



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

Anatomía sistemática del tallo de
***Turbincarpus s.l.* (Cactaceae)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G O
P R E S E N T A:

ALEJANDRO DE LA ROSA TILAPA

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

ASESOR INTERNO:

DR. ELOY SOLANO CAMACHO



CIUDAD DE MÉXICO, AGOSTO DE 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A toda mi familia que apoyado durante mis estudios, pero en especial a mis padres Roque De la Rosa y Balvina Tilapa, que gracias a su apoyo incondicional y a que depositaron su confianza en mí pude cumplir esta meta en mi vida.

A la Dra. Teresa Terrazas porque su trabajo y dedicación me ha motivado a seguir adelante.

A Jocelyn Odette por el apoyo, amor, motivación, paciencia y compañía.

AGRADECIMIENTOS

A la máxima casa de estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México por pertenecer a esta gran institución y a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza que me brindó la oportunidad para realizar mis estudios y formación profesional de los cuales estoy orgulloso.

Al Consejo Nacional de Ciencia y tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado SNI-CONACYT.

Al programa de apoyos a proyectos de investigación e innovación tecnológica DGAPA, UNAM IN224307 y IN209012 otorgado a Teresa Terrazas.

A la Dra. Teresa Terrazas por brindarme la oportunidad de realizar este trabajo, por su apoyo al compartir sus extensos conocimientos en el área de anatomía y sistemática y ayudarme para que este trabajo llegará a buen término.

A mi asesor interno el Dr. Eloy Solano Camacho por sus consejos para el desarrollo y redacción de este trabajo.

A mis sinodales, la M. en C. Dolores Alicia Escorza Carranza, la M. en C. Balbina Vázquez Benítez, al Biol. Leonardo Ulises Guzmán Cruz por sus atinados comentarios en la realización de este escrito.

A la Dra. Monserrat Vázquez Sánchez por las ideas aportadas y el material proporcionado durante el desarrollo de este escrito.

A la Dra. Alicia Rojas Leal y a la Biol. Dalia Grego Valencia por el apoyo y enseñanzas en el laboratorio de botánica estructural.

A Salvador Arias, Jerónimo Reyes Santiago, Omar González Zorzano y Rafael Torres Colín por los valiosos ejemplares de *Turbinicarpus* proporcionados para la realización de este trabajo.

A todos mis compañeros y maestros de la carrera de Biología por todas las experiencias vividas, en especial a mis amigos Karla Rojas, Fernando Ruíz, Ana Barrón, Carlos Antonio López, Amairany Torres, y Mario Sámano.

A los académicos y alumnos del Instituto de Biología por brindarme su apoyo durante la realización de este proyecto, en especial a Alicia, Paty, Sylvia, Emilio, Griselda, Margarita, Ricardo, César, Dariana, Jonathan, Luis y Daniel.

CONTENIDO

	Págs.
RESUMEN	
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES	2
Problemática taxonómica.....	2
Estudios moleculares.....	4
Caracteres estructurales.....	5
JUSTIFICACIÓN	6
HIPÓTESIS.....	6
OBJETIVO GENERAL.....	7
Objetivos particulares.....	7
MÉTODO.....	7
RESULTADOS	
Comparación entre las especies de los clados	10
Evolución de los caracteres anatómicos.....	20
DISCUSIÓN	
Caracteres morfológicos que apoyan a <i>Kadenicarpus</i>	22
Los tres clados con especies de <i>Turbinicarpus</i> y las otras Cactoideae	22
Evolución de los caracteres anatómicos.....	29
CONCLUSIONES	30
LITERATURA CITADA.....	31
APÉNDICE 1. Números de colecta de las especies en estudio.	37
APÉNDICE 2. Descripciones de los ejemplares de <i>Turbinicarpus</i>	38

CUADRO Y FIGURAS

	Págs.
Cuadro 1. Especies de <i>Turbinicarpus</i> analizadas	11
Figura 1. Secciones transversales de la cutícula, epidermis y peridermis en los tres clados de <i>Turbinicarpus</i>	12
Figura 2. Estomas en sección transversal de los clados de <i>Turbinicarpus</i>	13
Figura 3. Secciones transversales de la epidermis e hipodermis con inclusiones minerales observadas en el microscopio óptico y con filtro polarizador de los clados de <i>Turbinicarpus</i>	15
Figura 4. Córtex de los clados de <i>Turbinicarpus</i>	16
Figura 5. Secciones transversales del xilema secundario de especies de los clados de <i>Turbinicarpus</i>	17
Figura 6. Secciones transversales de la región medular de <i>Rapicactus</i> y <i>Turbinicarpus s.s.</i>	19
Figura 7. Árboles de inferencia bayesiana optimizados, utilizando caracteres anatómicos de las especies de los clados de <i>Turbinicarpus</i> y especies del grupo externo de la tribu Cacteae	21

RESUMEN

Turbinicarpus es un grupo de cactáceas, su distribución se limita al noreste de México, en la Sierra Madre Oriental y las clasificaciones más recientes reconocen cerca de 16 especies y numerosas subespecies. La mayoría de sus especies se encuentran listadas en alguna categoría de riesgo por la NOM-059-2010-SEMARNAT, la IUCN y el apéndice I de la CITES. En el siglo pasado las especies de este grupo han pertenecido a géneros como *Bravocactus*, *Gymnocactus*, *Kadenicarpus*, *Neolloydia*, *Normanbokea*, *Pediocactus*, *Pelecyphora*, *Rapicactus*, *Thelocactus* y *Toumeyia*. Evidencia molecular sugiere que es un grupo polifilético, por lo que este trabajo se desarrolló para sustentar la hipótesis de que existen caracteres que apoyan los tres clados en *Turbinicarpus* (*Kadenicarpus*, *Rapicactus* y *Turbinicarpus* s.s.). Mediante las observaciones generadas en el microscopio óptico y con filtro polarizador en este trabajo se caracteriza y compara la anatomía del tallo de 31 taxones pertenecientes a *Turbinicarpus* de la tribu Cacteeae, describiéndose el tejido dérmico, fundamental y vascular. Se procesó el tallo de ejemplares maduros colectados en campo o provenientes de semilla, estos últimos cultivados en invernadero. Se mapearon 11 caracteres en el árbol obtenido por inferencia bayesiana. Las especies pertenecientes a *Turbinicarpus* s.s. tienen cutícula lisa y estriada, *Kadenicarpus* y *Rapicactus* lisa. La epidermis uniestratificada la comparten los tres clados y la hipodermis varía en su número de estratos. Se observaron dos tipos de inclusiones minerales en la hipodermis: cristales prismáticos en *Turbinicarpus* s.s. y *Kadenicarpus* que es una sinapomorfía que apoya la hermandad de ambos géneros y drusas concéntricas en *Rapicactus*, una sinapomorfía para este género, pero que en forma independiente también se desarrollaron en *Pelecyphora aselliformis*. En el córtex las especies estudiadas tienen parénquima en empalizada y haces colaterales, aunque tres especies presentaron haces anficribales; células idioblásticas con mucilago se encuentran presentes en algunas especies de *Turbinicarpus* s.s. y ausentes en los otros dos clados. La presencia de fibras xilemáticas en los haces corticales de las especies de *Kadenicarpus* es una sinapomorfía que comparte con su grupo hermano *Strombocactus*. La madera no es fibrosa en los tres clados; únicamente *T. subterraneus* presentó conjuntos de fibras. La presencia de estratos alternos suberizados y lignificados en la peridermis, es variable en los tres clados, y la reconstrucción de caracteres evidenció que se ha adquirido siete veces en forma independiente en los taxones estudiados de la tribu Cacteeae, por lo que se considera un carácter homoplásico. En conclusión se demostró la existencia de caracteres anatómicos del tallo que apoyan el reconocimiento de tres clados dentro de *Turbinicarpus*: *Turbinicarpus* s.s., *Kadenicarpus* y *Rapicactus*.

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae incluye aproximadamente 1 450 especies pertenecientes a 127 géneros (Hunt *et al.*, 2006). Esta gran riqueza de especies se localiza en el continente Americano desde Canadá hasta Argentina, siendo México uno de los países que contiene la mayor diversidad de especies dentro de este grupo (Hernández y Godínez, 1994). *Turbinicarpus* es un género de cactáceas mexicanas que de acuerdo con Hunt *et al.* (2006) está conformado por 16 especies y numerosas subespecies. Sin embargo, el número de especies varía entre autores (Anderson, 2001; Guzmán *et al.*, 2003; Donati y Zanovello, 2004; Hunt *et al.*, 2006). *Turbinicarpus* se distribuye en la región nororiental de la República Mexicana en los estados de Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas. Casi todas las especies de *Turbinicarpus* se encuentran en alguna categoría de riesgo listadas en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), excepto *T. horripilus*. Además, debido a la colecta ilegal y la destrucción de su hábitat (IUCN, 2016), todas las especies de este género están incluidas en el Apéndice I de la CITES (Apéndices de la CITES, 2015) y la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Diversos autores han analizado la sistemática de *Turbinicarpus* (Glass y Foster, 1977; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Lüthy, 2003a; Donati y Zanovello, 2004; Hunt *et al.*, 2006) y hasta la fecha no se han realizado estudios donde se incluyan caracteres anatómicos del tallo, con el objetivo de apoyar la circunscripción de *Turbinicarpus*. Por lo tanto, es necesario evaluar las características anatómicas del tallo para confirmar si los clados que conforman *Turbinicarpus sensu* Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) son apoyados.

ANTECEDENTES

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) mencionan que *Turbinicarpus* se distingue por contener plantas más o menos globosas, generalmente no ramificadas, provistas de tubérculos, o rara vez con costillas divididas en tubérculos y aréolas monomorfas, las espinas son escasas, suaves y no punzantes; las flores se originan en las aréolas del ápice del tallo, son de color blanco o rosado, el pericarpelo es desnudo, a veces con una escama diminuta hacia su porción distal, los estambres son numerosos; el fruto es una baya irregularmente dehiscente. Lüthy (2003a) describe a las semillas como globulares, con el hilo basal y el micrópilo conspicuo, la testa verrucosa, con la cutícula estriada. Hunt *et al.* (2006) consideran la forma de crecimiento del género de globosa a obovoide, o cortamente cilíndrica, con tubérculos cortos a elongados, cónicos, romboides, de piramidales a deltoides; además, mencionan que también tienen flores magenta y el color de las semillas varía de negras a pardo-negruzcas, el relieve es convexo y la micromorfología de la testa es variada.

Problemática taxonómica

Turbinicarpus fue propuesto por Backeberg (1936) como un subgénero de *Strombocactus*. Un año después, Buxbaum y Backeberg (1937) lo reconocen como género, tomando como especie tipo a *Echinocactus schmiedickeanus*, donde ubican cuatro especies (*Turbinicarpus lophophoroides*, *T. macrochele*, *T. pseudomacrochele* y *T. schmiedickeanus*). Bravo-Hollis y Marshall (1956) transfirieron cinco especies de *Turbinicarpus* al género *Toumeyia* (*T. lophophoroides*, *T. schmiedickeanus*, *T. macrochele*, *T. kinklerianus* y *T. pseudomacrochele*) por compartir caracteres del tallo, del ovario y del fruto con las especies de este género. Backeberg (1961) con base en la forma de las espinas, la posición de la flor central en el tallo y el fruto una baya dehiscente, incluyó en *Turbinicarpus* las siguientes especies: *T. macrochele*, *T. polaski*, *T. lophophoroides*, *T.*

schmiedickeanus, *T. klinkerianus* y *T. schwarzii*, además ubicó dentro de *Gymnocactus* a *G. beguinii*, *G. gielsdorffianus*, *G. horripilus*, *G. knuthianus*, *G. mandragora*, *G. viereckii*, *G. ysabelae*, *G. saueri* y *G. subterraneus* (especies que con el paso de los años serían propuestas para pertenecer en *Turbinicarpus*) por presentar espinas claras, el ápice del tallo con abundante fieltro, los tubérculos dispuestos en líneas formando costillas y las areolas ligeramente elongadas. Glass y Foster (1977) incluyeron dos especies de *Normanbokea* (*N. valdeziana* y *N. pseudopectinata*) en *Turbinicarpus*, basándose en su distribución geográfica y las espinas pectinadas o plumosas que presentan los individuos tanto en fase juvenil como adulta. Anderson (1986) realizó la revisión de *Neolloydia* y con base en el diámetro del tallo, presencia o ausencia de nectarios extraflorales, color de las flores, tiempo de antesis, forma del polen, textura de la testa y caracteres del fruto, entre otros, incluyó en este género a las especies de *Gymnocactus*, *Normanbokea*, *Rapicactus*, *Thelocactus* y *Turbinicarpus*; sin embargo, su trabajo fue poco aceptado. Zimmerman (1991) reconoció a *Turbinicarpus* e incluyó en este género las especies de *Gymnocactus* y *Rapicactus*, pero no a las de *Neolloydia*, como lo había sugerido Anderson (1986), debido a que el fruto de este último género no presenta dehiscencia longitudinal.

Halda (1998) realizó la revisión de *Pediocactus* dividiéndolo en tres subgéneros, cinco secciones y dos subsecciones. Además este autor propuso transferir 18 especies de *Turbinicarpus* a *Pediocactus*, argumentando que este género junto con *Sclerocactus*, *Gymnocactus* y *Turbinicarpus*, comparten caracteres morfológicos, especialmente en las flores, frutos y semillas. Doweld (1998) propuso *Kadenicarpus* y *Bravocactus*, donde incluyó a *K. pseudomacrochele* y *B. horripilus*, considerando la posición de los estambres en las flores y características micromorfológicas de la testa de las semillas. Con base en la ultraestructura de la semilla, Doweld (2000) ubicó algunas especies de *Turbinicarpus* dentro de *Neolloydia*. Lüthy (2003b) en su revisión de *Rapicactus* consideró caracteres morfológicos del tallo y micromorfológicos de la semilla,

registrando que algunas especies de *Turbinicarpus* deberían ser reubicadas en *Rapicactus*, como fue propuesto originalmente por Buxbaum (1942). Donati y Zanovello (2004) realizaron un tratamiento taxonómico para las especies de *Turbinicarpus* y *Rapicactus*, considerando la morfología de las plantas, las flores y los frutos, las características estructurales de la semilla, así como su hibridación, desarrollo juvenil, período de floración y su distribución geográfica, y propusieron dos subgéneros, siete series y dos secciones correspondientes a *Turbinicarpus*, y dos subgéneros para *Rapicactus*. Sin embargo, Hunt *et al.* (2006) sólo consideró a *Rapicactus* como un subgénero de *Turbinicarpus*, por el microrelieve de la testa, la posición del hilo y el micrópilo de la semilla.

Estudios moleculares

En la filogenia molecular de Butterworth *et al.* (2002) para la tribu Cacteeae, incluyeron tres especies de *Turbinicarpus* (*T. gielsdorfianus*, *T. pseudomacroechele* y *T. schmiedickeanus*), con la secuencia del intrón *rpl16*, las cuales resultaron parafiléticas en el clado denominado ATEP (*Ariocarpus*, *Turbinicarpus*, *Epithelanta* y *Pediocactus*). En la filogenia molecular para la familia Cactaceae de Hernández-Hernández *et al.* (2011), se incluyeron cuatro especies de *Turbinicarpus* (*T. gielsdorfianus*, *T. pseudomacroechele*, *T. schmiedickeanus* y *T. viereckii*), siendo *Turbinicarpus* parafilético. Las especies *T. gielsdorfianus*, *T. schmiedickeanus* y *T. viereckii*, son el grupo hermano de *Ariocarpus* y *T. pseudomacroechele* se agrupó con *Strombocactus disciformis*. Bárcenas *et al.* (2011) en su filogenia molecular de Cactaceae, incluyeron 13 especies de *Turbinicarpus*, y demostraron que este género es polifilético, en donde el tipo, *T. schmiedickeanus*, se agrupó en el clado denominado núcleo de *Turbinicarpus*, conformado por *T. gielsdorfianus*, *T. laui*, *T. lophophoroides*, *T. pseudopectinatus*, *T. saueri*, *T. schmiedickeanus*, *T. swoboda* y *T. viereckii*. *Turbinicarpus mandragora*, *T. subterraneus* y *T. beguinii* conforman el clado hermano de

Acharagma; además *T. alonsoi* se agrupó con *Strombocactus*. Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) en su filogenia molecular solo para la tribu Cacteeae conformada por 26 géneros y 135 especies, analizaron 26 taxones de *Turbinicarpus*, concluyendo que éste es polifilético, como ya había sido señalado en otros trabajos. De acuerdo con la topología obtenida por estos autores, las especies de *Turbinicarpus* se agrupan en tres clados bien soportados. El primer clado denominado *Turbinicarpus s.s.*, con once especies (*T. alonsoi*, *T. bonatzii*, *T. gielsdorfianus*, *T. jauernigii*, *T. rioverdensis*, *T. saueri*, *T. schmiedickeanus*, *T. roseiflorus*, *T. nieblae*, *T. valdezianus* y *T. viereckii*), el segundo *Rapicactus* con cinco especies (*T. beguinii*, *T. booleanus*, *T. mandragora*, *T. subterraneus* y *T. zaragozae*) y el tercero con dos especies (*T. horripilus* y *T. pseudomacroechele*). Los estudios anteriores han demostrado que *Turbinicarpus* no tiene un origen monofilético, y que existen al menos tres grupos bien definidos.

Caracteres estructurales

No existen trabajos anatómicos que apoyen la propuesta de que *Turbinicarpus* tenga un origen monofilético. El primer trabajo anatómico de *Turbinicarpus* lo realizó Boke (1959) en *Pelecyphora valdeziana* (*T. valdezianus*) quien describió el desarrollo de los meristemos apicales, las areolas, las ramas jóvenes y los tubérculos. Anderson y Boke (1969) estudiaron detalladamente la distribución geográfica, describieron morfológica y anatómicamente los tejidos dérmico y fundamental del tallo, así como el desarrollo ontogenético de las flores de dos especies: *Pelecyphora valdeziana* (*T. valdezianus*) y *P. pseudopectinata* (*T. pseudopectinatus*), sus resultados mostraron que estas especies eran más afines con *Thelocactus* y fueron posteriormente transferidas a *Turbinicarpus* por Glass y Foster (1977). Años más tarde Gasson (1981) llevó a cabo la descripción del tejido epidérmico y fundamental de los tubérculos de algunas especies de cactáceas globosas norteamericanas, entre ellas, *T. schmiedickeanus*. Loza-Cornejo y Terrazas (2003) describieron el

tejido dérmico y fundamental de 71 especies de Cactoideae norteamericanas incluidas *T. schmiedickeanus* y *T. valdezianus*. Mosco (2009) realizó un estudio de las espinas de 21 taxones de *Turbinicarpus*, señaló que el género presenta una gran variación micromorfológica en la superficie de la epidermis y otros tejidos que constituyen las espinas.

Los caracteres anatómicos son frecuentemente utilizados en sistemática, ya que constituyen evidencias adicionales a los atributos morfológicos, y han demostrado su eficacia en la solución de problemas taxonómicos (Bailey, 1954). Por ejemplo, se han delimitado grupos infragénicos pertenecientes a la familia Cactaceae con una taxonomía compleja como en *Eriocyce* (Nyffeler y Egli, 1997) y *Pilosocereus* (Silva y Alves, 1999), o se han identificado características que permiten apoyar la delimitación de las especies de los géneros *Neoevansia* (Herrera-Cárdenas *et al.*, 2000), *Rhipsalis* (Calvente *et al.*, 2008), *Stenocereus* (Terrazas *et al.*, 2005), *Pterocactus* (Faigón *et al.*, 2010) y *Ferocactus* (Grego-Valencia *et al.*, 2014).

JUSTIFICACIÓN

Hasta la fecha no existen estudios anatómicos del tallo de *Turbinicarpus*. Los análisis filogenéticos con base en evidencias moleculares lo han definido como un grupo polifilético. Por esta razón, es necesario describir y comparar caracteres anatómicos de *Turbinicarpus s.l.* que apoyen o rechacen las hipótesis propuestas sobre sus relaciones filogenéticas.

HIPÓTESIS

Hay caracteres estructurales que permiten apoyar los tres clados que conforman *Turbinicarpus*, por lo tanto, este género es polifilético.

OBJETIVO GENERAL

Definir caracteres anatómicos que apoyen a cada uno de los tres clados que conforman *Turbinicarpus*.

Objetivos particulares

1. Describir los tejidos dérmico, fundamental y vascular del tallo de las especies de los tres clados de *Turbinicarpus s.l.*
2. Detallar el tipo de inclusiones minerales presentes en los tejidos de *Turbinicarpus s.l.*
3. Optimizar en la filogenia molecular más reciente los caracteres anatómicos obtenidos en este trabajo.

MÉTODO

Se realizó una revisión bibliográfica de la literatura especializada sobre sistemática y taxonomía de *Turbinicarpus* en libros y revistas especializadas.

Los individuos en estudio se obtuvieron de ejemplares colectados en campo, de colecciones o comprados en invernaderos, cuya identidad taxonómica fue confirmada por Jerónimo Reyes, Omar González Zorzano y Salvador Arias del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México; se fijaron en formaldehído-ácido acético glacial-alcohol etílico (Berlyn y Miksche, 1976) por 24 horas. Después las muestras fijadas 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 TP1020. Muestras de tallo de las regiones apical, media, y basal abarcando de la epidermis a la médula se incluyeron en parafina y se seccionaron con un micrótopo rotatorio Leica RM 2125 a 12-14 μm de grosor. Se colocaron en portaobjetos impregnados con adhesivo de Haup (Ruzin, 1999). Se continuó con

inmersiones en diferentes concentraciones de xileno y alcohol etílico (de 100% a 50%) para eliminar la parafina (Johansen, 1940; Ruzin, 1999). La tinción de tejidos se realizó con safranina acuosa (0.05% con 2% de cloruro de sodio, disueltos en agua) y verde rápido (Ruzin, 1999) y se montaron con resina sintética. Las laminillas obtenidas se encuentran depositadas en la colección del laboratorio de botánica estructural del IBUNAM.

Se describieron los tejidos dérmico, fundamental y vascular, los caracteres estudiados fueron: cutícula (relieve), epidermis (número de estratos de células epidérmicas, forma de las células epidérmicas vistas en secciones transversales e inclusiones minerales depositadas), hipodermis (número de estratos, grosor de la pared de las células e inclusiones minerales), córtex (células con mucilago, haces corticales, número de estratos celulares que componen el parénquima en empalizada e inclusiones minerales), haces vasculares del córtex y de la médula (tipo de células que constituyen el xilema y el floema, esclerénquima asociado al haz vascular e inclusiones minerales) y médula (haces medulares, células con mucilago e inclusiones minerales).

En el tejido vascular secundario y peridermis se describieron los tipos celulares y su disposición según Loza-Cornejo y Terrazas (1996). Para realizar la descripción de cada una de las células y tejidos indicados, se observaron por medio de un microscopio óptico marca Olympus BX51, adaptado con un analizador de imágenes Image-Pro Plus versión 6.1 (Media Cybernetics, 2006) al menos diez campos en los cortes seriados de al menos dos o tres preparaciones por región, con la finalidad de que el estado de carácter presente apareciera en todos ellos. La visualización de los cristales se realizó con un polarizador de luz adaptado al microscopio óptico Olympus BX51.

Una vez establecidos los estados de carácter para 11 caracteres del tallo de cada especie, se construyó una matriz básica de datos. La optimización de los caracteres se realizó en el programa Mesquite v 3.04 (Madisson y Madisson, 2015), usando el árbol de consenso obtenido con inferencia bayesiana generado con marcadores moleculares del cloroplasto por Vázquez-Sánchez *et al.* (datos sin publicar), donde se incluyeron taxones que previamente estos autores no consideraron en la filogenia ya publicada (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2013). En el análisis se incluyó a todos los taxa aquí revisados (Apéndice 1).

Cuadro 1. Especies de *Turbinicarpus* analizadas. La identificación de su pertenencia a un clado está de acuerdo con Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) y Vázquez-Sánchez *et al.* (datos sin publicar): Clado 1 – *Turbinicarpus s.s.* (Backeb.) Buxb. & Backeb., Clado 2 – *Rapicactus* Buxbaum & Oehme, Clado 3 – *Kadenicarpus* Doweld. Los nombres de los clados corresponden a las propuestas taxonómicas donde se encuentra la especie tipo de dicho nombre.

CLADO 1 *Turbinicarpus s.s.* (Backeb.) Buxb. & Backeb.

Turbinicarpus alonsoi Glass & S. Arias

T. gielsdorfianus (Werderm.) John & Říha

T. graminispinus Matusz., Myšák & Jiruše

T. jauernigii G. Frank

T. hoferi Lüthy & A. B. Lau

T. knuthianus (Boed.) John & Říha

T. lophophoroides (Werd.) Buxb. & Backeb.

T. macrochele (Werderm.) Buxb. & Backeb.

T. macrochele (Werderm.) Buxb. & Backeb. **subsp. frailensis** P. Lechner & Jantschgi

T. pseudopectinatus (Backeb.) Glass & R. A. Foster

T. rioverdensis G. Frank

T. saueri (Boed.) John & Říha

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb.

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb. **subsp. andersonii** Mosco

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb. **subsp. bonatzii** (G. Frank) Panar.

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb. **subsp. flaviflorus** (G. Frank & A. B. Lau) Glass & R.A. Foster

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb. **subsp. gracilis** (Glass & R. A. Foster) Glass

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb. **subsp. klinkerianus** (Backeb. & H. Jacobsen) N.P. Taylor

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb. **subsp. rubriflorus** (G. Frank) Panar.

T. schmiedickeanus (Boed.) Buxb. & Backeb. **subsp. schwarzii** (Shurly) N.P. Taylor

T. valdezianus (H. Moeller) Glass & R. A. Foster

T. viereckii (Werd.) John & Říha

T. viereckii (Werderm.) John & Říha **subsp. major** (Glass & R. A. Foster) Glass

CLADO 2 *Rapicactus* Buxbaum & Oehme

T. beguinii (N. P. Taylor) Mosco & Zanov.

T. beguinii (N.P. Taylor) Mosco & Zanov. **subsp. hintoniorum** A. Hofer

T. booleanus G. S. Hinton

T. mandragora (A. Berger) A. D. Zimmerman

T. subterraneus (Backeb.) A. D. Zimmerman

T. zaragozae (Glass & R. A. Foster) Glass & A. Hofer

CLADO 3 *Kadenicarpus* Doweld

T. horripilus (Lem.) John & Říha

T. pseudomacrochele (Backeb.) Buxb. & Backeb. **subsp. minimus** (G. Frank) Lüthy & A. Hofer

RESULTADOS

Comparación entre las especies de los clados de *Turbinicarpus*

Cutícula

La mayoría de las especies de *Turbinicarpus* presentaron cutícula lisa, excepto *T. jauernigii*, *T. schmiedickeanus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *andersonii* y *T. schmiedickeanus* subsp. *flaviflorus* (clado *Turbinicarpus* s.s.), las cuales tienen cutícula estriada (Fig. 1A). Todas las especies de los clados *Rapicactus* y *Kadenicarpus* presentaron cutícula lisa.

Epidermis

Todas las especies de los tres clados presentan epidermis uniestratificada, sin embargo en *T. jauernigii* y *T. valdezianus* (clado *Turbinicarpus* s.s.) se observaron pequeños parches de dos estratos celulares. La forma de la pared periclinal de las células epidérmicas es el carácter más variable, puede presentar una papila corta por célula como sucede en *T. gielsdorffianus*, *T. jauernigii*, *T. lophophoroides*, *T. macrochele*, *T. macrochele* subsp. *frailensis*, *T. rioverdensis*, *T. schmiedickeanus* subsp. *flaviflorus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *gracilis*, *T. schmiedickeanus* subsp. *klinkerianus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *rubriflorus*, y *T. schmiedickeanus* subsp. *schwarzii* (Fig. 1E); la pared periclinal convexa es propia de *T. alonsoi* (Fig.1D) y sin papilas en el resto de las especies de este clado. El clado *Kadenicarpus* incluido *T. horripilus* también presentan una papila corta en la pared periclinal de cada célula epidérmica (Fig. 1C), en *T. pseudomacrochele* subsp. *minimus* las paredes periclinales de las células epidérmicas no tienen papilas. Todas las especies pertenecientes al clado *Rapicactus* presentan células con paredes periclinales engrosadas y sin papilas (Fig. 1B).

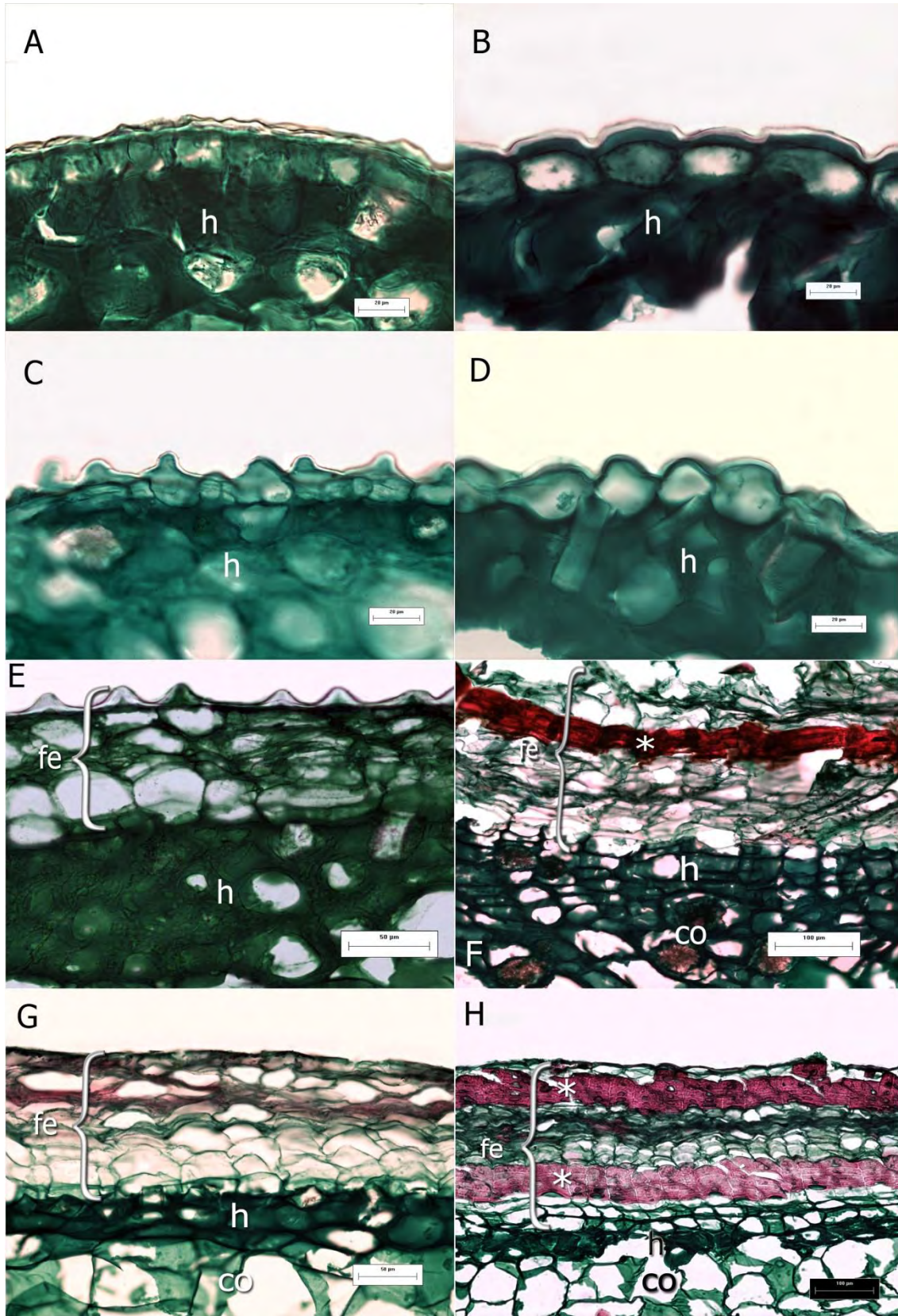


Figura 1. Secciones transversales de la cutícula, epidermis y peridermis en los tres clados de *Turbinicarpus*. A) Cutícula estriada, epidermis con pared periclinal delgada y sin papilas en *T. flaviflorus* (JE5910). B) Cutícula lisa y epidermis con la pared periclinal engrosada y sin papilas en *T. mandragora* (OZ333). C) Cutícula lisa, y epidermis con papilas en *T. horripilus* (JMC204). D) Epidermis con pared periclinal convexa en *T. alonsoi* (AGL24). E) Células epidérmicas papilosas y felema con células suberizadas en *T. schmedickeanus* subsp. *klinkerianus*. F) Estratos alternos de células suberizadas y lignificadas en *T. alonsoi* (AGL24). G) Felema de células suberizadas en *T. horripilus* (JMC204). H) Felema de células suberizadas con células lignificadas en *T. mandragora* (UG1445). fe: felema; h: hipodermis; co: córtex; *: estratos de células lignificadas. Escala: A, B, C, D = 20 µm; E y G = 50 µm; F y H = 100 µm.

Peridermis

En los tres clados de *Turbinicarpus* el felógeno se origina a partir de las células epidérmicas y el número de estratos que lo conforman es variable entre los taxones, e incluso entre individuos de la misma especie. Los clados *Turbinicarpus s.s.* y *Kadenicarpus* presentan felemas de células suberizadas (Fig. 1E y Fig. 1G). Con excepción del ejemplar estudiado de *Turbinicarpus zaragozae*, las especies pertenecientes al clado *Rapicactus* tienen de uno a varios estratos de células lignificadas que se alternan con células suberizadas de paredes delgadas en el felema (Fig. 1H). Estas cubren generalmente la parte media o basal del tallo. En *T. alonsoi* (Fig. 1F) y *T. schmiedickeanus* subsp. *rubriflorus* (clado *Turbinicarpus s.s.*) se observó este carácter en la peridermis, alternándose con estratos de células lignificadas y células suberizadas. Cuando las células epidérmicas e hipodérmicas presentan daño, las células del córtex se desdiferencian para formar parches de peridermis que cubren al tallo.

Estomas

Turbinicarpus alonsoi, *T. rioverdensis*, *T. schmiedickeanus* subsp. *flaviflorus* y *T. schmiedickeanus* subsp. *schwarzii*, son especies que pertenecen al clado *Turbinicarpus s.s.* y sus estomas se encuentran hundidos (Fig. 2A). El resto de las especies de *Turbinicarpus s.s.* poseen estomas superficiales (Fig. 2B), igual que en los clados *Rapicactus* (Fig. 2C) y *Kadenicarpus* (Fig. 2D).

Hipodermis

La variación que existe en el número de estratos de la hipodermis es amplia entre clados. Se observó un estrato celular en *T. zaragozae* (*Rapicactus*) y *T. pseudopectinatus* (*Turbinicarpus s.s.*), hasta cuatro estratos celulares en *T. schmiedickeanus* (*Turbinicarpus s.s.*).

Las células de la hipodermis tienen paredes gruesas en la mayoría de las especies estudiadas de los tres clados. Sólo ejemplares de *T. knuthianus*, *T. pseudopectinatus*

(*Turbinicarpus. s.s.*) y *T. pseudomacrochele* subsp. *minimus* (*Kadenicarpus*) presentan paredes celulares muy delgadas.

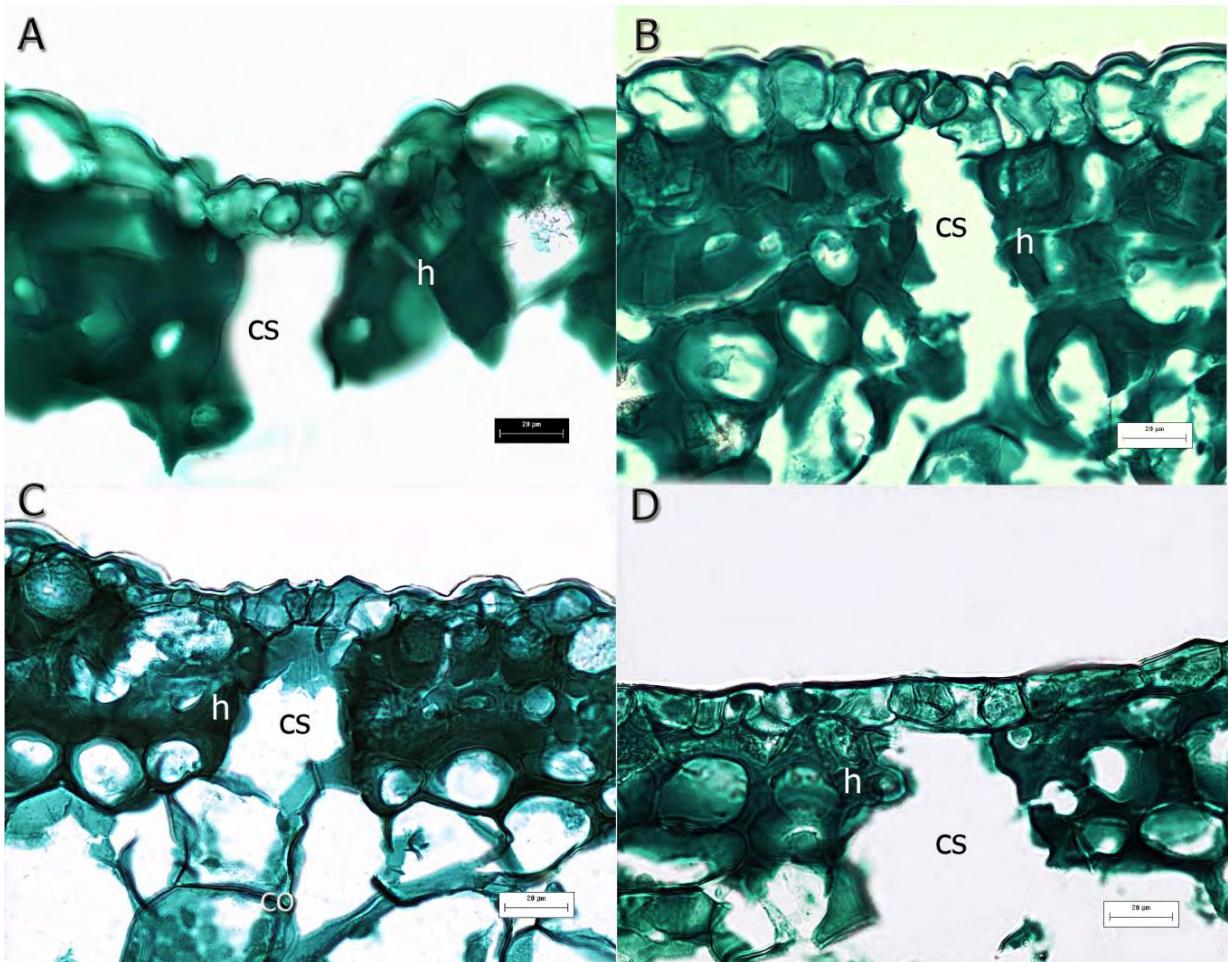


Figura 2. Estomas en sección transversal de los cladós de *Turbinicarpus*. A) Estoma hundido de *T. alonsoi* (AGL24). B) Estoma superficial en *T. hoferi* (JE4280). C) Estoma superficial en *T. beguinii* subsp. *hintoniorum* (OZ143) D) Estoma superficial en *T. horripilus* (JMC204). cs: cámaras subestomáticas; co: córtex; h: hipodermis. Escala: A-D = 20µm.

Las inclusiones minerales que se encontraron en las especies de los cladós *Turbinicarpus s.s.* (Fig. 3 A-B) y *Kadenicarpus* (Fig. 3 G-H) son cristales de forma prismática, pueden llegar a formar conglomerados de cristales prismáticos (Fig. 3 C-D). Las especies pertenecientes al clado *Rapicactus* difieren de las otras en estudio, ya que al visualizarlas en luz polarizada se observan exclusivamente drusas concéntricas (Fig. 3 E-F). Los ejemplares de vivero tienen cristales con características similares a los que presentan los colectados en campo de los tres cladós del

presente estudio, aunque difieren en la abundancia de cristales en los estratos hipodérmicos de cada célula que conforma la hipodermis.

Córtex

El parénquima en empalizada se encuentra en todos los individuos estudiados, las células presentan formas rectangulares arregladas en hileras perpendiculares a la superficie del tallo con cloroplastos en el interior de las células.

En el clado *Turbinicarpus s.s.* las células idioblásticas con mucilago se presentan sólo en *T. alonsoi*, *T. saueri*, *T. viereckii* y *T. viereckii* subsp. *major* (Fig. 4A); mientras que las especies de los clados *Rapicactus* y *Kadenicarpus* no presentan células idioblásticas con mucilago.

Los tres clados de *Turbinicarpus* tienen inclusiones minerales en las células del córtex que son drusas y conglomerados de drusas, ambos, puede tener núcleo evidente (Fig. 4B) o no (Fig. 4C). En el clado *Kadenicarpus* además de los cristales ya mencionados se encontraron cristales prismáticos (Fig. 4D). Los haces corticales en la mayoría de las especies son colaterales en los tres clados y presentan crecimiento secundario. Los elementos traqueales del xilema secundario tienen paredes secundarias anulares o helicoidales, sólo *T. alonsoi*, *T. lophophoroides* (*Turbinicarpus s.s.*) y *T. subterraneus* (*Rapicactus*) poseen haces corticales anficribales (Fig. 4E). En algunos individuos los haces corticales tienen radios de parénquima, esta característica predomina en ejemplares maduros del clado *Turbinicarpus s.s.* (Fig. 4F). Los haces corticales de las especies del clado *Kadenicarpus* tienen fibras xilemáticas (Fig. 4G-H).

Xilema secundario

Los fascículos de los clados de *Turbinicarpus*, se encuentran constituidos por vasos embebidos en una matriz de traqueidas de banda ancha. En los tres clados los radios secundarios no se encuentran lignificados (Fig. 5 A-D) y los medulares están constituidos por células de

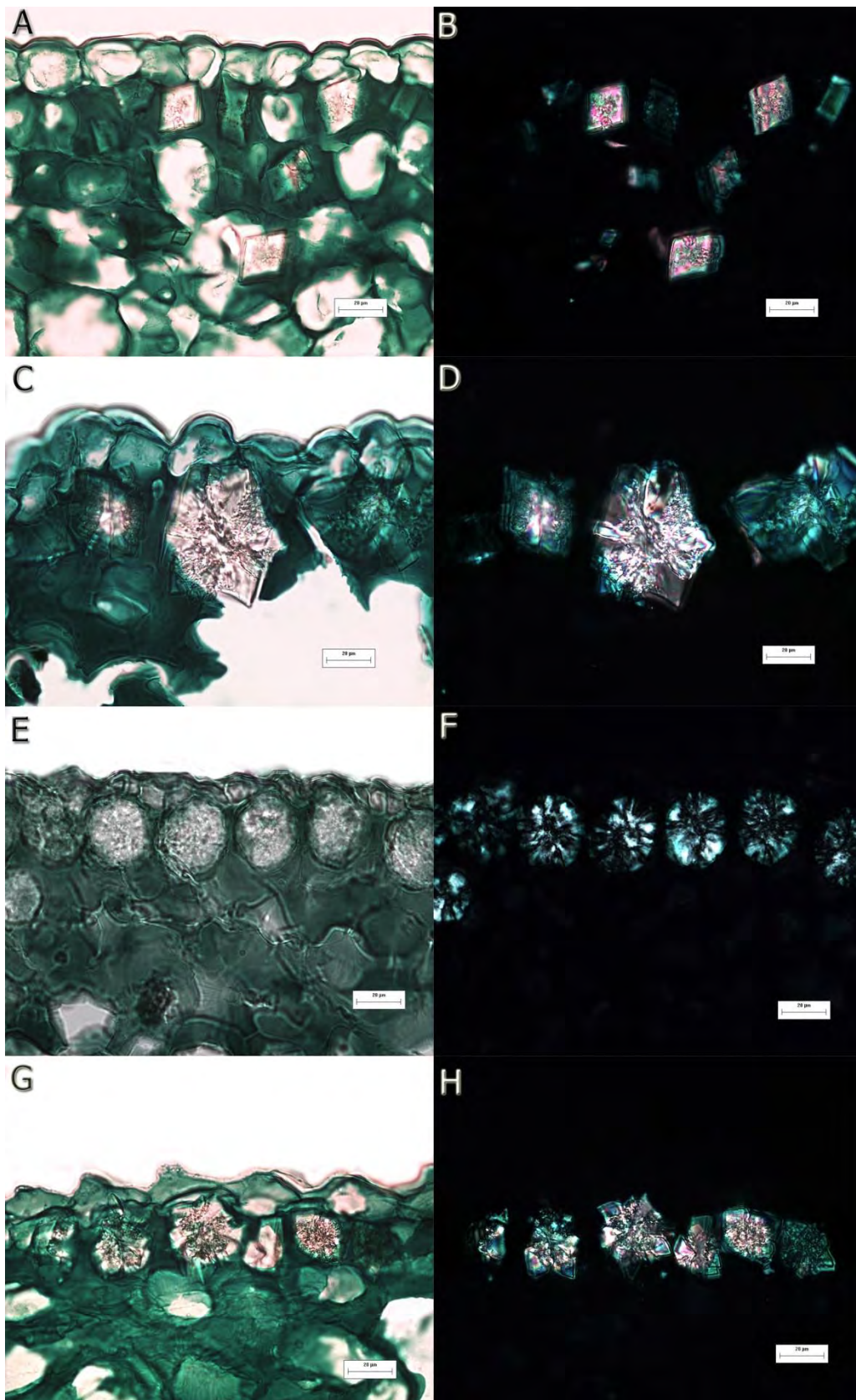


Figura 3. Secciones transversales de la epidermis e hipodermis con inclusiones minerales observadas en el microscopio óptico (A, C, E, y G) y con filtro polarizador (B, D, F, y H) en los cladros de *Turbinicarpus*. A-B) Cristales prismáticos en *T. hoferi* (JE4280). C-D) Conglomerados de cristales prismáticos en *T. alonsoi* (AGL24). E-F) Drusas concéntricas en *T. beguinii* (SA1852). G-H) Conglomerados de cristales prismáticos en *T. horripilus* (JMC204). Escala: A-H= 20 µm.

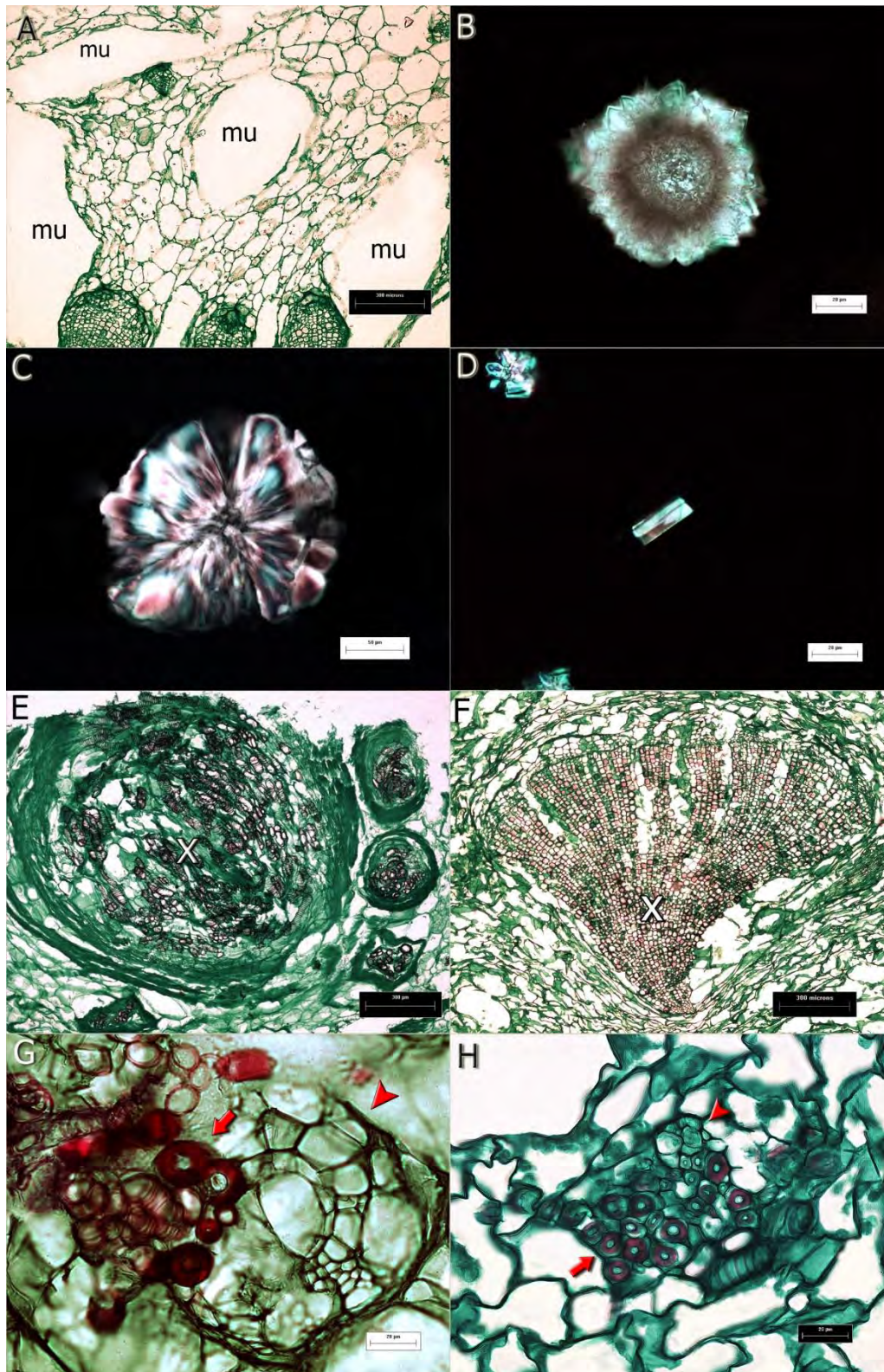


Figura 4. CórteX de los clad0s de *Turbinicarpus*. A). Células con mucilago en *T. viereckii* subsp. *major* (JE4263). B). Drusa con núcleo observada en luz polarizada en *T. schmiedickeanus* subsp. *schwarzii* (TT820). C) Drusa sin núcleo observada con luz polarizada en *T. beguinii* (SA1852). D) Cristal prismático observado en luz polarizada en *T. pseudomacrolele* subsp. *minimus* (OZ328). E) Haces anticlinales en *T. alonsoi* (AGL24). F) Haz cortical con radios de parénquima en *T. schmiedickeanus* subsp. *klinkerianus*. G) Fibras xilemáticas en *T. horripilus* (JMC204). H) Fibras xilemáticas en *T. pseudomacrolele* subsp. *minimus* (OZ328). x: xilema secundario; flecha: fibras xilemáticas; cabeza de flecha: floema; mu: células con mucilago. Escala: A, E, F=300 μm ; C= 50 μm ; B, D, G, H =20 μm .



Figura 5. Secciones transversales del xilema secundario de especies de los clados de *Turbinicarpus*. A). Radios secundarios no lignificados de los fascículos de *T. alonsoi* (AGL24) desde la región del córtex hasta la zona medular. B) Fascículos de *T. subterraneus* (JE4670), el conjunto de fibras se indica con la cabeza de flecha. Predominan los elementos de vaso. C) Fascículos de *T. horripilus* (JMC204). D) Radios secundarios no lignificados en los fascículos de *T. mandragora* (OZ333). m: Médula. Escala: A, C, D= 300 µm; B= 100 µm

paredes no lignificadas, en ocasiones presentan granos de almidón o inclusiones minerales. Las inclusiones minerales son drusas o conglomerados de drusas y se presentan en algunas especies de los tres clados (*Turbinicarpus* s.s.: *T. alonsoi*, *T. gielsdorfianus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *andersonii*, *T. schmiedickeanus* subsp. *schwarzii*, *T. valdezianus*, *T. viereckii* subsp. *major*; *Rapicactus*: *T. beguinii* y *T. mandragora*; *Kadenicarpus*: *T. pseudomacrochele* subsp. *minimus*). En el fascículo de *T. subterraneus* (clado *Rapicactus*) se observaron conjuntos de fibras cercanos al cambium vascular (Fig. 5B).

Floema

El floema en todos los taxones estudiados presenta elementos del tubo criboso, células acompañantes y floema no funcional. La acumulación de floema no funcional parece estar relacionada con el desarrollo del individuo.

Médula

Se constituye de parénquima. Los haces medulares están ausentes en la mayoría de las especies de los tres clados de *Turbinicarpus*, en la región media del tallo de un ejemplar de *T. knuthianus* (clado *Turbinicarpus* s.s., Fig. 6A) y *T. beguinii* (clado *Rapicactus*, Fig. 6B) se observaron haces medulares. Las células del parénquima que conforman la médula de los tres clados pueden contener inclusiones minerales.

En el clado *Turbinicarpus* s.s. (*T. alonsoi*, *T. jauernigii*, *T. knuthianus*, *T. saueri*, y *T. valdezianus*) se encontraron drusas y conglomerados de drusas (Fig. 6C). El clado *Kadenicarpus* (*T. horripilus*) presentó cristales prismáticos y en *T. pseudomacrochele* subsp. *minimus* drusas; mientras que el clado *Rapicactus* (*T. beguinii*, *T. mandragora* y *T. zaragozae*) presentaron drusas y conglomerados de drusas (Fig. 6D).

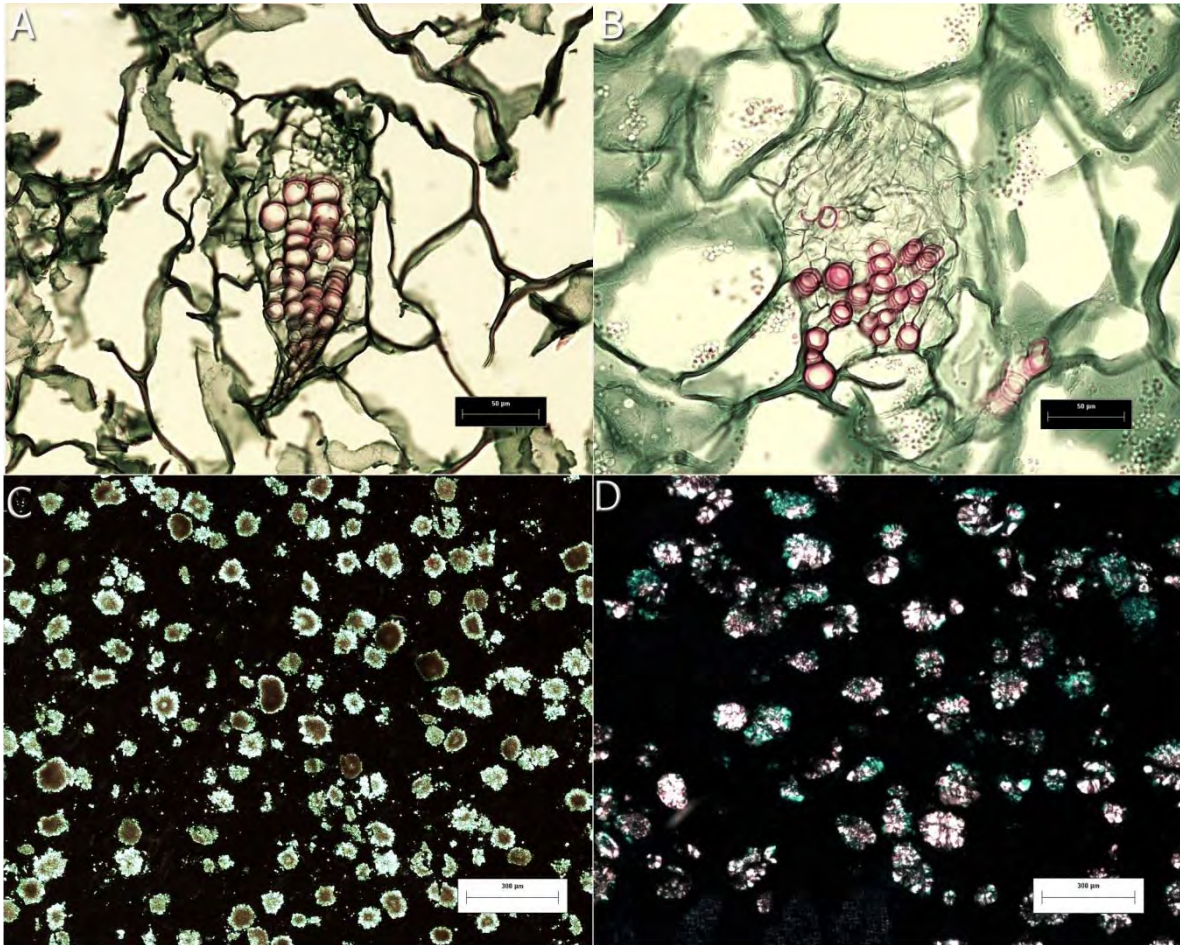


Figura 6. Sección transversal de la región medular de *Rapicactus* y *Turbinicarpus* s.s. A) Haz medular en *T. knuthianus* (TT882-B). B) Haz medular en *T. beginii* (SA1854). C) Drusas y conglomerados de drusas en luz polarizada de la región medular de *T. valdeianus* (SA1853). D) Drusas y conglomerados de drusas en luz polarizada de la región medular de *T. mandragora* (OZ333). Escala: A y B= 50 μm ; C y D= 300 μm .

EVOLUCIÓN DE LOS CARACTERES ANATÓMICOS

Los 11 caracteres utilizados en este trabajo fueron: ornamentación de la cutícula, papilas en la pared periclinal de la célula epidérmica, posición de los estomas, peridermis con estratos alternos suberizados y lignificados, número de estratos hipodérmicos, grosor de la pared celular en las células hipodérmicas, inclusiones minerales presentes en la hipodermis, tipo de haces corticales, fibras xilemáticas en los haces corticales, presencia de células con mucilago en el tallo; de los cuales cuatro resultaron ser más informativos.

Los cristales prismáticos y los conglomerados de prismáticos dentro del lumen de las células hipodérmicas estuvieron presentes en todas las especies de *Turbincarpus* s.s. (*Turbincarpus alonsoi*, *T. gielsdorfianus*, *T. graminispinus*, *T. hoferi*, *T. jauernigii*, *T. knuthianus*, *T. laui*, *T. lophophoroides*, *T. nieblae*, *T. pseudopectinatus*, *T. rioverdensis*, *T. roseiflorus*, *T. saueri*, *T. saueri* subsp. *ysabelae*, *T. schmiedickeanus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *flaviflorus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *bonatzii*, *T. schmiedickeanus* subsp. *klinkerianus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *gracilis*, *T. macrochele* subsp. *frailensis*, *T. schmiedickeanus* subsp. *schwarzii*, *T. schmiedickeanus* subsp. *rubriflorus*, *T. swobodae*, *T. valdezianus*, *T. viereckii* y *T. viereckii* subsp. *major*) y *Kadenicarpus* (*T. horripilus* y *T. pseudomacrochele* subsp. *minimus*; Fig. 7A).

Del material revisado solo *T. horripilus*, *T. pseudomacrochele* subsp. *minimus*, *Strombocactus corregidora* y *S. disciformis* tienen fibras xilemáticas en los haces corticales (Fig. 7B).

Las drusas concéntricas en el lumen de las células hipodérmicas se limitan a las especies del clado *Rapicactus* (*T. beguinii*, *T. beguinii* subsp. *hintoniorum*, *T. booleanus*, *T. mandragora*, *T. subterraneus* y *T. zaragozae*) y a *Pelecyphora aselliformis* (Fig. 7C).

Los estratos alternos de células suberizadas y esclerificadas en la peridermis de las especies estudiadas son comunes en el clado *Rapicactus* (*T. beguinii*, *T. beguinii* subsp.

hintoniorum, *T. booleanus*, *T. mandragora* y *T. zaragozae*, excepto *T. subterraneus*). Aunque en este grupo predominó este carácter no es exclusivo ya que también está presente en *Astrophytum myriostigma*, *Echinocactus grusonii*, *Strombocactus disciformis*, *Sclerocactus scheeri*, *T. alonsoi* y *T. schmiedickeanus* subsp. *rubriflorus* (las últimas dos pertenecen al clado *Turbinicarpus* s.s.; Fig. 7D).

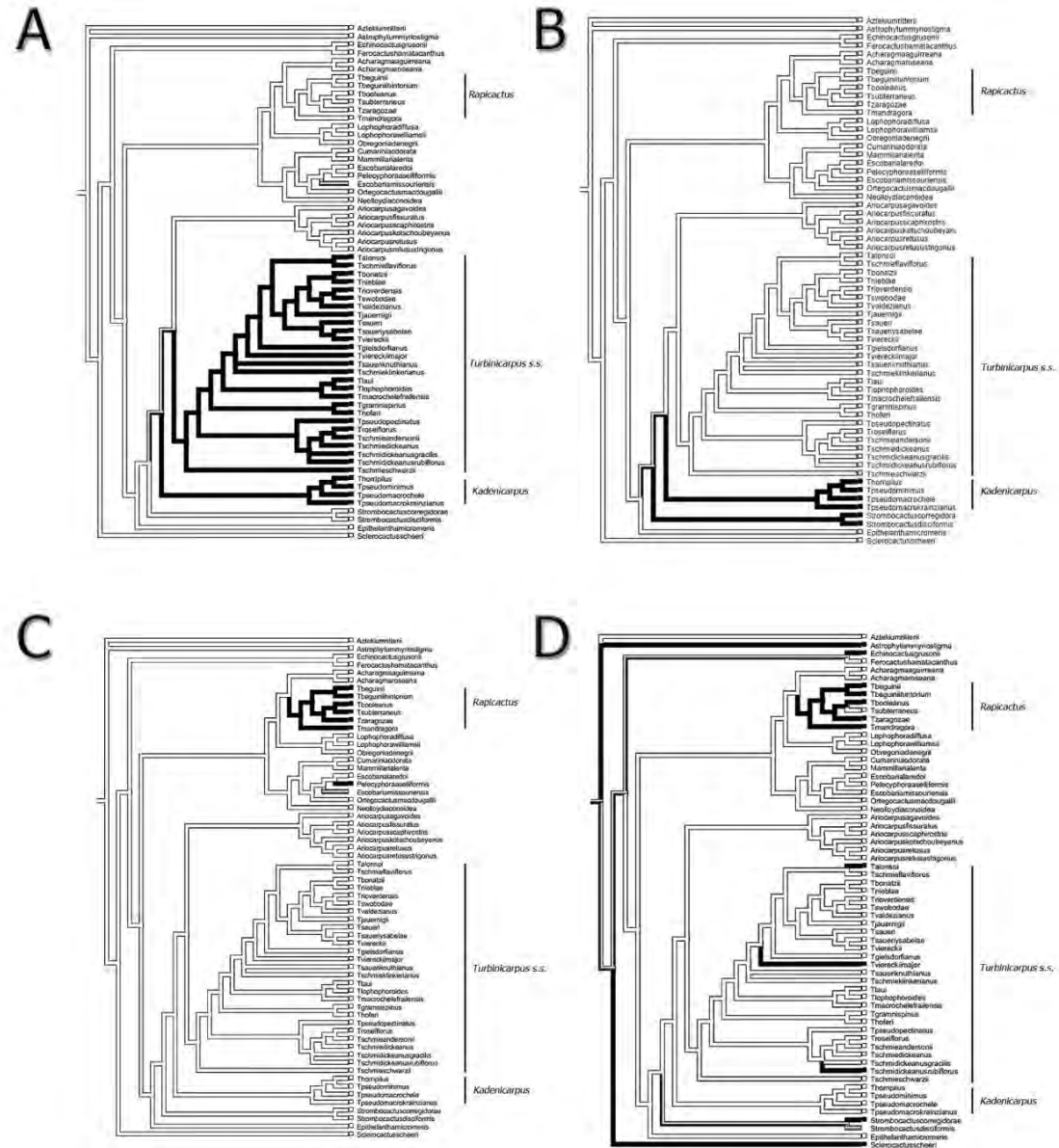


Figura 7. Árboles de inferencia bayesiana optimizados, utilizando caracteres anatómicos de las especies de los clados de *Turbinicarpus* y especies del grupo externo de la tribu Cacteeae. A) Cristales prismáticos y conglomerados de cristales prismáticos en el lumen de las células hipodérmicas. B) Fibras xilemáticas en los haces corticales. C) Drusas concéntricas en el lumen de las células hipodérmicas. D) Felema de estratos alternos lignificados y suberizados. Líneas negras presencia; líneas blancas ausencia.

DISCUSIÓN

Caracteres morfológicos que apoyan a *Kadenicarpus*

Kadenicarpus fue propuesto por Doweld (1998) con *Turbinicarpus pseudomacrochele* como especie tipo de este género, debido a las diferencias morfológicas en la ultraestructura de la semilla con *Turbinicarpus*. En la revisión del género *Turbinicarpus* realizada por Donati (2003) propone a *Kadenicarpus* como subgénero de *Turbinicarpus*. Donati y Zanovello (2004) consideran que *Kadenicarpus* (incluyendo a *T. pseudomacrochele*, *T. horripilus*, *T. krainzianus*, *T. minimus* y *T. wrobelianus*) se diferencia de *Turbinicarpus s.s.* por presentar la testa de la semilla verrucosa y lisa a diferencia de *Turbinicarpus s.s.* el cual presenta la testa de la semilla verrucosa y estriada. Esta característica ya había sido observada por Glass y Foster (1977) en la testa de *T. pseudomacrochele*. Otro carácter que diferencia a *Kadenicarpus* de *Turbinicarpus s.s.* es que los estambres no son irritables (Donati y Zanovello, 2004; Natodi, 2014).

Los tres clados con especies de *Turbinicarpus* y las otras Cactoideae

Cutícula y epidermis

En las especies estudiadas la cutícula lisa está presente, así como en la mayoría de las especies de Cactoideae (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). Sin embargo, la ornamentación estriada se observó en algunos individuos del clado *Turbinicarpus s.s.* La ornamentación en la cutícula ha sido reportada para otras especies de la tribu Cacteeae como *Mammillaria perbella* y *M. polythele* (Gasson, 1981), en *Astrophytum capricorne* y *Ariocarpus fissuratus*, los cuales presentaron una cutícula rugosa (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003) o las pústulas formadas en la cutícula de *Ferocactus emoryi* (Grego-Valencia *et al.*, 2014).

La epidermis uniestratificada es un carácter que comparten la mayoría de los miembros de Cacteeae, y está presente en casi todas las especies de *Ariocarpus*, *Aztekium*, *Echinomastus*, *Ferocactus* (con excepción de *F. haematacanthus*), *Lophophora*, *Mammillaria*, *Obregonia*,

Strombocactus, *Thelocactus* y *Neolloydia* (Anderson y Skillman, 1984; Anderson, 1986; Anderson, 1987; Gasson, 1981; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Grego-Valencia *et al.*, 2014), este mismo tipo de epidermis se registró en todas las especies de los clados estudiados. La células epidérmicas con una proyección en la pared periclinal en forma de papila corta se presenta en algunas especies de los clados *Turbinicarpus s.s.* y *Kadenicarpus*, también ha sido descrita para otras Cacteeae de los géneros: *Ariocarpus*, *Aztekium*, *Echinomastus*, *Lophophora*, *Pelecypora*, *Strombocactus*, *Turbinicarpus* y *Thelocactus* (Anderson y Skillman, 1984; Anderson, 1987; Gasson, 1981; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). Flores-Vindas (1999) menciona que las papilas pueden ser el resultado de la acumulación excesiva de las capas péctica y de celulosa, o de la cutícula, en este contexto, las papilas podrían estar involucradas en la reflexión de la luz solar. Las papilas que se presentan en los clados *Kadenicarpus* y *Turbinicarpus* podrían ser proyecciones de la pared de celulosa y la capa péctica. *Rapicactus* presenta acumulación de sustancias pécticas en la pared periclinal que da una apariencia abultada a las células.

De acuerdo con Egli (1984), se pueden encontrar dos condiciones para la posición del estoma: superficial y hundido. En el clado *Turbinicarpus s.s.* únicamente dos especies y dos subespecies presentaron estomas hundidos, el resto de las especies estudiadas de los tres clados tienen estomas superficiales. De acuerdo con Loza-Cornejo y Terrazas (2003) y Hernández *et al.* (2007), los estomas superficiales en Cactoideae son más comunes y para los tres clados de *Turbinicarpus* este supuesto se cumple; sin embargo, Grego-Valencia *et al.* (2014) encontraron que el 77% de las especies estudiadas de *Ferocactus* tiene los estomas hundidos.

No se observaron contenidos minerales dentro de las células epidérmicas de los 31 taxones estudiados. Sin embargo, para otras Cacteeae como *Mammillaria elegans* y *M. geminispina* se han registrado contenidos minerales en las células epidérmicas (Hartl *et al.*, 2007) o en otros géneros de Cactoideae como *Stenocereus* (Arreola-Nava, 2000), *Neobuxbaumia*, *Acanthocereus*

(Terrazas y Arias, 2002) y *Cephalocereus* (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2007; Bárcenas-Argüello *et al.*, 2015).

Peridermis

La peridermis en todas las especies estudiadas tuvieron su origen en las células epidérmicas como ya se ha registrado para otros miembros de Cactoideae (Terrazas *et al.*, 2005; García-Aguilar *et al.*, 2009; García *et al.*, 2012). El felema con estratos alternos de células suberizadas y lignificadas que presenta *Rapicactus* es un carácter que no había sido descrito para Cactaceae, pero de acuerdo con Mauseth (2006a) es común que se presente en Cactaceae, por ejemplo, los estratos alternos con células lignificadas y células suberizadas está presente en los tallos de *Echinopsis* (García *et al.*, 2012), *Hylocereus* (García-Aguilar *et al.*, 2009) y *Stenocereus* (Terrazas *et al.*, 2005). El felema con estratos de células exclusivamente de paredes suberificadas y delgadas se encuentra en las partes medias y basales de la mayoría de los tallos de las especies pertenecientes a los clados *Kadenicarpus* y *Turbinicarpus*.

Hipodermis

En los tres clados la mayoría de las especies presentaron una hipodermis colenquimatosa multiestratificada, que según Mauseth (1988, 1989) da soporte y funciona como una capa protectora contra los patógenos. El número de estratos hipodérmicos en Cactoideae es variable y también puede estar ausente, por ejemplo Mauseth (2006b) señaló que *Blossfeldia* y *Epithelantha* carecían de hipodermis. Boke y Anderson (1970) indicaron un estrato de células hipodérmicas para *Lophophora*, Anderson (1986) registró un estrato hipodérmico para *Echinomastus warnocki*, mientras que Loza-Cornejo y Terrazas (2003) describieron para *Astrophytum myriostigma* diez estratos celulares. Gasson (1981) observó un estrato celular en la hipodermis de *Turbinicarpus schmiedickeanus* que contrasta con los resultados obtenidos, ya que en ninguna especie del

complejo *T. schmiedickeanus* se encontró un estrato celular. En las especies de los tres clados estudiadas el número de estratos celulares varía de uno a cuatro.

El número de estratos de la hipodermis y sus paredes celulares engrosadas parecen estar relacionadas con la rigidez de los tallos xeromórficos. Las paredes celulares en ocasiones están engrosadas debido a la acumulación de sustancias pécticas, sin que la hipodermis se lignifique (Gibson y Nobel, 1986). Las paredes engrosadas de la hipodermis han sido observadas en otros miembros de Cactaceae, como algunas especies de *Aztekium*, *Ariocarpus*, *Echinomastus*, *Ferocactus*, *Neolloydia*, *Mammillaria*, *Obregonia*, *Pelecyphora*, *Strombocactus* y *Thelocactus* (Anderson y Boke, 1969; Anderson y Skillman, 1984; Anderson, 1987; Gasson, 1981; Grego-Valencia *et al.*, 2014). Las especies estudiadas al igual que los otros géneros mencionados de Cactaceae tiene las paredes de la hipodermis gruesas excepto por tres especies.

Un carácter distintivo de todas las especies estudiadas es la presencia de inclusiones minerales en las células de la hipodermis. Boke (1959) mencionó la presencia de cristales prismáticos en el interior de las células en la región de la hipodermis para *Pelecyphora valdeziana* (= *Turbinicarpus valdezianus*), Anderson (1986) y Loza-Cornejo y Terrazas (2003) lo confirmaron. Este carácter está presente en todas las especies estudiadas de los clados *Turbinicarpus* y *Kadenicarpus*. Terrazas y Arias (2002) encontraron cristales prismáticos en *Turbinicarpus* y Loza-Cornejo y Terrazas (2003) observaron drusas dentro del lumen de las células hipodérmicas de *Turbinicarpus schmiedickeanus*, sin embargo, estos cristales aparentemente son drusas, pero cuando se observan bajo el microscopio con luz polarizada se distinguen por ser conglomerados de cristales prismáticos. Los cristales prismáticos no son exclusivos de las especies estudiadas de *Turbinicarpus* y *Kadenicarpus*, también han sido descritos para otras Cactoideae; Arias y Terrazas (2006) hallaron cristales prismáticos en la hipodermis de *Neobuxbaumia tetetzo*, y de acuerdo a lo observado en este trabajo, la mayoría de los ejemplares estudiados tienen cristales prismáticos y

conglomerados de cristales prismáticos que ocupan el lumen de cada célula de al menos el primer estrato hipodérmico. En el complejo de *Turbinicarpus schmiedickeanus* es muy común encontrar una gran cantidad de cristales prismáticos y conglomerados de cristales prismáticos en el lumen de las células hipodérmicas de los tubérculos de la zona apical del tallo.

Los cristales que se presentan en las especies de *Rapicactus* difieren estructuralmente de los de *Kadenicarpus* y *Turbinicarpus*, ya que al ser observados bajo el microscopio óptico o agregando filtros polarizadores, es fácil distinguir “anillos concéntricos” en las drusas. Este carácter ha sido mencionado en los trabajos de Anderson y Boke (1969) para *Pelecypora*, Terrazas y Arias (2002) lo mencionan para *Turbinicarpus*, Loza-Cornejo y Terrazas (2003) para *Astrophytum capricorne*, *Coryphanta pallida* y *C. retusa*. Los cristales de la hipodermis aportan información valiosa de cada clado, pero es necesario el análisis de la composición de los cristales para confirmar lo observado con luz polarizada. Monje y Barán (2002) consideran que la formación de cristales no es un proceso aleatorio o al azar y Franceschi y Nakata (2005) mencionan que los complejos procesos de biomineralización que realizan las plantas se realizan en las vacuolas de los idioblastos con cristales y estos se encuentran fijados genéticamente. Bárcenas-Argüello *et al.* (2015) señalan que el nivel de hidratación de los cristales de oxalato de calcio en especies de *Cephalocereus*, así como la presencia de diferentes elementos, confieren no sólo diversidad a los cristales en su forma sino son una fuente de caracteres para ser puestos a prueba en análisis filogenéticos.

Córtex

En el tejido fundamental de las cactáceas se llevan a cabo al menos dos funciones importantes relacionadas con las adaptaciones a zonas áridas: la fotosíntesis y el almacenamiento de agua. Para la mayoría de los grupos de Cactaeae el tejido fundamental está constituido de células arregladas en hileras verticales, con espacios intercelulares para permitir la difusión del CO₂,

también denominado parénquima en empalizada o clorénquima (Terrazas-Salgado y Mauseth, 2002). En todas las especies estudiadas se presenta esta región y otra región de células parenquimáticas no fotosintéticas. Algunas células de la región no fotosintética del córtex contienen una gran cantidad de granos de almidón.

La mayoría de las especies estudiadas presentan haces corticales colaterales con xilema secundario, sin embargo se encontraron en *Turbinicarpus alonsoi*, *T. lophophoroides* (clado *Turbinicarpus s.s*) y *Turbinicarpus subterraneus* (clado *Rapicactus*) haces corticales anficribales.

En Cactoideae los haces corticales tienen significado adaptativo involucrándose en tres procesos: (1) transporte de fotosintatos de la región clorofílica externa del córtex al estele; (2) transporte de azúcares a través de células almacenadoras de agua en el córtex en la región no fotosintética y (3) transporte del agua a través del córtex (Mauseth y Sajeva, 1992; Terrazas-Salgado y Mauseth, 2002), las especies estudiadas en los tres clados tienen haces corticales con crecimiento secundario y tejido floemático con el que probablemente llevan a cabo estas tres funciones. Un carácter relevante en las especies del clado *Kadenicarpus* fue la presencia de fibras xilemáticas en los haces corticales, las cuales fueron registradas en *Strombocactus disciformis* por Mauseth (2006a), y para otras Cactoideae como *Cereus mortensenii* (Mauseth y Sajeva, 1992), este carácter, aunque raro puede presentarse en los haces corticales o en los haces medulares de algunas especies (Terrazas-Salgado y Mauseth, 2002).

Los contenidos minerales del córtex fueron hallados en los tres clados de *Turbinicarpus* y son comunes en otros géneros de Cacteeae como: *Ariocarpus*, *Lophophora*, *Obregonia*, *Pelecypora* y *Thelocactus*, (Anderson y Boke, 1969; Anderson y Skillman, 1984; Anderson, 1987). La gran diversidad de drusas y la forma en que se agregan, deberá de estudiarse a través de otras técnicas con la finalidad de identificar sus componentes y poder compararlos con las formas diferentes que observamos en los cristales de la hipodermis. Las células idioblásticas con mucílago se encuentran

presentes sólo en algunas especies del clado *Turbinicarpus s.s.*, este carácter se ha mencionado para algunas Cacteeae como *Ariocarpus*, *Aztekium* y *Strombocactus* (Anderson y Skillman, 1984).

Xilema secundario

La mayoría de las especies estudiadas presentan xilema secundario con traqueidas de banda ancha y elementos de vaso, parénquima de paredes delgadas dentro de cada fascículo del cilindro vascular como se ha descrito para otros miembros de Cacteeae (Mauseth, 2006b; Reyes-Rivera, 2010) y para *Turbinicarpus schmiedickeanus* (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011). La presencia de maderas no fibrosas formadas por una matriz de traqueidas de banda ancha existe principalmente en los tallos globosos, este tipo de madera participa principalmente en la conducción y no en la estructura de soporte (Terrazas-Salgado y Mauseth, 2002; Mauseth, 2004). Sólo *T. subterraneus* (clado *Rapicactus*) presentó conjuntos de fibras en la región cercana al cambium vascular. Reyes-Rivera (2010) encontró grupos de fibras en *Coryphantha clavata* y *C. ottonis* y Sánchez-Carbajal (2010) los observó en tres especies de *Echinocereus*, cuya función fue atribuida a dar soporte, debido a que estas especies presentan un tallo postrado.

Médula

La presencia de haces medulares es característica de algunos miembros de Cactoideae (Mauseth, 1993; Soffiati y Angyalossy, 2003; Terrazas *et al.*, 2005; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2007; Loza-Cornejo y Terrazas, 2011). En las especies estudiadas estos son raros, ya que sólo se encontraron en *Turbinicarpus beguinii* (*Rapicactus*) y *T. knuthianus* (clado *Turbinicarpus s.s.*). De acuerdo con Mauseth (1993) la presencia de haces medulares permite a una cactácea almacenar agua y almidón en ella, y luego retirarlos cuando es necesario.

EVOLUCIÓN DE CARACTERES ANATÓMICOS

De los 11 caracteres utilizados en este estudio, sólo cuatro son informativos para apoyar a los tres clados de *Turbinicarpus*. Las inclusiones minerales que se forman en las células de la hipodermis son caracteres que aportan información valiosa en la taxonomía de los tres clados (Fig. 7 A, C). *Turbinicarpus s.s.* comparte con *Kadenicarpus* la presencia de cristales prismáticos en la hipodermis y se considera una sinapomorfía que apoya la hermandad de ambos géneros. La presencia de drusas concéntricas en *Rapicactus* no se comparte con *Kadenicarpus* ni con *Turbinicarpus s.s.* Sin embargo, las drusas concéntricas es un carácter que evoluciona de manera independiente en *Peleciphora aselliformis*, por lo tanto, a nivel de los taxones analizados es una homoplasia.

La presencia de fibras xilemáticas en *Kadenicarpus* es un carácter compartido con su grupo hermano *Strombocactus*, por lo que es una sinapomorfía de estos dos taxones de la tribu Cacteeae.

La presencia de estratos alternos suberizados y lignificados en la peridermis se ha adquirido siete veces en forma independiente en los taxones aquí estudiados de la tribu Cacteeae, por lo que se considera un carácter homoplásico. Es importante notar que la presencia de estos estratos en la peridermis predomina en algunas especies de *Turbinicarpus s.s.* y en *Rapicactus*, pero está ausente en *Kadenicarpus*.

CONCLUSIONES

Se concluye que existen caracteres en la anatomía del tallo de las especies estudiadas de *Turbinicarpus s.l.* que apoyan la circunscripción de Vázquez-Sánchez et al. (2013), por lo tanto *Turbinicarpus s.l.* es polifilético. Se demostró que las inclusiones de la hipodermis son altamente conservadas en los tres clados de *Turbinicarpus* y la presencia de drusas concéntricas es un carácter que apoya la separación de *Rapicactus*, como ya había sido sugerido por otros autores. *Kadenicarpus* comparte la presencia de cristales prismáticos con *Turbinicarpus s.s.* y es considerado una sinapomorfía. Se propone realizar el estudio del microanálisis de la composición de los elementos químicos que constituyen los cristales, para verificar si su forma se relaciona con su composición. La presencia de fibras xilemáticas en los haces corticales del tallo de *Kadenicarpus* es una sinapomorfía que hermana este género con *Strombocactus*.

LITERATURA CITADA

- Anderson, E. F. 1986. A revision of the genus *Neolloydia* B.& R.(Cactaceae). *Bradleya* **4**: 1-28.
- Anderson, E. F. 1987. A revision of the genus *Thelocactus* B.&R.(Cactaceae). *Bradleya* **5**: 49-76.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press. Portland, Oregon. 776 p.
- Anderson, E.F. y N.H. Boke. 1969. The genus *Pelecypora* (Cactaceae): Resolution of a controversy. *Amer. J. Bot.* **56**: 314-326.
- Anderson, E. F. y S. M. Skillman 1984. A comparison of *Aztekium* and *Strombocactus* (Cactaceae). *Syst. Bot.* **9**: 42-49.
- Apéndices de la CITES recuperado el 7 de septiembre de 2015:
<http://www.cites.org/esp/app/appendices.php>
- Arreola-Nava, H.J. 2000. Sistemática de *Stenocereus* (Berger) Ricc. (Cactaceae) con areolas morenas. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 103 p.
- Arias, S. y T. Terrazas. 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia* **5**: 197-216.
- Backeberg, C. 1936. *Strombocactus*. Blätt. Kakt. -Forsch. **3**(1): 1-8.
- Backeberg, C. 1961. Die Cactaceae. V. VEB Gustav Fischer Verlag. Jena. 911 p.
- Bailey, I. W. 1954. The use and the abuse of anatomical data in the study of phylogeny and classification. *Phytomorphology* **1**: 67-69.
- Bárcenas, R. T., C. Yesson y J.A. Hawkins. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* **27**: 470-489
- Bárcenas-Argüello, M. L., M. C. Gutiérrez-Castorena y T. Terrazas. 2015. The polymorphic weddellite crystals in three species of *Cephalocereus* (Cactaceae). *Micron* **77**: 1-8.
- Berlyn, G.P. y J.P. Miksche. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 336 p.

- Boke, N. H. y E. F. Anderson. 1970. Development, and taxonomy in the genus *Lophophora*.
Amer. J. Bot. **57**: 569-578.
- Boke, N. H. 1959. Endomorphic and ectomorphic characters in *Pelecyphora* and
Encephalocarpus. *Amer. J. Bot.* **57**: 569-578.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez- Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Volumen II.
Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 404 p.
- Bravo-Hollis, H. y W.T. Marshall. 1956. A revision of the genus *Toumeyia*. *Saguaroland Bull.* **10**:
112-119.
- Butterworth, C.A., J.H. Cota-Sanchez y R.S. Wallace. 2002. Molecular systematic of tribe
Cacteeae (Cactaceae): a phylogeny based on rpl16 intron sequence variation. *Syst. Bot.*
27: 257-270.
- Buxbaum, F. 1942. *Rapicactus* Buxb. et Oehme, *Gen-Nov.* - Cactaceae. *Jahrb. Deutsch.*
Kakteen- Ges. **1**: 1-24.
- Buxbaum, F. y C. Backeberg. 1937. *Jahrb. Deutsch. Kakteen- Ges.* **1**: 27.
- Calvente, A., R. H. P. Andreatta y C. Vieira. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its
relevance for taxonomy. *Plant Syst. Evol.* **276**: 1-7.
- Donati, D. 2003. Revisione Tassonomica del Genere *Turbinicarpus* Backeb. & Bux. Bologna
Maggio. 35 p.
- Donati, D. y C. Zanovello. 2004. Knowing, understanding, and growing *Turbinicarpus*-
Rapicactus. *Cactus Trentino Südtirol, Trento.* 254 p.
- Doweld, A.B. 1998. A phylogenetic outline of the system of classifications of the tribe Cacteeae.
System of classification of subtribes Pediocactinae-Thelocactinae-Coryphantinae.
Succulents (Moscow) **1**: 15-30.
- Doweld, A.B. 2000. De genere *Turbinicarpus* F. Buxb. et Backeb. (Cactaceae). *Succulents* **3**: 69-
70.
- Eggl, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Syst. Evol.* **146**: 197–214.

- Faigón, A., B. G. Galati, S. Rosenfeldt y R. Kiesling. 2010. Epidermal characters of *Pterocactus* (Opuntioideae, Cactaceae). *Haseltonia* **16**: 57-66.
- Flores-Vindas, E. 1999. La planta: estructura y función. Vol. I. Libro Universitario Regional. San José. 884 p.
- Franceschi, V.R. y P.A. Nakata. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. *Ann. Rev. Plant Biol.* **56**:41-71.
- García-Aguilar, M. A., T. Terrazas y S. Arias. 2009. Anatomía caulinar de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México. *Rev. Fitotec. Mex.* **32**: 201-208.
- García, J. D. S., E. Scremin-Dias y P. Soffiatti. 2012. Stem and root anatomy of two species of *Echinopsis* (Trichocereae: Cactaceae). *Rev. Mex. Biodiv.* **83**: 1036-1044.
- Gasson, P. 1981. Epidermal anatomy of some North American globular cacti. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* **43**: 101-110.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel . 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 286 p.
- Glass, C. y T. Foster. 1977. A revision of the genus *Turbinicarpus* (Backeb.) Buxb. & Backeb. *Cact. Succ. J. (US)*. **52**: 227-228.
- Grego-Valencia, D., T. Terrazas, M. Vázquez-Sánchez y S. Arias. 2014. *Ferocactus* (Cactaceae) epidermis: its systematic value. *J. Torrey Bot. Soc.* **141**: 313–325.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. D.F. 315 p.
- Halda, J. J. 1998. A new system of the genus *Pediocactus* Britton & Rose. *Acta Mus. Richnov., Sect. Natur.* **5**: 1-48
- Hartl, W. P., H. Klapper, B. Barbier, H. J. Ensikat, R. Dronskowski, P. Muller, G. Ostendorp, A. Tye, R. Bauer y W. Barthlott. 2007. Diversity of calcium oxalate crystals in Cactaceae. *Can. J. Bot.* **85**: 501-517.

- Hernández, H. M. y A. H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Bot. Mex.* **26**: 33-52
- Hernández, M. Y., T. Terrazas, A. Alvarado-Delgado y M. Luna-Cavazos. 2007. Los estomas de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex. Pfeiff.) Consolea (Cactaceae): variación en su área de distribución. *Rev. Fitotec. Mex.* **30**: 235-240.
- Hernández-Hernández, T., H. M. Hernández, J. A. De-Nova, R. Puente, L. E. Eguiarte y S. Magallón. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledonae). *Amer. J. Bot.* **98**: 44-61.
- Herrera-Cárdenas, R., T. Terrazas y S. Loza-Cornejo. 2000. Anatomía comparada del tallo y de la raíz de las especies del género *Neoevansia* Marshall (Cactaceae). *Bol. Soc. Bot. México* **67**: 5-16.
- Hunt, D.R., N.P. Taylor y H. Glass. 2006. The new cactus lexicon. Remous Ltd. Milborne Port. 373 pp.
- IUCN. 2016. Red List of Threatened Species. Version 2015-4. Consultado el 3 abril de 2016. www.iucnredlist.org
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. MacGraw Hill. New York. 523 p.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) del noreste de México. *Bol. Soc. Bot. México* **59**: 13-23.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *J. Pl. Res.* **116**: 27-35.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2011. Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachycereeae: ¿hasta cuándo son plántulas?. *Bol. Soc. Bot. México* **88**: 1-13.
- Lüthy, J.M. 2003a. Comments on *Turbinicarpus* and a key to species. *Turbi-now* **14**: 25-31.
- Lüthy, J.M. 2003b. *Rapicactus* Buxbaum & Oehme: revision of the genus. *Cactus & Co.* **7**: 4-43.
- Maddison, W.P. y D.R. Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 <http://mesquiteproject.org>

- Mauseth, J.D. 1988. Plant anatomy. Benjamin/Cummings Publishing. Redwood City, California. 560 p.
- Mauseth, J.D. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). *Bradleya* **7**: 1-12.
- Mauseth, J.D. 1993. Medullary bundles and the evolution of cacti. *Am. J. Bot.* **80**: 928-932.
- Mauseth, J.D. 2004. Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. *J. Plant Res.* **117**: 69-76.
- Mauseth, J. D. 2006a. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Ann. Bot.* **98**: 901-926.
- Mauseth, J. D. 2006b. *Blossfeldia* lacks cortical bundles and persistent epidermis; is it basal within Cactoideae?. *Bradleya* **24**: 73-82.
- Mauseth, J.D. y M. Sajeve. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. *Ann. Bot.* **70**: 317-324.
- Media Cybernetics. 2006. Image-Pro Plus. Version 6.1 for Windows. Maryland.
- Monje, P.V. y E.J. Barán. 2002. Characterization of calcium oxalates generated as biominerals in cacti. *Plant Physiol.* **128**: 707-713.
- Mosco, A. 2009 .Micro-morphology and anatomy of *Turbinicarpus* (Cactaceae) spines. *Rev. Mex. Biodiv.* **80**: 119-128.
- Natodi, A. 2014. The hybrid *Turbinicarpus pseudomacrochele* x *horripilus* new data and considerations about techniques of hibridization. *Xerophilia* **9**: 11-16.
- Nyffeler, R. y U. Egli. 1997. Comparative stem anatomy and systematics of *Eriosyce sensu lato* (Cactaceae). *Ann. Bot.* **80**: 767-786.
- Reyes-Rivera, J. 2010. Ontogenia de la madera en tallos contrastantes de la tribu Cacteeae. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 74 pp.
- Ruzin, E.S. 1999. Plant Microtechnique and Microscopy. Oxford University Press New York. New York. 322 p.

- Sánchez-Carbajal, D. 2010. Sistemática filogenética de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 113 p.
- SEMARNAT. 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF), del jueves 30 de diciembre de 2010. Consultado el 5 agosto de 2016:
www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf
- Silva, D. y J. Alves. 1999. Anatomia dos órgãos vegetativos de espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley (Cactaceae). *Bol. Bot. Univer. São Paulo* **18**: 53-60.
- Soffiati, P. y V. Angyalossy. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). *Bradleya* **21**: 39-48.
- Terrazas-Salgado, T., y J. D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. En: *Cacti: Biology and uses*. P.S. Nobel Ed., pag. 23-40. University of California Press. Berkeley, California. 280 p.
- Terrazas, T., y S. Arias. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot. Rev.* **68**: 444-473.
- Terrazas, T., S. Loza-Cornejo y H. J. Arreola-Nava. 2005. Anatomía caulinar de las especies de género *Stenocereus* (Cactaceae). *Act. Bot. Venez.* **28**: 331-336.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas y S. Arias. 2007. Morphology and anatomy of the *Cephalocereus columna-trajani* cephalium: why tilting? *Plant Syst. Evol.* **265**: 87-99.
- Vázquez-Sánchez, M. y T. Terrazas. 2011. Stem and wood allometric relationships in Cactaceae (Cactaceae). *Trees* **25**: 755-776.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, S. Arias y H. Ochoterena. 2013. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe Cacteeae (Cactaceae). *Syst. Biodiv.* **11**: 103-116.
- Zimmerman, A. 1991. Notes on micellaneous genera of Cactaceae. *Turbinicarpus*. *Bradleya* **9**: 91-92.

APÉNDICE 1. ESPECIES ESTUDIADAS Y SUS NÚMEROS DE COLECTA.

Especie	Número de colecta
<i>Acharagma aguirreanum</i> (Glass & R. A. Foster) Glass	SA1459
<i>A. roseana</i> (Boedeker) E. F. Anderson	CG6443
<i>Ariocarpus agavoides</i> (Castañeda) E. F. Anderson	SM3721
<i>A. fissuratus</i> (Engelm.) K. Schum	TT300
<i>A. kotschoubeyanus</i> (Lem.) K. Schum	SA1704
<i>A. retusus</i> Scheidw.	TT836, TT879, SA1976, TT847
<i>A. scaphirostris</i> Boed.	SA1867
<i>A. trigonus</i> K. Schum.	TT853
<i>Astrophytum myriostigma</i> Lem.	SA1730
<i>Aztekium ritteri</i> (Boed.) Boed.	SA1868
<i>Cumarina odorata</i> (Boed.) Buxb.	JE5940
<i>Echinocactus grusonii</i> Hildm.	JB756
<i>Epithelantha micromeris</i> (Engelm.) F. A. C. Weber ex Britton & Rose	TT896, TT898
<i>Escobaria laredoi</i> (Glass & R.A.Foster) N. P. Taylor	SA1951
<i>E. missouriensis</i> (Sweet) D. R. Hunt	SA1945
<i>Lophophora williamsii</i> (Lem. ex Salm-Dyck) J. M. Coult.	SA1849
<i>L. diffusa</i> (Croizat) Bravo	SA1698
<i>Mammillaria lenta</i> K. Brandegees	TT907
<i>Neolloydia conoidea</i> (DC.) Britton & Rose	SA1702, TT843, TT901
<i>Obregonia denegrii</i> Frič	SM3670
<i>Ortegocactus macdougallii</i> Alexander	SA483
<i>Pelecyphora aselliformis</i> C. Ehrenb	TT837, UG2907
<i>Sclerocactus scheerii</i> (Salm-Dyck) N. P. Taylor	TT903
<i>Strombocactus corregidorae</i> S. Arias & E. Sánchez	ES338
<i>S. disciformis</i> (DC.) Britton & Rose	SA1738
<i>Turbinicarpus alonsoi</i> Glass & S. Arias	AGL24
<i>T. beguinii</i> (N. P. Taylor) Mosco & Zanov.	SA1852, SA1854
<i>T. beguinii</i> (N. P. Taylor) Mosco & Zanov. subsp. hintoniorum A. Hofer	OZ143
<i>T. booleanus</i> G. S. Hinton	JE6226
<i>T. gielsdorffianus</i> (Werderm.) John & Říha	JE6168
<i>T. graminispinus</i> Matusz., Myšák & Jiruše	OZ199
<i>T. hoferi</i> Lüthy & A. B. Lau	JE4280
<i>T. horripilus</i> (Lem.) John & Říha	JMC204
<i>T. jauernigii</i> G. Frank	OZ120
<i>T. knuthianus</i> (Boed.) John & Říha	TT882, TT884, RTC17392
<i>T. laui</i> Glass & R. A. Foster	OZ143
<i>T. lophophoroides</i> (Werderm.) Buxb. & Backeb.	TCG4003, OZ43
<i>T. macrochele</i> (Werderm.) Buxb. & Backeb.	JE6172
<i>T. macrochele</i> (Werderm.) Buxb. & Backeb. subsp. frailensis P. Lechner & Jantschgi	OZ15
<i>T. mandragora</i> (Frič ex A. Berger) Zimmerman	UG1445, OZ333
<i>T. nieblae</i> García-Mor., Mart.-Aval. & Bergm. Beck.	LGM557
<i>T. pseudomacrochele</i> (Backeb.) Buxb. & Backeb	OZ239
<i>T.pseudomacrochele</i> (Backeb.) Buxb. & Backeb. subsp. krainzianus (Gerhart Frank) Glass	OZ328
<i>T.pseudomacrochele</i> (Backeb.) Buxb. & Backeb. subsp. minimus (G. Frank) Lüthy & Hofer	OZ246
<i>T. pseudopectinatus</i> (Backeb.) Glass & R.A .Foster	Vivero del Jardín Botánico

<i>T. rioverdensis</i> G. Frank	JE6056
<i>T. saueri</i> (Boed.) V. John & Říha	OZ262
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb	TCG01001
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. subsp. andersonii Mosco	TGC1101
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. subsp. bonatzii (G. Frank) Panar.	OZ30
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. subsp. flaviflorus (G. Frank & A.B. Lau)	JE5910
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. subsp. gracilis (Glass & R.A. Foster) Glass	OZ80
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. subsp. klinkerianus (Backeb. & H.Jacobsen) N.P.Taylor	HSM3621
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. subsp. rubriflorus (G. Frank) Panar.	JE5934
<i>T. schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. subsp. schwarzii (Shurly) N.P.Taylor	TT820, TT832
<i>T. subterraneus</i> (Backeb.) A.D. Zimmerman	JE4670
<i>T. swobodae</i> Diers	JE7666
<i>T. valdezianus</i> (H.Moeller) Glass & R. A. Foster	SA1853
<i>T. viereckii</i> (Werd.) John & Riha	JE5462
<i>T. viereckii</i> (Werderm.) V. John & Říha subsp. major (Glass & R.A.Foster) Glass	JE4263
<i>T. zaragozae</i> (Glass & R.A.Foster) Glass & A.Hofer	OZ90

Apéndice 2. Descripciones de los ejemplares de *Turbinicarpus s.l.*

Turbinicarpus alonsoi

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, células rectangulares, pared periclinal convexa, sin papilas, sin contenidos minerales, estomas hundidos.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con cuatro a ocho estratos celulares, de forma rectangular, con paredes delgadas no colapsadas, la porción de células más externa colapsadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa con tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex con dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. La segunda región con parénquima de reserva, sin granos de almidón, células con mucilago. Los haces corticales anficribales con crecimiento primario y secundario; el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos del tubo criboso y células acompañantes, con bastante floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema secundario con elementos del tubo criboso, células acompañantes y parénquima floemático; floema colapsado entre los espacios intercelulares del córtex muy abundante.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios medulares y secundarios no lignificados; los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares bien desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, idioblastos con mucilago y haces medulares sólo en la región basal, sin contenidos minerales.

Turbinicarpus beguinii

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, de células rectangulares, pared periclinal engrosada y sin papilas, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con nueve estratos de células colapsadas de paredes delgadas, alternándose con uno a dos estratos de células lignificadas, la región más externa con células de paredes delgadas y colapsadas. Forma ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres a cuatro estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo drusas concéntricas en el estrato subyacente a la epidermis, pero también algunos en el segundo y menos frecuentes en el tercero.

Córtex con dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y en hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de siete a diez estratos celulares. La segunda región de células de parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario; el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos del tubo criboso, células acompañantes y en general el floema está colapsado. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema secundario con elementos del tubo criboso y células acompañantes, el floema colapsado distribuyéndose entre los espacios intercelulares del córtex poco abundante.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, en ocasiones los vasos agrupándose en pequeños conjuntos. Los radios medulares y secundarios no lignificados; los secundarios agostándose hacia la zona medular y los medulares con contenidos minerales tipo conglomerados de drusas.

Médula constituida por células de parénquima, isodiamétricas, sin células idioblásticas con mucilago, con haces medulares o sin ellos, contenidos minerales de tipo drusa o conglomerados.

Turbinicarpus beguinii subsp. *hintoniorum*

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis simple, de células rectangulares; pared periclinal sin papilas y engrosada, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de más de 12 estratos de células rectangulares con paredes delgadas, más dos estratos de células lignificadas, el estrato externo de células con paredes delgadas colapsadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa, de dos a tres estratos, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo drusa concéntrica en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex con dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y en hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de seis estratos de células alineadas verticalmente en los tubérculos y en menos estratos en la parte media del tallo. La segunda región con parénquima de reserva, con granos de almidón, sin células con mucilago. Los haces corticales numerosos con crecimiento primario y secundario; el xilema con elementos traqueales con paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos del tubo criboso y células acompañantes, no hay evidencia de floema colapsado. Sin contenidos minerales.

Floema secundario con elementos del tubo criboso y células acompañantes, muy poco floema colapsado acumulado.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados; los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares bien desarrollados, sin granos de almidón, sin contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima con algunos granos de almidón diminutos, sin células con mucilago, haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus booleanus

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, de células rectangulares; pared periclinal sin papilas y engrosada, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la parte basal y media del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con aproximadamente 18 estratos de células rectangulares con paredes delgadas. El séptimo estrato con dos estratos de células lignificadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa con dos estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo drusa concéntrica en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex con dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, con cinco estratos. La segunda región con parénquima de reserva, sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales con paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema constituido por elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Sin contenidos minerales.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, poco floema colapsado.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, ambos entremezclados en el fascículo. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios numerosos, angostándose hacia la zona medular, los medulares poco desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula compuesta por parénquima sin granos de almidón, sin células con mucilago, haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus gielsdorfianus

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares; pared periclinal delgada y con papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con seis a más de 13 estratos de células rectangulares con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de dos a tres estratos, células con paredes delgadas, interrumpidas por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en cada célula del estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima y la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, con seis estratos en los tubérculos y tres estratos en el tallo. La segunda región con parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales, paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y en general el floema está colapsado. Sin contenidos minerales.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado muy abundante entre las células del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares poco desarrollados, sin granos de almidón ni contenidos minerales.

Médula constituida de parénquima sin granos de almidón, células con mucilago, haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus graminispinus

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada con células rectangulares, pared periclinal delgada y sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con diez estratos de células rectangulares, con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa con dos estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomática, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. La segunda región con parénquima de reserva y abundantes granos de almidón, sin células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales con paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Sin contenidos minerales.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, poco floema colapsado entre las células del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados; los secundarios muy ensanchados en la zona del córtex y adelgazándose hacia la zona medular; los radios medulares no se observaron en la parte media pero en la parte basal del tallo se encuentran con abundantes granos de almidón y sin contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin células con mucilago, granos de almidón, haces medulares, ni inclusiones minerales.

Turbinicarpus hoferi

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal delgada y sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de más de diez estratos de células con paredes delgadas, en parches de hasta cuatro estratos de células con paredes lignificadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa con tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos, muy abundantes en las células subyacentes a la epidermis.

Córtex con dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, con siete estratos celulares. La segunda región con parénquima de reserva y granos de almidón. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Contenidos minerales principalmente drusas y conglomerados.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado escaso.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas con banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados; los secundarios dilatándose hacia la médula y los medulares desarrollados, con granos de almidón y sin contenidos minerales.

Médula constituida de parénquima con granos de almidón, sin células con mucilago, haces medulares, ni inclusiones minerales.

Turbinicarpus horripilus

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal delgada con papilas cortas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmicos, felógeno unidireccional, felema de hasta seis estratos con células rectangulares, primera región con células rectangulares, la segunda con células colapsadas suberizadas con paredes delgadas. Ritidoma presente, las peridermis sucesivas de origen cortical.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis, menos frecuentes en los otros dos estratos.

Córtex en dos regiones, la región externa diferenciada en clorénquima y la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, con seis estratos. La segunda región con parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales, con fibras xilemáticas diferenciadas a partir de la parte media del tallo. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y poco floema colapsado. Contenidos minerales de tipo drusas.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado abundante entre las células del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, agrupándose cada uno y formando un patrón en bandas. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida de parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus jauernigii

Sistema dérmico con cutícula estriada, epidermis uniestratificada, en ocasiones formando parches dobles, con células rectangulares muy grandes, pared periclinal delgada, con papilas cortas, sin contenidos minerales, estomas hundidos.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmicos, felógeno unidireccional, el felema con seis estratos celulares. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa con tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, externa diferenciada en clorénquima y la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. La segunda región con células de parénquima de reserva con gran cantidad de granos de almidón, sin células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusas y conglomerados.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, poco floema colapsado entre los espacios intercelulares del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares bien desarrollados, con abundantes de granos de almidón, sin contenidos minerales.

Médula constituida por células de parénquima con granos de almidón, sin células con mucilago, haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus knuthianus

Sistema dérmico con cutícula lisa y delgada, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal delgada sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de hasta de 20 estratos celulares, con células rectangulares de paredes delgadas y la porción externa de células colapsadas. Ritidoma presente.

Hipodermis colenquimatosa de dos a tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima largas en sentido vertical, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de hasta seis estratos. La región con parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células de mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes, poco floema colapsado. Contenidos minerales de tipo drusa y conglomerados de drusas.

Floema secundario con elementos de tubo criboso, células acompañantes con abundante floema colapsado entre los espacios intercelulares del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, éstos últimos escasos sin un arreglo definido. Los radios secundarios y medulares no lignificados; los secundarios angostándose hacia la zona medular, ligeramente ondulados, los medulares bien desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima sin granos de almidón, células con mucilago presentes, haces medulares presentes pero escasos, contenidos minerales tipo drusas y conglomerados.

Turbinicarpus lophophoroides

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal sin papilas y sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmicos, felógeno unidireccional, felema de 14 estratos de células rectangulares con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos, interrumpida por las cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la región diferenciada en clorénquima y la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. La segunda región con parénquima de reserva y abundantes granos de almidón, sin células con mucílago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo, células acompañantes y floema colapsado. Contenidos minerales de tipo drusa y conglomerado.

Floema secundario con elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima floemático con granos de almidón, floema colapsado abundante entre las células del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, éstos últimos sin un arreglo definido. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares sin granos de almidón ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima sin granos de almidón, ni células con mucilago, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus macrochele

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada con células rectangulares, pared periclinal delgada sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de cinco a ocho estratos de células con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima y la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. La segunda región de células con parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células de mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias helicoidales y anulares. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes, floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa y conglomerado.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañante, floema colapsado escaso.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares poco desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por células de parénquima sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, con contenidos minerales tipo drusa.

T. macrochele subsp. frailensis

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal delgada sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de más con ocho de estratos de células rectangulares de paredes delgadas, la región externa colapsada. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa con dos estratos celulares, interrumpidas por las cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismáticos y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la región interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, con cuatro estratos. La segunda región de células de parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes, con floema colapsado. Contenidos minerales ausentes.

Floema secundario con elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima floemático con granos de almidón, floema colapsado escaso.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, los últimos escasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, ambos bien desarrollados, granos de almidón abundantes, sin contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima con granos de almidón, ni células con mucilago, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus mandragora

Sistema dérmico con cutícula lisa, la epidermis uniestratificada, con células rectangulares, la pared periclinal engrosada y sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de más de 20 estratos de células rectangulares, con paredes delgadas, alternando con dos estratos de células con paredes delgadas y cuatro a cinco de células lignificadas.

Hipodermis colenquimatosa con dos estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo drusas concéntricas en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, con ocho estratos. La segunda región con parénquima de reserva y granos del almidón, sin células con mucílago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Contenidos minerales muy abundantes de tipo conglomerado y drusa.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado muy abundante.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificado, los secundarios haciéndose ligeramente más delgados hacia la zona medular, los medulares sin granos de almidón, pero con contenidos minerales de tipo conglomerado de prismáticos.

Médula constituida de parénquima, sin granos de almidón, células sin mucílago, ni haces medulares, con contenidos minerales tipo drusas y conglomerados.

Turbinicarpus pseudomacrole subsp. minimus

Sistema dérmico con cutícula lisa y delgada, epidermis uniestratificada con células rectangulares, pared periclinal sin papilas, con divisiones periclinales, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema colapsado, formación de parches con células lignificadas cercanas a la areola. Ritidoma ausente.

Hipodermis colenquimatosa con dos estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de hasta ocho estratos. La segunda región con parénquima de reserva, sin granos de almidón, ni células con mucílago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales con paredes secundarias anulares y helicoidales, con fibras xilemáticas. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado escaso.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, éstos últimos mezclándose con las traqueidas de banda ancha. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares desarrollados, con algunos granos de almidón, sin contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima con granos de almidón, células con mucilago ausentes, haces medulares ausentes, inclusiones minerales tipo drusa.

Turbinicarpus pseudopectinatus

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal sin papilas, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con cinco estratos con células rectangulares de paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de uno a dos estratos, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima y la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima largas en dirección vertical y formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. La segunda región de células de parénquima de reserva, sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias helicoidales y anulares. El floema poco desarrollado. Contenidos minerales ausentes.

Floema secundario con elementos del tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado abundante entre los espacios intercelulares del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos sin disposición definida. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios anchos hacia el córtex, pero sumamente delgados hacia la zona medular, los medulares amplios sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus rioverdensis

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal papilosa, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de hasta 15 estratos de células rectangulares con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con parénquima clorofílico, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. La segunda región de células de parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Contenidos minerales ausentes.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado abundante sobre los fascículos.

Xilema secundario en fascículos con traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios ondulados, más angostos hacia la zona medular, los medulares relativamente angostos, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima con granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus saueri

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal delgada sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema colapsado con células de paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de dos a tres estratos celulares, interrumpida por las cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos, en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima largas en sentido vertical, formando hileras perpendiculares

a la superficie del tallo, de cinco a siete estratos. La segunda región con parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos del tubo criboso, células acompañantes, con abundante floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa y conglomerados.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañante, floema colapsado sobre cada fascículo entre los espacios intercelulares hasta el córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos sin un arreglo definido. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios muy anchos hacia la zona del córtex, angostos en la zona medular, los medulares desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus schmiedickeanus subsp. *andersonii*

Sistema dérmico con cutícula estriada, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal delgada, sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de cinco estratos con células rectangulares de paredes delgadas, la región más externa colapsada. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres a cuatro estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la región con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de cinco a siete estratos. La región con parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales ondulados, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes. Inclusiones minerales de tipo drusa.

Floema secundario con elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima floemático, floema colapsado.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, sin arreglo definido. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios ligeramente ondulados en sección transversal, más angostos hacia la zona medular, los medulares delgados sin granos de almidón, sin contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, haces medulares presentes y contenidos minerales tipo drusa.

Turbinicarpus schmiedickeanus subsp. *bonatzii*

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada con células rectangulares, pared periclinal delgada, sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de más de 15 estratos de células rectangulares con paredes delgadas. Ritidoma presente.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de siete estratos. El parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema de elementos traqueales con paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima floemático, con floema colapsado entre espacios intercelulares del córtex. Contenidos minerales ausentes.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado formando un arco sobre varios fascículos entre los espacios intercelulares hasta el córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios ligeramente torcidos, dividiéndose en la parte media de cada fascículo, los medulares sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima sin granos de almidón, células con mucilago ausente, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

T. schmiedickeanus subsp. *flaviflorus*

Sistema dérmico con cutícula estriada, la epidermis uniestratificada con células rectangulares, de pared periclinal delgada y con papilas, sin contenidos minerales, estomas hundidos.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema colapsado de paredes delgadas. Ritidoma ausente.

Hipodermis colenquimatosa de dos a tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. El parénquima de reserva sin granos de almidón, sin células de mucilago. Los haces corticales colaterales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes, con bastante floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema con elementos del tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado formando un arco sobre varios fascículos entre los espacios intercelulares hasta el córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausente, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus schmiedickeanus subsp. gracilis

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares pared periclinal sin papilas, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con células de paredes delgadas colapsadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales de tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa de parénquima clorofílico, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de ocho estratos. El parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares (principalmente) y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes, poco floema colapsado. Contenidos minerales ausentes.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado formando pequeños cúmulos sobre los fascículos, distribuyéndose entre los espacios intercelulares del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, donde los segundos son escasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células sin mucilago, haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus schmiedickeanus subsp. *klinkerianus*

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal papilosa, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de hasta 12 estratos de células rectangulares con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con parénquima clorofílico, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. El parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales pareciendo radios, muy anchos, angostándose hasta formar unas pocas hileras de células, con crecimiento secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado escaso.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios ondulados, adelgazándose hacia la zona medular y los medulares con granos de almidón, sin contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células sin mucilago, haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus schmiedickeanus subsp. *rubriflorus*

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares pared periclinal lisa, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema forma más de 20 estratos de células de paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres a cuatro estratos, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la hipodermis.

Córtex en dos regiones, la externa de parénquima clorofílico, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de diez estratos. El parénquima de reserva sin granos de almidón, células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias helicoidales y anulares. El floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes, poco floema colapsado. Contenidos minerales ausentes.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado entre los espacios intercelulares del córtex, formando un arco que agrupa a varios fascículos.

Xilema secundario en fascículos compuestos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los radios medulares poco desarrollados conformados de parénquima con paredes delgadas, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus schmiedickeanus

Sistema dérmico con cutícula estriada, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal lisa, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con células de paredes delgadas y colapsadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de dos a tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerado de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la región interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima largas, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de siete estratos. El parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células de mucilago. Haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos del tubo criboso y células acompañantes, el floema colapsado abundante. Sin contenidos minerales.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado entre los espacios intercelulares del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios ligeramente ondulados y los medulares presentes sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus schmiedickeanus subsp. *schwarzii*

Sistema dérmico con cutícula lisa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal sin papilas o papilosa, sin contenidos minerales. Estomas superficiales o hundidos.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con más de 16 estratos, los externos colapsados, células rectangulares con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. El parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales, con parénquima axial. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa y conglomerados de drusas.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado escaso entre los espacios intercelulares del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos arreglados en estratos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los medulares poco desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, con granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares y contenidos minerales tipo drusa.

Turbinicarpus subterraneus

Sistema dérmico con cutícula lisa y gruesa, epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal engrosada sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema conformando por más de 20 estratos celulares, con dos tipos celulares, el primero con células rectangulares de paredes delgadas, el segundo con células lignificadas de cinco a seis estratos.

Hipodermis colenquimatosa de dos estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo drusas concéntricas en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa diferenciada en clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de ocho estratos. El parénquima de reserva con granos de almidón, sin células de mucilago. Los haces corticales anficribales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Sin contenidos minerales.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado escaso.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha, vasos y conjuntos de fibras, las traqueidas de banda ancha se agrupan en pequeños parches, los vasos son más abundantes. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares poco desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, con granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus valdezianus

Sistema dérmico con cutícula lisa y gruesa, la epidermis uniestratificada, con células rectangulares, la pared periclinal delgada y sin papilas, sin contenidos minerales. Estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con células de paredes delgadas totalmente colapsadas. Sin ritidoma.

Hipodermis colenquimatosa de tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la hipodermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la región interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. El parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células con mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y en general el floema está colapsado. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, poco floema colapsado formando arcos sobre varios fascículos.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, formando pequeños grupos de vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios ligeramente

ondulados, angostándose hacia la zona medular, los medulares bien desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por células de parénquima sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares y contenidos minerales tipo drusa.

Turbinicarpus viereckii

Sistema dérmico con cutícula lisa y delgada, epidermis uniestratificada con células rectangulares, pared periclinal delgada y con papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de hasta 14 estratos de células rectangulares con paredes delgadas. Sin ritidoma

Hipodermis colenquimatosa dos a tres estratos celulares, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales de tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de tres estratos. El parénquima de reserva sin granos de almidón y células con mucilago abundantes. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, acumulando una gran cantidad floema colapsado entre los espacios intercelulares del córtex.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la zona medular, los medulares sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por células de parénquima con granos de almidón, células con mucilago presentes, sin haces medulares, ni contenidos minerales.

Turbinicarpus viereckii subsp. major

Sistema dérmico con cutícula lisa y gruesa, la epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal delgada, sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema con dos tipos de células, las primeras de paredes delgadas y colapsadas, alternándose con tres estratos de células lignificadas, el resto de células colapsadas con paredes delgadas.

Hipodermis colenquimatosa tres estratos, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo prismático y conglomerados de prismáticos en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima y la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo. El parénquima de reserva sin granos de almidón, células con mucilago abundantes. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso y las células acompañantes, floema colapsado. Contenidos minerales tipo drusa.

Floema secundario con elementos del tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado abundante sobre los fascículos.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, éstos últimos escasos. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los radios medulares poco desarrollados, sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, sin haces medulares, contenidos minerales tipo drusa.

Turbinicarpus zaragozae

Sistema dérmico con cutícula lisa y gruesa, la epidermis uniestratificada, con células rectangulares, pared periclinal engrosada y sin papilas, sin contenidos minerales, estomas superficiales.

Peridermis en la base del tallo, en parches de origen epidérmico, felógeno unidireccional, felema de seis estratos de células rectangulares con paredes delgadas. Sin ritidoma.

Hipodermis constituida de uno a tres estratos, interrumpida por cámaras subestomáticas, contenidos minerales tipo drusas concéntricas en el estrato subyacente a la epidermis.

Córtex en dos regiones, la externa con clorénquima, la interna con parénquima de reserva. Las células más externas del clorénquima rectangulares, formando hileras perpendiculares a la superficie del tallo, de cinco estratos. El parénquima de reserva sin granos de almidón, ni células de mucilago. Los haces corticales con crecimiento primario y secundario, el xilema con elementos traqueales de paredes secundarias anulares y helicoidales. El floema con elementos de tubo criboso, células acompañantes y floema colapsado. Sin contenidos minerales.

Floema secundario con elementos de tubo criboso y células acompañantes, floema colapsado poco desarrollado.

Xilema secundario en fascículos de traqueidas de banda ancha y vasos, estos últimos agrupados. Los radios secundarios y medulares no lignificados, los secundarios angostándose hacia la médula, los radios sin granos de almidón, ni contenidos minerales.

Médula constituida por parénquima, sin granos de almidón, células con mucilago ausentes, haces medulares presentes y contenidos minerales ausentes.