
<b>Figura 9.</b> Elementos traqueales disociados en tubérculos.....	25
<b>Figura 10.</b> Variación en la tendencia de elementos de vaso.....	28
<b>Figura 11.</b> Variación en la tendencia de la longitud y diámetro de las traqueidas de banda ancha.....	30
<b>Figura 12.</b> Variación en la tendencia de la longitud de disociados y diámetro cortes transversales.....	33
<b>Figura 13.</b> Relación de los diámetros de cortes transversales con la longitud de elemento de vaso de los disociados.....	35
<b>Figura 14.</b> Relación de los diámetros obtenidos en disociados de tubérculos diámetro y longitud de TBA .....	38
<b>Figura 15.</b> Relación de los diámetros de cortes transversales y longitud de disociados de tubérculo (areola chico) .....	40
<b>Figura 16.</b> Relación de los diámetros de cortes transversales y longitud de disociados de tubérculo (areola grande).....	41
<b>Figura 17.</b> Relación de los diámetros de cortes transversales y longitud de disociados de tubérculo.....	43

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Comparaciones de la longitud y diámetro de las medias y error estándar de los elementos de vaso en las seis especies de <i>Coryphantha</i> .....	26
<b>Cuadro 2.</b> Análisis de varianza para los diferentes segmentos del fascículo vascular de madera .....	27
<b>Cuadro 3.</b> Comparaciones de la longitud y diámetro de las medias y error estándar de las traqueidas de banda ancha en las seis especies de <i>Coryphantha</i> .....	29
<b>Cuadro 4.</b> Comparaciones de la longitud y diámetro de las medias y error estándar de las fibras encontradas en las seis especies de <i>Coryphantha</i> .....	31
<b>Cuadro 5.</b> Comparaciones del diámetro de las medias y error estándar de los elementos traqueales (vasos y traqueidas de banda ancha) observadas en cortes transversales de las seis especies de <i>Coryphantha</i> .....	32
<b>Cuadro 6.</b> Análisis de varianza para los elementos traqueales de disociados de tubérculo y cortes transversales de tubérculo.....	36
<b>Cuadro 7.</b> Comparaciones de la longitud y diámetro de las medias y error estándar de los elementos traqueales (vasos y traqueidas de banda ancha) observadas en disociados de tubérculos de <i>Coryphantha</i> .....	37
<b>Cuadro 8.</b> Comparaciones del diámetro de las medias y error estándar de los elementos traqueales (vasos y traqueidas de banda ancha) observadas en cortes transversales de las seis especies de <i>Coryphantha</i> .....	39

## RESUMEN

Se realizó un análisis de los elementos traqueales del tallo y del tubérculo de seis especies de *Coryphantha*, con la finalidad de reconocer su estructura, comparar sus dimensiones en el contexto del modelo cuello de botella y comparar la ontogenia en la acumulación de madera. Se seleccionaron y recolectaron individuos de *C. erecta*, *C. bumamma*, *C. clavata*, *C. glanduligera*, *C. ottonis* y *C. radians* porque representan morfologías contrastantes en tallos y tubérculos. Para su procesamiento se tomó el xilema secundario de los tubérculos y del cilindro vascular de la parte media y basal del tallo, éste se procesó para caracterizar y cuantificar, en cortes transversales y disociados, la disposición, diámetro y longitud de los elementos traqueales. Se realizaron análisis estadísticos de varianza y regresión y obtuvieron gráficas de dispersión. En la madera de *Coryphantha* predominan las traqueidas de banda ancha y los elementos de vaso, sólo en tres especies se encontraron fibras. Los elementos de vaso tienen placas de perforación simple, paredes helicoidales o como en *C. erecta* muestran punteaduras pseudo-escalariformes; las traqueidas de banda ancha tienen engrosamientos helicoidales y son anulares en *C. glanduligera*. Los engrosamientos de la pared secundaria funcionan en altas tensiones de agua para dar un reforzamiento estructural, prevenir el colapso y funcionar como soporte principal en ausencia de fibras, y se interpretan como expresiones xeromórficas que pueden incrementar la superficie de las paredes y así evitar el embolismo. Las longitudes y diámetros de todos los elementos traqueales tuvieron un escalamiento positivo con la talla de los tallos como en otros miembros de Cacteeae. Los haces corticales en los tubérculos son colaterales y los elementos de vaso tienen las longitudes y los diámetros más cortos y estrechos que en el cilindro vascular del tallo; pero la variación en la longitud de los elementos de vaso es más amplia en los tubérculos de *Coryphantha* y se interpreta como una mayor proporción de xilema primario que de secundario. Las curvas de ontogenia son positivas, excepto para dos individuos de *C. glanduligera* y *C. ottonis* donde los elementos disminuyen con la ontogenia, comportamiento que se interpreta con una respuesta a las condiciones limitantes donde se desarrollan dichos individuos. Se concluye que el diámetro de los elementos traqueales de tubérculo es menor que en el cilindro vascular del tallo, por lo tanto, se cumple el modelo de cuello de botella como para otras dicotiledóneas; además, las curvas de ontogenia son positivas a pesar de que las especies son de lento crecimiento y tienen poca acumulación de xilema secundario comparada con otras plantas leñosas.

## INTRODUCCIÓN

Los elementos traqueales (traqueidas y elementos de vaso) del xilema primario y secundario son los conductores de agua. Algunos de estos elementos combinan la conducción con la función de sostén. Comúnmente el xilema secundario también contiene elementos de sostén especializados (las fibras) y células vivas parenquimáticas que desarrollan diversas actividades vitales (Esau, 1976). Este tipo de células son comunes en todas las plantas vasculares, pero tienen sus particularidades en las especies con tallos suculentos como las cactáceas, donde aún se desconoce parte de su variación.

Dentro de la tribu Cactaceae, se encuentra el género *Coryphantha* que tiene una distribución predominante en México y al sur de Estados Unidos (Anderson, 2001). Los tallos pueden ser globosos o cilíndricos, de estatura mediana, y con tubérculos de tamaño y forma variables (Figura 1). La anatomía del tallo ha sido descrita para algunas especies de *Coryphantha*, en particular las características de sus elementos traqueales es parecida a otros miembros de la tribu (Gibson, 1973; Mauseth *et al.*, 1995; Reyes, 2010; Vázquez Sánchez y Terrazas, 2011). La variabilidad anatómica en Cactaceae muestra que hay una relación alométrica para algunos elementos traqueales con el tamaño de los individuos (Vázquez Sánchez y Terrazas, 2011). En general, poco se conoce sobre la ontogenia de los elementos traqueales en la tribu Cactaceae y otros miembros de Cactaceae (Bernal-Salazar y Terrazas, 2005; Reyes, 2010), pero para plantas leñosas se han descrito distintos comportamientos, que pueden ser atribuidos a la forma de crecimiento y longevidad de las especies (Panshin y De Zeeuw 1980; Carlquist, 2009). En el caso de los tubérculos de Cactaceae, el tejido vascular funciona como las venas de las hojas

de las dicotiledóneas; sin embargo, la descripción de los elementos traqueales y sus caracteres cuantitativos es desconocida. Mauseth y Sajeve (1992) mencionan que presencia de haces corticales en los tallos de la mayoría de las especies de familia Cactaceae, pero las características de sus elementos traqueales no se han comparado con los presentes en las costillas o los tubérculos de sus tallos.

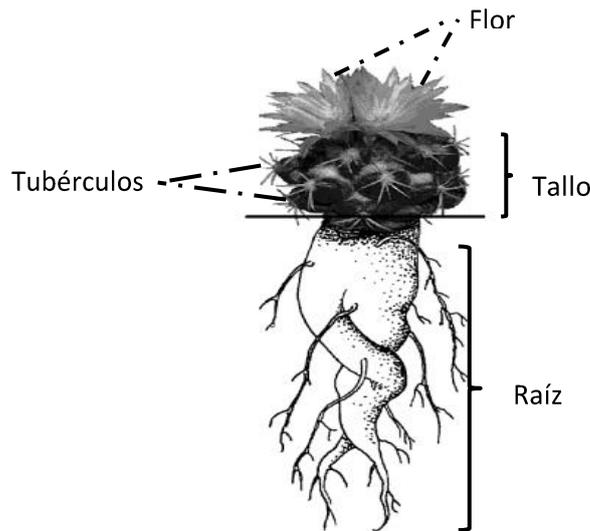
En el presente trabajo se caracterizan y comparan los elementos traqueales del cilindro vascular del tallo y de los haces corticales del tubérculo de seis especies de *Coryphantha* con morfologías contrastantes; así como la ontogenia de su madera con la finalidad de conocer el comportamiento de estos elementos del xilema secundario en un género de amplia distribución en México.

## ANTECEDENTES

La familia Cactaceae ha sido clasificada en cuatro subfamilias: Cactoideae, Mahuinioidae, Opuntioideae y Pereskioideae (Anderson, 2001). Tiene una distribución en el Norte desde Alberta y Columbia, Canadá hasta al Sur de Argentina en algunas partes de la Patagonia; sus miembros pueden vivir en diversos hábitats como selvas húmedas y zonas áridas extremas (Anderson, 2001). La subfamilia Cactoideae cuenta con 100 géneros y cerca de 1500 especies subdividida en varias tribus (Barthlott y Hunt, 1993) una de ellas es la tribu Cacteae, cuyos individuos son principalmente plantas solitarias, con tallos globosos, globoso-deprimido, cilíndricos y columnares (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2012). La tribu Cacteae está compuesta por 27 géneros, uno de ellos es el género *Coryphantha* la cual fue descrita por George Engelmann en 1856 como un subgénero de *Mammillaria* y Charles Lemaire en 1868 lo elevó a nivel de género. Actualmente se reconocen 55 especies con diferentes variedades y subespecies, sin embargo aún hay varios aspectos poco estudiados que ayuden a la comprensión del género. El nombre de *Coryphantha* deriva del griego *koryphe*: cabeza y *anthos*: flor, refiriéndose al hecho de que las flores salen de la parte apical de la planta (Anderson, 2001).

Las especies de *Coryphantha* son plantas predominantemente solitarias, aunque también se encuentran en grupos como en *C. macromeris* o como arbustos en *C. erecta* (Anderson, 2001; Dicht y Lüthy, 2003). Vázquez-Sánchez *et al.* (2012) las describen como plantas de estatura mediana con cuerpo globoso, globoso-deprimido o cilíndrico, la superficie del tallo está compuesta de tubérculos y se disponen en forma de serie (Figura 1), sus flores son grandes, aunque varían de

tamaño según la especie, surgen del ápice del tallo, abren durante el día y los pericarpelos están casi desnudos. Los frutos son desnudos, jugosos e indeshicentes (Dicht y Lüthy, 2003). Las especies de este género se encuentran al sur de Estados Unidos y México principalmente en regiones áridas entre la Sierra Madre Oriental y Occidental (Anderson, 2001).



**Figura 1.** Morfología de un individuo de *Coryphantha* (Tomado de Dicht y Lüthy, 2003).

### Anatomía general del tallo y la hoja en dicotiledóneas

*Tallo:* Los componentes más característicos del tejido vascular (xilema) en las plantas con semilla son los elementos traqueales (traqueidas y elementos de vaso) conductores de agua. Algunos de estos elementos combinan la conducción con la función de sostén. Comúnmente el xilema también contiene elementos de sostén especializados como las fibras y las células vivas parenquimáticas que desarrollan diversas actividades vitales. Las fibras pueden conservar sus protoplastos en el xilema conductor y combinar así funciones vitales, como el almacenamiento de almidón, con la función mecánica de sostén. Los elementos estructurales del sistema vascular tienen un papel relevante en las interpretaciones sobre la fisiología y la evolución de las plantas vasculares o traqueófitos. Adicionalmente,

debido a sus paredes rígidas, el xilema es más claro que el floema, está mejor conservado, por lo tanto, es el empleado para la identificación de las plantas vasculares (Esau, 1976).

*Hoja:* Las hojas son el principal órgano fotosintético de las plantas vasculares. La mayoría de ellas, consisten en un pecíolo y una lámina bifacial (Ellis *et al.*, 2009), y su tejido vascular se arregla en las venas, formando haces (Esau, 1976), en los que la vena media o primaria es la de mayor tamaño. Las venas secundarias también pueden ser de gran tamaño y las venas terciarias son más delgadas que las anteriores y a veces con las venas de órdenes superiores constituyen un retículo. Las venas más grandes pueden tener tejido primario y secundario, pueden tener vasos en el xilema y tubos cribosos en el floema, mientras que en la venas de orden superior, los elementos traqueales están representados por traqueidas (Ellis *et al.*, 2009).

Coomes *et al.* (2008) mencionan que el tamaño de la hoja y las propiedades vasculares en varias especies de angiospermas tienen una relación alométrica positiva al tamaño de la hoja y los diámetros de los vasos en pecíolos. Este principio sostiene que las hojas grandes requieren de un sistema de conductos (elementos traqueales) amplios, para poder brindar una mayor superficie de transpiración. Las hojas contribuyen a la mayor resistencia hidráulica del agua en los ápices y forman una parte substancial en toda la planta (Sack y Holbrook, 2006). La resistencia hidráulica de las hojas ( $R_l$ ) constituye un cuello de botella (el modelo de cuello de botella “pipe model”), relacionado con la estructura de la hoja que limita el intercambio de gases causando daños físicos en las venas principales (Sack, *et al.* 2004). La diversidad en la venación de las hojas y la estructura del

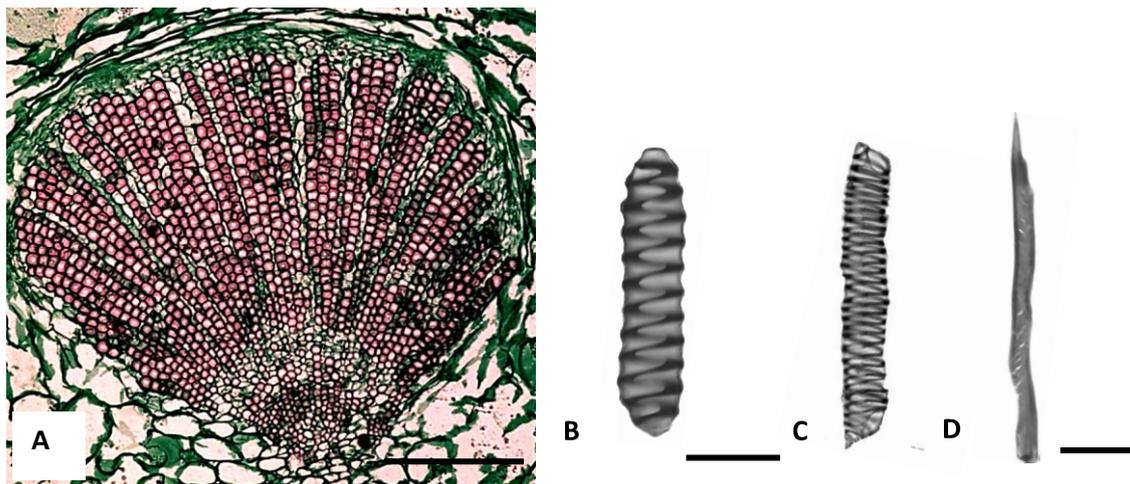
mesofilo pueden estar asociadas con la  $R_1$  y probablemente también relacionarse con las propiedades hidráulicas (Sack y Frole, 2006). Este modelo del cuello de botella se aplica para todos los apéndices del tallo, ramas, hojas, inflorescencias o pedúnculos (Zimmermann, 1983).

### Generalidades y sistema vascular de Cactaceae

La organización del cuerpo de una cactácea es fundamentalmente la misma que otras dicotiledóneas, tienen hojas microscópicas y el córtex está muy extendido, el eje principal o tallo consiste de nudos y entrenudos, hojas y meristemas axilares, sin excepción su cuerpo primario tiene una epidermis (con estomas), hipodermis, córtex, médula y un eustele, su cuerpo secundario está constituido por xilema secundario (madera), floema secundario y peridermis (Terrazas y Mauseth, 2002; Mauseth, 2006). Entre las adaptaciones a las condiciones xéricas que presentan las cactáceas destacan la cutícula gruesa, la presencia de una hipodermis, abundante parénquima cortical y medular y el metabolismo CAM, la succulencia de los tallos en esta familia se ha interpretado como un factor que amortigua la pérdida de agua y por ello su madera tiene características mesomórficas (Gibson, 1973, Mauseth *et al.*, 1995).

*Tallo:* El xilema secundario en especies de Cactoideae, de talla corta, ha sido descrito como poco fibroso, porque presenta elementos de vaso, escasas fibras libriformes y abundantes traqueidas de banda ancha (TBA) que son células cortas, imperforadas con engrosamientos anulares o helicoidales que proyectan directamente en el lumen la forma de bandas (Gibson 1973, Carlquist, 1977; Mauseth *et al.*, 1995; Figura 2). La designación de estos elementos traqueales imperforados aún se encuentra en controversia ya que para Gibson son traqueidas

vasculares, mientras que para Mauseth y colaboradores son TBA. En algunos miembros de Cacteeae se ha reportado madera dimórfica como es el caso de *Echinocactus platyacanthus* (Mauseth y Plemons, 1995). De acuerdo a estos autores el dimorfismo ocurre cuando los organismos pasan de un estado juvenil produciendo un tipo de tejido a adulto produciendo otro. En algunos géneros de México y Estados Unidos (*Ariocarpus*, *Aztekium*, *Echinocactus*, *Lophophora*, *Coryphantha*, *Ferocactus*, *Mammillaria*) la distribución de los elementos traqueales, en corte transversal, se ha descrito como anillos de crecimiento con madera temprana compuesta de vasos y parénquima y madera tardía compuesta exclusivamente o predominantemente con TBA (Mauseth *et al.*, 1995).



**Figura 2.** Xilema de secundario de *Coryphantha* sp. A: fascículo vascular, B: traqueida de banda ancha, C: elemento de vaso y D: fibra libriforme. Escalas: A = 300  $\mu$ m, B y C = 50  $\mu$ m y D = 20  $\mu$ m.

Gibson (1973), menciona que en la madera de Cactoideae al igual que en otras dicotiledóneas se puede observar una condición especializada asociada a la succulencia en los tallos debida a características tales como elementos de vasos con placas de perforación simple, fibras libriformes septadas y no septadas, escaso parénquima axial y presencia de maderas estratificadas; Mauseth y Plemons (1998), mencionan que plantas con cuerpo corto y globoso de los grupos 3a (Tribu

Trichocereae), 3b (Tribu Notocactae) y 7b (Tribu Cactae) tienen madera que carece de fibras y parénquima axial. También Gibson (1973) y Mauseth (2006) reconocen varios patrones de crecimiento secundario en Cactoideae; en algunas especies de esta subfamilia el desarrollo temprano del cámbium vascular resulta en la formación de un cilindro de xilema secundario, en otras existe un retraso en el desarrollo del cámbium interfascicular y mientras éste se desarrolla, los radios secundarios se forman dentro del fascículo.

Gibson (1973) indica que dentro de cada tribu y género, las especies más altas y erectas tienden a presentar elementos de vaso más largos y anchos, mientras que en especies de talla corta los elementos de vasos tienden a ser más cortos y angostos. Esta aseveración se ha confirmado por diversos autores (Terrazas y Loza Cornejo, 2003; García *et al.*, 2009; Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011), quienes han basado sus estudios en la variación del xilema secundario en función del tamaño de los individuos en varios géneros de Cactoideae, excepto *Coryphantha*, concluyendo que los elementos de vaso y las fibras tienen una relación alométrica con tamaño de los individuos, pero no para las TBA.

La variación de los elementos traqueales en la madera es esencial en el transporte del agua, para dar fuerza mecánica y para almacenar todas las funciones relacionadas con la supervivencia de las plantas (Vázquez y Terrazas, 2011). El éxito de la conducción se atribuye al número, diámetro y permeabilidad de los elementos traqueales, Mauseth y Plemons, (1998) mencionan que la capacidad conductiva sería más segura y podría incrementarse en algunas especies de Cactaceae, si las TBA se utilizaran en lugar de los vasos, ya que estas podrían prevenir los embolismos o bien prevenir su frecuencia. Estos mismos autores

mencionan que en especies de Sur y Norte América como *Coryphantha clavata*, *C. elephantidiens*, *C. pulleineana* tienen una alta densidad de sus conductos es muy alta y solo presentan TBA y vasos.

*Tubérculos:* Un tubérculo en Cactaceae se considera una base hipertrofiada de la hoja (Bravo-Hollis, 1978) y, por lo tanto la hoja varía entre las diferentes subfamilias tanto en su forma como en sus consistencia. Por ejemplo, en Pereskioideae y Opuntioideae, la hoja puede ser de forma obovada o elíptica o bien cónica o cilíndrica, con o sin pecíolo y de vida larga o corta (Anderson, 2001). El xilema en los haces vasculares de las hojas en Pereskioideae (*Pereskia*) y Opuntioideae (*Nopaleae*, *Opuntia*, *Pereskopsis*) consiste de elementos de vaso de diámetros estrechos con paredes secundarias anulares o helicoidales, sin TBA (Mauseth *et al.* 1995). En Cactoideae, las hojas son extremadamente reducidas y sus mecanismos de control morfogenético son diferentes a lo que ocurre en Pereskioideae y Opuntioideae (Mauseth, 1993), tienen muy poco o nada de tejido vascular. Además, sus tallos tuberculados o acostillados son fotosintéticos y el cilindro vascular se conecta hacia los estomas, presentes en todo el tallo, por medio de los haces corticales o trazas foliares (Sajeva y Mauseth, 1991 y Mauseth, 2006). Hasta ahora se desconoce qué tipo de elementos traqueales se presentan en los haces vasculares que irrigan los tubérculos.

De acuerdo a Mauseth *et al.* (1995) la evolución de las hojas en cactáceas pudo estar influenciada por la evolución de sus vasos estrechos. Las especies de *Pereskia*, para evitar el estrés hídrico y la cavitación de sus vasos, presentan la abscisión de sus hojas, pero los miembros de Cactoideae no pueden tener abscisión de su tejido fotosintético y de transpiración, ya que éste se encuentra en el tallo

(costillas o tubérculo). Estos autores señalan que en el tejido vascular del tubérculo no hay presencia de TBA. Sajeva y Mauseth (1991) postularon que los haces corticales del tallo tuberculado o acostillado pudieron haberse desarrollado en muchos aspectos morfológicamente similares. Sin embargo, no hay evaluaciones del xilema de los tubérculos en comparación con el cilindro vascular que permitan entender si estas especies se ajustan al modelo de cuello de botella. ¿Qué tan estrechos son los vasos en los tubérculos comparados con los vasos del cilindro vascular del tallo? A la fecha no se ha evaluado el tamaño de los vasos en los tubérculos de la mayoría de los miembros de Cacteeae en especial *Coryphantha*.

## **HIPÓTESIS**

(1) Si el diámetro de los elementos traqueales (elementos de vasos y traqueidas de banda ancha) de los tubérculos es menor que el diámetro de los elementos traqueales en el cilindro vascular del tallo, la conductividad se reducirá debido al efecto del modelo cuello de botella (pipe model) semejante a los pecíolos de las especies no afilas. (2) Los elementos traqueales de los tubérculos tendrán mayor proporción de paredes secundarias anulares y helicoidales que los elementos traqueales del cilindro vascular del tallo. (3) Las dimensiones de los elementos traqueales se incrementarán con la ontogenia al igual que el tamaño de los individuos.

## **OBJETIVO**

Comparar las características de los elementos traqueales del xilema secundario de los tubérculos y del cilindro vascular de seis especies de *Coryphantha*.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Cuantificar longitud y diámetro de los vasos de los tubérculos y del cilindro vascular de seis especies de *Coryphantha*.
- Describir la pared secundaria de los elementos traqueales (elementos de vaso y traqueidas) de los tubérculos y del cilindro vascular de seis especies de *Coryphantha*.
- Cuantificar de médula a cámbium vascular las dimensiones de los elementos traqueales para reconstruir su ontogenia.

## MATERIAL Y MÉTODO

### Las especies a estudiar

***Coryphantha bumamma*** (Ehrenberg) Britton et Rose, Cactaceae 4: 33, 1923. *Tallo* Globoso, algo aplanado, de color verde/azulado, de 17 cm de alto y 6.2 cm de diámetro de la base. *Tubérculos* muy grandes, gruesos y robustos con el ápice redondeado, surco profundo, se desconoce la presencia de glándulas. Axilas muy lanosas cuando jóvenes, después desnudas. *Raíz* napiforme, profunda, raíces secundarias fibrosas. Colectada en Oaxaca en selva baja, junto a *Mammillaria prolifera*.

***Coryphantha clavata*** (Scheidweiler) Backeberg 1942; Britton et Rose 1923. *Tallo* cilíndrico, sin ramificación, color verde-azul oscuro, de 28-30 cm de alto, 4-7 cm de diámetro. *Tubérculos* distantes, cónicos, oblicuos, surco poco superficial y una o dos glándulas rojas. Axilas con lana blanca. *Raíz* fibrosa carnosa larga. Colectada en Hidalgo en matorral xerófilo, junto a especies de *Echinocereus* y *Ferocactus*.

***Coryphantha erecta*** Lemaire, Cactées 34, 1869. *Tallo* erecto algo encorvado, cilíndrico, sin ramificaciones o ramificación basítana, hasta 58 cm de altura y 9.2 cm de diámetro, de color verde amarillento pálido, casi oculto por las espinas; ápice redondeado, con lana blanca, cubierto por las espinas de las aréolas jóvenes. *Tubérculos* apretadamente dispuestos en 8 y 13 o 13 y 21 series espiraladas, oblicuamente cónico y obtusos, con la base algo romboidea de 7 a 8 mm de longitud y 1.5 cm de anchura en la base, unos con surco y otros sin él. Axilas

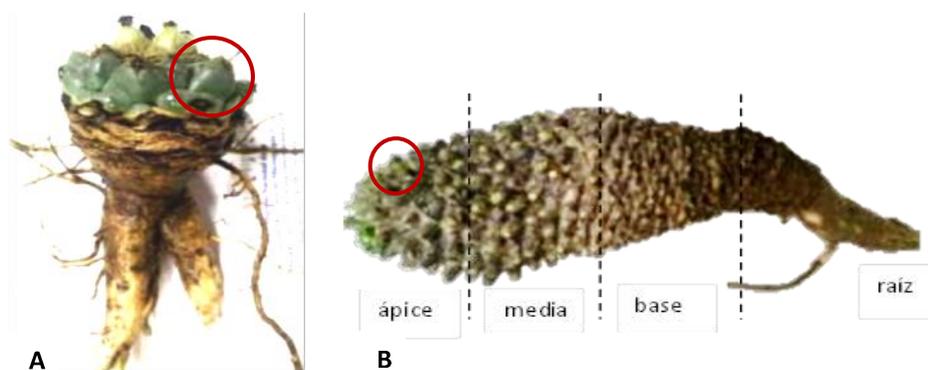
desnudas y sin glándulas. *Raíz* fibrosa. Colectada en la Querétaro en matorral xerófilo junto a *Echinocereus* sp., *Thelocactus* sp. y *Ferocactus* sp.

***Coryphantha glanduligera*** (Otto) Lemaire, Cactées 34, 1868. *Tallo* monopódico subcilíndrico-ovoide, de 5.2 cm de diámetro y 27 cm de altura, color verde oscuro opaco, y ápice algo aplanado con un mechón. *Tubérculos* cónicos ligeramente cóncavos, de color verde oscuro en series de 8 y 13 series, con cuatro esquinas en la base, 12 mm de altura, 14 mm de ancho, con surco desnudo en la parte alta y una a dos glándulas rojas. Axilas con lana blanca. *Raíz* tuberosa con cuello estrecho. Colectada en San Luis Potosí en matorral xerófilo junto a *Thelocactus* sp., *Mammillaria pseudocrucifera* y *Neolloydia* sp.

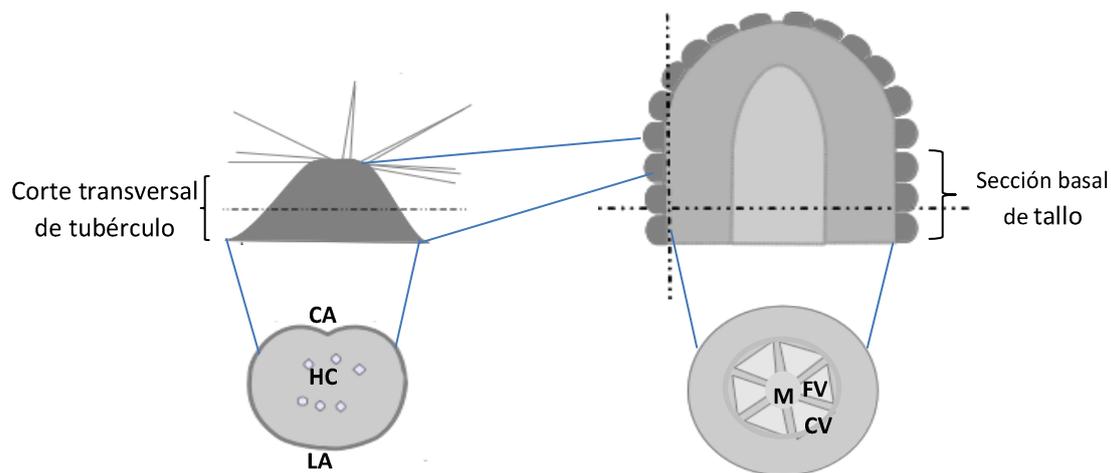
***Coryphantha ottonis*** (Pfeiffer) Lemaire, Cactées 34, 1868. *Tallo* globoso a cortamente cilíndrico, sin ramificación, de color verde glauco a verde grisáceo, hasta 16.3 cm de altura y 8.2 cm de diámetro, ápice aplanado con lana blanca. *Tubérculos* grandes, surco profundo, algunas veces en plantas adultas floríferas sin surco en algunos los tubérculos. Axilas lanosas con glándulas rojas. Aréolas redondas 3 mm de diámetro, blancas lanosas de joven. *Raíz* fibrosa. Colectada en Texcoco, Estado de México, en matorral xerófilo junto *Stenocactus crispatus*.

***Coryphantha radians*** (De Candolle) Britton & Rose 1923. *Tallos* globosos con o sin ramificación, de 6-20 cm de largo y 5-8 cm de diámetro, algo aplanados en el ápice, de color verde opaco. *Tubérculos* ovoides, grandes de cerca de 20 mm de altura y espesor, surco profundo. *Raíz* fibrosa. Colectada en San Luis Potosí, matorral xerófilo, junto a *Stenocactus* sp., *Neolloydia* sp. y *Mammillaria formosa*.

Se recolectaron 1-2 individuos en etapa reproductiva de las seis especies de *Coryphantha* arriba mencionadas. De cada individuo recolectado se le registró su altura y diámetro. Para facilitar su manipulación se eliminaron las espinas de los tubérculos (Figura 3A) y después se dividió el tallo en tres secciones: base, media y ápice (Figura 3B), se midieron los diámetros de cada sección, así como la región del cilindro vascular y médula, enseguida se separaron los tubérculos de la parte basal y media del tallo (Figuras 3, 4). Las tres partes del tallo se cortaron en segmentos más delgados, para su procesamiento. El cilindro vascular de la parte basal del tallo, se dividió en dos a través de la médula, para contar longitud y/o diámetro de cortes transversales y disociados. Los segmentos obtenidos fueron fijados en formalina-ácido acético-alcohol (FAA) (Loza-Cornejo y Terrazas, 1996) durante 48 h, posteriormente se lavaron con agua corriente y se almacenaron en solución de alcohol etílico, agua y glicerina (GAA) (1:1:1) hasta iniciar su procesamiento.



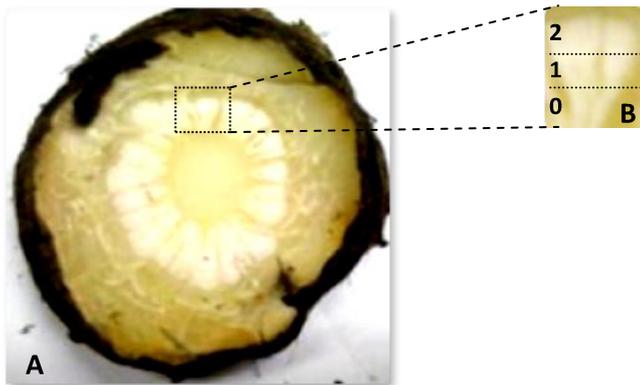
**Figura 3.** Individuos de *Coryphantha*. a) Individuo en etapa reproductiva para la obtención de xilema secundario *Coryphantha radians*. b) Eliminación de espinas y obtención de secciones del tallo *Coryphantha clavata*.



**Figura 4.** Esquema de la morfología y anatomía de tejido vascular de un tallo tuberculado. HC: Haces corticales; LA: Lejanos a la aréola; CA: Cercanos a la aréola; FV: Fascículo vascular; M: Médula; CV: Cámbium vascular.

### **Disociados de madera y haces del tubérculo**

Para la obtención del material disociado en el cilindro vascular, se separaron en uno o más fascículos de xilema secundario del cilindro vascular (Figura 5A). Se dividió cada fascículo de médula a cámbium vascular en segmentos de 2 mm, éstos se marcaron del 0 al 2, siendo 0 la parte cercana a la médula (Figura 5B). Cada segmento se depositó en tubos de plástico Eppendorf de 2 ml, correctamente etiquetados según su posición y clave. En los tubérculos se eliminó de epidermis a córtex y con ayuda de un microscopio estereoscópico se eliminó la mayor cantidad de parénquima que rodeaba los haces corticales (Figura 4).



**Figura 5.** Base del tallo. a) Fragmento de la base del tallo con el cilindro vascular en el centro. b) Fascículo dividido en 0-médula, 1-media y 2-cámbium vascular.

A cada tubo con el xilema se agregaron 2 ml de solución de Jeffrey (10% de ácido crómico, 10% de ácido nítrico, 80% agua) para disociar el tejido. Para acelerar el proceso de separación, los tubos se colocaron en una estufa a 50°C, por una hora para la madera y para los tubérculos varió de 3-4 h hasta el inicio de la separación celular. Así mismo se sometieron a vibraciones mediante un sonicador marca Branson 2000® y haciendo enjuagues con agua corriente para eliminar la solución de Jeffrey hasta completar la separación de las células.

Debido al exceso de parénquima en los tubérculos se realizó una limpieza manual del tejido vascular agregando solución de Franklin (peróxido de hidrógeno, agua destilada, ácido acético glacial; 1:1:1:) para después someterlos a vibraciones hasta obtener una mayor separación de las células. Una vez que se obtuvieron los disociados se tiñeron con azul de toluidina acuosa al 1% y se montaron con gelatina-glicerina, para la realización de preparaciones temporales.

### **Microtecnica**

Para todas las especies, la parte basal del tallo y los tubérculos (Figura 4) se procesaron con la técnica de inclusión en parafina de acuerdo a Loza-Cornejo y

Terrazas (1996). Una vez incluidos los tejidos en parafina, se hicieron cortes transversales 12-15  $\mu\text{m}$  de grosor con un micrótopo rotatorio marca Leica® RM2125, los cuales fueron teñidos con safranina-verde rápido (Johansen, 1940) y montados en resina sintética.

### **Cuantificaciones y observaciones**

- **Tallo.** Se midió la longitud y diámetro de 25 células de cada elemento traqueal (elementos de vaso y TBA) para cada sección y las fibras que fueron encontradas. Además, se cuantificó el diámetro de cinco elementos de vaso y cinco TBA en los cortes transversales. Se obtuvieron fotografías tanto de los cortes traqueales, como de los elementos traqueales disociados para ilustrar su variación.

- **Tubérculos.** Se midió la longitud de 25 TBA y 15 elementos de vaso para cada grupo (chico, mediano y grande) que visualmente se detectó en las preparaciones temporales-antes de iniciar las mediciones. Las mediciones fueron realizadas en un analizador de imágenes (Image-Pro Plus®6.1) adaptado a un microscopio compuesto marca Olympus BX51® y una cámara digital (Evolution™ LC color). De igual forma se midió el diámetro de cinco elementos traqueales en los cortes transversales y se dividieron en grupos (ceranos a la aréola grandes y chicos y lejanos a la aréola grandes y chicos; Figura 4). También se obtuvieron fotografías tanto de los cortes transversales como de los elementos traqueales disociados para ilustrar su variación.

## **Análisis estadístico**

Las mediciones obtenidas de los disociados y de los cortes transversales se ordenaron por individuo y posición en hojas de cálculo independientes con Excel<sup>®</sup> 2007. Para el caso de los disociados de madera se ordenaron de acuerdo a su posición en el fascículo, siendo 0 la parte más cercana a la médula y 2 la más cercana al cámbium vascular y en los cortes transversales fueron ordenados los cercanos a la médula y al cámbium vascular (Figura 5). Para los tubérculos solamente se hizo una división de las TBA y los vasos de acuerdo a su longitud; mientras que los provenientes de los cortes transversales se ordenaron como cercanos y lejanos a la areola en grandes y pequeños (Figura 4).

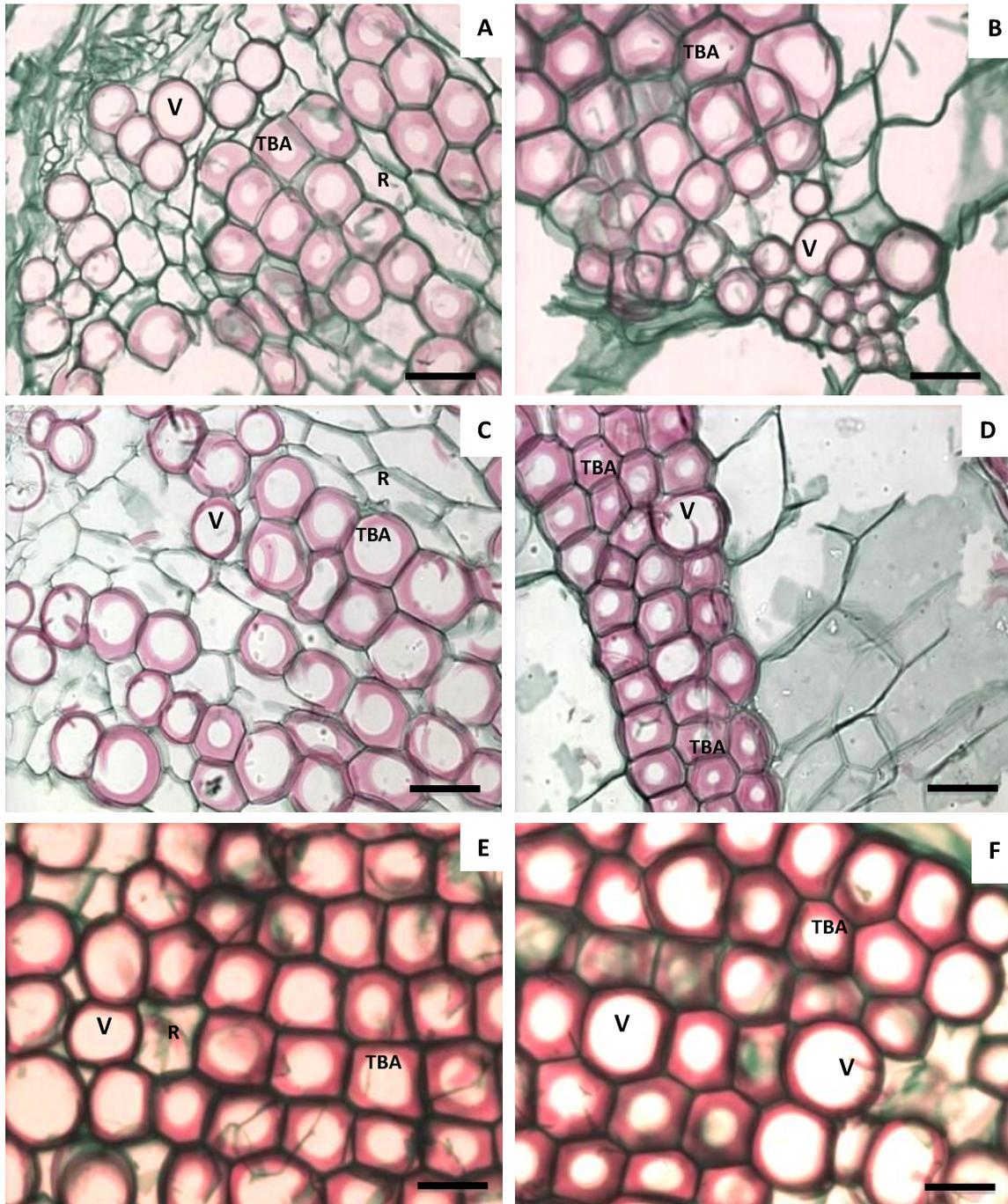
Para obtener la estadística básica, se realizó un análisis exploratorio descriptivo básico mediante el paquete estadístico SAS<sup>®</sup> 9.1 (SAS Institute, 2008). Se realizó un análisis de varianza GLM para conocer si existen diferencias para el largo y diámetro de elementos traqueales entre: (i) posiciones en el fascículo del cilindro vascular del tallo; (ii) entre ubicación en los tubérculos y (iii) entre tubérculo y tallo de cada individuo y entre especies, seguido de un análisis de comparación de medias de Tukey. Para conocer el tipo de asociación de los elementos traqueales del tallo y del tubérculo se realizaron análisis de correlación de Pearson y se obtuvieron gráficas de dispersión, para visualizar la variación de los elementos traqueales en cada posición del cilindro vascular y de los tubérculos. Un análisis de regresión lineal simple permitió conocer si el diámetro de los elementos traqueales se puede predecir en función de la longitud de estos elementos.

## RESULTADOS

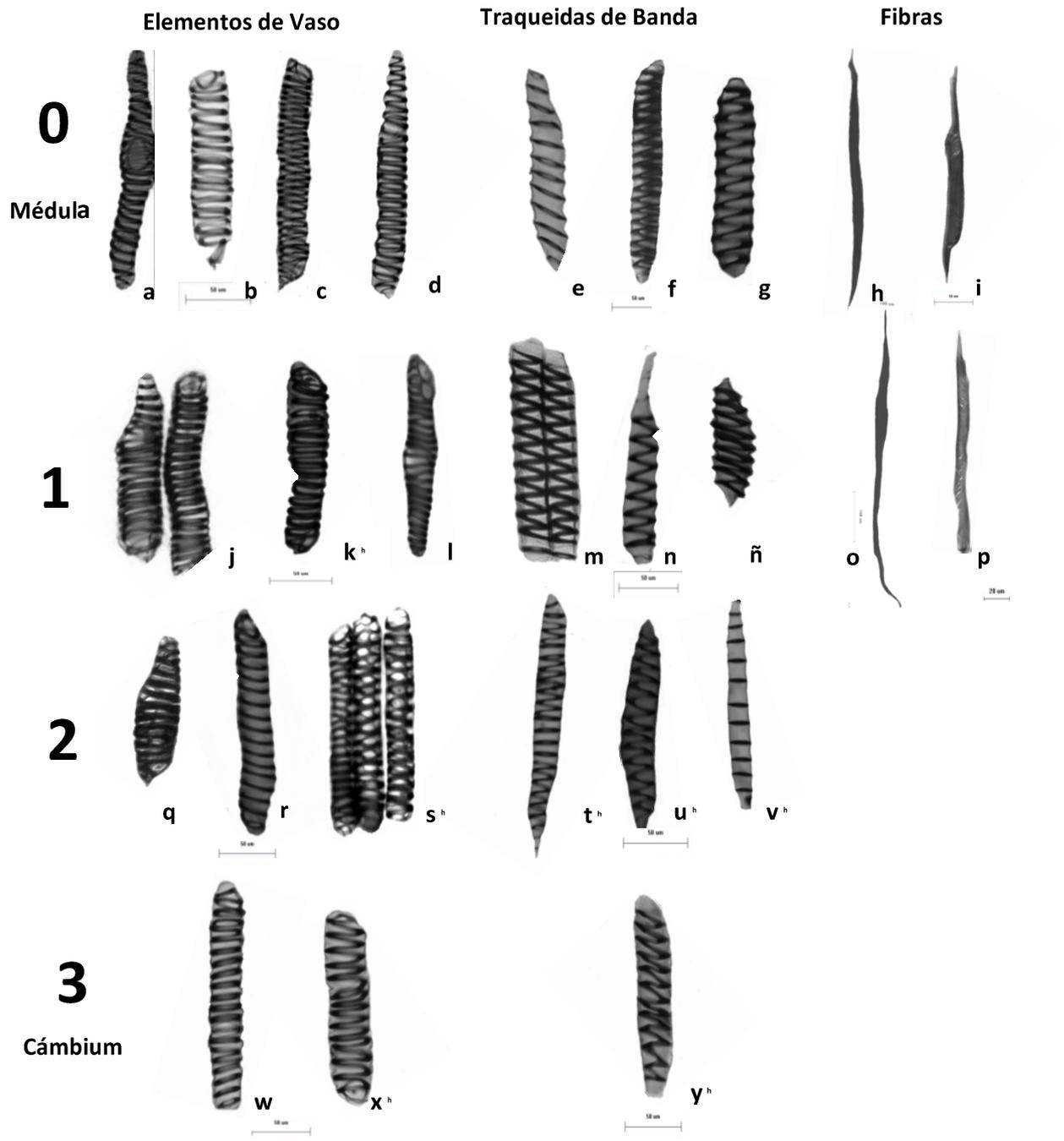
### Descripción anatómica

**Cilindro vascular del tallo.** El xilema secundario está formado principalmente por elementos de vaso, TBA, manchones de fibras, parenquima paratraqueal y radios. En algunas especies como *C. bumamma* (Fig. 6A, B) y *C. erecta* (Fig. 6E, F) en los fascículos, los elementos traqueales se pueden encontrar formando bandas, pero en las partes medias del fascículo vascular los vasos sólo se encuentran aislados y rodeados de TBA o parénquima paratraqueal escaso; los radios secundarios tienen paredes no lignificadas (Fig. 6C, D). Los elementos de vaso cercanos a la médula muestran diámetros mucho más estrechos y en grupos más compactos (Fig. 6B), mientras que los cercanos al cámbium vascular tienden a estar más dispersos y de mayor diámetro (Fig. 6A).

En los disociados se observó una gran diversidad morfológica de los elementos traqueales, tanto en su tamaño y diámetro como en los patrones de acumulación de pared secundaria. Los elementos de vaso tienen placas de perforación simple, punteaduras intervasculares escalariformes, pared secundaria anular o helicoidal. Generalmente los anulares se encuentran más cercanos a la médula. Las TBA tienen engrosamientos helicoidales o algunas especies como *C. bumamma* y *C. glanduligera* los presentan anulares (Fig. 7E, V). Las fibras son libriformes no septadas (Fig. 7H, I, O, P) aunque éstas no se apreciaron en los cortes transversales.

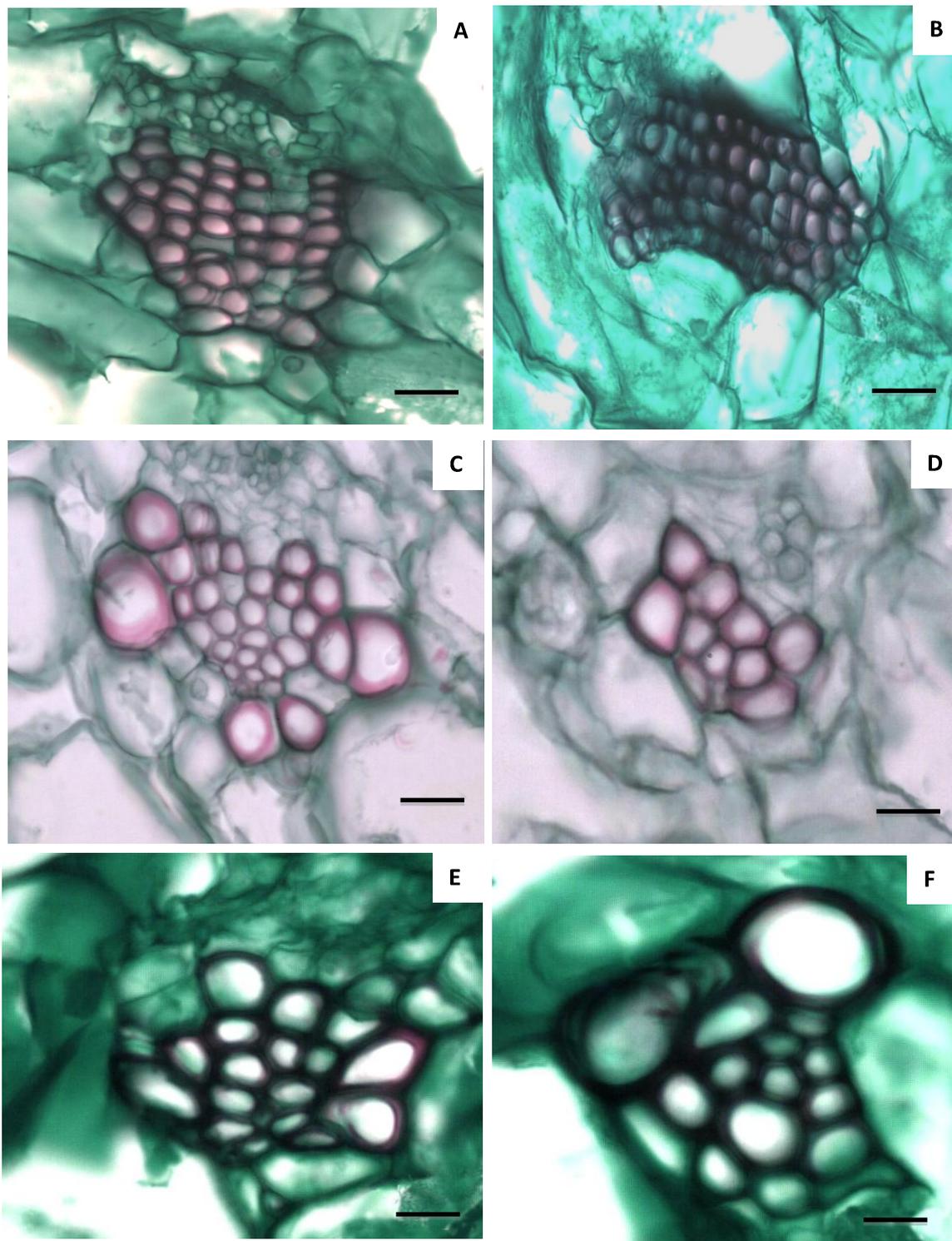


**Figura 6.** Cortes transversales de xilema secundario del tallo. a) fascículo vascular cercano al cámbium presentando vasos y TBA y b) cercano a la médula c y d) parte intermedia del fascículo con vasos aislados entre las TBA de *C. bumamma*. e) parte cercana al cámbium formando bandas de vasos y traqueidas. f) parte cercana a médula con vasos aislados entre las TBA de *C. erecta*. Escala de barras: a-c =50  $\mu$ m; e, f = 20  $\mu$ m.



**Figura 7.** Variación morfológica de los elementos traqueales del tallo en disociados. Xilema secundario de la madera de *Coryphantha* de acuerdo a su posición en el fascículo vascular (de arriba-abajo 0-3). Elementos de vaso: *C. bumamma* (a, c, d), *C. glanduligera* (b, j), *C. clavata* (k), *C. radians* (l, r, w, x), *C. erecta* (q, s) Traqueidas de banda ancha: *C. bumamma* (e, g), *C.ottonis* (f), *C. erecta* (ñ), *C. clavata* (m, n), *C. glanduligera* (t, v), *C. radians* (u, y) Fibras: *C. radians* (h, o), *C. erecta* (i, p). Escala de barras: a-ñ, q -y= 50 μm; o= 100μm; p= 20 μm.

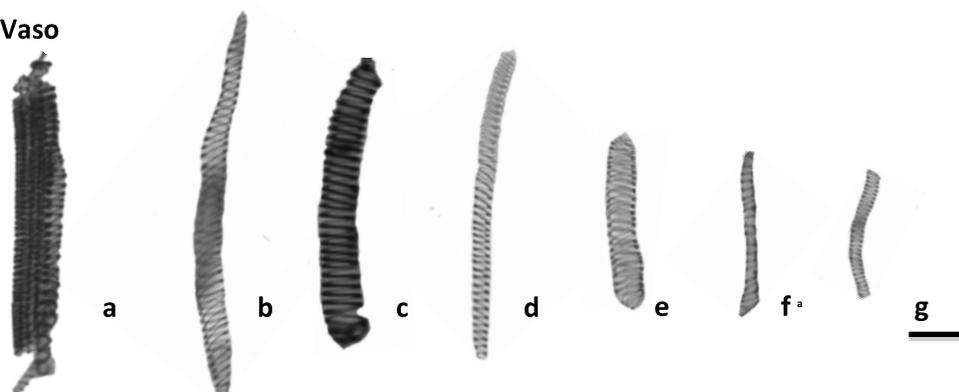
**Tejido vascular de tubérculos:** En los tubérculos el tejido vascular se encuentra en los haces corticales. Los haces corticales son colaterales y se distribuyen en la parte cercana al surco y en la periferia del tubérculo subyacente al clorénquima. Los elementos traqueales se encontraron de diferentes tamaños en los haces (Cuadro 8). Por ejemplo, en *C. erecta*, todos tienen un diámetro similar en cualquier parte del haz que varía de 8.91 – 9.11  $\mu\text{m}$  (Figura 8A, B). En otras especies se observaron solo diámetros más estrechos en el centro del haz cortical y los de mayor diámetro hacia la periferia en el límite del xilema como en *C. radians*. En *C. ottonis* los vasos de mayor diámetro se distribuyen en sólo un extremo del haz de forma irregular. En general, los elementos traqueales de los haces corticales cercanos al surco son de diámetros más estrechos, variando de 21.49- 8.72 en *C. radians* (Figura 8D) a 13.92- 8.23 en *C. ottonis* (Figura 8F), los cuales en comparación con los lejanos al surco, en la periferia del tubérculo, varían de 31.61- 9.82 en *C. radians* (Figura 8C) y 15.09-7.36 en *C. ottonis* (Figura 8E).



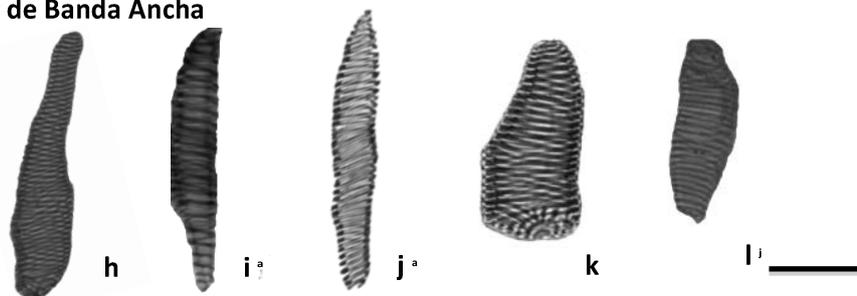
**Figura 8.** Cortes transversales de Tubérculo, mostrando haces corticales. a y b) haz cortical con diámetros uniformes de *C. erecta*. c y d) haces corticales de forma concéntrica de *C. radians*. e y f) haces corticales de forma colateral de *C. ottonis*. Cerca de la periferia a, c y e; cerca de la areola b,d y f. Escala de barras: 20 μm.

En los disociados de los haces corticales de los tubérculos se observaron varias morfologías para los elementos traqueales, tanto en los elementos de vasos como en las TBA. En *C. erecta* resultó complicado disociar los haces debido a que los diámetros de sus elementos traqueales son muy estrechos y compactos (Figura 9A). En el resto de las especies, con base a la variación de los elementos traqueales, se dividieron en tres categorías de longitud: largos, medianos y cortos (Cuadro 6). Todos presentaron placas de perforación simple y engrosamientos helicoidales. Los elementos de vaso largos tuvieron una longitud promedio de 191.2  $\mu\text{m}$  en *C. glanduligera* (Figura 9B), 183.24  $\mu\text{m}$  en *C. bumamma* (Figura 9C) y de 182.4  $\mu\text{m}$ , en *C. ottonis* (Figura 9D, E); los medianos y los más cortos se ilustran con *C. ottonis* (Figura 9F, G) respectivamente. Las TBA presentaron engrosamientos helicoidales y principalmente variaban en diámetro (Cuadro 6); por ejemplo, en *C. ottonis* tuvieron 30.78  $\mu\text{m}$  (Figura 9 I) y *C. clavata* tuvo 46.25  $\mu\text{m}$  (Figura 9 H, J, K, L).

#### Elementos de Vaso



#### Traqueidas de Banda Ancha



**Figura 9.** Elementos traqueales disociados en Tubérculos. a) *C. erecta* elementos traqueales compactos. Elementos de vaso: b) *C. glanduligera*, c) *C. bumamma*. d,e,f,g) *C. ottonis*. Traqueidas de Banda Ancha: i) *C. ottonis*, h, j, k, l) *C. clavata*. Escala de barras: a-e, g-m= 50  $\mu\text{m}$ ; f= 20  $\mu\text{m}$

## Variación radial

**Madera.** En el cuadro 1 se sintetizan los valores de la media y error estándar de las longitudes y diámetro de las seis especies de *Coryphantha* en los diferentes segmentos del fascículo vascular. El análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas para todos los caracteres estudiados, excepto para la longitud y diámetro de las fibras en la posición 0 (cerca de médula, cuadro 2). Mientras que los análisis de comparaciones múltiples revelaron que existen algunas diferencias significativas entre algunas posiciones para diferentes especies (Cuadro 1). En *C. glanduligera*, *C. bumamma*, *C. clavata* y *C. ottonis* se puede observar una tendencia en el aumento en las medias de la longitud, de acuerdo a su posición dentro del haz vascular. Sin embargo, en *C. erecta* y *C. radians* disminuye la longitud de los elementos de vaso en el último segmento del fascículo vascular (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Valores de la media y error estándar para longitud y diámetro de los elementos de vaso de las seis especies de *Coryphantha*. Letras diferentes por columna indican diferencias significativas ( $P = 0.05$ , Tukey).

Longitud	0	1	2	3
<i>C. bumamma</i> (801-A)	185.43 ± 5.73 A	192.80 ± 5.62 A	-	-
(801-B)	185.43 ± 5.73 A	-	-	-
<i>C. erecta</i> (1684-A)	108.52 ± 6.19 B	181.22 ± 7.16 A	128.02 ± 6.05 B	-
<i>C. glanduligera</i> (824-A)	89.70 ± 4.69 C,D	135.02 ± 5.27 B,C,D	148.50 ± 7.16 B	-
(834-B)	120.91 ± 5.53 C,D	125.04 ± 4.69 B,C,D	118.41 ± 3.23 B	-
<i>C. radians</i> (877-A)	123.97 ± 4.87 B,C,D	157.38 ± 6.39 B,C	159.37 ± 6.60 A	-
(877-B)	114.96 ± 5.54 B,C,D	130.05 ± 4.57 B,C	169.07 ± 5.35 A	162.39 ± 5.54
<i>C. ottonis</i> (931-B)	119.83 ± 4.35 B,C	137.79 ± 5.70 C,D	144.96 ± 6.37 A	-
(931-C)	131.40 ± 4.27 B,C	117.03 ± 3.33 C,D	113.29 ± 5.07 B	-
<i>C. clavata</i> (963-A)	109.27 ± 2.67 B,C,D	120.06 ± 3.60 C,D	133.64 ± 3.86 B	-
(963-B)	119.14 ± 4.08 B,C,D	124.35 ± 4.50 C,D	-	-
Diámetro				
<i>C. bumamma</i> (801-A)	43.12 ± 1.96 A	42.48 ± 2.35 A,B	-	-
(801-B)	36.92 ± 1.48 A	-	-	-
<i>C. erecta</i> (1684-A)	31.39 ± 1.10 A,C,D	36.47 ± 1.17 B,C,D	25.28 ± 0.85 B	-
<i>C. glanduligera</i> (824-A)	24.65 ± 1.18 C,D	31.94 ± 1.23 C,D	33.66 ± 1.30 C	-
(834-B)	30.06 ± 0.84 C,D	31.80 ± 0.98 C,D	33.66 ± 1.03 C	-
<i>C. radians</i> (877-A)	38.45 ± 1.53 B,C,D	35.28 ± 1.38 C,D	40.28 ± 1.36 C	-
(877-B)	25.62 ± 1.19 B,C,D	27.32 ± 1.06 C,D	28.16 ± 0.69 C	27.07 ± 1.25
<i>C. ottonis</i> (931-B)	39.27 ± 1.54 A	41.77 ± 1.05 A,B,C	42.38 ± 1.44 A	-
(931-C)	34.45 ± 0.90 A	35.90 ± 1.28 A,B,C	33.05 ± 1.79 A	-
<i>C. clavata</i> (963-A)	31.73 ± 1.02 B,C,D	33.19 ± 1.23 C,D	31.47 ± 1.38 C	-
(963-B)	31.17 ± 1.57 B,C,D	31.95 ± 0.87 C,D	-	-

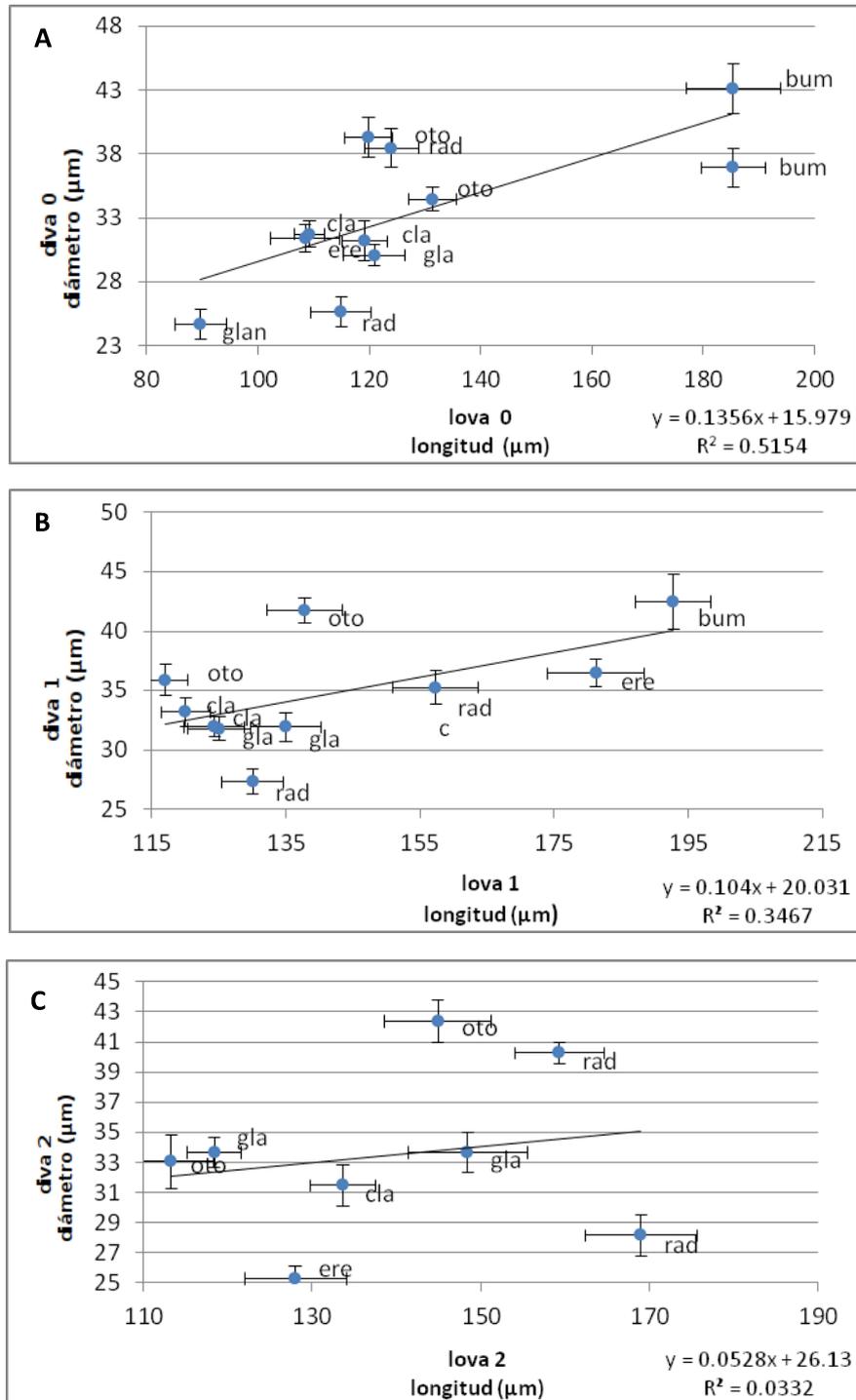
**Cuadro 2.** Valores de F, de probabilidad, grados de libertad y tamaño de muestra para el análisis de varianza entre los diferentes segmentos del fascículo vascular de madera.

Posición	N	F	GL	P
lova 0	11	53.25	10	< 0.0001
diva 0	11	18.21	10	< 0.0001
lotba 0	11	60.24	10	< 0.0001
ditba 0	11	24.12	10	< 0.0001
lofi 0	4	2.72	3	< 0.0736
difi 0	4	3.16	3	< 0.0485
lova 1	10	25.58	9	< 0.0001
diva 1	10	11.83	9	< 0.0001
lotba 1	10	24.68	9	< 0.0001
ditba 1	10	38.13	9	< 0.0001
lofi 1	3	9.99	2	< 0.0002
difi 1	3	12.01	2	< 0.0001
lova 2	8	10.12	7	< 0.0001
diva 2	8	23.93	7	< 0.0001
lotba 2	8	28.45	7	< 0.0001
ditba 2	8	32.19	7	< 0.0001
Médula vaso	11	28.61	10	< 0.0001
Cámbium vaso	11	17.03	10	< 0.0001
Médula tba	11	97.19	10	< 0.0001
Cámbium tba	11	134.00	10	< 0.0001

El análisis de correlación de Pearson mostró que hay una relación significativa entre la longitud de los elementos de vaso 0 (lova 0) y 1 (lova 1;  $r = 0.37$   $P < 0.0001$ ,  $N = 253$ ); mientras que para la longitud de los elementos de vaso en el resto las correlaciones no fueron significativas ( $P > 0.05$ ). Para el diámetro de los elementos de vaso (diva) también se encuentran relaciones significativas entre diva 0 y diva 1 ( $r = 0.30$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 253$ ); diva 0 y diva 2 ( $r = 0.40$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 186$ ). También el análisis de correlación evidenció una relación positiva entre las longitudes y el diámetro para lova 0 y diva 0 ( $r = 0.41$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 278$ ).

La variación de la longitud y diámetro de los elementos de vaso en el segmento 0 del fascículo vascular fue relativamente homogénea, para todas las especies se predice el 51% de la variación (Figura 10A). Las tallas más pequeñas de los elementos de vaso corresponden a las especies de menor tamaño en longitud y *C. bumamma*, la especie de mayor longitud presenta los elementos de

vaso mayor talla. Sin embargo, la variación de estas dos variables (longitud-diámetro) es más heterogénea, en su longitud comparada con el diámetro para los segmentos 1 y 2, que se refleja en los valores ( $R^2 < 0.35$ ) bajos (Figura 10B), o no significativos de la regresión lineal ( $R^2 = 0.03$ ; Figura 10C).



**Figura 10.** Variación en la tendencia del diámetro de elementos de vaso y la longitud de los elementos de vaso en el segmento 0 (A), segmento 1 (B) y segmento 2 (C).

Con relación a la longitud y diámetro de las TBA, ambos atributos presentaron una amplia variabilidad entre las seis especies (Cuadro 3); no obstante, tuvieron un comportamiento parecido a los elementos de vaso. Las dimensiones de las TBA tienden a aumentar conforme se van alejando de la médula, pero encuentran una estabilidad o incluso un descenso al llegar al cámbium vascular. El análisis de varianza mostró diferencias significativas (Cuadro 2) y el análisis de comparación de medias de Tukey mostró diferencias sólo entre algunos segmentos (Cuadro 3).

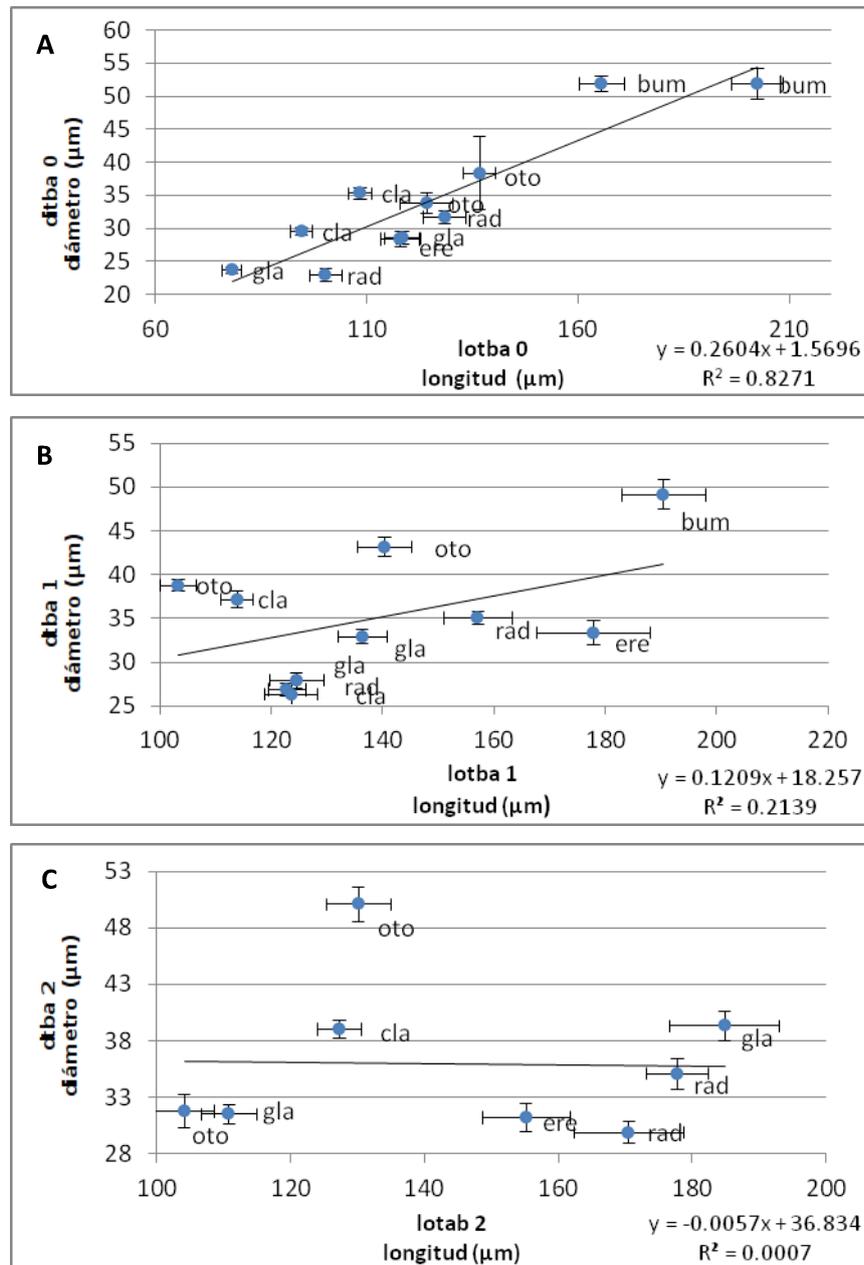
**Cuadro 3.** Valores de la media y error estándar para la longitud y diámetro de las traqueidas de banda ancha de seis especies de *Coryphantha*. Letras diferentes por columna indican diferencias significativas ( $P = 0.05$ , Tukey).

<b>Longitud</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
<i>C. bumamma</i> (801-A)	202.51 ± 6.15 A	190.51 ± 7.56 A	-	-
<i>C. bumamma</i> (801-B)	165.59 ± 5.36 A	-	-	-
<i>C. erecta</i> (1684-A)	118.07 ± 4.54 B,C,D	177.93 ± 10.24 A	155.18 ± 6.56 A,B,C	-
<i>C. glanduligera</i> (824-A)	78.15 ± 2.25 D,E	124.59 ± 4.91 B,C,D	184.90 ± 8.19 B,C	-
(834-B)	118.62 ± 4.18 D,E	136.40 ± 4.40 B,C,D	110.81 ± 4.08 B,C	-
<i>C. radians</i> (877-A)	128.58 ± 5.01 C,D	157.13 ± 6.08 B,C	177.80 ± 4.69 A	-
(877-B)	100.40 ± 3.86 C,D	122.83 ± 3.34 B,C	170.55 ± 8.21 A	155.93 ± 7.11
<i>C. ottonis</i> (931-B)	124.28 ± 6.17 B,C	140.41 ± 4.92 B,C,D	130.17 ± 4.87 C,D	-
(931-C)	136.82 ± 3.78 B,C	103.31 ± 3.24 B,C,D	104.15 ± 4.39 C,D	-
<i>C. clavata</i> (963-A)	108.47 ± 2.87 C,D,E	113.91 ± 2.83 C,D	127.30 ± 3.27 B,C,D	-
(963-B)	94.62 ± 2.73 C,D,E	123.64 ± 4.80 C,D	-	-
<b>Diámetro</b>				
<i>C. bumamma</i> (801-A)	51.85 ± 2.09 A	49.17 ± 1.68 A	-	-
<i>C. bumamma</i> (801-B)	48.99 ± 1.18 A	-	-	-
<i>C. erecta</i> (1684-A)	28.38 ± 1.13 C,D	33.33 ± 1.39 C,D,E	31.22 ± 1.29 B	-
<i>C. glanduligera</i> (824-A)	23.67 ± 0.52 D,E	27.93 ± 0.88 D,E	39.34 ± 1.33 B	-
(834-B)	28.50 ± 0.97 D,E	32.91 ± 0.82 D,E	31.53 ± 0.85 B	-
<i>C. radians</i> (877-A)	31.68 ± 0.95 C,D,E	35.05 ± 0.79 D,E	35.11 ± 1.34 B	-
(877-B)	22.87 ± 0.96 C,D,E	26.83 ± 0.73 D,E	29.89 ± 0.95 B	29.26 ± 1.06
<i>C. ottonis</i> (931-B)	33.74 ± 1.15 B,C	43.20 ± 1.13 B	50.13 ± 1.55 A	-
(931-C)	38.32 ± 5.54 B,C	38.79 ± 0.72 B	31.78 ± 1.49 A	-
<i>C. clavata</i> (963-A)	35.30 ± 0.82 B,C,D	37.17 ± 1.00 C,D	39.04 ± 0.83 A	-
(963-B)	29.51 ± 0.54 B,C,D	26.33 ± 1.20 C,D	-	-

En cuanto al análisis de correlación de Pearson, éste mostró correlaciones significativas entre las longitudes de TBA (lotba) y los diámetros de las traqueidas de banda ancha (ditba) en algunos segmentos del fascículo vascular, ditba 0 y ditba 1 ( $r = 0.42$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 253$ ); ditba 1 y ditba 2 ( $r = 0.41$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 202$ ). También se encontraron relaciones significativas entre longitud de las TBA y

diámetro: lotba 0 y ditba 0 ( $r = 0.51, P < 0.0001, N = 278$ ); lotba 0 y dtba 1 ( $r = 0.53, P < 0.0001, N = 253$ ).

La figura 11A muestra una predictibilidad alta ( $R^2 = 0.83$ ) para el diámetro de las TBA en función de su longitud para el segmento 0. En el segmento 1, se detectó una predicción baja pero significativa entre diámetro y la longitud y en el segmento 2 no significativa (Figura 11B, C).



**Figura 11.** Variación en la tendencia de la longitud y diámetro de las traqueidas de banda ancha en el segmento 0 (A), segmento 1 (B) y segmento 2 (C).

Con respecto a las fibras, se observó una disminución en su longitud conforme se va alejando de la médula en *C. erecta*, *C. radians* y *C. ottonis* y para el diámetro sucede lo contrario, cerca de la médula son estrechas y van aumentando en diámetro conforme se encuentran cerca de cámbium vascular (Cuadro 4). El análisis de varianza mostró que no existen diferencias en el segmento 0, pero sí en el segmento 1 (Cuadro 2). No se encontró una asociación significativa entre diámetros y longitudes de las fibras ( $P > 0.5$ ).

**Cuadro 4.** Valores de la media y error estándar para la longitud y diámetro de las fibras encontradas en tres especies de *Coryphantha*.

	lofi 0	lofi 1	difi 0	difi 1
<i>C. erecta</i> (1684-A)	474.01 ± 99.21	367.98 ± 34.91	30.54 ± 22.36	31.00 ± 2.00
<i>C. bumamma</i> (801-A)	-	-	-	-
(801-B)	-	-	-	-
<i>C. glanduligera</i> (824-A)	-	-	-	-
(834-A)	-	-	-	-
<i>C. radians</i> (877-A)	727.06 ± 80.86	450.53 ± 18.23	27.73 ± 7.83	28.82 ± 1.38
(877-B)	867.72 ± 134.34	-	43.71 ± 13.59	-
<i>C. ottonis</i> (931-B)	724.90 ± 64.81	-	20.34 ± 1.98	-
(931-C)	-	-	-	-
<i>C. clavata</i> (963-A)	-	-	-	-
(963-B)	-	-	-	-

#### **Variación de diámetro de los elementos traqueales (cortes transversales)**

Se encontraron diferencias significativas para el diámetro de los elementos traqueales en cortes transversales entre especies, cercanos a médula y cercanos a cámbium vascular (Cuadros 2, 5). El análisis de correlación de Pearson reveló asociaciones significativas bajas entre el diámetro de vaso y de TBA ubicadas en médula ( $r = 0.51$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 328$ ); y cámbium vascular ( $r = 0.31$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 321$ ).

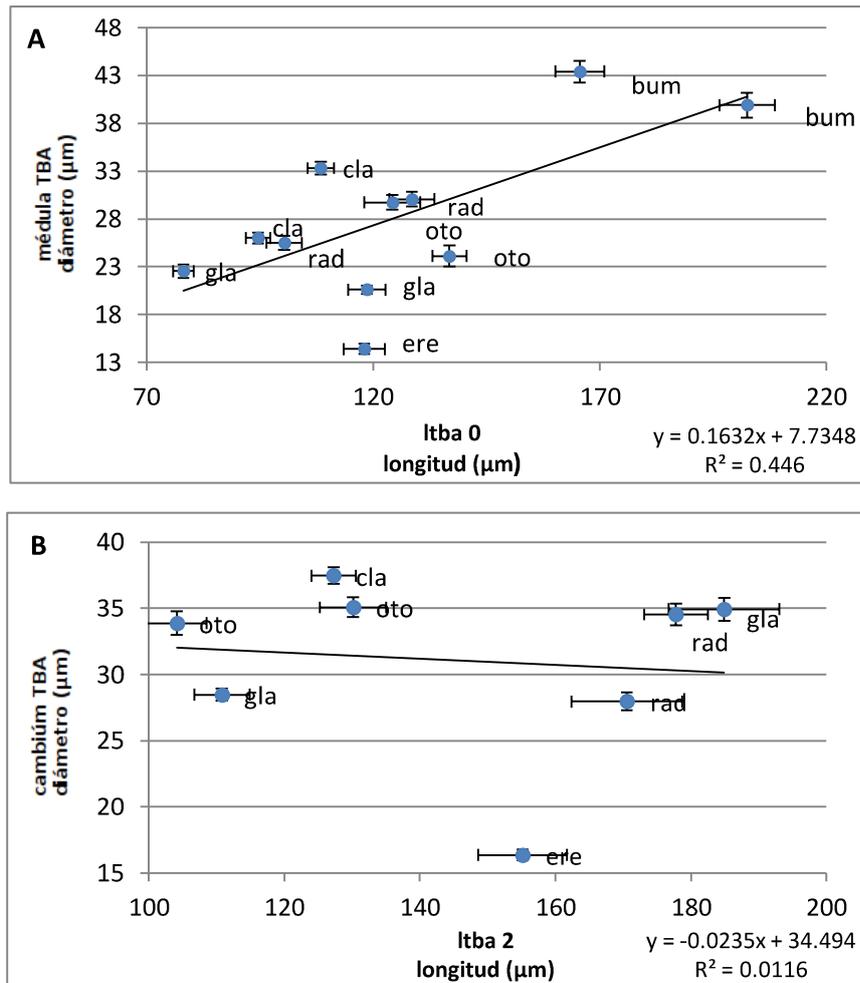
**Cuadro 5.** Valores de la media y error estándar para el diámetro de los elementos traqueales (vasos y traqueidas de banda ancha) observadas en cortes transversales de las seis especies de *Coryphantha*. Letras diferentes por columna, significativas ( $P = 0.05$ , Tukey).

	Médula vaso	Médula TBA	Cámbium Vasos	Cámbium TBA
<i>C. erecta (1684-A)</i>	24.38 ± 0.63 C	14.40 ± 0.59 F	25.09 ± 0.57 A	16.35 ± 0.41 D
<i>C. bumamma (801A)</i>	37.64 ± 0.64 A	39.90 ± 1.30 A	32.99 ± 0.64 B	48.88 ± 0.93 A
<i>(801-B)</i>	32.08 ± 1.08 A	43.43 ± 1.14 A	27.75 ± 1.65 B	44.35 ± 0.77 A
<i>C. gladuligera (824-A)</i>	25.58 ± 0.56 C	22.53 ± 0.68 E	35.06 ± 0.88 B	34.94 ± 0.87 C
<i>(834-B)</i>	26.92 ± 0.78 C	20.60 ± 0.45 E	29.19 ± 0.65 B	28.47 ± 0.45 C
<i>C. radians (877-A)</i>	32.03 ± 0.76 B	30.06 ± 0.77 B,C,D	32.47 ± 0.81 B	34.53 ± 0.84 C
<i>(877-B)</i>	25.13 ± 0.56 B	25.50 ± 0.76 B,C,D	27.95 ± 0.66 B	27.96 ± 0.67 C
<i>C. ottonis (931-B)</i>	28.22 ± 0.92 B	29.74 ± 0.77 C,D	33.45 ± 0.62 B	35.07 ± 0.75 B
<i>(931-C)</i>	29.88 ± 0.41 B	24.12 ± 1.11 C,D	31.58 ± 0.77 B	33.88 ± 0.88 B
<i>C. clavata (963-A)</i>	29.83 ± 0.64 B	33.32 ± 0.64 B,C	36.58 ± 0.74 B	37.46 ± 0.63 B
<i>(963-B)</i>	29.61 ± 0.70 B	26.01 ± 0.59 B,C	29.24 ± 0.60 B	30.59 ± 0.59 B

### **Relación entre diámetro y longitud de elementos traqueales en madera**

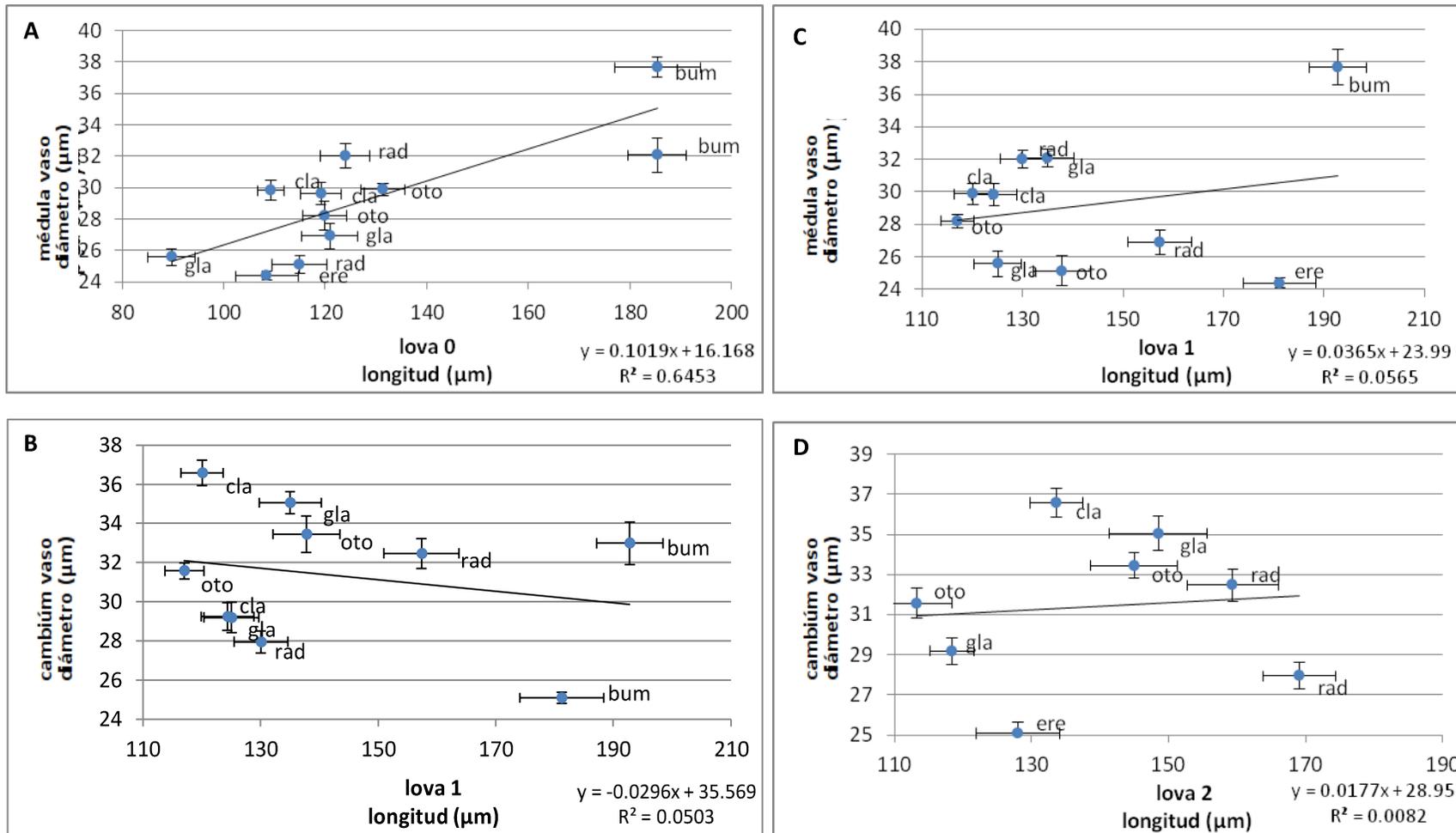
El análisis de correlación de Pearson también encontró relaciones positivas entre la longitud de las TBA (lotba) y los elementos de vaso (lova), en los diferentes segmentos de los fascículos de las especies, ltba\_1 y lova\_1 ( $r = 0.45$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 253$ ), lotba\_2 y lova\_2 ( $r = 0.33$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 186$ ) así como relaciones entre el diámetro de vaso (diva) y de TBA (ditba), ditba\_1 y diva\_0 ( $r = 0.45$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 253$ ), ditba\_1 y diva\_1 ( $r = 0.48$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 253$ ).

El análisis de correlación de Pearson entre la longitud de TBA (disociados) y su diámetro (cortes transversales) fue significativa ( $P = 0.03$ ) pero baja. Mientras que el análisis de regresión predice sólo el 44% de la varianza ( $P = 0.02$ ,  $R^2 = 0.45$ ; Figura 12A) entre diámetro y longitud de TBA cerca de médula, pero no es significativa cerca de cámbium vascular ( $P = 0.94$ ,  $R^2 = 0.01$ ; Figura 12B).



**Figura 12.** Variación en la tendencia de la longitud en disociados y diámetro cortes transversales. Segmento 0 y diámetro de médula de TBA (A), longitud segmento 2 y diámetro cámbium de TBA (B).

Para el caso de la longitud de los elementos de vaso (disociados) y el diámetro (cortes transversales), sólo cerca de la médula se puede explicar más del 60% de la variación ( $P = 0.003$ ,  $R^2 = 0.65$ ; Figura 13A); pero no para su diámetro cerca de médula ( $P = 0.27$ ,  $R^2 = 0.06$ ; Figura 13B) y cerca de cámbium vascular ( $P = 0.53$ ,  $R^2 = 0.05$ ; Figura 13C); así como en el segmento 2 cerca de y cámbium vascular ( $P = 0.83$ ,  $R^2 = 0.01$ ; Figura 13 d).



**Figura 13.** Relación de los diámetros de cortes transversales con la longitud de elemento de vaso de los disociados. (A) médula vaso y lova 0, (B) médula vaso y lova 1, (C) cámbium vaso y lova 1, (D) cámbium vaso y lova 2.

### **Variación de los elementos traqueales de tubérculos**

Los análisis de varianza para la longitud de los elementos traqueales, (disociados) y su diámetro (cortes transversales) en diferentes categorías y posiciones, mostraron diferencias significativas entre especies (Cuadro 6). Mientras que los análisis de comparaciones múltiples revelaron que existen algunas diferencias significativas (Cuadro 7).

**Cuadro 6.** Valores de F, de probabilidad, grados de libertad y tamaño de muestra para el análisis de varianza para los elementos traqueales de disociados de tubérculo y cortes transversales de tubérculo entre las especies de *Coryphantha* estudiadas.

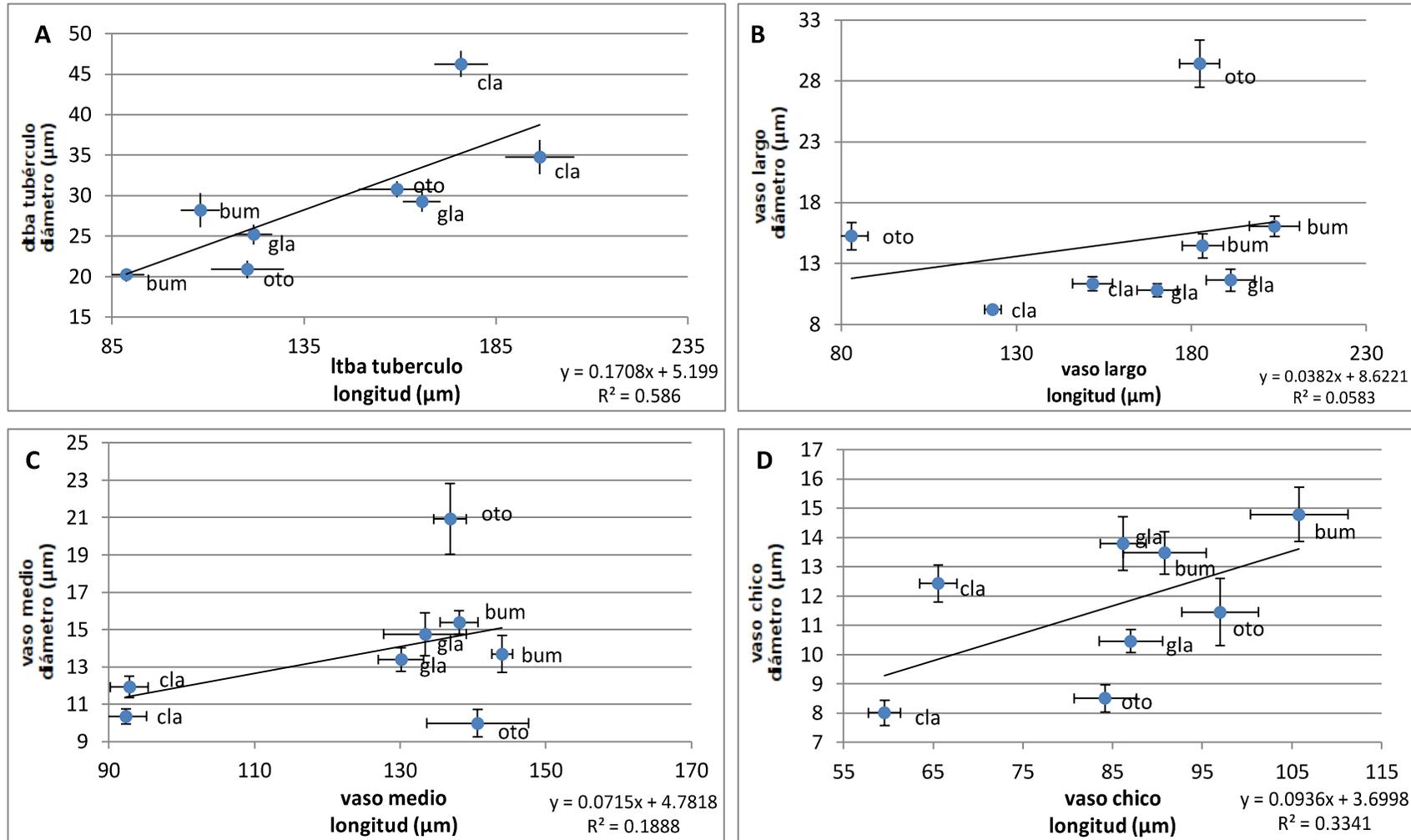
<b>Agrupamiento</b>	<b>N</b>	<b>F</b>	<b>GL</b>	<b>P</b>
<b>ltba</b>	8	25.11	7	< 0.0001
<b>dtba</b>	8	33.70	7	< 0.0001
<b>lvalrgo</b>	8	48.00	7	< 0.0001
<b>dvalargo</b>	8	39.47	7	< 0.0001
<b>lvamed</b>	8	30.00	7	< 0.0001
<b>dvamed</b>	8	12.27	7	< 0.0001
<b>lvachico</b>	8	17.44	7	< 0.0001
<b>dvachico</b>	8	10.60	7	< 0.0001
<b>agrande</b>	8	53.40	7	< 0.0001
<b>achico</b>	9	8.47	8	< 0.0001
<b>lgrande</b>	8	69.41	7	< 0.0001
<b>lchico</b>	9	61.81	8	< 0.0001

En los tubérculos, los elementos traqueales presentaron un dimorfismo en la longitud de los elementos de vaso, el cual se puede observar en las medias obtenidas para cada especie (Cuadro 7). Sin embargo, el diámetro no varía al igual que la longitud, generalmente tienden a comportarse de manera constante (Cuadro 7); Para *C. erecta* y *C. radians* fue imposible poder cuantificar los elementos traqueales en los disociados, su disposición era muy compacta y con diámetros muy pequeños.

**Cuadro 7.** Valores de la media y error estándar para la longitud y diámetro de los elementos traqueales (vasos y traqueidas de banda ancha) observadas en disociados de tubérculos de las seis especies de *Coryphantha*. Letras diferentes por columna, significativas ( $P = 0.05$ , Tukey).

Longitud	ltba	lvlargo	lvmed	lvchico
<i>C. erecta</i> (1684-A)	-	-	-	-
<i>C. bumamma</i> (801A)	88.705 ± 4.73 C	183.24 ± 5.9 A	138.09 ± 2.63 A	90.8 ± 4.63 A,B
(801-B)	107.97 ± 5.14 C	203.77 ± 7.21 A	144.01 ± 2.44 A	105.8 ± 5.43 A,B
<i>C. gladuligera</i> (824-A)	155.69 ± 4.93 B	191.2 ± 6.97 A	133.43 ± 5.67 A	86.17 ± 2.54 B,C
(834-B)	121.88 ± 4.81 B	170.24 ± 5.80 A	130.13 ± 3.10 A	87.02 ± 3.53 B,C
<i>C. radians</i> (877-A)	-	-	-	-
(877-B)	-	-	-	-
<i>C. ottonis</i> (931-B)	120.27 ± 9.51 B	140.63 ± 6.98 A	82.94 ± 4.63 B	84.18 ± 3.49 A,B,C
(931-C)	159.22 ± 9.98 B	182.41 ± 5.70 B	136.85 ± 2.23 A	97.00 ± 4.27 A,B,C
<i>C. clavata</i> (963-A)	196.38 ± 9.02 A	151.80 ± 5.73 B	92.79 ± 2.59 B	65.57 ± 2.09 D
(963-B)	175.91 ± 7.00 A	123.24 ± 2.38 B	92.34 ± 2.85 B	59.57 ± 1.79 D
Diametro	dtba	dvlargo	dvmed	dvchico
<i>C. erecta</i> (1684-A)	.	.	.	.
<i>C. bumamma</i> (801A)	20.24 ± 4.20 B	14.46 ± 1.00 A	15.38 ± 0.063 A,B	13.47 ± 0.72 A,B
(801-B)	28.23 ± 2.12 B	16.07 ± 0.85 A	13.69 ± 1.00 A,B	14.79 ± 0.93 A,B
<i>C. gladuligera</i> (824-A)	29.24 ± 1.21 B	11.64 ± 0.91 C	14.75 ± 1.15 A,B	13.79 ± 0.92 A,B,C
(834-B)	25.2 ± 1.25 B	10.81 ± 0.55 C	13.39 ± 0.63 A,B	10.46 ± 0.39 A,B,C
<i>C. radians</i> (877-A)	-	-	-	-
(877-B)	-	-	-	-
<i>C. ottonis</i> (931-B)	20.90 ± 1.10 B	15.25 ± 1.13 B	9.98 ± 0.74 A,B	8.50 ± 0.46 B,C
(931-C)	30.78 ± 1.00 B	29.43 ± 1.94 B	20.92 ± 1.89 A,B	11.45 ± 1.15 B,C
<i>C. clavata</i> (963-A)	34.77 ± 2.11 A	11.35 ± 0.57 C	11.92 ± 0.57 B	12.43 ± 0.63 B,C
(963-B)	46.25 ± 1.61 A	9.22 ± 0.21 C	10.35 ± 0.40 B	8.01 ± 0.43 B,C

El análisis de correlación de Pearson entre la longitud y el diámetro de TBA, vasos largos, medios, chicos (vlargo, vmed, vchico) de los tubérculos de las seis especies de *Coryphantha*, mostró relaciones significativas: por ejemplo, entre ltba y dtba ( $r = 0.50$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 201$ ), dtba y lvmed ( $r = 0.49$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 119$ ), lvlargo y dvmed ( $r = 0.41$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 119$ ), lvlargo y dvchico ( $r = 0.52 < 0.0001$ ,  $N = 119$ ), dvlargo y dvmedio ( $r = 0.46$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 119$ ). La relación entre el diámetro y la longitud de los elementos traqueales es positiva en los tubérculos (Figura 14) y se puede predecir el 58% de variación para longitud de TBA y su diámetro (Figura 14A).



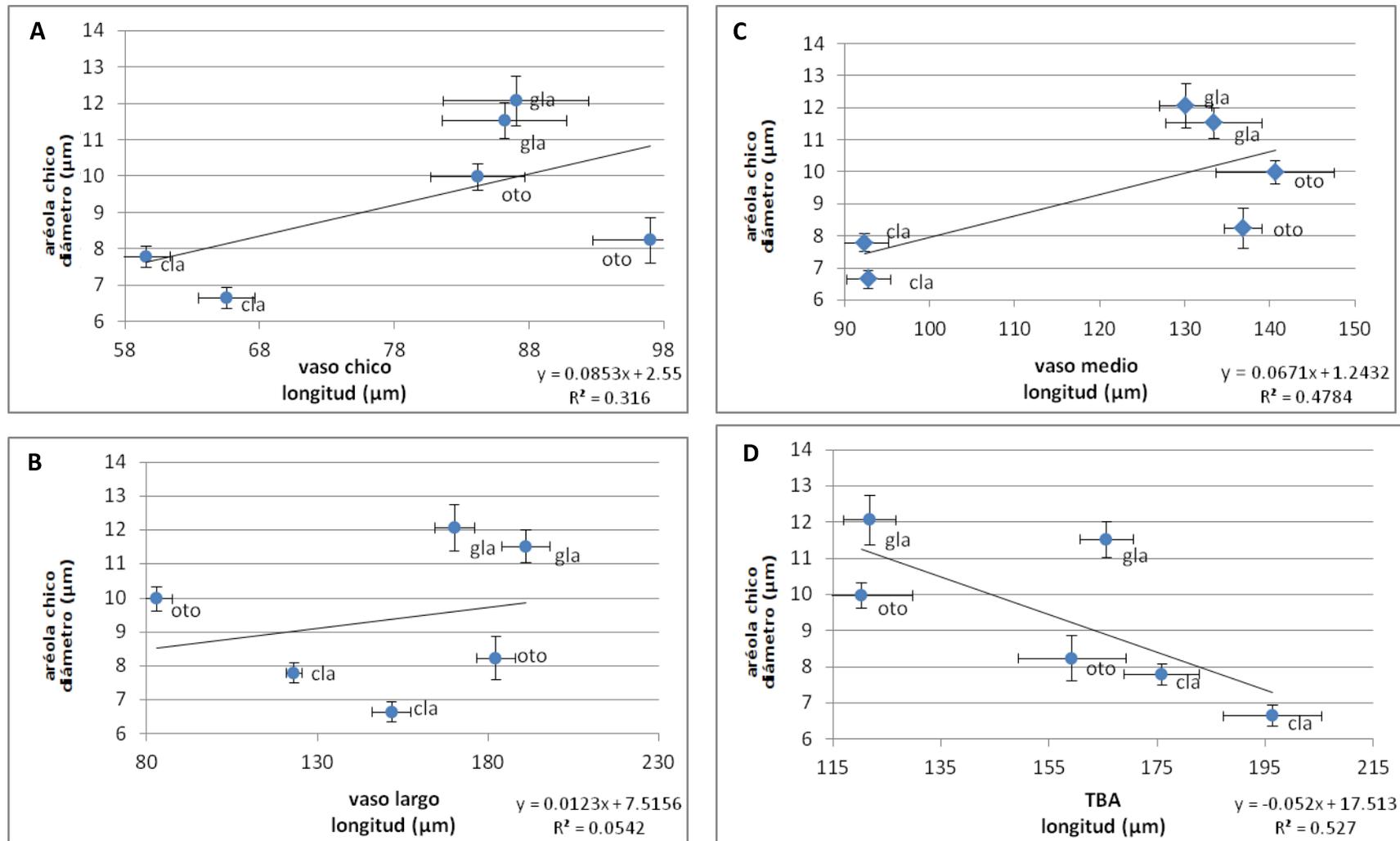
**Figura 14.** Relación de los diámetros obtenidos en disociados de tubérculos. (A) diámetro y longitud de TBA. (B) diámetro y longitud de elementos de vaso largo. (C) diámetro y longitud de elementos de vasos medio. (D) diámetro y longitud de elementos de vaso chico.

Los valores de la media y desviación estándar para los diámetros de los elementos traqueales en cortes transversales agrupados en chicos y en grandes cercanos y lejanos a la aréola se sintetizan en el cuadro 8. El análisis de correlación de Pearson para las dimensiones de los elementos traqueales en las diferentes posiciones en los cortes transversales detectó relaciones significativas para diámetro en las diferentes posiciones: aréola grande (agrande) y aréola chica (achica) ( $r = 0.65, P < 0.0001, N = 40$ ), lejos grande (lgrande) y achico ( $r = 0.61, P < 0.0001, N = 40$ ), lejos chico (lchico) y achico ( $r = 0.51, P < 0.0001, N = 55$ ), lgrande y agrande ( $r = 0.87, P < 0.0001, N = 40$ ), lgrande y lchico ( $r = 0.85, P < 0.0001, N = 40$ ), lchico y agrande ( $r = 0.82, P < 0.0001, N = 40$ ).

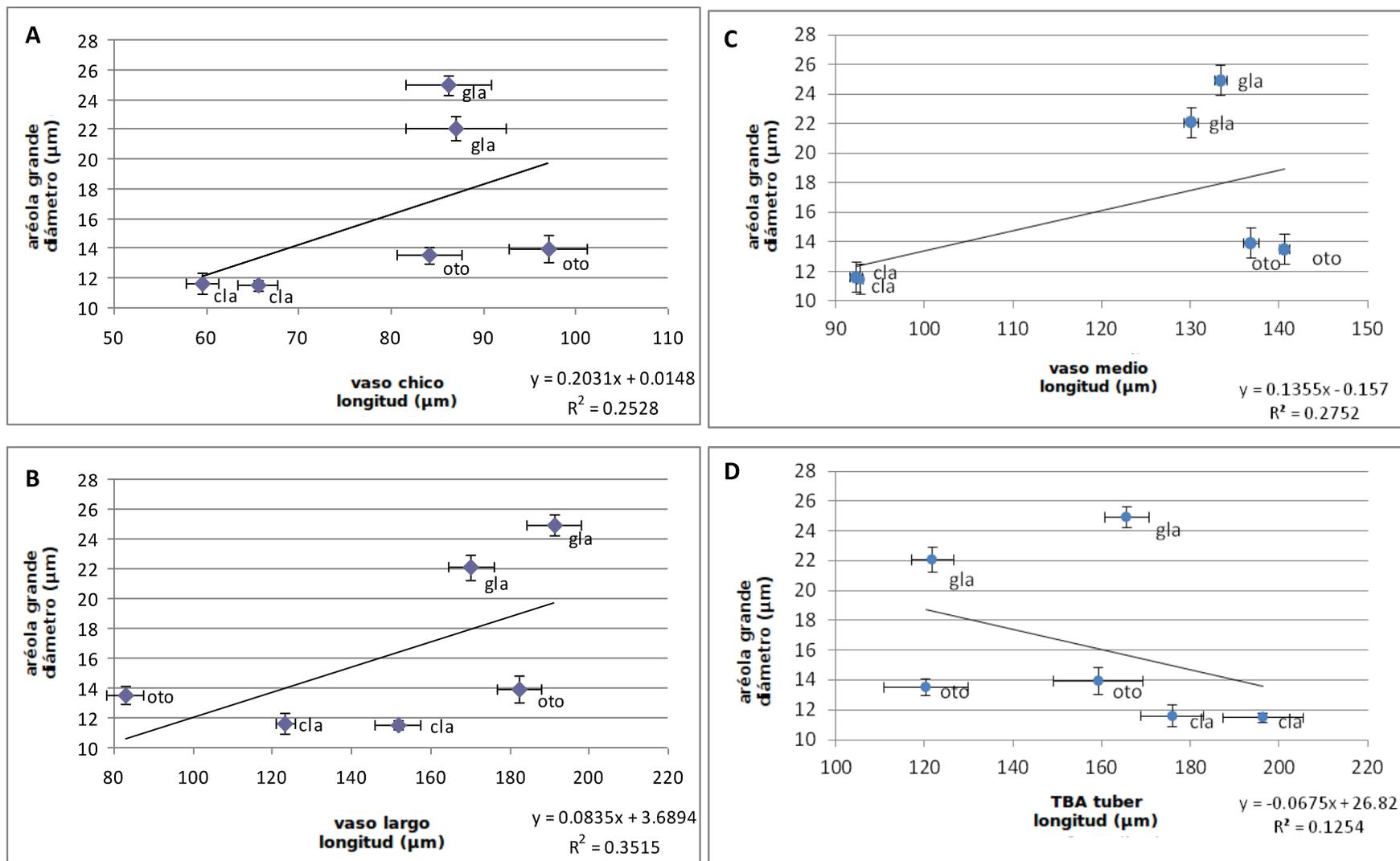
**Cuadro 8.** Valores de la media y error estándar para los elementos traqueales (vasos y traqueidas de banda ancha) observadas en cortes transversales de las seis especies de *Coryphantha*. Letras diferentes por columna, significativas ( $P = 0.05$ , Tukey).

	Areola grande	Areola chico	Lejos grande	Lejos chico
<i>C. erecta</i> (1684-A)	-	8.91 ± 0.38	-	9.11 ± 0.29
<i>C. gladuligera</i> (824-A)	24.92 ± 0.70 A	11.52 ± 0.49 A	26.10 ± 1.18 A	15.08 ± 0.64 A
(834-B)	22.06 ± 0.81 A	12.06 ± 0.68 A	30.77 ± 1.81 A	12.31 ± 0.36 A
<i>C. radians</i> (877-A)	14.44 ± 0.92 B	8.72 ± 0.81 B	16.36 ± 0.36 A	9.82 ± 0.28 A
(877-B)	21.49 ± 0.66 B	9.64 ± 0.69 B	30.61 ± 1.27 A	16.91 ± 0.43 A
<i>C. ottonis</i> (931-B)	13.50 ± 0.56 C	9.97 ± 0.36 B	12.52 ± 0.40 B	7.36 ± 0.62 B
(931-C)	13.92 ± 0.90 C	8.23 ± 0.63 B	15.05 ± 0.73 B	7.72 ± 0.38 B
<i>C. clavata</i> (963-A)	11.48 ± 0.32 C	6.64 ± 0.29 C	11.17 ± 0.85 B	4.96 ± 0.34 B
(963-B)	11.60 ± 0.70 C	7.79 ± 0.29 C	12.87 ± 0.34 B	8.27 ± 0.62 B

Las regresiones sólo fueron significativas y explican cerca del 53% de la variación para el diámetro en la posición aréola chico y la longitud de TBA (Figura 15D), el resto no fueron significativas (Figuras 15, 16).

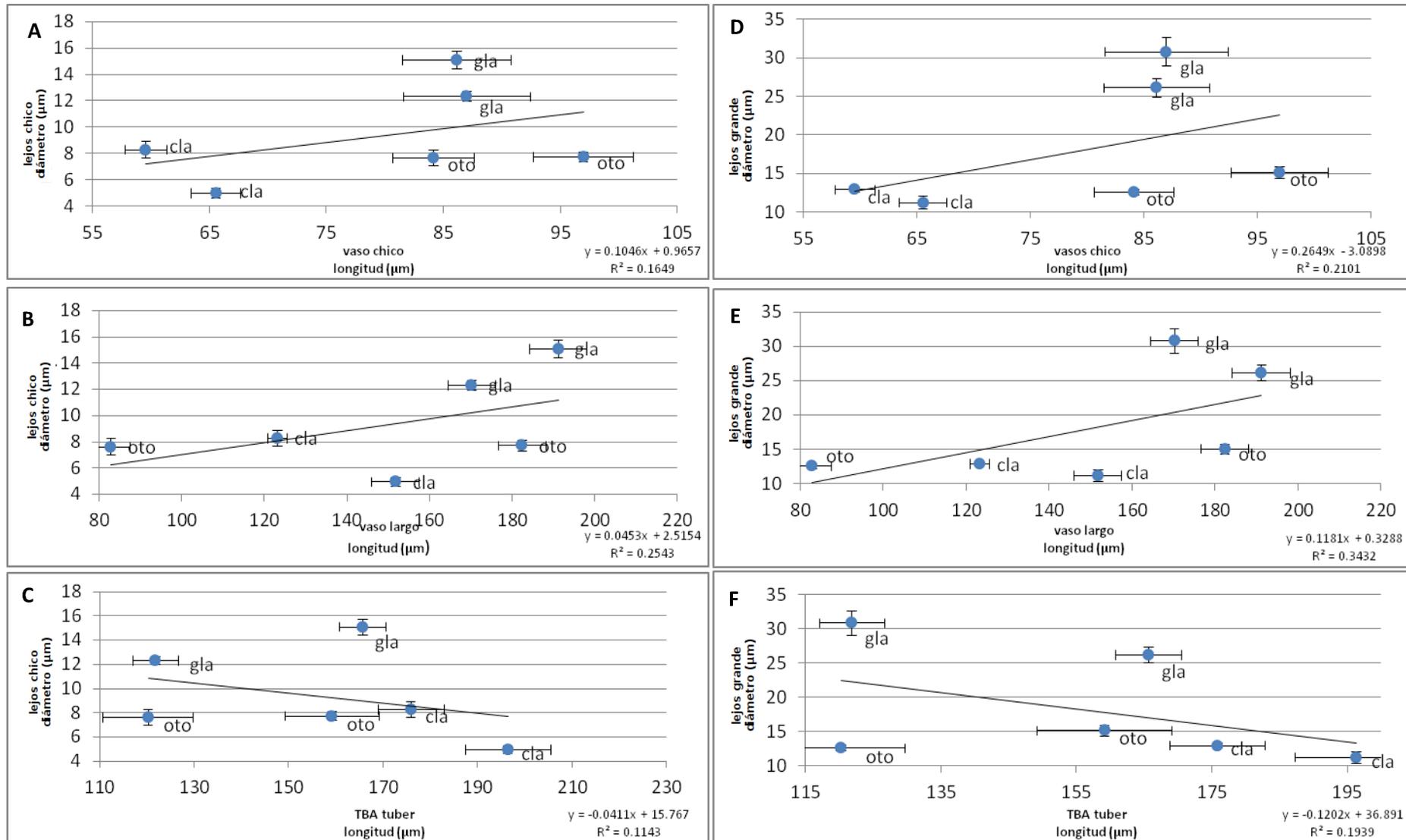


**Figura 15.** Relación de los diámetros de cortes transversales y longitud de disociados de tubérculo (aréola chico). (A) aréola chico y vaso chico, (B) aréola chico y vaso medio, (C) aréola chico y vaso largo y (D) aréola chico y TBA.



**Figura 16.** Relación de los diámetros de cortes transversales y longitud de disociados de tubérculo (aréola grande). (A) aréola grande y vaso chico, (B) aréola grande y vaso medio, (C) aréola grande y vaso largo y (D) aréola grande y TBA.

El diámetro de las TBA y de los elementos de vaso no se puede predecir a través de su longitud (disociados) para la mayoría de las posiciones en el tubérculo con base en los resultados de las regresiones simples ( $P > 0.13$ , Figura 17), excepto para diámetro de vasos lejanos grandes y longitud vasos chicos que no fueron significativas en ningún tubérculo también se tomaron mediciones en la parte lejana a la aréola, la más cercana a la periferia, la tendencia de las regresiones lineales tienen un comportamiento muy similar a las cercanas a la aréola entre los dos diámetros tomados que son lejanos grandes y lejanos chicos ( $R^2 = 0.21$ , Figura 17D).



**Figura 17.** Relación de los diámetros de cortes transversales y longitud de disociados de tubérculo. (A) lejos chico y vaso chico, (B) lejos chico y vaso largo, (C) lejos chico y TBA, (D) lejos grande y vaso chico, (E) lejos grande y vaso largo, (F) lejos grande y TBA.

## Discusión

### ***Caracterización de los elementos traqueales en el cilindro vascular del tallo***

La madera del tallo de las seis especies de *Coryphantha* estudiadas es similar a lo encontrado en otras Cacteeae (Mauseth y Plemons, 1998; Reyes, 2010; Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011), predominan las TBA donde los vasos están embebidos y hay parénquima paratraqueal escaso, además de radios no lignificados. En la parte media del fascículo, a excepción de *C. radians*, los vasos pueden estar solitarios embebidos en una matriz de parénquima similar a lo reportado para especies de *Ferocactus*, *Mammillaria* y *Echinocereus pectinatus* (Mauseth, 1993; Mauseth *et al.*, 1995). Estos autores interpretan el arreglo de los vasos embebidos en parénquima como madera temprana y las zonas exclusivamente con TBA como una madera tardía.

Distintivamente se encontraron fibras en *C. erecta*, *C. radians* y *C. ottonis*, pero sólo en los disociados. En los cortes transversales no se pudieron observar como ya había sido registrado por Reyes (2010) para *C. clavata* porque las fibras son muy raras y suelen encontrarse en la periferia de los fascículos vasculares. Las fibras no se incrementan en número a medida que se acumula más el xilema secundario en el fascículo, por lo que las propiedades mecánicas de sostén del tallo no son debidas a la presencia de las escasas fibras encontradas. La madera de estas especies de *Coryphantha* no puede ser suficientemente fuerte, pero debido a que estas especies son de tallos globosos y cilíndricos, la escasez de fibras o la ausencia de éstas en su madera puede tener ventaja de dos formas: (1) evitan un gasto de energía muy alto para la planta al producirlas y contribuyen a la economía hídrica (Nobel, 1981). (2) La ausencia de madera rígida les permite encogerse al

presentarse estrés hídrico muy fuerte y expandirse de manera drástica al haber agua después de las lluvias como ha sido reportado en *Coryphanta vivipara* que ha sobrevivido con el 91% de pérdida de agua (Nobel, 1981; Mauseth, 1993).

Los elementos de vaso tienen placas de perforación simple y en general, un patrón helicoidal a excepción de *C. erecta* que presenta punteaduras intervasculares pseudo-escalariformes. Los engrosamientos de los elementos de vasos son expresiones xeromórficas que funcionan en altas tensiones de agua (Carlquist, 1977), las bandas en forma de hélice están fisiológicamente relacionadas con el estrés hídrico, también se sugiere que puede incrementar la superficie de las paredes y por lo tanto adherirla a las paredes de las superficies y así evitar el embolismo (Carlquist, 1988). Zimmerman (1983) menciona que los arreglos pueden incrementar la fuerza en las paredes de los elementos de vasos, sin tener que incrementar la resistencia del flujo en exceso.

Landrum (2006) define a las TBA como células muertas lignificadas, cerradas (sin placas de perforación) presentes en hojas y tallos de Cactáceas, mientras que Mauseth *et al.* (1995) las definen como una variación de las traqueidas asociadas xilema primario y secundario y Gibson (1973) las considera traqueidas vasculares. La interpretación de este último autor no es apropiada ya que en las traqueidas vasculares toda la pared primaria está cubierta por pared secundaria lignificada, mientras que en las TBA la pared secundaria sólo se presenta en anillos o hélices dejando gran parte del elemento únicamente con pared primaria. Landrum (2006) y Mauseth *et al.* (1995) concuerdan en que las TBA son más eficientes ante el estrés hídrico, lo cual es observado en las especies de *Coryphantha* que se distribuyen comúnmente en hábitats xéricos.

Las TBA tienen engrosamientos helicoidales de una doble hélice en la mayoría de las especies estudiadas, pero además en *C. glanduligera* se encontraron TBA con engrosamientos anulares en el segmento 3 del fascículo vascular. Las características de las paredes de las TBA de especies de *Coryphantha*, también se presentan en otras especies de Norte América, principalmente de la tribu Cacteeae (Gibson, 1973; Mauseth, 1993; Mauseth *et al.*, 1995). Según Landrum (2006) los arreglos en forma de doble hélice en elementos del tallo de *Anacampseros* (Portulacaceae) pueden servir como reforzamiento estructural, para prevenir el colapso de células en su pared primaria; también pueden funcionar como soporte principal de las células en la ausencia de fibras que podría ser la interpretación para *C. bumamma*, *C. glanduligera* y *C. clavata*. Por otro lado, Mauseth *et al.* (1995) dicen que los engrosamientos de la pared secundaria de las traqueidas de banda ancha anulares o en hélice en madera de cactáceas, son tan anchas y separadas que permiten a la célula contraerse y expandirse, incluso cuando las células de su alrededor no pueden re-expandirse nuevamente.

Las TBA han surgido en el tiempo varias veces en Cactoideae y sus engrosamientos y tamaños en especies de Estados Unidos y México son diferentes a las especies de Sur América (Mauseth *et al.*, 1995; Godofredo y Melo-de-Pina, 2008). *Coryphantha* es un género de la tribu Cacteeae que es la tribu menos derivada de Cactoideae, por lo que se podría sugerir que sus TBA son ancestrales.

### ***Dimensiones celulares y la forma de crecimiento de las especies***

La variación celular de los elementos traqueales en la madera es similar a lo que se ha descrito para otras especies de *Coryphantha* (Mauseth y Plemons, 1998; Reyes, 2010; Vázquez- Sánchez y Terrazas, 2011). Por ejemplo, las longitudes de los elementos de vaso y de las TBA con el máximo promedio fueron observadas en *C. bumamma* con 192.80  $\mu\text{m}$  y 190.51  $\mu\text{m}$  y en *C. erecta* con 181.22  $\mu\text{m}$  y 177.93  $\mu\text{m}$  respectivamente en la parte cercana a cámbium vascular. Estas dos especies cuentan con forma de crecimiento diferentes *C. bumamma* presenta forma globosa y *C. erecta* es de las especies con forma de crecimiento cilíndrico. Esta relación de la longitud de los elementos de vasos y el cuerpo de la planta ha sido registrada como alometría positiva, en otras especies de Cacteeae como *Lophophora diffusa* y *Ferocactus pilosus*. Ambas especies cuentan con alturas contrastantes y este escalamiento puede ser atribuido a que son de lento crecimiento (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011).

Los diámetros de los elementos traqueales son estrechos, en los elementos de vaso varían de 27.31  $\mu\text{m}$  en *C. radians* a 42.48  $\mu\text{m}$  en *C. bumamma* y en las TBA varían de 26.33  $\mu\text{m}$  en *C. clavata* a 49.17  $\mu\text{m}$  en *C. bumamma*. Las dimensiones de los diámetros de *Coryphantha* son similares a los reportados para otras Cacteeae (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons, 1998; Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011). El diámetro de los elementos de vaso y de TBA pueden estar relacionados con la altura de las especies, como ha sido propuesto para la longitud en otras especies de Cactoideae (Mauseth y Plemons, 1998; Terrazas y Loza-Cornejo, 2003; Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011). Algunos autores mencionan que para dicotiledóneas los diámetros estrechos de las traqueidas (vasculares o vasicéntricas) pueden tener

mayor resistencia a la tensión del agua (Carlquist, 1988; Mauseth y Stevenson, 2004 y Gutiérrez y Terrazas, 2009); por lo que los elementos traqueales estrechos son una ventaja adaptativa para hábitats xéricos, brindando a la planta menor vulnerabilidad a la cavitación. Esta interpretación también se ha dado a la presencia de TBA en Cactaceae y Portulacaceae (Terrazas y Loza-Cornejo, 2003; Stevenson y Mauseth, 2004; Landrum, 2006 y Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011). Por lo tanto, los diámetros y longitudes de los elementos traqueales están relacionados con el tipo de hábitat y forma de crecimiento de los organismos como se ha encontrado para otros grupos de plantas leñosas no suculentas (Joshi *et al.*, 1996).

#### ***Caracterización de los elementos traqueales de los haces corticales de los tubérculos***

En los tubérculos el xilema se encuentra en los haces corticales colaterales y en su mayoría desarrollan crecimiento secundario, esto es xilema y floema secundario producido por cámbium vascular, como se ha observado para otras Cactoideae (Sajeva y Mauseth, 1991; Mauseth y Sajeva, 1992; Terrazas y Mauseth, 2002; Mauseth, 2006). Los elementos de vaso tienen placas de perforación simple con variación en las longitudes y diámetros más estrechos que los presentes en el cilindro vascular del tallo. Las TBA en los tubérculos son también células cerradas sin placa de perforación tienen dimensiones que son más homogéneas en comparación con los elementos de vaso de dichos tubérculos. En ambos elementos traqueales sus engrosamientos son en forma de hélice cerradas.

A pesar de que hay varios estudios en Cactoideae donde se describe como son los haces corticales y se discute su importancia para entender la economía

hídrica de los tallos suculentos, no se encontraron reportes sobre la dimensión de los elementos traqueales. Debido a la variación en el tamaño de los haces corticales y sus elementos del xilema, así como su dificultad para reconocerlos, éstos se estudiaron en cortes transversales y disociados. En los disociados, las TBA, con un arreglo helicoidal, fueron homogéneas en longitud (88.70  $\mu\text{m}$  en *C. bumamma* a 196.38  $\mu\text{m}$  en *C. clavata*), mientras que los elementos de vaso resultaron muy variables y se clasificaron en tres grupos (largo, medio y chico), todos ellos sin importar su longitud con paredes helicoidales. La longitud fluctuó de 59.57  $\mu\text{m}$  en *C. clavata* la más corta hasta 203.77  $\mu\text{m}$  en *C. bumamma* la más larga. En los diámetros también hay una variación amplia de 8.01  $\mu\text{m}$  en *C. clavata* hasta 29.43  $\mu\text{m}$  en *C. ottonis*. La relación alométrica positiva entre el diámetro y longitud de los elementos traqueales con el tamaño de los tubérculos de los individuos de cada especie se cumple en algunos casos. Por ejemplo, *C. bumamma* mostró las mayores longitudes en los tres agrupamientos de elementos de vaso, lo cual puede ser debido a que cuenta con tubérculos grandes y robustos y además a la succulencia de su tallo. Por otro lado, *C. clavata* arrojó valores menores en la longitud, y tal vez esté asociado a que sus tubérculos son más alargados que anchos. No se pueden hacer comparaciones porque no hay reportes previos.

En los cortes transversales de los tubérculos de las especies estudiadas de *Coryphantha* se confirma que las traqueidas de banda ancha y los elementos de vaso presentan diámetros estrechos, tanto en los haces cercanos al surco y como los lejanos a éste y en los haces denominados grandes y pequeños. La diferencia entre los diámetros es visible dentro del haz cortical, las medias de los elementos traqueales grandes varían de 11.17  $\mu\text{m}$  a 30.77  $\mu\text{m}$  y los chicos de 4.96  $\mu\text{m}$  a 15.08

$\mu\text{m}$  en todas las especies de *Coryphantha* estudiadas. Resultó claro que el diámetro de los elementos de vaso tanto en disociados como en cortes transversal de los tubérculos, tuvieron elementos más estrechos que en los del cilindro vascular del tallo, incrementando su diámetro hasta cinco veces este último. Este comportamiento en el diámetro de los elementos traqueales se considera como efecto llamado “cuello de botella” registrado para los pecíolos en especies con hojas o las ramas (Zimmermann, 1983). Coomes *et al.* (2008) mencionan que el área de la hoja está relacionada con los diámetros de los elementos traqueales en los pecíolos por el efecto llamado “cuello de botella”. Esto es que los elementos del xilema al entrar los haces vasculares al pecíolo de hojas de dicotiledóneas, se reorganizan de manera diferencial en venas secundarias y terciarias, por lo que el agua transita de las venas principales a las venas menores, creando un cuello de botella (Sack y Holbrook, 2006). En forma análoga, en las especies de *Coryphantha* que son áfidas, los diámetros de los elementos traqueales del cilindro vascular de los tallos pueden ser el doble, triple y hasta cinco veces más anchos que los diámetros de los elementos traqueales en los tubérculos, comportamiento que se ha observado en ramas y venas de dicotiledóneas con hojas (Zimmermann, 1983; Coomes *et al.* 2008). Además, las TBA en *Coryphantha* tuvieron diámetros similares a los registrados en hojas de los géneros de Portulacaceae y Ruschioiodeae cuya media es de  $14.47 \mu\text{m}$  y con el doble del diámetro en sus tallos (Landrum, 2006). Consideramos que la heterogeneidad presente en los elementos traqueales de los tubérculos en las especies estudiadas de *Coryphantha*, por un lado se puede deber a los elementos de vasos representados en los haces corticales por elementos del xilema primario y del xilema secundario, mientras que las traqueidas de banda

ancha son más homogéneas porque se derivan exclusivamente del cámbium vascular, representando el xilema secundario de los tubérculos.

### ***Ontogenia del xilema en el tallo***

Los estudios de ontogenia del xilema secundario en diferentes plantas vasculares muestran curvas positivas tanto para longitud como para el diámetro de las traqueidas, elementos de vaso y fibras (Panshin y De Zeeuw, 1980) donde se aumenta la longitud y el diámetro de los elementos traqueales con la edad, pero Carlquist (1962, 2009) indica que las especies secundariamente leñosas o paedomórficas tienen curvas con una tendencia negativa. Los resultados para la ontogenia de los elementos traqueales en *Coryphantha* muestran ambos comportamientos en individuos diferentes de la misma especie. Por ejemplo, *C. bumamma*, *C. clavata*, *C. radians* y un individuo de *C. ottonis* tienen valores, que muestran curvas positivas en los distintos segmentos. Sin embargo, *C. erecta* y *C. glanduligera* presentan primero un aumento y después una disminución al acercarse al cámbium vascular. Pero el segundo individuo tanto de *C. glanduligera* como de *C. ottonis* mostró una disminución en la longitud de los elementos traqueales. Posiblemente este comportamiento se deba a que los individuos están estresados por desarrollarse en sitios desfavorables.

En las curvas generadas para las especies estudiadas se observó la variación celular (Figuras 7, 8) cercana a la médula. Panshin y De Zeeuw (1980) mencionan que este comportamiento muestra cómo en la fase juvenil se refleja el incremento en la longitud de las células asociadas con el periodo cambial de la maduración y también señalan que en árboles muy maduros se producen elementos traqueales

cortos al llegar a su máximo estado de maduración, lo cual está relacionado con la esperanza de vida de las especies, que puede ser la interpretación para *C. erecta* y *C. glanduligera*. Carlquist (2009) registró en otros grupos taxonómicos la disminución de la longitud en elementos de vasos desde la médula a cámbium vascular y Lens *et al.* (2009) encontraron un patrón similar para algunos miembros de la familia Rubiaceae. Debido a que un sólo individuo de *C. glanduligera* y *C. ottonis* presentaron curvas negativas, no podemos interpretarlo como evidencia de paedomorfosis (Carlquist, 1962, 2009). Con base en estos resultados consideramos que más de un individuo de un mayor número de especies de tallos cilíndricos y globosos de la subfamilia Cactoideae deben estudiarse antes de generalizar sobre el patrón de ontogenia que tiene su madera.

## CONCLUSIONES

- La anatomía del xilema secundario de las especies de *Coryphantha* estudiadas, es similar a lo reportado para otras especies de las Cacteeae.
- Las dimensiones de los elementos traqueales en el cilindro vascular del tallo tienen una relación alométrica positiva con la talla de los individuos, mostrando la importancia adaptativa ante el estrés hídrico de especies de hábitat xérico.
- En los tubérculos, el xilema se encuentra en los haces corticales colaterales y la variabilidad en las dimensiones de los elementos de vaso muestra que está relacionado con su origen primario o secundario.
- Las dimensiones de los elementos traqueales del tubérculo, también tienen una relación alométrica positiva, con el tamaño del individuo y sus tubérculos.
- Los elementos de vaso tienen longitud y diámetro más estrechos en los tubérculos que en el tallo. Por lo tanto cumplen con el modelo “cuello de botella” mostrado para los pecíolos en especies con hojas.
- Las tendencias ontogenéticas son positivas y semejantes a lo reportado para otras especies de la tribu Cacteeae. Sin embargo, se encontró una tendencia negativa en un individuo de dos especies, lo que no permite generalizar sobre las tendencias ontogenéticas de los elementos traqueales hasta que se estudien un mayor número de individuos por especie de otras Cacteeae.

## REFERENCIAS

- Anderson, E. 2001. The cactus family. Timber Press. Portland
- Barthlott, W. y Hunt, D.R. 1993. Cactaceae. *En*: Kubitzki, K., Rohwer J.G. y Bittrich, V. The families and genera of vascular plants, vol. 2. Springer-Verlag. Berlín.
- Bernal-Salazar, S. y Terrazas, T. 2005. Wood anatomical variation of *Neobuxbaumia tetetzo*: a columnar Cactaceae. *Journal of Arid Environments* 63: 671-685.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. Las cactáceas de México, vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Dicht, R. y Lüthy, A. 2003. *Coryphantha* cacti of Mexico and Southern USA. Springer-Verlag. Berlín.
- Carlquist, S. 1962. A theory of paedomorphosis in dicotyledonous woods. *Phytomorphology* 12: 30-45.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887-896.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag. Berlín-Heidelberg.
- Carlquist, S. 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 26-65.

- Coomes, D., Heathcote, S., Godfrey, E., Shepherd, J. y Sack, L. 2008. Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. *Biology Letters* 4: 302-306.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. y Wing, S.L. 2009. *Manual of leaf architecture*. Comstock Publishing Associates and The New York Botanical Garden. Nueva York.
- Esau, K. 1976. *Anatomía Vegetal*. 3° ed. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- García, M.A., Terrazas, T. y Arias, S. 2009. Anatomía caulinar de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton y Rose (Cactaceae) en México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 32: 201-208.
- Gibson, A. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65.
- Godofredo V.R. y Melo-de-Pinna G.F. 2008. Occurrence of wide-band tracheids in Cactaceae: wood variation during *Pilosocereus aurisetus* development. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135 : 94-102.
- Gutierrez, M., SanMiguel, R. y Terrazas, T. 2009. Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small tree species from a tropical forest of southwest México. *International Journal of Botany* 5: 279-286.
- Hunt, D.R. y Taylor, N.P. 1990. The genera of the Cactaceae towards a new consensus. *Bradleya* 4, 65-78.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc.Graw-Hill. Nueva York.

- Joshi, L., Noshiro, S. y Suzuki, M. 1996. Correlation of wood structure with plant habitat in *Alnus nepalensis*. En: Jha, P.K., Ghimire, G.P.S., Karmacharya, S.B., Baral, S.R. y Lacoul P. Environment and biodiversity: in the context of South Asia. Kathmandu.
- Landrum, J.V. 2006. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non-xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. Journal of Plant Research 119: 497-504.
- Lens, F., Groeninckx, I., Smets, E. y Dessein, S. 2009 Woodiness within the Spermaceae - Knoxieae alliance (Rubiaceae): retention of the basal woody condition in Rubiaceae or recent innovation? Annals of Botany 103: 1049-1064.
- Loza-Cornejo S. y Terrazas, T. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton y Rose (Cactaceae) del noreste de México. Boletín Sociedad Botánica de México 59: 13-23.
- Mauseth, J.D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. Annals of Botany 72: 81-89.
- Mauseth, J.D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. Annals of Botany 98: 901-926.
- Mauseth, J.D y Plemons, B.J. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. American Journal of Botany 82: 1199-1205.

- Mauseth, J.D. y Plemons, B. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines y Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218.
- Mauseth, J.D. y Sajeve, M. 1992. Cortical bundles in the persistent photosynthetic stems of cacti. *Annals of Botany* 70: 317-324.
- Mauseth, J.D. y Stevenson, J.F. 2004. Theoretical considerations of vessel diameter and conductive safety in populations of vessels. *International Journal of Plant Sciences* 165: 359-368.
- Mauseth, J.D., Uozumi, Y., Plemons, B. y Landrum, J. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. *Journal of Plant Research*. 108: 517-526.
- Nobel, P.S. 1981. Influence of freezing temperatures on a cactus, *Coryphantha vivipara*. *Oecologia* 48: 191-198.
- Panshin, A.J. y De Zeeuw, C. 1980. *Textbook of wood technology, structure, identification and uses of the commercial woods of the United States and Canada* 4° Ed. Mc. Graw-Hill, Nueva York.
- Reyes, J. 2010. Ontogenia de la madera en tallos contrastantes de la tribu Cacteeae. Tesis de Maestría Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Sack, L. y Frole, K. 2006. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology* 87: 483-491.

- Sack, L. y Holbrook, N.M. 2006. Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* 57: 361-381
- Sack, L., Streeter, C., y Holbrook, N.M. 2004. Hydraulic analysis of water flow through leaves of sugar maple and red oak. *Plant Physiology* 134: 1824-1833.
- Sajeva, M. y Mauseth, J.D. 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. *Annals of Botany* 68: 405-411.
- SAS Institute. 2008. SAS® 9.1; users guide statistics Inc., Cary, North Carolina.
- Stevenson, J.F. y Mauseth, J.D. 2004. Effects of environment on vessel characters in cactus wood. *International Journal of Plant Sciences* 165: 347-357.
- Terrazas, T. y Arias, S. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* 68: 444-473.
- Terrazas T. y Loza-Cornejo, S. 2003. Anatomía de la madera y alometría de veinte especies de *Stenocereus* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74: 195-208.
- Terrazas, T. y Mauseth, J. 2002. Shoot anatomy and morphology. *En: Nobel, P. Cacti biology and uses*. University of California Press. Berkeley.
- Vázquez-Sánchez, M. y Terrazas, T. 2011. Stem and wood allometric relationships in Cactaceae (Cactaceae). *Trees-Structure and Function* 25: 755-767.
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T. y Arias, S. 2012. El hábito y forma de crecimiento en la tribu Cactaceae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences* 90: 97-108.

Wallace, R. y Gibson, A. 2002. Evolution and systematics, *En: Nobel, P. Cacti biology and uses*. University of California Press. Berkeley.

Zimmermann, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag. Berlín.