



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

**Evolución del xilema secundario y de la forma de  
crecimiento en Cacteeae (Cactaceae)**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

MONSERRAT VÁZQUEZ SÁNCHEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO  
COMITÉ TUTOR: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH  
DR. CÉSAR AUGUSTO DOMÍNGUEZ PÉREZ TEJADA

MÉXICO, D.F.

ENERO 2012



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

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

**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de octubre de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **VÁZQUEZ SÁNCHEZ MONSERRAT** con número de cuenta **97564933** con la tesis titulada: "Evolución del xilema secundario y de la forma de crecimiento en Cactaceae (Cactaceae)", realizada bajo la dirección de la **DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO**:

Presidente:	DRA. SUSANA AURORA MAGALLÓN PUEBLA
Vocal:	DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
Secretario:	DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
Suplente:	DR. PEDRO GUILLERMO ANGELES ALVAREZ
Suplente	DR. CÉSAR AUGUSTO DOMÍNGUEZ PÉREZ TEJADA

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 30 de noviembre de 2011.

*M. del Coro Arizmendi*  
**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
COORDINADORA DEL PROGRAMA

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

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al CONACyT por otorgar la beca para la realización de estudios de posgrado.

Este trabajo fue financiado con fondos del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), DGAPA, UNAM IN224307.

Agradezco a mi tutora, Dra. Teresa Terrazas Salgado y a los miembros de mi comité tutorial, Dra. Helga Ochoterena Booth y Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada por su apoyo durante mis estudios de posgrado.

## AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A la **Universidad Nacional Autónoma de México** por todo lo que representa para este país.

A mi profesora, Dra. Teresa Terrazas Salgado, por todos estos años de paciencia, gracias por la confianza, el apoyo y los consejos. Es usted una persona admirable y muy querida.

Al Dr. Salvador Arias, por todo su apoyo en el trabajo de campo y en la parte académica, pero sobre todo por su amistad.

A la Dra. Helga Ochoterena, por todas esas horas de trabajo y por sus consejos.

Al Dr. César Domínguez, por sus comentarios los cuales contribuyeron a enriquecer este trabajo.

A los miembros del jurado Dra. Susana Magallón, Dr. Guillermo Angeles y Dr. Salvador Arias, por la revisión crítica del presente manuscrito.

Rocío González por todo el apoyo que nos brindas, eres pieza fundamental en este posgrado.

A la Lic. Silvia Jaime, porque siempre estás ahí atendiendo mis peticiones de búsquedas bibliográficas, pero más te agradezco que me leas siempre que lo necesito.

Al Dr. Dennis Wm. Stevenson por su apoyo durante mi estancia de entrenamiento en el Laboratorio de Biología Molecular del Jardín Botánico de Nueva York, así como a todas las personas que en ese lugar me brindaron su apoyo e hicieron muy agradable mi estancia, Matt Sewell, Stella Silva, Alejandra Vasco, Natalia Pavón, Ya-Yi Huang, Todd Osmundson, Nestor Pérez, Thaís Imbassahy, Cecilia Acevedo y Michael Sundue.

Al Dr. Jon Rebman del Museo de Historia Natural de San Diego, por brindarme las facilidades para la revisión de ejemplares de herbario y del acervo donado por el Dr. G. Lindsay. A Kelly Henwood, Mary Alice Kessler-Butch, Jeannie Gregory-John y Karen Rich, por compartir su casa, alimentos y transportarme al museo.

Durante estos años en el Instituto de Biología fueron muchas las personas de las que siempre recibí apoyo o asesoría, agradezco enormemente a la M en C. Laura Márquez y Dr. Gerardo Salazar por brindarme las facilidades para iniciar mi trabajo en el laboratorio de Biología Molecular. A la Dra. Lidia Cabrera y la Biól. Patricia Rosas por compartir sus conocimientos en el laboratorio. Agradezco también las discusiones con los doctores Tanía Hernández y Arturo De Nova.

A la Biól. Dalia Grego por su apoyo en el trabajo de Botánica Estructural, por ser tan ordenada y ordenarme. Gracias por tu amistad Dalia.

Al M en C. Jorge Reyes, mi compañero de oficina por su apoyo y soporte técnico.

A los M en C. Daniel Sánchez y Lázaro Guevara por esas discusiones que contribuyeron a madurar ideas. Sin duda son personas a las que me gustaría tener siempre cerca, son ustedes excelentes amigos.

El departamento de diseño fue fundamental durante el desarrollo de este proyecto siempre tuvieron buen humor, dulces y apoyo incondicional, muchas gracias Lics. En D.G. Diana Martínez Almaguer y Julio Cesar Montero Rojas.

Finalmente agradezco a mi madre Loreto Sánchez Vargas por ser tan independiente. A mis "ocho" hermanos, todos ustedes son importantes en mi vida. A mis sobrinos todos (son demasiados) en especial a Emiliano, Fernanda y Paulina por sus sonrisas.

A los que ya eran parte de mi vida y las nuevas adquisiciones: Angélica Hernández y Miguelón (mis hermanitos, los quiero un buen, ustedes y su familia llegaron para quedarse), Eva Mendoza, Isidro Martínez, Maru Vega, Dalila Fragoso, Inés González, Mireya Fuentes, Gaby Ayala, Lislí Solís, Reyna Pacheco, Itzi Rivero, Carita Epihane, Fany y Beto, Virginia Padilla, Mis compañeros de IB Barbara Larrain, Celia Sanginés y mi vecino Rafael Lara, Alberto Cruz (Fauno) Gracias por su amistad.

A mi madre

## ÍNDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
<b>CAPÍTULO I. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae</b>	
<b>(Cactaceae, Cactoideae)</b>	7
Resumen	9
Abstract	9
Introducción	10
Materiales y metodos	14
Resultados	14
Discusión	15
Literatura citada	22
Apéndice	30
<b>CAPÍTULO II. Stem and wood allometric relationships in Cacteeae</b>	
<b>(Cactaceae)</b>	32
Abstract	34
Introduction	35
Materials and methods	37
Results	39
Discussion	41
Conclusions	47



References	48
Appendix	62

### **CAPÍTULO III. Molecular phylogeny of tribe Cactaeae (Cactaceae):**

<b>taxonomic implications</b>	63
Abstract	64
Introduction	65
Material and methods	68
Results	72
Discussion	74
References	91
Appendix	103

### **CAPÍTULO IV. Evolución del xilema secundario y de la forma de**

<b>crecimiento en Cactaeae (Cactaceae)</b>	109
Resumen	110
Introducción	110
Material y método	112
Resultados	114
Discusión	122
Conclusión	127
Literatura citada	128
Apéndice	144

## ÍNDICE DE CUADROS

### CAPÍTULO I.

Cuadro 1. Caracterización de las formas de crecimiento en algunas especies de la tribu Cacteeae.	27
--	----

### CAPÍTULO II

Table. 1. Summary of the species included, with growth form, plant size, type of tracheary elements present in the wood, and intrusive growth rations.	55
Table 2. Correlation coefficients for length and diameter of the three tracheary elements.	58

### CAPÍTULO III

Table 1. Genera recognized within the tribe Cacteeae.	100
Table 2. Summary of information obtained per marker.	101

## ÍNDICE DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

Figura 1. Hábito en algunas especies de Cactoideae.	28
Figura 2. Formas de crecimiento de algunas especies de Cacteeae.	29

### CAPÍTULO II

Figure 1. Diagrams of the four growth forms in Cacteeae.	59
Figure 2. Cacteeae woods traits in transverse sections and macerations.	60
Figure 3. Linear regressions of tracheary elements versus the log of the plant height.	61

### CAPÍTULO III

Figura. 1. The consensus tree of 372 equally parsimonious trees.	102
--	-----

### CAPÍTULO IV

Figura 1. Tejido epidérmico y fundamental en Cacteeae.	133
Figura 2. Rasgos de la médula en Cacteeae.	134
Figura 3. Madera en Cacteeae.	135
Figura 4. Contenidos minerales en Cacteeae.	136
Figura 5. Árbol de consenso de 2210 árboles igualmente parsimoniosos.	137
Figura 6. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para (A) Forma de crecimiento	

y <b>(B)</b> Disposición de los podarios.	138
Figura 7. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para <b>(A)</b> Forma de crecimiento y <b>(B)</b> Madera con fibras.	139
Figura 8. Reconstrucción de caracteres para <b>(A)</b> Hipodermis colenquimatosa y <b>(B)</b> CórteX.	140
Figura 9. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para <b>(A)</b> CórteX y <b>(B)</b> Médula esclerificada.	141
Figura 10. Reconstrucción de caracteres por parsimonia <b>(A)</b> Radios dilatados y <b>(B)</b> Médula esclerificada.	142
Figura 11. Reconstrucción de caracteres por parsimonia <b>(A)</b> Radios dilatados y <b>(B)</b> CórteX.	143

## Resumen

La tribu Cacteeae es un grupo monofilético, aunque la delimitación genérica (24-27 géneros) es todavía inestable. Esta tribu incluye especies con varias formas de crecimiento, de la que poco se sabe sobre las características de la madera y otros tejidos asociados. Con el objetivo de poner a prueba la monofilia de los géneros dentro de la tribu, con énfasis en *Ferocactus*, se realizó un análisis simultáneo con datos moleculares (*matK*, *rbcL*, *psbA-trnH*, *rpl16*, *trnL-F*) codificando gaps, inversiones y repeticiones simples, bajo el método de parsimonia. Además, se evaluó la forma de crecimiento y los tejidos vascular y fundamental. El análisis incluyó 135 especies pertenecientes a los 27 géneros presentes en México y reveló la monofilia de 17 de ellos. *Ferocactus* no es un género monofilético, tiene ancestría común con cinco géneros con quienes comparte como único carácter, la presencia de escamas en el pericarpelo. Se determinó que hay cuatro formas de crecimiento entre las especies de la tribu: cilíndrica, columnar, globosa y globosa-depremiada y que respecto a las características del xilema secundario, hay especies que presentan traqueidas de banda ancha (TBA) más tres combinaciones de fibras. El análisis de la evolución del xilema secundario y la forma de crecimiento dentro de la tribu, en un contexto filogenético, mostró que la condición más ancestral en la tribu Cacteeae corresponde a la forma de crecimiento globosa y el xilema secundario de posiblemente TBA. Dentro del clado principal de Cacteeae la forma de crecimiento predominante es cilíndrica con xilema secundario de TBA, mientras que las fibras aparecen principalmente en la forma de crecimiento columnar. Los caracteres coordinados, como TBA-tejido fundamental esclerificado o xilema fibroso-hipodermis colenquimatoso determinan la forma de crecimiento y ofrecen un marco de referencia para estudios fisiológicos y de biomecánica de los tallos.

## Abstract

The tribe Cacteeae is a monophyletic group, although the generic delimitation (24-27 genera) is still unstable. This tribe includes species with several growth forms and there is scarce knowledge about its wood and other tissues associated. In order to test the monophyly of the genera within the tribe with an emphasis on *Ferocactus*, we performed a simultaneous analysis with molecular data (*matK*, *rbcL*, *psbA-trnH*, *rpl16*, *trnL-F*) coding gaps, inversions and simple sequences repeat under parsimony method. In addition, we evaluated the growth form and the fundamental and vascular tissues. The analysis included 135 species belonging to 27 genera present in Mexico and revealed the monophyly of 17 of them. *Ferocactus* was not a monophyletic genus, but shared a common ancestry with five genera and share with them a single character, scales in the pericarpel present. It was determined that there are only four growth forms in the tribe, cylindrical, columnar, globose, and globose-depressed and that secondary xylem has wide band tracheids (WBT) and three combinations of fibers. The analysis of the secondary xylem and growth form evolution within the tribe, in a phylogenetic context, showed that the ancestral character state corresponds to the globose growth form and a secondary xylem with WBT. Within the core Cacteeae, the cylindrical growth form predominates as well as the WBT, whereas fibers are found mainly in the columnar growth form. The coordinate anatomical characters such as TBA-sclerified fundamental tissue or fibrous secondary xylem-collenchymatous hypodermis predict the growth form and are a framework for physiological and biomechanical studies of the stems.

## **Introducción general**

La familia Cactaceae históricamente se había clasificado en tres subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae (Schumann, 1898; Barthlott y Hunt, 1993). Sin embargo, el género *Maihuenia* tradicionalmente clasificado en Pereskioideae o de Opuntioideae, es ahora considerado como una subfamilia independiente (Fearn, 1996), y esto ha sido corroborado por análisis moleculares posteriores (Nyffeler, 2002, Wallace y Gibson, 2002; Crozier, 2004; Butterworth y Wallace, 2005; Hernández-Hernández et al., 2011). La subfamilia Cactoideae es la más diversa en su morfología, distribución geográfica y riqueza de especies, y representa un grupo monofilético con base en evidencias estructurales y moleculares (Wallace y Cota, 1996; Applequist y Wallace, 2002; Wallace y Gibson, 2002; Nyffeler, 2002; Terrazas y Arias, 2003; Hernández-Hernández et al., 2011). A la fecha, existen diferentes propuestas de clasificación tribal en Cactoideae (Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001; Hunt et al., 2006), sin embargo, los avances en estudios filogenéticos en la subfamilia solo permiten apoyar de forma consistente el origen monofilético de las tribus Cactaeae y Rhipsalideae (Butterworth et al., 2002; Nyffeler, 2002; Wallace y Gibson, 2002; Terrazas y Arias, 2003; Calvente et al., 2011).

La tribu Cactaeae incluye 24-27 géneros (Anderson, 2001; Guzmán et al., 2003) pero no todos son monofiléticos (Butterworth et al., 2002; Bárcenas et al., 2011; Vázquez-Sánchez et al., en rev.). Se ha señalado que las formas de crecimiento en Cactaeae son cespitosas, globosas, ligeramente cilíndricas o columnares cortas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001) siendo ésta una clasificación muy ambigua. Sobre la evolución de la forma de crecimiento se ha especulado que la forma globosa y con costillas es la condición más ancestral y globosa con

tubérculos es la más derivada en la tribu (Butterworth et al., 2002). Sin embargo, no se ha hecho un análisis de todas las formas de crecimiento presentes en la tribu Cactaceae.

La relación de la forma de crecimiento y las características de los tejidos, principalmente el fundamental y vascular se ha estudiado desde principios del siglo XX (Metcalf y Chalk, 1983). Por ejemplo, la proporción que ocupa el tejido fundamental en los tallos es lo que determina su succulencia (Gibson y Nobel, 1986; Niklas, 1992; Niklas et al, 1999, 2003; Mauseth, 2004). El tejido vascular en cactáceas ha sido propuesto como un modelo idóneo para realizar estudios de evolución, especialmente dentro de Cactaceae (Gibson, 1973). Por mucho tiempo, el xilema de Cactaceae fue descrito como exclusivamente monomorfo o de traqueidas de banda ancha (TBA) (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons, 1995; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998) y fibroso solo en *Echinocactus platyacanthus* (Mauseth y Plemons, 1995). Ahora sabemos que las fibras se presentan en más especies con diferentes formas de crecimiento (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011).

Con base en lo anterior, suponemos que las características del tejido fundamental (córtex y médula) y vascular con la presencia de más de un tipo de madera en los miembros de la tribu Cactaceae, están relacionados con los cambios asociados a la forma de crecimiento.

Para poner a prueba la hipótesis anterior, se plantearon los siguientes objetivos: (1) Caracterizar la forma de crecimiento de taxones representativos de la tribu Cactaceae. (2) Caracterizar el xilema secundario de taxones representativos de la tribu. (3) Generar secuencias de ADN para cinco marcadores y estimar las relaciones filogenéticas en la tribu. (4) Generar una matriz con datos estructurales y proponer una hipótesis sobre la evolución del xilema secundario y de la forma de crecimiento en la tribu Cactaceae.

Con la finalidad de responder a los objetivos planteados en esta investigación, en el capítulo I se discute el concepto de hábito y forma de crecimiento. Se caracterizan las formas de crecimiento en la tribu Cactaeae. En el capítulo II, se caracterizaron los elementos del xilema secundario y se realizó un estudio alométrico entre el tamaño, la forma de crecimiento y el tamaño de los elementos traqueales en 44 de taxones que representan las diferentes formas de crecimiento presentes en la tribu. En el capítulo III, se produjo una filogenia basada en datos moleculares de cinco marcadores de cloroplasto a través de un análisis de parsimonia. En el capítulo IV, se incorporaron los datos estructurales a la matriz de datos moleculares con la finalidad de conducir un análisis de parsimonia para hacer la interpretación de la evolución de caracteres.

#### **Literatura citada**

- Anderson E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland.
- Applequist W.L. y Wallace R.S. 2002. Deletions in the plastid *trnT-trnL* intergenic spacer define clades within Cactaceae subfamily Cactoideae. *Plant Systematics and Evolution* 231: 153-162.
- Bárcenas R.T., Yesson C. y Hawkins J.A. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27: 470-489
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H. 1991. Las Cactáceas de México. Vol. 2., 2ª. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Butterworth C.A. y Wallace R.S. 2005. Molecular phylogenetics of the leafy cactus genus *Pereskia* (Pereskioideae). *Systematic Botany* 30: 800-808.



- Butterworth C.A., Cota-Sanchez J.H. y Wallace R.S. 2002. Molecular systematics of tribe Cactaeae (Cactaceae: Cactoideae): a phylogeny based on *rpl16* intron sequence variation. *Systematic Botany* 27: 257-270.
- Calvente A. Zappi D.C., Forest F. y Lohmann L.G. 2011. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hatiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 456-468.
- Crozier B.S. 2004. Subfamilies of Cactaceae Juss., including Blossfeldioideae subfam. Nov. *Phytologia* 86: 52-64.
- Gibson A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65
- Gibson A.C. y Nobel P.S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- Guzmán U., Arias, S. y Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Fearn P.J. 1996. *A revision of the origins of the cactus family and the search for a system of classification*. Wimborne: privately published.
- Barthlott W. y Hunt D.R. 1993. Cactaceae, In: Kubitzki, K., Rohwer, J., Bittrich, V. (Eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants 2*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 161-197.
- Hernández-Hernández T., Hernández M.H., De-Nova J.A., Puente R., Eguiarte L.E., Magallón S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledonae). *American Journal of Botany* 98: 44-61.
- Hunt D.R., Taylor N.P. y Charles G. 2006. *The New Cactus Lexicon*. Remous Ltd., Mailborne Port.

- Mauseth J.D. y Plemons B.J. 1995 Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *American Journal of Botany* 82: 1199-1205.
- Mauseth J.D. y Plemons-Rodriguez B.J. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218.
- Metcalf C.R. y Chalk L. 1983 *Anatomy of Dicotyledons*, 2nd ed. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Niklas K.J. 1992. *Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Form and Function*. University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas K.J., Molina-Freaner F. y Tinoco-Ojanguren C. 1999. Biomechanics of the columnar cactus *Pachycereus pringlei*. *American Journal of Botany* 78: 1252-1259.
- Niklas K.J., Molina-Freaner F., Tinoco-Ojanguren C., Hogan Jr C.J. y Paolillo Jr D.J. 2003. On the mechanical properties of the rare endemic cactus *Stenocereus eruca* and the related species *S. gummosus*. *American Journal of Botany* 90: 663-674.
- Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationship in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany* 89: 312-326.
- Schumann K. 1898. *Gesamtbeschreibung der Kakteen (Monographia Cactacearum)*. J. Neumann, Neudamm.
- Terrazas T. y Arias, S. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Botanical Review* 68: 444-473.
- Vázquez-Sánchez M. y Terrazas T. 2011. Stem and wood allometric relationships in Cactaceae (Cactaceae). *Trees Structure and Function* 25: 755-767.
- Vázquez-Sánchez M., Terrazas T., Arias S. y Ochoterena H. (en rev.). Molecular phylogeny of tribe Cactaceae (Cactaceae): taxonomic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.

Wallace R.S. y Cota J.H. 1996. An intron loss in the chloroplast gene *rpoC1* supports a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Current Genetics* 29: 275-281.

Wallace R.S. y Gibson, A.C. 2002. Evolution and Systematics. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Berkeley, pp. 1-21.

## **CAPITULO I**

### **El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteae (Cactaceae, Cactoideae)**

**Sometido a: Boletín de la Sociedad Botánica de México**

**El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae)**

**Habit and growth form in the tribe Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae)**

Montserrat Vázquez-Sánchez<sup>1</sup>, Teresa Terrazas<sup>1</sup> y Salvador Arias<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Botánica y <sup>2</sup>Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional

Autónoma de México, Apdo. Postal 70-233, México 04510, D.F. México

Autor para correspondencia: M. en C. Monserrat Vázquez-Sánchez

monsevaz@ibiologia.unam.mx

**Cornisa: forma de crecimiento en Cacteeae**

## **Resumen**

Los términos forma de crecimiento y hábito se usan como sinónimos; sin embargo su asignación a las diferentes especies resulta problemática en algunos grupos taxonómicos debido a la diversidad morfológica y éste es el caso en Cactaceae, particularmente en la tribu Cacteeae de la subfamilia Cactoideae. La morfología del tallo de 102 especies (26 géneros) de Cacteeae se estudió con el objetivo de identificar el hábito y reconocer cuántas formas de crecimiento se presentan en la tribu; así como distinguir entre los conceptos de hábito y de forma de crecimiento para Cactaceae y discutir sus diferencias con los conceptos de forma de vida y arquitectura vegetal. Con base en las observaciones y mediciones para 102 especies de Cacteeae se reconocieron cuatro formas de crecimiento: cilíndrica, columnar, globosa y globosa-deprimida y el hábito arbustivo se puede asignar sin crear confusión a algunas especies. Las especies que son arbustos comúnmente tienen ramificación basítona pero algunas presentan mesótona y tienen cualquiera de las cuatro formas de crecimiento. Sugerimos el uso tanto de hábito como de forma de crecimiento para referirnos a los tallos de la tribu Cacteeae con la finalidad de evitar confusiones.

**Palabras clave:** arbusto, arquitectura, cilíndrica, columnar, forma de vida, globoso.

## **Abstract**

The terms “growth form” and “habit” are used as synonyms. However, their assignment to different species is problematic because of the morphological diversity present in some taxonomic groups, as is the case in Cactaceae, particularly in the tribe Cacteeae of the Cactoideae subfamily. Stem morphology was studied in 102 species (26 genera) of Cacteeae in order to identify the habit and to recognize how many growth forms occur in the tribe, as well to make a distinction between habit and growth form in Cactaceae, and to discuss their differences with the concepts of life form and plant architecture. Based on observations and measurements four

growth forms (cylindrical, columnar, globose, and globose-depressed) were recognized and a single habit (shrub) assigned to some species. The shrub species have basitonic branching but in some cases a mesotonic branching occurs and shrubs have any of the four growth forms. In order to avoid confusion, we suggest using the terms “habit” and “growth form” to refer at the stem forms in the Cacteeae tribe.

**Keywords:** architecture, columnar, cylindric, globose, life form, shrub.

## **Introducción**

El término hábito, del latín *habitus*, significa porte o aspecto exterior (Font Quer, 1977). Harris y Harris (2003) definen “hábito” como la apariencia general o modo de crecimiento de una planta. Para Judd *et al.* (2002) se trata de la apariencia general de una planta y consideran tres hábitos: (1) árbol (con un tronco bien definido), (2) arbusto (varias ramas que surgen en la posición basal y menos alto que un árbol), ambos con tejido leñoso (lignificados) y (3) hierba (tallos anuales no lignificados). Los términos “árbol”, “arbusto” y “hierba” son el antecedente más antiguo de clasificación propuesto por Teofrasto (300 A.C.) con base en la forma de las plantas (Díaz *et al.*, 2002).

“Forma de crecimiento” y “forma de vida” se han empleado como sinónimos de “hábito” al referirse a la forma de una planta (Moreno, 1984; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Pavón *et al.*, 2000). Sin embargo, el término “forma de vida” fue propuesto por Raunkiaer (1934) para clasificar a las plantas con base en la posición de las yemas u órganos de renuevo, de los cuales se desarrollarán nuevos brotes o nuevo follaje después de la época desfavorable. Ejemplos de formas de vida según Raunkiaer son “criptófita” y “geófito”, y estos términos tienen una connotación adaptativo-ecológica (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Por el contrario, “forma de crecimiento” describe el “diseño” o “figura” y la construcción de los individuos, junto con los

cambios que sufre a lo largo de su vida. Algunos autores, además de incluir en ella a las hierbas, los arbustos y los árboles, mencionan a las enredaderas y a las lianas, o bien únicamente se refieren a plantas erectas, rastreras o trepadoras. De acuerdo con el uso actual del lenguaje, los conceptos de hábito y la forma de crecimiento no pueden separarse en la mayoría de los grupos taxonómicos. Un concepto más amplio es el de “arquitectura vegetal”, el cual considera cuatro aspectos con base en el reconocimiento de las unidades de construcción: el tipo de crecimiento (rítmico o continuo), el patrón de ramificación (monopodial o simpodial), la diferenciación morfológica de los ejes (ortótropa o plagiótropa) y la posición de las estructuras sexuales (terminal o lateral) para asignar un modelo (Barthélémy y Caraglio, 2007; Bell y Bryan, 2008). Estos atributos del estudio arquitectónico pueden ser aplicados a cualquier planta, ya sea que se trate de un árbol, un arbusto, una hierba o una liana (Hallé *et al.*, 1978).

Los miembros de la familia Cactaceae se caracterizan por la peculiar morfología del tallo, sin embargo su hábito también es referido como hábito de crecimiento (Kaplan, 2001) o forma de crecimiento (Buxbaum, 1950; Bravo-Hollis, 1978; Rauh, 1979; Anderson, 2001). En sentido estricto se puede considerar que en la familia Cactaceae hay dos hábitos: árbol y arbusto. Por ejemplo, en la subfamilia Cactoideae se presentan las modificaciones más evidentes de los tallos; cuando el hábito corresponde a un árbol sin ramas es llamado columnar y cuando ramifica es referido como candelabriforme. Cuando ramifica existe un tronco distintivo con ramas ortotrópicas (verticales) y paralelas entre sí como en *Pachycereus weberi* (J.M.Coult.) Backeb. (Figura 1A) o *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Backeb.; la ramificación se simplifica como en *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose (Figura 1B), hasta desaparecer como en *Cephalocereus columna-trajani* (Karw. ex Pfeiff.) K.Schum. y *Stephanocereus leucostele* (Gürke) A.Berg. (Figura 1C). En estas dos últimas especies se adquiere la forma de crecimiento



columnar (Buxbaum, 1950; Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001), pero el hábito sigue siendo árbol.

El tipo de ramificación en Cactaceae puede ser acrótona cuando las ramas aparecen cercanas al ápice del tronco principal como sucede en *Browningia candelaris* Britton & Rose (Figura 1D) (Bravo-Hollis, 1978), dicótoma cuando el meristemo apical se divide en dos como en *Hatiora* y *Rhipsalis* (Anderson, 2001), mesótoma si de un tronco bien definido salen ramas que se van ramificando sucesivamente hasta formar una copa amplia como en *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console (Figura 1E), *Polaskia chichipe* (Gosselin) Backeb. o *Pereskia guamacho* F.A.C.Weber o ser basítoma si las ramas surgen desde la base como en *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff. (Figura 1F). Las especies con ramificación acrótona o mesótoma corresponderían a árboles, sin importar la altura de las plantas, mientras que cuando la ramificación es basítoma corresponderían a arbustos.

En plantas de hábito arbustivo todas las ramas surgen cerca del nivel del suelo (ramificación basítoma) como en *Leptocereus quadricostatus* (Bello) Britton & Rose, *Neoraimondia arequipensis* (Meyen) Backeb. o *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. (Figura 1G). En las plantas con hábito arbustivo, las ramas pueden ser decumbentes como en *Peniocereus greggii* (Engelmann) Britton & Rose o *S. gummosus* (Brandege) A.C.Gibson & K.E.Horak (Figura 1H), postradas como en *Haageocereus albispinus* (Akers) Backeb. y *S. eruca* (Brandege) A.C.Gibson & K.E.Horak (Figura 1I), especie cuyas ramas crecen tendidas sobre el suelo (Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001) o péndulas como en algunas especies de *Disocactus*, *Pfeiffera* y *Selenicereus* (Anderson, 2001). Cuando en la familia Cactaceae el hábito es arborescente o arbustivo como se ejemplificó en los párrafos anteriores, la asignación de estos términos no es difícil; sin embargo, hay tribus como Cacteae donde la asignación del hábito no es fácil.

En la tribu Cacteeae, motivo de este estudio, predominan los géneros con individuos de talla corta como *Aztekium* y *Mammillaria*, pero también hay géneros cuyos integrantes tienen alturas de más de 1 m como *Echinocactus* y *Ferocactus*, o son de tallas intermedias (20-30 cm) como *Escobaria*, *Neolloydia* y *Thelocactus*. ¿Podrían aplicarse los conceptos de hábito arbóreo (árbol) y herbáceo (hierba) a los miembros de la tribu?, ¿son algunos miembros de *Acharagma*, *Mammillaria* y *Thelocactus* arbustos? Anderson (2001) señala que en la tribu Cacteeae las formas de crecimiento son cespitosas, globosas, globoso-deprimidas o forma de barril. Algunas de las formas descritas por Anderson (2001), en sentido estricto, no podrían ser aplicadas a la forma de crecimiento en una cactácea; por ejemplo, la forma de crecimiento cespitosa. Cespitoso también se ha utilizado para otras familias como Aizoaceae y Crassulaceae (Eggli y Newton, 2004) con tallos suculentos. Este término entonces se refiere a la ramificación pero no a la forma de crecimiento, como puede notarse en las descripciones de Benson (1982) quien no utiliza la forma de crecimiento cespitosa. El otro término empleado en la literatura de cactáceas se refiere a la forma de crecimiento que en términos coloquiales se define como barril (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Gibson y Nobel 1986; Anderson 2001) y alude a una forma cilíndrica con las variantes subcilíndrica o ligeramente cilíndrica, ¿cuáles serían los términos a utilizar para evitar ambigüedad? Entonces, las preguntas a responder en este estudio fueron: ¿cuántas formas de crecimiento hay en Cacteeae?, ¿qué nombre deben recibir estas formas? Por lo tanto, nuestro objetivo fue caracterizar las formas de crecimiento dentro de la tribu Cacteeae, estableciendo una distinción entre los términos de hábito y de forma de crecimiento.

## **Materiales y métodos**

Se realizó una revisión exhaustiva de la literatura sobre las formas de crecimiento para los miembros de Cactaceae tanto en floras como en monografías y descripciones originales.

Para un total de 102 especies se hicieron observaciones y mediciones en campo, en las áreas de distribución natural de las especies y éstas se complementaron para algunas especies con observaciones en la colección del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Para cada especie, por lo menos tres individuos fueron medidos en su altura y diámetro para categorizar las formas de crecimiento. Como parte del estudio para caracterizar su anatomía vascular (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011; Terrazas, datos no publicados) se recolectaron entre una y tres plantas por especie, lo que permitió confirmar si el crecimiento era agregado (varios individuos creciendo juntos) y cuando el individuo ramificaba asignar el tipo de ramificación (basítona, mesótona, acrótona).

## **Resultados**

Con base en las observaciones y mediciones efectuadas, se establecieron cuatro formas de crecimiento para Cactaceae. (1) Globosa, si el tallo tiene aproximadamente la misma altura que diámetro (Figura 2A-C). Esta forma de crecimiento se presentó en 24% de las especies. (2) Globoso-deprimida, si el diámetro del tallo es mayor que su la altura y el eje vertical está comprimido (Figura 2D, E), se presentó en 26% de las especies. (3) Cilíndrica, crece más en altura que en diámetro, pero la altura no alcanza más del doble que su diámetro, se presentó en 41% de las especies estudiadas y es común en varios géneros (Figura 2F-H). (4) Columnar, si la altura de la planta es de más de dos, tres o más de cinco veces el tamaño de su diámetro (Figura 2I), se encontró solo en 9% de las especies. Las formas de crecimiento asignadas a las 102 especies de la tribu Cactaceae estudiadas se sintetizan en el Cuadro 1. La ramificación se presentó

en 12% de las especies estudiadas; ésta fue basítona en casi todas las especies y mesótona solo en *Mammillaria prolifera*.

## Discusión

A pesar de que se ha estudiado la arquitectura de los tallos en Cactaceae y ésta se señala como simple por tener pocas unidades de construcción (Loup, 1983), la delimitación de las formas de crecimiento no ha logrado consenso. Hunt (1989) considera en su concepto de hábito o forma de crecimiento aspectos no solo de la apariencia general de la planta, sino que incorpora una descripción total de la morfología (p. ej., presencia de hojas, posición de la aréola y número de costillas). Estas características no son comparables entre los diferentes miembros de la familia y podrían considerarse elementos de la arquitectura de cada especie (von Willert *et al.*, 1990; Barthélémy y Caraglio, 2007). Por su parte, Innes y Glass (1991) proponen ocho formas que resumen la propuesta de Hunt, creando subcategorías. Con base en nuestros resultados consideramos que para los miembros de la tribu Cactae se reconocen cuatro formas de crecimiento y un hábito.

**El hábito.** Tanto el término “árbol” como “arbusto” se han empleado para describir a los miembros de las cuatro subfamilias de Cactaceae: Cactoideae, Maihuenioideae, Opuntioideae y Pereskioideae (Leuenberger, 1986; Anderson, 2001; Taylor y Zappi, 2004; Edwards y Donoghue, 2006). Ambos hábitos tienen en común características como ser leñosos (con crecimiento secundario) y perennes, pero se diferencian en su altura y el tipo de ramificación (Font Quer, 1977; Hickey y King, 2000). Sin embargo, en la tribu Cactae (Cactoideae) a pesar de que todas sus especies tienen crecimiento secundario y son perennes, por su altura, regularmente menor a 1 m, no se les asigna el término de “árbol”, aunque sí existe la denominación de arbusto para aquellos géneros con especies que ramifican desde la base como *Acharagma*, *Coryphantha*,

*Ferocactus*, *Ortegocactus* y varias especies de *Mammillaria* y *Thelocactus*, que tienen formas de crecimiento diversas. Es importante mencionar que algunos autores asignan el término “hierba” o “hierba suculenta” a los miembros de Cactoideae con tallos cortos, globosos y suculentos (Kiesling, 1999; Kiesling *et al.*, 2008). Una hierba en sentido estricto es “una planta con tallos no lignificados o apenas lignificados (no leñosos) y que decae anualmente (raramente perenne) (Font Quer, 1977; Lincoln *et al.*, 1996). Los miembros de Cacteeae no cumplen con esta definición porque son plantas de lento crecimiento y de ciclo de vida relativamente largo (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), tienen abundante tejido secundario (> 60% de su volumen) en las especies de corta altura (Vazquez-Sánchez y Terrazas, 2011) y son perennes (longevas); por ello no es apropiado considerarlos hierbas.

Es común en la literatura de cactáceas encontrar el término “cespitoso” cuando tallos (ramas) pequeños surgen en la base de la planta como por ejemplo en *Coryphantha macromeris*, o en la parte media del tallo principal o de otra rama como en *Mammillaria prolifera* (Craig, 1989; Dicht y Lüthy, 2005). Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) usan el término para referirse a las cactáceas que son capaces de formar “nuevos brotes en la base o a los lados del tallo”. De acuerdo con Font Quer (1977), son plantas cespitosas aquellas que amacollan mucho, crecen muy próximas y llegan a cubrir extensiones más o menos grandes. En un pasto, el tallo puede ser erecto o decumbente, y lo más común es que los nuevos brotes de las ramas laterales emerjan del ápice de la hoja envainada. Gibson (2009) señala que el desarrollo de la arquitectura estolonífera y rizomatosa sucede cuando se rompe la punta del brote a través de la vaina, produciéndose así el crecimiento cespitoso. Nuestras observaciones de campo para los miembros de Cacteeae mostraron que las ramas nuevas comúnmente surgen de la base del tallo principal o de nuevas ramas, lo cual constituye un caso de ramificación basítona, pero no de un rizoma como sucede en un pasto, ya que en Cacteeae no se ha registrado este tipo de tallo. Consideramos que el término

adecuado para referirnos a plantas que tienen esta ramificación es hábito arbustivo. Sin embargo, en *Airampo* (Opuntioideae), *Corryocactus aureus* (Meyen) Hutchinson ex Buxb.

(Pachycereae-Cactoideae) y *Parodia ottonis* (Lehm.) N.P.Taylor (Notocactaceae-Cactoideae) hay ramificaciones laterales, que forman estolones y luego enraízan (Haustein, 1986) y por ello el uso de término “cepitoso” sí sería correcto para estas especies con estolones.

La ramificación mesótoma de algunas especies de *Mammillaria* como *M. prolifera*, en sentido estricto, correspondería a un árbol de talla corta; sin embargo, por su tamaño y cercanía de las nuevas ramas al suelo se le asigna el término arbusto. Un caso poco común corresponde a la formación de ramas por división del meristemo apical, generando dicotomía como en *Mammillaria morganiana* Tiegel, *M. muehlenpfordtii* Foerster, *M. parkinsonii* Ehrenb. y *M. perbella* Hildm. ex K.Schum. (Boke, 1976; Craig, 1989). Este tipo de división del meristemo apical también se presenta en varias especies de *Hatiora* y *Rhipsalis* (tribu Rhipsalideae) y difiere de la ramificación acrótona, en que las ramas surgen muy cerca del ápice pero de meristemas laterales.

**Forma de crecimiento.** Con base en nuestros resultados, las formas de crecimiento en Cactaceae se reducen a las cuatro figuras geométricas básicas de sus tallos. En general, sus tallos son simples y limitados a una sola unidad de construcción. Ésta se caracteriza por la abundancia de tejido primario -médula y córtex- (Kaplan y Groff, 1995) y la escasa acumulación de tejido vascular secundario (Altesor *et al.*, 1994; Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011). Además tienen crecimiento longitudinal indeterminado, el cual permanece activo hasta la muerte de la planta como lo señala Buxbaum (1950) para otras cactáceas, por lo que la forma final que adoptan está definida por su ritmo de crecimiento.

La forma de crecimiento globosa, denominada por Buxbaum (1950) como hábito globoso (forma de esfera, como en *Echinocactus grusonii*), ya se había reconocido como la forma

predominante en la tribu Cacteeae (Anderson, 2001). La forma de crecimiento globosa tiene un crecimiento terminal lento y el crecimiento lateral es rápido; una vez que se ha alcanzado el diámetro máximo el crecimiento en altura es muy lento (Buxbaum, 1950). Los individuos con forma de crecimiento globosa pueden encontrarse solitarios o agrupados dando la apariencia de colonias como en *Stenocactus crispatus* (Figura 2A). Otras especies como *Acharagma roseana* y *Ortegocactus macdougallii* mantienen la forma de crecimiento globosa y son arbustos por su ramas basítonas.

La forma de crecimiento referida como globoso-deprimida, es decir, aplastada o con el eje vertical menor que el diámetro del tallo, se caracteriza porque el incremento en diámetro sobrepasa al incremento en altura; se presenta en pocas especies y es la forma de crecimiento característica de las especies de *Ariocarpus*. Esta forma de crecimiento también ha sido referida por Anderson (2001) como geófito. Sin embargo, este término corresponde a una de las formas de vida propuestas por Raunkiaer (1934). Geófito se refiere a plantas cuyos bulbos u órganos de renuevo destinados a sobrevivir en la época desfavorable se sitúan bajo la superficie del suelo o del agua; la profundidad que tienen bajo la superficie varía entre especies (Raunkiaer, 1934). Los tallos y las raíces de muchas especies de Cacteeae tienen la capacidad de contraerse durante la época desfavorable, cuando la disponibilidad de agua es baja como recientemente fue demostrado por Garrett *et al.* (2010). Individuos que crecen al nivel del suelo como las especies de *Ariocarpus* o de *Astrophytum asterias*, pueden resistir sequías extremas debido a que su tejido fotosintético está rodeado de suelo que se mantiene mucho más caliente que la temperatura del aire (Geiger *et al.*, 2003). Durante el periodo más desfavorable, ninguna de las especies de la tribu Cacteeae aquí estudiadas y que crecen enterradas, forman nuevos brotes a partir de su tallo subterráneo. De acuerdo con nuestras observaciones, el uso del término geófito para referirse a la forma de crecimiento en una cactácea que crece a nivel del suelo es inadecuado. La condición

geófitas es en realidad una estrategia de supervivencia en muchas especies. Las plantas geófitas suculentas (en el sentido de Raunkiaer) persisten de un año al siguiente solo con una parte de sus órganos y lo hacen bajo el suelo, de modo que sobre la superficie se parecen a cualquier planta anual. La mayoría de las plantas suculentas en los desiertos tienen en la superficie su porción vegetativa, que puede no tener hojas (algunas Asclepiadaceae, Cactaceae y algunas Euphorbiaceae) o tener hojas perennes o caducas (von Willert *et al.*, 1990). Sin embargo, esta estrategia de supervivencia no refleja la forma de crecimiento de un tallo.

Cuando los tallos crecen más en altura que en diámetro se origina la forma cilíndrica y es ésta la forma de crecimiento predominante en la tribu Cactaeae. En la literatura, a la forma cilíndrica aquí propuesta se le puede encontrar también bajo los términos columnar corta o forma de barril (Gibson y Nobel, 1986; Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001). Sin embargo, con fines comparativos recomendamos usar la forma de crecimiento cilíndrica. La característica de esta forma de crecimiento es el incremento rápido en longitud durante los primeros años; una vez que alcanza su diámetro máximo la planta puede seguir creciendo lentamente e indeterminadamente, manteniendo la misma proporción en su forma.

La forma de crecimiento de las plantas cuyos tallos alcanzan una altura de más de dos veces su diámetro se definió como columnar. Esta forma de crecimiento se presentó en solo nueve de las 102 especies, entre ellas *Echinocactus platyacanthus* y varias especies de *Ferocactus* como *F. peninsulae* y *F. townsendianus*. La mayoría de las especies con esta forma de crecimiento son monopódicas, excepto *F. pilosus* que tiene ramificación basítona. Esta última especie es un arbusto, sin importar su altura, por su ramificación basítona.

**Forma de crecimiento en el ciclo de vida y con su entorno.** Las diferentes formas de crecimiento que observamos en Cactaeae corresponden a figuras geométricas comunes. La evolución de la morfología de una cactácea seguramente es el resultado de un proceso de



selección natural que ha operado para minimizar la ramificación (Price y Enquist, 2006). Sin embargo, debido al crecimiento lento que presentan los miembros de Cactaceae podemos encontrar una serie de transformaciones que pueden ser explicadas a la luz de la heterocronía. La heterocronía, definida por Gould (1977) como la evolución a través de cambios en las tasas de crecimiento o desarrollo, puede producirse por aceleración o retraso del crecimiento (neotenia). La neotenia ha sido utilizada para explicar la variación morfológica en el género *Sclerocactus*. Porter *et al.* (2000) señalan que los tallos juveniles o neoténicos de *Sclerocactus* son globoso-deprimidos, mientras que la forma de crecimiento típica de algunas especies en el género es la cilíndrica. Además, sugieren que la neotenia en *Sclerocactus* se ha adquirido por lo menos en tres ocasiones en forma independiente. En muchas de las especies que aquí se estudiaron, las plantas alcanzan la forma de crecimiento característica incluso después de varios eventos reproductivos. Por ello, la neotenia podría estar presente en otras especies como es el caso de *Astrophytum myriostigma*, que en sus primeros eventos reproductivos guarda la misma proporción en altura y diámetro, pero en la mayoría de los individuos adultos son cilíndricos. Por lo tanto, se consideran necesarios estudios de campo en los que se identifique la heterocronía y ésta se interprete a la luz de la filogenia de Cactaceae.

La forma de crecimiento se puede modificar como una respuesta al entorno con ciertos límites ya que está fijada genéticamente (von Willert *et al.*, 1990; Barthélémy y Caraglio, 2007). Por ejemplo, el diámetro de los tallos puede verse afectado por la temperatura o bien las ramas pueden alargarse en áreas donde la vegetación circundante es alta (Racine y Downhower, 1974; Nobel, 1988; Cody, 1986, 1991; Cornejo y Simpson, 1997). En Cactaceae, si la vegetación circundante es más alta puede llevar a que las nuevas ramas que originalmente son globosas se incrementen en longitud hasta tener apariencia cilíndrica, como lo ejemplifican algunas especies de *Coryphantha* y *Mammillaria*. Para determinar la forma de crecimiento es necesario entonces

tomar en cuenta diferentes factores tanto intrínsecos como extrínsecos de las especies para hacer una correcta caracterización de su forma de crecimiento.

Concluimos que los términos de hábito y de forma de crecimiento no son sinónimos para los miembros de Cactaceae y es necesario usarlos de manera adecuada para evitar confusiones. En este sentido, se puede hacer la siguiente distinción: el hábito describe el aspecto exterior de la planta, si es que se trata de un árbol, un arbusto o una hierba, de acuerdo al concepto de Font Quer (1977); mientras que la forma de crecimiento describe la figura geométrica de los individuos. En la tribu Cactaceae, debido a que todas las especies son longevas (perennes) y a la presencia de crecimiento secundario no hay hierbas pero sí árboles y arbustos. El uso de ambos términos en Cactaceae crea confusión al compararlo con otros miembros de Cactaceae u otras dicotiledóneas, excepto en algunas especies que por su ramificación son arbustos típicos. Sugerimos el uso de las cuatro formas de crecimiento (globosa, globosa-deprimida, cilíndrica, columnar) aquí propuestas para referirnos a los tallos de Cactaceae. El empleo de estos términos permitirá entender su evolución al incorporarse a los análisis de parsimonia.

### **Agradecimientos**

Se agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca para realizar estudios de doctorado a MVS (41991), al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA, UNAM) por el apoyo a TT (proyecto IN224307), a David Aquino García y Bárbara Larrain por algunas fotografías de campo y a Julio César Montero por diseño gráfico.

## Literatura citada

- Altesor A., Silva C. y Ezcurra E. 1994. Allometric neoteny and the evolution of succulence in cacti. *Botanical Journal of the Linnean Society* **114**:283-292.
- Anderson E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland.
- Barthélémy D. y Caraglio Y. 2007. Plant architectural: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99**:375-407.
- Barthlott W. y Hunt D.R. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki K. Ed. *The Families and Genera of Vascular Plants*, pp. 161-197, Springer-Verlag, Berlín.
- Bell A.D. y Bryan A. 2008. *Plant Form: An illustrated guide to flowering plant morphology*. Timber Press, Portland.
- Benson L. 1982. *The Cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press, Stanford.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. III Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Boke N.H. 1976. Dichotomous branching in *Mammillaria* (Cactaceae). *American Journal of Botany* **63**:1380-1384.
- Buxbaum F. 1950. *Morphology of Cacti. Section I. Roots and Stems*. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Cody M.L. 1984. Distribution and morphology of columnar cacti in tropical deciduous woodland, Jalisco, Mexico. *Vegetatio* **66**:137-146.
- Cody M.L. 1986. Spacing patterns in Mojave Desert plant communities: near- neighbor analyses. *Journal of Arid Environments* **11**:199-217.
- Cody M.L. 1991. Niche theory and plant growth form. *Vegetatio* **97**:39-55.

- Cornejo D.O. y Simpson B.B. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (tribe Pachycereae). *American Journal Botany* **84**:1482-1501.
- Craig R.T. 1989. *The Mammillaria Handbook*. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Díaz S., Gurvich D.E., Pérez-Harguindeguy S. y Cabido M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **37**:135-140.
- Dicht R.F. y Lüthy A.D. 2005. *Coryphantha: Cacti of Mexico and Southern USA*. Springer Verlag, Berlín.
- Edwards E.J. y Donoghue M.J. 2006. *Pereskia* and the origin of the cactus life form. *American Naturalist* **167**:777-793.
- Eggl U. y Newton E. 2004. *Etymological Dictionary of Succulent Plant Names*. Springer Verlag, Berlín.
- Font Quer P. 1977. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor, Barcelona.
- Garrett T.Y., Huynh C-V. y North G.B. 2010. Root contraction helps protect the “living rock” cactus *Ariocarpus fissuratus* from lethal high temperatures when growing in rocky soil. *American Journal of Botany* **97**:1951-1960.
- Geiger R., Aron R.H. y Todhunter P. 2003. *The Climate near the Ground*. 6a. ed. Rowman and Littlefield Publishers, Nueva York.
- Gibson A.C. y Nobel P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- Gibson J.D. 2009. *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press, Nueva York.
- Godínez-Álvarez H., Valverde T. y Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**:173-203.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Bellknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

- Guzmán U., Arias S. y Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. y Tomlinson P.B. 1978. *Tropical Trees and Forest*. Springer-Verlag, Berlín.
- Harris J. G. y Harris. M.W. 2003. *Plant Identification Terminology. An Illustrated Glossary*. 2ed. Spring Lake Publishing, Payson.
- Hickey M. y King C. 2000. *The Cambridge Illustrated Glossary of Botanical Terms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Holmgren P.K., Keuken W. y Schofield E.K. 2001. *Index Herbariorum*. International Association for Plant Taxonomy. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Hunt D.R. 1989. LVII. Cactaceae. En: The European Garden Flora Committee Eds. *The European Garden Flora*, Vol. 3, pp. 202-301, Cambridge University Press, Cambridge.
- Innes C. y Glass C. 1991. *Cacti*. Portland House, Nueva York.
- Judd W.S., C.S. Campbell, E.A. Kellogg y P.F. Stevens. 2002. *Plant Systematics a Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Kaplan D.R. 2001. The science of plant morphology: Definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany* **88**:1711-1741.
- Kaplan D.R. y Groff P.A. 1995. Developmental themes in vascular plants: functional and evolutionary significance. En: Hoch P.C. y Stephenson A.J. Eds. *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics*, pp. 111-145, Missouri Botanical Garden, St. Louis.

- Kiesling R. 1999. Cactaceae, catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina II. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 74:423-489.
- Kiesling R., Faundez L., Larocca J. y Albesiano S.A. 2008. Cactaceae. En: Zuloaga F.O., Morrone O. y Belgrano M. Eds. *Catálogo de la Plantas Vasculares del Cono Sur de Sudamérica*, pp. 1715-1830, Missouri Botanical Garden Press, San Luis.
- Leuenberger B.E. 1986. *Pereskia* (Cactaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 41:1-141.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A. y Clark P.F. 1996. *Diccionario de Ecología, Evolución y Taxonomía*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Loup C. 1993. Premières données sur l'architecture des Cactaceae. Diplôme d'études, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 39 pp.
- Moreno N.P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Compañía Editorial Continental S.A. de C.V., México, D.F.
- Mueller-Dombois D. y Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Nobel P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Pavón N.P., Hernández-Trejo H. y Rico-Gray V. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science* 11:39-42.
- Porter J.M., Kinney M.S. y Heil K.D. 2000. Relationship between *Sclerocactus* and *Toumeyia* (Cactaceae) based on chloroplast *trnL-trnF* sequences. *Haseltonia* 7:8-23.

- Price C.A. y Enquist B.J. 2006. Scaling of mass and morphology in plants with minimal branching: an extension of the WBE model. *Functional Ecology* **20**:11-20.
- Racine, C.H. y Downhower. J.F. 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* in the Galápagos Island. *Biotropica* **6**:175-186.
- Rauh R. 1979. *Kakteen an ihren Standorten*. Verlag Paul Parey, Berlín-Hamburgo.
- Raunkiaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press, Oxford.
- Taylor N. y Zappi D. 2004. *Cacti of Eastern Brazil*. The Royal Botanical Gardens, Kew.
- Vázquez-Sánchez M. y Terrazas T. 2011. Stem and wood allometric relationships in Cactaceae (Cactaceae) *Trees* **25**:755-767.
- von Willert D. J., Eller B. M., Werger M. J. A. y Brinckmann E. 1990. Desert succulents and their life strategies. *Vegetatio* **90**:133-143.

Cuadro 1. Caracterización de las formas de crecimiento en algunas especies de la tribu Cacteeae.

Nombres aceptados por Guzmán et al. (2003)

Especie	Forma de crecimiento	Especie	Forma de crecimiento
<i>Acharagma aguirreana</i>	globosa	<i>Ferocactus reppenhagenii</i>	cilíndrica
<i>Acharagma roseana</i>	cilíndrica	<i>Ferocactus robustus</i>	cilíndrica
<i>Ariocarpus agavoides</i>	globosa depresa	<i>Ferocactus townsendianus</i>	cilíndrica
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	globosa depresa	<i>Ferocactus viridescens</i>	globosa
<i>Ariocarpus kotschybeyanus</i>	globosa depresa	<i>Ferocactus wislizenii</i>	columnar
<i>Ariocarpus retusus</i>	globosa depresa	<i>Ferocactus wislizenii</i> subsp. <i>herreriae</i>	columnar
<i>Ariocarpus retusus</i> subsp. <i>trigonus</i>	globosa depresa	<i>Geohintonia mexicana</i>	globosa
<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	globosa depresa	<i>Glandulicactus crassihamathus</i>	globosa
<i>Astrophytum asterias</i>	globosa depresa	<i>Glandulicactus uncinatus</i>	cilíndrica
<i>Astrophytum capricorne</i>	cilíndrica	<i>Leuchtenbergia principis</i>	cilíndrica
<i>Astrophytum myriostigma</i>	cilíndrica	<i>Lophophora diffusa</i>	globosa depresa
<i>Astrophytum ornatum</i>	cilíndrica	<i>Lophophora williamsii</i>	globosa depresa
<i>Aztekium ritteri</i>	globosa depresa	<i>Mammillaria albilanata</i>	cilíndrica
<i>Cochemiea halei</i>	cilíndrica	<i>Mammillaria compressa</i>	globosa
<i>Cochemiea poselgeri</i>	cilíndrica	<i>Mammillaria elongata</i>	cilíndrica
<i>Coryphantha cornifera</i>	globosa	<i>Mammillaria heyderi</i>	globosa depresa
<i>Coryphantha erecta</i>	cilíndrica	<i>Mammillaria lenta</i>	cilíndrica
<i>Coryphantha georgii</i>	cilíndrica	<i>Mammillaria prolifera</i>	cilíndrica
<i>Coryphantha macromeris</i>	cilíndrica	<i>Mammillaria scrippsiana</i>	globosa
<i>Coryphantha potosiana</i>	globosa	<i>Mammillaria senilis</i>	cilíndrica
<i>Digitostigma caput-medusae</i>	cilíndrica	<i>Mammillaria uncinata</i>	globosa depresa
<i>Echinocactus grusonii</i>	globosa	<i>Mammillaria winterae</i>	globosa depresa
<i>Echinocactus horizontalis</i>	globosa depresa	<i>Mammillaria zephyranthoides</i>	globosa depresa
<i>Echinocactus parryi</i>	cilíndrica	<i>Mammilloidia candida</i>	cilíndrica
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	columnar	<i>Neolloydia conoidea</i>	cilíndrica
<i>Echinocactus texensis</i>	globosa depresa	<i>Obregonia denegri</i>	globosa depresa
<i>Echinomastus intertextus</i>	cilíndrica	<i>Ortegocactus macdougallii</i>	globosa
<i>Echinomastus mariposensis</i>	cilíndrica	<i>Pelecypora aselliformis</i>	globosa depresa
<i>Echinomastus unguispinus</i>	cilíndrica	<i>Pelecypora strobiliformis</i>	globosa depresa
<i>Epithelantha micromeris</i>	globosa	<i>Sclerocactus scheeri</i>	globosa
<i>Escobaria dasycantha</i>	cilíndrica	<i>Stenocactus coptonogonus</i>	globosa depresa
<i>Escobaria laredoi</i>	globosa	<i>Stenocactus dichroacanthus</i>	globosa
<i>Escobaria missouriensis</i>	globosa depresa	<i>Stenocactus heteracanthus</i>	globosa
<i>Ferocactus alamosanus</i>	columnar	<i>Stenocactus multicosatus</i>	globosa depresa
<i>Ferocactus chrysacanthus</i>	columnar	<i>Stenocactus pentacanthus</i>	globosa
<i>Ferocactus cylindraceus</i>	columnar	<i>Stenocactus phyllacanthus</i>	globosa
<i>Ferocactus echidne</i>	globosa	<i>Strombocactus disciformis</i>	globosa
<i>Ferocactus Emoryi</i>	cilíndrica	<i>Thelocactus bicolor</i>	cilíndrica
<i>Ferocactus flavovirens</i>	cilíndrica	<i>Thelocactus conocheilus</i>	globosa
<i>Ferocactus fordii</i>	cilíndrica	<i>Thelocactus hastifer</i>	cilíndrica
<i>Ferocactus glaucescens</i>	globosa	<i>Thelocactus heterocromus</i>	globosa depresa
<i>Ferocactus gracilis</i>	columnar	<i>Thelocactus hexaedrophorus</i>	globosa depresa
<i>Ferocactus haematacanthus</i>	cilíndrica	<i>Thelocactus leucacanthus</i>	cilíndrica
<i>Ferocactus hamatacanthus</i>	cilíndrica	<i>Thelocactus rinconensis</i> subsp. <i>hintonii</i>	cilíndrica
<i>Ferocactus hirstii</i>	cilíndrica	<i>Thelocactus tulensis</i>	cilíndrica
<i>Ferocactus latispinus</i>	globosa depresa	<i>Turbincarpus beguinii</i>	cilíndrica
<i>Ferocactus macrodiscus</i>	globosa depresa	<i>Turbincarpus horripilus</i>	Cilíndrica
<i>Ferocactus peninsulae</i>	columnar	<i>Turbincarpus nieblae</i>	Globosa
<i>Ferocactus pilosus</i>	columnar	<i>Turbincarpus saueri</i> subsp. <i>knuthianus</i>	globosa
<i>Ferocactus rectispinus</i>	cilíndrica	<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i>	globosa depresa
<i>Ferocactus recurvus</i>	cilíndrica	<i>Turbincarpus valdezianus</i>	globosa



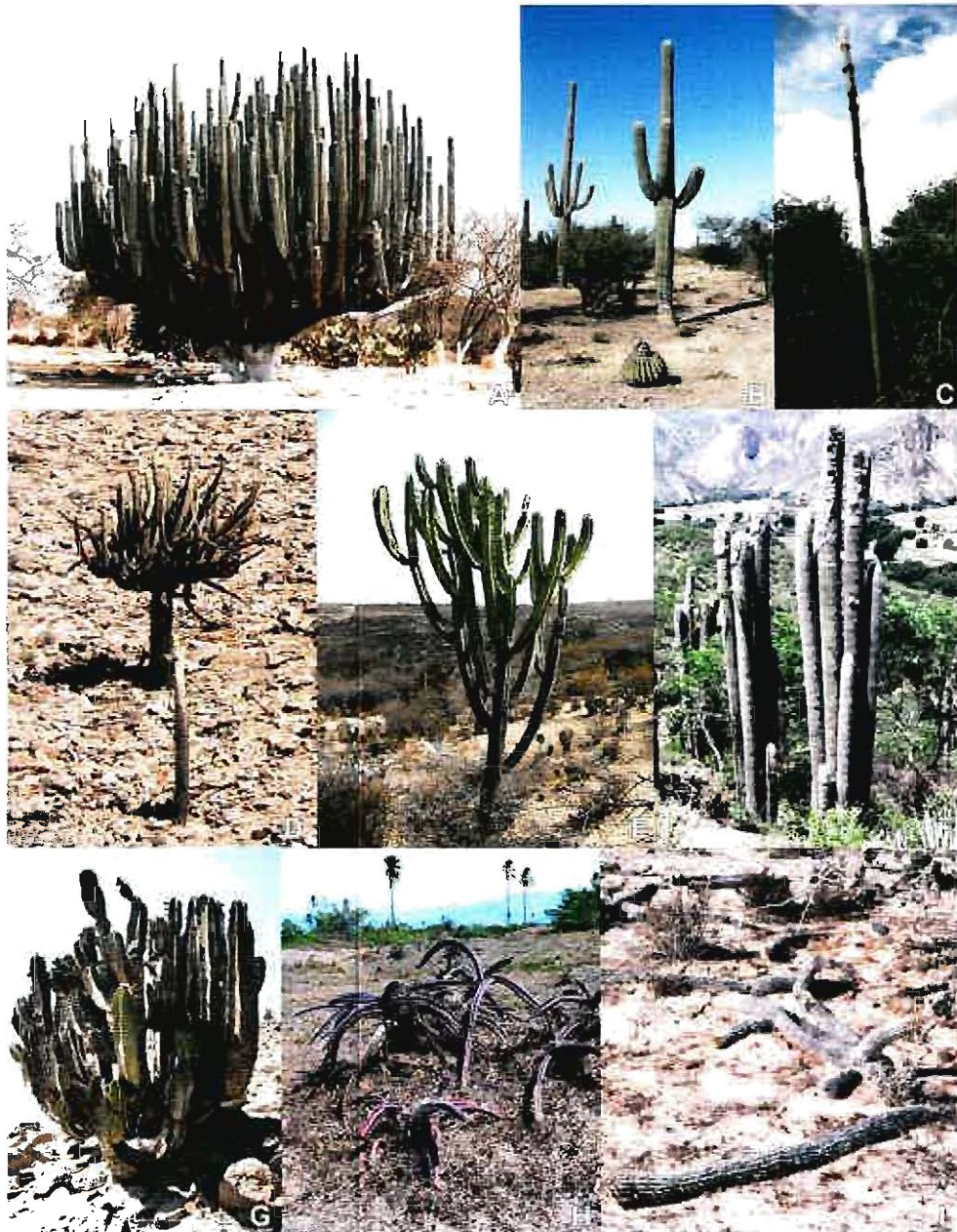


Figura 1. Hábito en algunas especies de Cactoideae. A. *Pachycereus weberi* (árbol). B. *Carnegiea gigantea* (árbol). C. *Stephanocereus leucostele* (árbol). D. *Browningea candelaris* (árbol). E. *M. geometrizzans* (árbol). F. *Cephalocereus senilis* (arbusto) G. *Neoraimondia arequipensis* (arbusto). H. *Stenocereus gummosus* (arbusto). I. *Stenocereus eruca* (arbusto).

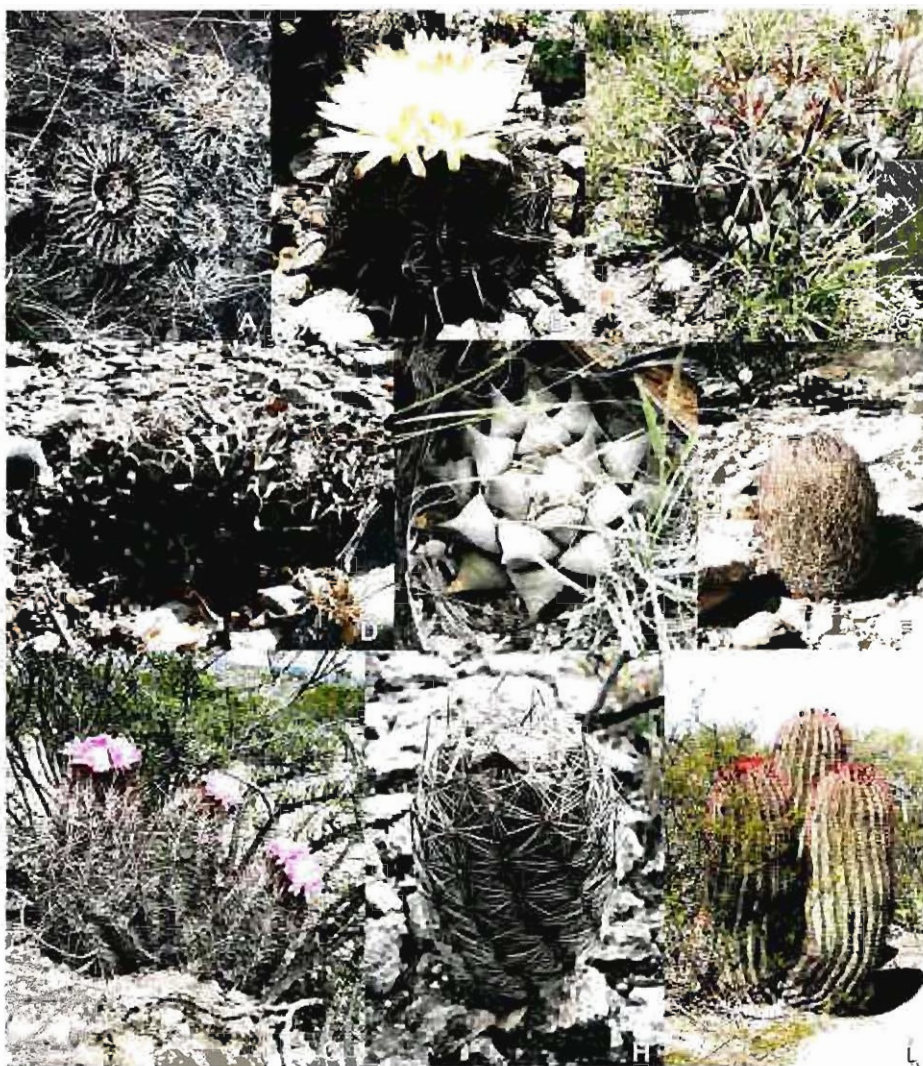


Figura 2. Formas de crecimiento de algunas especies de Cactaceae. A-C. Globosa. A. *Stenocactus crispatus*. B. *Coryphantha cornifera*. C. *Glandulicactus crassihamathus*. D, E. Globosa-deprimida. D. *Obregonia denegrii*. E. *Ariocarpus retusus*. F-H. Cilíndrica. F. *Echinomastus unguispinus*. G. *Thelocactus bicolor*. H. *Neolloydia conoidea*. I. Columnar I. *Ferocactus pilosus*.

Apéndice 1. Listado de las especies de Cacteeae estudiadas. En orden alfabético las especies con nombre y número de colector. Los ejemplares de respaldo están depositados en MEXU cuando no se menciona en texto, otros herbarios (acrónimos de acuerdo Holmgreen *et al.*, 2001) o el número de accesión del Jardín Botánico de la UNAM en seguida del colector.

*Acharagma aguirreana* (Glass & R.A.Foster) Glass, *S. Arias* 1459; *Acharagma roseana* (Boed.) E.F.Anderson, *C. Glass* 6443; *Ariocarpus agavoides* (Castañeda) E.F.Anderson, *H. Sánchez-Mejorada* 3628; *Ariocarpus fissuratus* (Engelm.) K.Schum., *S. Arias* 1727; *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K.Schum., *S. Arias* 1704; *Ariocarpus retusus* Scheidw., *S. Arias* 1720; *Ariocarpus retusus* subsp. *trigonus* (F.A.C.Weber) E.F.Anderson & Fitz Maurice, *S. Arias* 1993; *Ariocarpus scaphirostris* Boed., *H. Sánchez-Mejorada* 3721, *S. Arias* 1867; *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., *T. Terrazas* 852; *Astrophytum capricorne* (A.Dietr.) Britton & Rose, *T. Terrazas* 892; *Astrophytum myriostigma* Lem., *S. Arias* 1730; *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C.Weber ex Britton & Rose, *S. Arias* 1699b; *Aztekium ritterii* (Boed.) Boed., *S. Arias* 1868; *Cochemiea halei* (Brandege) Walton, *S. Arias* 1287; *Cochemiea posegeri* (Hildm.), *S. Arias* 1824; *Coryphantha georgii* (Scheidw.) Backeb., *T. Terrazas* 886; *Coryphantha cornifera* (DC.) Lem., *S. Arias* 1700; *Coryphantha erecta* (Lem.) Lem., *S. Arias* 1684; *Coryphantha macromeris* (Engelm.) Lem., *S. Arias* 1788; *Coryphantha potosiana* (Jacobi) Glass & R.A.Foster, *U. Guzmán* 2771; *Digitostigma caput-medusae* Velazco-Macias & M.Nevárez, *S. Arias* 1862; *Echinocactus grusonii* Hildm., *J.Z. Ortega s.n.*; *Echinocactus horizonthalonius* Lem., *S. Arias* 1691; *Echinocactus parryi* Engelm., *S. Arias* 1791, *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, *S. Arias* 1679; *Echinocactus texensis* Hopffer, *T. Terrazas* 851; *Echinomastus intertextus* (Engelm.) Britton & Rose, *S. Arias* 2032; *Echinomastus mariposensis* Hester, *T. Terrazas* 905; *Echinomastus unguispinus* (Engelm.) Britton & Rose, *S. Arias* 1902; *Epithelantha micromeris* (Engelm.) F.A.C.Weber ex Britton & Rose, *S. Arias* 1507; *Escobaria dasyacantha* (Engelm.) Britton & Rose, *S. Arias* 1955; *Escobaria laredoi* (Glass & R.A.Foster) N.P.Taylor, *S. Arias* 1951; *Escobaria missouriensis* (Sweet) D.R.Hunt subsp. *asperispina* (Boed.) N.P. Taylor, *S. Arias* 1945; *Ferocactus alamosanus* (Britton & Rose) Britton & Rose, *S. Arias* 1846; *Ferocactus chrysacanthus* subsp. *grandiflorus* (G.E.Linds.) N.P.Taylor, *S. Arias* 1816; *Ferocactus cylindraceus* (Engelm.) Orcutt, *S. Arias* 1808; *Ferocactus cylindraceus* subsp. *tortulispinus* (H.E.Gates) N.P.Taylor, *S. Arias* 1812; *Ferocactus echidne* (DC.) Britton & Rose, *S. Arias* 1682; *Ferocactus emoryi* (Engelm.) Orcutt, *S. Arias* 2013; *Ferocactus flavovirens* (Scheidw.) Britton & Rose, *JB C-12-6-21*; *Ferocactus fordii* (Orcutt) Britton & Rose, *S. Arias* 1809; *Ferocactus glaucescens* (DC.) Britton & Rose, *S. Arias* 1701; *Ferocactus gracilis* H.E.Gates, *S. Arias* 1810; *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo, *S. Arias* 1796; *Ferocactus hamatacanthus* (Muehlenpf.) Britton & Rose, *T. Terrazas* 828; *Ferocactus hystrix* (DC.) G.E.Linds., *S. Arias* 1675; *Ferocactus latispinus* (Haw.) Britton & Rose, *S. Arias* 1673; *Ferocactus macrodiscus* (Mart.) Britton & Rose, *S. Arias* 1798; *Ferocactus peninsulæ* (Engelm. ex F.A.C.Weber) Britton & Rose, *S. Arias* 1821; *Ferocactus pilosus* (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm., *T. Terrazas* 890; *Ferocactus rectispinus* (Engelm. ex J.M.Coult.) Britton & Rose, *S. Arias* 1822; *Ferocactus*

*recurvus* (Mill.) Y.Ito ex G.E.Linds., *S. Arias* 1794; *Ferocactus reppenhagenii* G.Unger, *H.J.Arreola* 1179, *IBUG*, *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose, *S. Arias* 1795; *Ferocactus townsendianus* Britton & Rose, *S. Arias* 1825; *Ferocactus viridescens* (Nutt. ex Torr. & A.Gray), *S. Arias* 1801; *Ferocactus wislizenii* (Engelm.) Britton & Rose, *S. Arias* 1789; *Ferocactus wislizenii* subsp. *herrerae* (J.G.Ortega) N.P.Taylor, *S. Arias* 1833; *Geohintonia mexicana* Glass & Fitz Maurice, *J. Reyes* 621; *Glandulicactus crassihamathus* (F.A.C.Weber) Backeb., *S. Arias* 1688; *Glandulicactus uncinatus* (Galeotti ex Pfeiff. & Otto), *S. Arias* 1899; *Leuchtenbergia principis* Hook., *H. Sánchez-Mejorada* 3826; *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, *S. Arias* 35, 1698, 1729; *Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J.M.Coult., *S. Arias* 1849; *Mammillaria albilanata* subsp. *tegelbergiana* (H.E.Gates ex G.E.Linds.), *S. Arias* 1641; *Mammillaria compressa* D.C., *T. Terrazas* 823; *Mammillaria elongata* DC., *S. Arias* 1697; *Mammillaria heyderi* Muehlenpf., *T. Terrazas* 829; *Mammillaria lenta* K.Brandege, *T. Terrazas* 907; *Mammillaria prolifera* (Mill.) Haw. *T. Terrazas* 884; *Mammillaria scrippsiana* (Britton & Rose) Orcutt, *S. Arias* 1886; *Mammillaria senilis* G.Lodd. ex Salm-Dyck, *S. Arias* 1890; *Mammillaria uncinata* Zucc. ex Pfeiff., *S. Arias* 1687, *Mammillaria winterae* Boed., *S. Arias* 1870; *Mammillaria zephyranthoides* Scheidw., *T. Terrazas* 887; *Mammilloidia candida* (Scheidw.) Buxb., *T. Terrazas* 885; *Neolloydia conoidea* (DC.) Britton & Rose, *S. Arias* 843; *Obregonia denegrii* Fric, Zivot & Prirode, *H. Sánchez-Mejorada* 3670; *Ortegocactus macdougallii* Alexander, *S. Arias* 483; *Pelecyphora aselliformis* C.Ehrenb., *H. Sánchez-Mejorada* 3610; *Pelecyphora strobiliformis* (Werderm.) Fric & Schelle, *H. Sánchez-Mejorada* 3844; *Sclerocactus scheeri* (Salm-Dyck) N.P.Taylor, *T. Terrazas* 903; *Stenocactus coptonogonus* (Lem.) A.Berger ex A.W.Hill, *U. Guzmán* 2770; *Stenocactus dichroacanthus* (Mart. ex Pfeiff.) A.Berger ex Backeb. & F.M.Knuth, *S. Arias* 1758; *Stenocactus heteracanthus* (Muehlenpf.) A.Berger ex A.W.Hill, *S. Arias* 1760; *Stenocactus multicostatus* (Hildm. ex K.Schum.) A.W.Hill, *S. Arias* 1774; *Stenocactus pentacanthus* (Lem.) A.Berger ex A.W.Hill, *T. Terrazas* 817; *Stenocactus phyllacanthus* (Mart. ex A.Dietr. & Otto) A.Berger ex A.W.Hill, *T. Terrazas* 835; *Strombocactus disciformis* (DC.) Britton & Rose, *S. Arias* 1738; *Thelocactus bicolor* (Galeotti ex Pfeiff.) Britton & Rose, *T. Terrazas* 895; *Thelocactus conothelos* (Regel & Klein) Backeb. & F.M.Knuth, *T. Terrazas* 844; *Thelocactus hastifer* (Werderm. & Boed.) F.M.Knuth, *S. Arias* 81; *Thelocactus heterochromus* (F.A.C.Weber) van Oosten, *S. Arias* 1898; *Thelocactus hexaedrophorus* (Lem.) Britton & Rose, *T. Terrazas* 883; *Thelocactus leucacanthus* (Zucc. ex Pfeiff.) Britton & Rose, *S. Arias* 1678; *Thelocactus rinconensis* subsp. *hintonii* Lüthy, *S. Arias* 1948; *Thelocactus tulensis* (Poselg.) Britton & Rose, *T. Terrazas* 842; *Turbinicarpus beguinii* (N.P.Taylor) Mosco & Zanovello, *S. Arias* 1854; *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác.John & Riha, J. M. Chalet 204; *Turbinicarpus nieblae* García-Mor., Mart.-Aval. & Bergm.Beck., *L.G. Martinez* 557; *Turbinicarpus saueri* (Boed.) Vác.John & Riha subsp. *knuthianus* (Boed.) Lüthy, *T. Terrazas* 882; *Turbinicarpus saueri* subsp. *ysabelae* (Schlange) Lüthy, *S. Arias* 1435A; *Turbinicarpus schmiedickeanus* subsp. *schwarzii* (Boed.) Buxb. & Backeb., *T. Terrazas* 820; *Turbinicarpus valdezianus* (H.Moeller) Glass & R.A.Foster, *S. Arias* 1853.

## **CAPITULO II**

### **Stem and wood allometric relationships in Cactaeae (Cactaceae)**

**Publicado en: Trees Structure and Function 2011. 25: 755-767**

## **Stem and wood allometric relationships in Cactaeae (Cactaceae)**

**Running title: wood allometric patterns in Cactaeae**

Montserrat Vázquez-Sánchez and Teresa Terrazas

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-233, México  
04510, D.F. México

Corresponding author

Teresa Terrazas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal  
70-233, México 04510, D.F. México. FAX 52(55)5550-1760 [tterrazas@ibiologia.unam.mx](mailto:tterrazas@ibiologia.unam.mx)

**Abstract.** Allometric relationships in organisms are considered a universal phenomenon. A positive scaling has been reported between stem size and cellular size of tracheary elements in wood of different vascular plants, but few studies have been carried out in slow-growing succulent plants. The aim of this study was to evaluate if a relationship exists between size, growth form and wood cell size among individual species of Cactaceae. Forty-four species belonging to 16 genera of the tribe Cactaceae with differing growth forms and sizes were studied. When analyzing plant size, we found a positive allometric scaling and the larger sized species showing a higher percentage of succulent tissue and less accumulation of wood tissue. The positive scaling found between plant size (height and diameter) and vessel elements and fiber length support the universality of the allometric relationship proposed for other vascular plants with non-succulent stems. Notably, wide-band tracheids do not scale with plant size or growth form. Succulence associated with narrow vessel elements with distinctive helical secondary walls and wide-band tracheids suggest they are the key adaptations to tolerate drought and provide support to the stems of most taxa in Cactaceae. Fibers do not have the primary role of giving mechanical support; therefore, we assume the scarce fibers in clusters represent reaction wood that, along with the fundamental tissue, maintains the vertical position and shape of those species growing in rocky cracks. Our results with species having short succulent stems support the universal theory of positive allometric scaling of vascular plants.

**Keywords:** allometry, Cactaceae, fiber length, growth forms, succulence, tracheary elements variation, vessel element length, wood scaling.

## Introduction

Wood variation has a great impact on the role that water transport, mechanical strength, and storage capacity plays in plant survival. Variation has been evaluated at different levels of complexity; one of them is the influence of plant's size on size and proportion of wood elements. From the early XXth century, the allometric relationship between the length of wood tracheary elements and vascular plant height has been evaluated (Bailey and Tupper 1918; Bailey 1920) to understand evolutionary trends. More recently, the positive allometric scaling between cellular size (length and diameter of fibers, tracheids, and vessel elements) and plant height has been confirmed, as well as the relationship between stem diameter and growth forms (Noshiro et al. 1995; Noshiro and Sukuki 2001; Sperry et al. 2006; Motomoura et al. 2007; Terrazas et al. 2008). Coomes et al. (2008) mentioned that taller plants have longer path lengths and wider vessels to maintain hydraulic conductivity, which may be also related to biomechanical constraints. However, most studies have focused on species with contrasting differences in size (1 m height up to 30 m height) related life cycles or growth forms; however, it is not known whether a positive scaling is maintained in groups where size differences are not so variable among their adults.

Within the Cactaceae family, the Cactoideae subfamily displays a wide diversity in growth forms and inhabits environments from the most mesic to the most xeric (Ortega-Baes et al. 2010). Nevertheless, the allometric relationships between the form and cellular size of tracheary elements (Niklas and Buchman 1994; Niklas et al. 1999) and plant size have been studied in few species (Gibson and Nobel 1986; Niklas et al. 2000; Arias and Terrazas 2001; Niklas et al. 2003; Terrazas and Loza-Cornejo 2003). Gibson and Nobel (1986) mentioned the existence of a positive scaling between fiber and vessel element lengths with different growth forms within the subfamily Cactoideae. At the genus level, this scaling was found in *Stenocereus*



only for vessel element and fiber lengths as well as vessel diameter and fiber wall thickness and plant size (Terrazas and Loza-Cornejo 2003), but at the species level, positive allometric scaling was not found in *Pachycereus pecten-aboriginum* for most characters except for vessel element length and ray height with plant size (Arias and Terrazas 2001). It is unknown whether the allometric relationship is maintained in plants of smaller sizes and different growth forms in the Cacteae tribe of Cactaceae.

In the Cacteae tribe, members such as *Lophophora*, *Strombocactus* and *Turbinicarpus* usually do not exceed 30 cm height; however, in a few genera such as *Echinocactus* and *Ferocactus*, plants of 1-m height are common. The Cacteae tribe has been recognized as monophyletic based on morphological and molecular data (Terrazas and Arias 2002; Butterworth et al. 2002; Nyffeler 2002). It is mainly distributed at the Chihuahuan desert with high species diversity and endemism (Hernández et al. 2001), but its distribution extends from northern South America up to northern Canada. Wood from Cacteae members has been described as nonfibrous with wide-band tracheids (Gibson 1973; Mauseth and Plemons 1995; Mauseth and Plemons-Rodríguez 1998), and the presence of dimorphic wood has been reported in *Echinocactus platyacanthus* (Mauseth and Plemons 1995). According to these authors, dimorphic wood occurs when wood morphogenesis changes with juvenile-adult transition from fibrous to parenchymatous wood or from parenchymatous to fibrous wood. The members of Cacteae are an ideal study system to evaluate positive scaling in plant size and whether a relationship exists between wood cells size and growth form and size, as reported for other taxa (Cumbie and Mertz 1962; Noshiro and Suzuki 2001; Motomura et al. 2007; Terrazas et al. 2008). If succulent plants have the same behavior as species with non-succulent stems, a greater cellular size will be present in plants of greater height. The aim of this study was to evaluate if a relationship exists

between size, growth form, and wood cell size among distinct, individual species of the Cactaceae tribe.

## **Materials and Methods**

**Sampling.** We selected species representing the range of sizes and growth forms in the Cactaceae tribe (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada 1991; Anderson 2001, Vázquez-Sánchez unpubl. data). Forty-four mature individuals at the reproductive stage representing 16 genera of Cactaceae (Appendix 1) were collected, and maximum heights and diameters were recorded. Volume was calculated through cylindrical, spherical or ellipsoid volume formulas depending on each individual growth form. Stem size proportion was calculated dividing the height by the maximum diameter. The whole collected plants, with the exception of two species, were carried to the laboratory where they were further sectioned. The two remaining species, *Echinocactus platyacanthus* and *Ferocactus pilosus*, were cut *in situ* into three segments 15 cm thick representing the basal, medium and apical regions of the stem. Based on growth form and height, a basal segment 0.5 to 2 cm thick was cut starting from root neck toward the apex for all collected samples. This basal segment was divided through the pith into two segments and fixed in formalin-alcohol-acetic acid (Ruzin 1999).

**Sample preparation.** For each sample, one of the half-segments described in the preceding section, including tissue from pith to epidermis, was cut using a rotary microtome via the paraffin-embedding procedure to get 20  $\mu\text{m}$  transverse sections (Loza-Cornejo and Terrazas 1996). *Ferocactus pilosus* samples were cut without embedding, to 40  $\mu\text{m}$  thick using a sliding microtome.

From the second half-segment, 1 or 2 fascicles from the vascular cylinder were used to obtain macerations. Wood segment 5 mm wide x 5 mm long close to vascular cambium were cut with disposable microtome blades. Each wood segment was placed in Eppendorf tubes with 2 ml

of acetic acid and peroxide (Ruzin 1999) and incubated at 56 °C for 30 min. The dissociated wood was washed and stained in toluidine blue (0.1% aqueous, Ruzin 1999).

**Light microscopy and measurements.** Macerations were temporarily mounted to measure length and diameter, including the wall, of each tracheary element (vessel elements, wide-band tracheids (WBTs), and fibers).

Fifty elements per cell type per individual plant were measured using an Olympus BX51 microscope and an image-analysis program (Image ProPlus version 6.1, Media Cybernetics 2006). The F/V ratio (fiber length/vessel element length) was calculated. Values greater than 2.6 are interpreted as extensive intrusive growth in fibers (Carlquist 2001). Using the same parameters as in the above ratio, the ratio between the WBT length (WBT) and the vessel element length (V) was calculated as a mean to evaluate whether intrusive growth occurred for WBTs. Transverse sections allowed us to characterize wood, especially the distribution vessels, WBTs, and fibers, as well as to measure the length of the vascular fascicles. Using the length of the vascular fascicles, we calculated the succulence proportion for each plant where succulence percentage = stem diameter – 2 vascular fascicle length/100.

**Statistical analysis.** Statistical analyses were carried out with the SAS statistical package (SAS Institute 2008). An exploratory analysis (univariate) allowed acknowledging variables adjusted to a normal distribution. Correlations of plant size (length and diameter) with cell size (length and diameter of vessel element, WBTs, and fibers) were calculated. Spearman-rank correlations were calculated for growth form, plant succulence percentages, conductivity, and flood rate with cell size.

A covariance analysis was conducted to eliminate the effect of species, and mean separations were analyzed using Tukey adjusted mean separation LSD (Least Significant Difference) to detect differences among growth forms. Two regression types were carried out,

simple and multiple logistic regressions. A simple regression was used to test whether cell size can be predicted by height, diameter, and volume. Based on the collinearity test, height, size proportion, xylem width, xylem proportion, stem volume, diameter of WBTs and vessels, and vessel element length were included as dependent variables, while four growth forms (Chapter I) was the independent variable in a multiple logistic regression.

## Results

### Stem

Based on stem maximum height and diameter, four growth forms were recognized (Table 1, Fig. 1). There were plants with semi-spherical stems, such as *Pelecyphora aselliformis* and *Turbinicarpus schmiedickeanus*, and wider than higher depressed-globose plants, such as *Echinocactus horzonthalonius* and *Ferocactus macrodiscus*. Other plants had higher than wider cylindrical stems, such as *Acharagma roseana* and *Coryphantha macromeris*, and columnar plants at least two times higher than wider, such as *Ferocactus pilosus*. A positive scaling for plant size was found ( $y=0.344+5.423x$ ;  $R^2=0.56$ ,  $N=44$ ). Furthermore, volume was positively associated with stem height ( $r_s=0.65$ ,  $p<0.0001$ ,  $N=44$ ) and stem diameter ( $r_s=0.86$ ,  $p<0.0001$ ,  $N=44$ ), but negatively associated with xylem proportion ( $r_s=-0.47$ ,  $p<0.002$ ,  $N=44$ ). Thus, species with greater volumes have a greater proportion of succulence and consequently less xylem (Table 1).

### Wood

Within the 44 species studied, only 10 had the three types of tracheary elements in the wood near vascular cambium, while 25 had WBTs and vessels exclusively. Wood of four species was considered fibrous since vessels were embedded in matrix of fibers (Table 1, Fig. 2). All species showed vessel elements with simple perforation plates and helical thickenings or

pseudoscalariform pits in lateral walls (Fig. 2B-E). Mean values for vessel element length varied from 97  $\mu\text{m}$  in *Coryphantha macromeris* to 333  $\mu\text{m}$  in *Echinocactus platyacanthus*. Fiber length ranged from 258  $\mu\text{m}$  in *Acharagma roseana* to 629  $\mu\text{m}$  in *Echinocactus platyacanthus*, and WBT length ranged from 125  $\mu\text{m}$  in *Pelecyphora aselliformis* to 329  $\mu\text{m}$  in *Astrophytum asterias*. The diameter of the three cell types were different; for example, vessel elements varied from 21  $\mu\text{m}$  in *Echinocactus parryi* to 57  $\mu\text{m}$  in *Ferocactus herrerae*, fibers ranged from 19  $\mu\text{m}$  in *Strombocactus disciformis* to 36  $\mu\text{m}$  in *Ferocactus macrodiscus*, and WBT ranged from 22  $\mu\text{m}$  in *Echinocactus parryi* to 47  $\mu\text{m}$  in *Lophophora diffusa*. The F/V values varied from 1.4 in *Ferocactus macrodiscus* to 3.9 in *Coryphantha erecta*, while WBT/V varied from 0.9 in *Thelocactus hexaedrophorus* to 1.5 in *Astrophytum asterias* (Table 1). Pearson correlations showed that the lengths of vessel element and WBT were strongly associated ( $r=0.88$ ), while others were significant with moderate values (Table 2).

Plant height, diameter, and volume were significantly associated with vessel element length ( $r=0.42$ ,  $P<0.005$ ;  $r=0.6631$ ,  $P<0.0001$ ;  $r=0.56$ ,  $P<0.0001$ ,  $N=44$ , respectively) and plant height and diameter with vessel element diameter ( $r=0.56$ ,  $P<0.0001$ ;  $r=0.48$ ,  $P<0.001$ ,  $N=44$ , respectively). The vessel element length differed among growth forms ( $P<0.002$ ), while all other cell size variables do not vary with growth form ( $P>0.05$ ).

Lengths of vessel element ( $R^2=0.17$ ,  $P<0.001$ ,  $N=44$ ) and fiber ( $R^2=0.34$ ,  $P<0.008$ ,  $N=19$ ) and vessel element diameter ( $R^2=0.32$ ,  $P<0.0001$ ,  $N=44$ ) were positively scaled with plant height (Fig. 3A-C). Fiber diameter ( $P>0.87$ ), WBT length ( $P>0.63$ ), and WBT diameter ( $P>0.44$ ) were not affected by the plant height (Fig. 3D-F). Significant regressions were also found between vessel element length ( $R^2=0.43$ ,  $P<0.0001$ ), fiber length ( $R^2=0.35$ ,  $P<0.007$ ) and vessel element diameter ( $R^2=0.23$ ,  $P<0.001$ ) against the plant's diameter. Growth form can be predicted ( $P=97.9$ , Sommer's D 0.96) by stem size proportion (Wald  $\chi^2=7.72$ ,  $P<0.005$ ), the

vessel element diameter (Wald  $\chi^2 = 4.06$ ,  $P < 0.04$ ), and the WBT diameter (Wald  $\chi^2 = 4.93$ ,  $P < 0.02$ ).

## Discussion

### Stem

The growth forms columnar, cylindrical, globose, or depressed-globose plants of the Cactaceae tribe corresponded mostly to those previously described (Buxbaum 1950; Gibson and Nobel 1986; Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada 1991; Anderson 2001). In agreement with Buxbaum (1950), growth forms are the result of meristem activity; therefore, stem growth depends on the relationship growth speed in length or in diameter. Growth forms in Cactaceae can be considered as geometrically simple because most of them are unbranched. Growth in height and diameter showed an allometric scaling similar to other angiosperms (Enquist 2002). Stem volume also showed an allometric scaling with height and diameter, suggesting the proportionality of a form is maintained. *Coryphantha cornifera*, *Ferocactus fordii*, *F. reppenhagenii*, and *Turbincarpus schmidickeanus* maintain a 1:1 proportion despite their different growth forms. Cylindrical and columnar growth forms and few species with globose growth forms showed values less than 1 and kept a 1:2 or 1:3 proportions but could reach up to 1:5 or 1:7 in *Acharagma roseana* and *Ferocactus pilosus*, respectively. Globose or depressed-globose growth forms maintained an almost 1:1 proportionality, with the exception of *Echinocactus horizonthalonius*, *Lophophora diffusa*, and *Thelocactus hexaedrophorus* (2:1) and *Ferocactus macrodiscus* (3:1).

## Wood

Our results confirmed the positive allometric behavior for cell tracheary elements except for WBT with stem height and stem diameter in Cactaceae. The positive scaling found in slow growth, succulent, and small-sized plants supports the universality of the allometric relationship between the length of vessel elements and fibers with plant size.

**Vessel elements.** Our results showed that vessel element length scaled positively with plant size (Fig. 3). In Cactaceae, such behavior is similar to the positive allometric relationships found in other taxa having tree or shrub-like growth forms, heights greater than 1.7 m, and non-succulent stems (Bailey and Tupper 1918; Bailey 1920; Cumbie and Mertz 1962; Noshiro and Suzuki 2001; Motomura et al. 2007; Terrazas et al. 2008). Our results were consistent with the few studies within the Cactaceae at different levels, for example subfamily (Gibson and Nobel 1986) or genus (Terrazas and Loza-Cornejo 2003), but not at the species level (Arias and Terrazas 2001). Data given for *Pereskia* (León 2002) and *Opuntia* (Gibson 1978) suggest a similar pattern although no correlation analyses were presented. Although a positive allometric relationship was found for the vessel element length in Cactaceae, the behavior of some species called our attention; for example, *Lophophora diffusa* individuals of nearly 3 cm in height possessed vessel elements of 234  $\mu\text{m}$  in length, while *Ferocactus pilosus* individuals 118 cm in height had vessel elements of 247  $\mu\text{m}$  in length. Both species are considered to be of slow growth; however, in the smaller-sized *L. diffusa*, slowly differentiating fusiform cells may reach greater lengths. A second possible explanation is that there is a strong phylogenetic signal, thus a larger number of members of each genus needs to be sampled to support this assertion.

The positive allometric relationship of the vessel element diameter with plant height and diameter was confirmed (Panshin and DeZeeuw 1980; Olson and Rosell 2006), and a positive allometric relationship between vessel element diameter and volume was reported for the first

time. Vessel element diameter in the studied species varied between 21  $\mu\text{m}$  and 57  $\mu\text{m}$  and was considered narrow (from extremely small to moderately small) compared with other species with a shrubby growth form (Metcalf and Chalk 1983; IAWA 1989). For Cactoideae, several authors mentioned that wider diameters are present in arborescent or shrub-like growth forms (Gibson 1973; Mauseth and Plemons 1995; Arias and Terrazas 2001; Terrazas and Loza-Cornejo 2003). We agree in considering the narrow vessels as an adaptive advantage for xeric environments, rendering the plant less vulnerable to cavitation (Gibson and Nobel 1986; Mauseth and Plemons-Rodríguez 1998; Yang et al. 2007). Notably few members of Cactaceae show vessel diameter greater than 50  $\mu\text{m}$  (Gibson, 1973; Mauseth and Plemons-Rodríguez, 1998; León, 2002; Terrazas and Loza-Cornejo, 2003). Probably there is a constraint due to the high cortical parenchymatization that appears to be evolutionary correlated with hydraulic values as reported for *Pereskia* (Edwards, 2006; Edwards and Diaz, 2006),

Our macerations allow us to identify that the narrow vessel elements in Cactaceae, in addition to showing simple perforation plates, they maintained the first-order helical framework of secondary wall (Fig. 2B-E) *sensu* Bierhorst and Zamora (1965). Moreover, in the Cactaceae tribe, a higher degree of succulence associated with these distinctive narrow vessel elements and abundant WBTs may be the key traits for its adaptation to drought because both are embedded in a water-rich parenchymatic environment that acts as a buffer. We do not know if WBTs act as buffer cells and contribute not only to store water but to move it.

**Fibers.** We found fibers in 19 of the 44 species studied. We may then conclude that fibers are more abundant in Cactaceae than previously reported (Gibson 1973; Mauseth and Plemons 1995). However, due to the abundance of fibers where vessels were embedded near the vascular cambium, only *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus herrerae*, *F. pilosus*, and *F. reppenhagenii* were considered as having fibrous wood. In other species, fibers can be scarce and



distributed near the vascular cambium as idioblasts or clusters (Fig. 2). Distinctively, close to fiber clusters, WBTs are present near the vascular cambium; therefore, vessels may or may not be surrounded by WBTs. In these species, vessel elements showed a reticulate secondary wall pattern suggesting that a higher proportion of secondary wall is accumulated in vessels elements (Fig. 2E) as the occurrence of WBTs is reduced fibers abundance increases. This combination of traits may help to maintain water transport but probably reduced the ability to contract their stems.

A positive fiber length scaling with height and diameter of the plant was found, as in other non-succulent species (Cumbie and Mertz 1962; Noshiro and Suzuki 2001; Motomura et al. 2007; Terrazas et al. 2008) or other cacti such as species of *Stenocereus* (Terrazas and Loza-Cornejo 2003). In our results, it is highlighted that *Strombocactus disciformis*, nearly 3.6 cm in height, and *Astrophytum asterias* 6.7 cm in height, have the longest fibers (521  $\mu\text{m}$  and 448  $\mu\text{m}$ , respectively). In *A. asterias* and *S. disciformis*, the scarce fibers in clusters likely have more intrusive growth than other tall species with fibrous woods such as *Echinocactus platyacanthus* and some *Ferocactus* species.

Gibson (1973) and Mauseth (2006) pointed out that in individuals of small size and globose growth form, mechanical support was mainly conferred by parenchyma tissue. We agree with this assertion and suggest that in species where fibers are in a few clusters, fiber clusters may represent reaction wood allowing the recovery of the plant's vertical position or shape, which may be altered by growing in rocky cracks. With the exception of gelatinous fibers described in the stem nodes in some species of *Cylindropuntia* and *Opuntia* (Bobich and Nobel 2001, 2002), no gelatinous fibers have been registered for other cacti or observed in the species studied here. Our observations suggest that fiber clusters may represent reaction wood without the typical gelatinous fibers. Various dicotyledoneous trees may be recovering plant verticality

often lacking the typical gelatinous fibers (Clair et al. 2006; Ruelle et al. 2007) as we are suggesting here for Cactaceae wood.

**Wide-band tracheids.** Mauseth and Plemons (1995) mentioned that when the most abundant type of cell element in the wood is wide-band tracheids, fibers are absent, and the most common growth forms are globose or short cylindrical. However, we observed that WBTs and fibers were distributed together near the vascular cambium in ten species with cylindrical, depressed-globose, and globose growth forms (Table 1). In these ten species vessel elements had a denser frame of secondary wall because lateral walls have a reticulate or pseudoscalariform pitting. Our results revealed the sizes of WBTs varied regardless of the size and growth forms in Cactaceae. WBTs showed slightly greater lengths than the initial fusiform cells, as suggested by the WBT/V ratio. Therefore, these results suggest that WBTs may be longer because, at maturity, they maintain a higher percentage of primary wall with a deposition of secondary wall in annular or open helix shapes. The longer extension of WBTs may have a tight genetic control as mentioned by Landrum (2008). However, when WBT/V proportion is higher it is associated with those species with depressed-globose growth form, suggesting that proportion of primary walls in the WBT favors the capacity of contraction.

Variation in WBT size is likely related to its storage function and the ability of its primary wall to contract during drought as has been recently demonstrated (Garrett et al., 2010). The wide and thin helical secondary wall can prevent the collapse of the primary cell walls that allow WBT to return to its full size after stress (Landrum 2006). We presume WBTs contribute to water and solute movement and storage. Apart from the role of the primary wall in water movement and storage, the contraction ability of primary walls during drought probably reduces the risk of vessel cavitation, and may prevent cell collapse (Gibson 1973; Mauseth and Plemons 1995; Terrazas and Mauseth 2002; Mauseth 2000, 2004; Bobich and North 2009). This ability is highly

correlated with the helical secondary walls pattern present in vessel elements. As a denser accumulation of secondary wall occurred in vessel elements fewer WBTs are found and less differentiation of fibers is expressed, probably reducing the ability to contract. The short stems maintain their vertical position of the stem exclusively by hydrostatic pressure given by the cortical and medullar parenchyma and WBT. This assertion is supported by the occurrence of WBTs exclusively in the seedlings of species in which the adult phase has taller stems and fibrous wood (Loza-Cornejo et al. 2003; Mauseth 2004). A second possible explanation is that WBT are subsidiary water conductive cells when vessels cavitate. These WBTs may be analogous to the vasicentric tracheids common in other dicotyledons (Carlquist 2001).

**Relationship between tracheary elements.** Because the three cell types originate from initial fusiform cells, we expected the length and diameter of the cell types to be positively correlated despite the presence of intrusive growth. We found this hypothesis to be correct as in other taxa (Chattaway 1936; Rury 1985; Bernal-Salazar and Terrazas 2005). The associations among other wood characteristics presented here are the result of coordinating mechanisms that bind different wood structures into an integrated system, especially the association between WBT, fiber, and vessel diameter, and fiber length, suggesting a contribution to water movement, storage, and strength.

### **Succulence**

The succulence proportion was above 55% in most of the species, reaching values greater than 90% in *Astrophytum myriostigma*, *Echinocactus platyacanthus*, and *Lophophora diffusa* regardless of the growth form and maximum diameters of 10.4, 74 and 7 cm, respectively. *Aztekium ritteri* and *Turbinicarpus schmidickeanus* were observed to be the least succulent species. Higher succulence proportions are associated with negative scaling for the xylem proportion with height, diameter and stem volume in Cactaceae. Unlike other dicotyledons,

succulence in Cactaceae is due to the abundant accumulation of cortical tissue but also keeping the pith wide and secondary growth mainly restricted to fascicles that rarely fuse. Although other dicotyledons with succulent stems also maintain a wide pith and abundant cortical tissue, they show abundant parenchymatization in the secondary xylem through the proliferation of rays and axial parenchyma (Henrickson 1969; Olson 2003, 2005; Hearn 2009). We found no evidence of sapwood-hardwood in the species studied; therefore, the plants maintain scarce secondary xylem moving water through all vessels. Linton and Nobel (1999) mentioned that although roots are vulnerable to cavitation they help to reduce water loss because xylem in the CAM succulent stems is highly resistant to cavitation. As stem succulence increases in Cactaceae, wood maintains a higher proportion of WBTs associated with poorly lignified vessels as here shown for members of Cactaceae. This trait suggests that both can move water that is stored in the succulent tissue more efficiently and can contract avoiding cell damage as storage water is used. These assertions require further ecophysiological studies to be conducted, preferably in species with differential volume and xylem relationships such as in *Echinocactus platyacanthus* and *Turbincarpus schmidickeanus* as have been performed in the core Cactaceae (North and Nobel, 1992; Edwards and Diaz, 2006; Garrett et al., 2010).

## **Conclusions**

A positive allometric scaling is maintained in Cactaceae despite succulent stems and a low range of dimensions, which is in agreement with the universal allometric scaling for vascular plants. Moreover, the observed anatomical traits related to water movement (vessel elements) and mechanical strength (fibers) maintain the positive scaling with stem size. These results support the allometric relationship between some wood tracheary elements and vascular plant height and diameter, which was originally proposed a century ago. The WBT's did not show any allometric

relationship with stem traits. This observation is related to their function in water storage and their ability to expand or contract depending on water availability.

### **Acknowledgements**

Thanks to Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the PhD scholarship to MVS (41991). Funding was provided by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, DGAPA, UNAM IN224307 to TT and by Instituto de Biología. Lauro López-Mata gave valuable comments.

### **References**

- Anderson EF (2001) The cactus family. Timber Press, Portland
- Arias S, Terrazas T (2001) Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). An Inst Biol Univ Nac Aut México Bot 72:157-169
- Bailey IW (1920) The cambium and its derivative tissues. II. Size variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. Am J Bot 7:355-367
- Bailey IW, Tupper WW (1918) Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms, and angiosperms. Proc Am Arts Sci 54:149-204
- Bernal-Salazar S, Terrazas T (2005) Wood anatomical variation of *Neobuxbaumia tetetzo*: A columnar Cactaceae. J Arid Environ 63:671-685
- Bierhorst DW, Zamora PM (1965). Primary xylem elements and element associations of angiosperms. Am J Bot 52:657-710
- Bobich EG, Nobel PS (2001) Biomechanics and anatomy of cladode junctions for two *Opuntia* (Cactaceae) species and their hybrid. Am J Bot 88:391-400

- Bobich EG, Nobel PS (2002) Cladode junctions regions and their biomechanics for arborescent platyopuntias. *Int J Plant Sci* 163:507-517
- Bobich EG, North GB (2009) Structural implications of succulence: architecture, anatomy, and mechanics of photosynthetic stem succulents, pachycauls and leaf succulents. In: De la Barrera E Smith WK (Eds) *Perspectives in biophysical plant ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, pp 3-37
- Bravo-Hollis H, Sánchez-Mejorada H (1991) *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF
- Butterworth CA, Cota-Sanchez JH, Wallace RS (2002) Molecular systematics of tribe Cactaceae (Cactaceae: Cactoideae): a phylogeny based on *rpl16* intron sequence variation. *Syst Bot* 27:257-270
- Buxbaum F (1950) *Morphology of cacti*. Section I. Roots and stems. Abbey Garden Press, Pasadena
- Carlquist S (2001) *Comparative wood anatomy systematics, ecological and evolutionary aspects of dicotyledons wood*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg
- Chattaway MM (1936) Relation between fibre and cambial initial length in dicotyledonous wood. *Trop woods* 46:16-20
- Clair B, Ruelle J, Beauchêne J, Prévost MF, Fournier M (2006) Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of the G-layer. *IAWA J* 27:329-338
- Coomes DA, Hethcote S, Godfrey ER, Shepherd JJ, Sack L (2008) Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. *Biol Lett* 4:302-306

- Cumbie BG, Mertz D (1962) Xylem anatomy of *Sophora* (Leguminosae) in relation to habit. *Am J Bot* 49:33-40
- Edwards EJ (2006) Correlated evolution of stem and leaf hydraulic traits in *Pereskia*. *New Phytol* 172:479-489
- Edwards EJ, Díaz M (2006) Ecological physiology of *Pereskia guamacho*, a cactus with leaves. *Plant Cell Environ* 29:247-256
- Enquist BJ (2002) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiol* 22:1045-1064
- Garrett TY, van Huynh C, North GB (2010) Root contraction helps protect the "living rock" cactus *Ariocarpus fissuratus* from lethal high temperatures when growing in rocky soil. *Am J Bot* 97:1951-1960
- Gibson AC (1973) Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5:29-65
- Gibson AC (1978) Woody anatomy of platyopuntias. *Aliso* 9:279-307
- Gibson AC, Nobel PS (1986) *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge
- Hearn DJ (2009) Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root-bearing growth habits in *Adenia* (Passifloraceae). *Am J Bot* 96:1941-1956
- Hernández HM, Gómez-Hinostrosa C, Bárcenas RT (2001) Diversity, special arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot-spot in the Chihuahuan desert. *Biodivers Conserv* 10: 1097-1112

- Henrickson J (1969) The succulent fouquierias. *Cact Succ J* (Los Angeles) 41:178-184
- IAWA Committee (1989) IAWA list of microscopic features for hardwood identifications.  
IAWA Bull n.s. 10:219-332
- Landrum JV (2006) Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non-xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. *J Plant Res* 119:497-504.
- Landrum JV (2008) Wide-band tracheids from a southern African succulent and their responses to varying light intensities: A pre-adaptation for future water stress? *Int J Bot* 4:99-103
- León WJ (2002) Anatomía xilemática del tronco de *Pereskia guamacho* (Cactaceae) procedente del estado de Mérida-Venezuela. *Pitteria* 31:41-49
- Linton MJ, Nobel PS (1999) Loss of water transport capacity due to xylem cavitation in roots of two CAM succulents. *Am J Bot* 86:1538-1543
- Loza-Cornejo S, Terrazas T (1996) Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton y Rose (Cactaceae) del noreste de México. *Bol Soc Bot Mex* 59:13-23
- Loza-Cornejo S, Terrazas T, López-Mata L, Trejo C (2003) Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético de plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28:83-89
- Mauseth JD (2000) Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots. *Am J Bot* 87:1107-1115
- Mauseth JD (2004) Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. *J Plant Res* 117:69-76
- Mauseth JD (2006) Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Ann Bot* 98:901-926
- Mauseth JD, Plemons BJ (1995) Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *Am J Bot* 82:1199-1205



- Mauseth JD, Landrum JV (1997) Relictual vegetative anatomical characters in Cactaceae: The genus *Pereskia*. *J Plant Res* 110:55-64
- Mauseth JD, Plemons-Rodriguez BJ (1998) Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *Am J Bot* 85:209-218
- Media Cybernetics (2006) Image pro-plus, 6.1 for windows. Silver Spring
- Metcalf CR, Chalk L (1983) Anatomy of dicotyledons, 2nd ed. Vol. II. Clarendon Press, Oxford
- Motomura H, Noshiro S, Mikage M (2007) Variable wood formation and adaptation to the alpine environment of *Ephedra pachyclada* (Gnetales: Ephedraceae) in the Mustang District, western Nepal. *Ann Bot* 100:315-324
- Niklas KJ, Buchman SL (1994) The allometry of Sahuaro height. *Am J Bot* 81:1161-1168
- Niklas KJ, Molina-Freaner F, Tinoco-Ojanguren C (1999) Biomechanics of the columnar cactus *Pachycereus pringlei*. *Am. J Bot* 78:1252-1259
- Niklas KJ, Molina-Freaner F, Tinoco-Ojanguren C, Paolillo Jr DJ (2000) Wood biomechanical and anatomy of *Pachycereus pringlei*. *Am J Bot* 87:469-481
- Niklas KJ, Molina-Freaner F, Tinoco-Ojanguren C, Hogan Jr CJ, Paolillo Jr DJ (2003) On the mechanical properties of the rare endemic cactus *Stenocereus eruca* and the related species *S. gummosus*. *Am J Bot* 90:663-674
- North GB, Nobel PS (1992) Drought-induced changes in hydraulic conductivity and structure in roots of *Ferocactus acanthodes* and *Opuntia ficus-indica*. *New Phytol* 120:9-19
- Noshiro S, Suzuki M (2001) Ontogenetic wood anatomy of tree and subtree species of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae) and characterization of shrub species. *Am J Bot* 88:560-569
- Noshiro S, Suzuki M, Ohba H (1995) Ecological wood anatomy of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae). I. Interspecific variation. *J Plant Res* 108:1-9

- Nyffeler R (2002) Phylogenetic relations in the cactus family (Cactaceae). Based on evidence from TRNK/MATK and TRNL-TRNF sequences. *Am J Bot* 89:312-326
- Olson ME (2003) Stem and leaf anatomy of the arborescent Cucurbitaceae *Dendrosicyos socotrana* with comments on the evolution of pachycauls from lianas. *Plant Syst Evol* 239:199-214
- Olson ME (2005) Wood, bark, and pith anatomy in *Pittocaulon* (Senecio, Asteraceae): water storage and systematics. *J Torrey Bot Soc* 132:173-186
- Olson ME, Rosell JA (2006) Using heterocrony to detect modularity in the evolution of stem diversity in the plant family Moringaceae. *Evolution* 60:724-734
- Ortega-Baes P, Sührling S, Sajama J, Sotola E, Alonso-Pedano M, Bravo S, Godínez-Alvarez H (2010) Diversity and conservation in the cactus family. In: Ramawat KG (ed) *Desert plants*. Springer-Verlag, Berlin, pp 157-173
- Panshin AJ, DeZeeuw C (1980) *Textbook of wood technology*. McGraw-Hill, New York
- Ruelle J, Yamamoto H, Thibaut B (2007) Growth stresses and cellulose structural parameters in tension and normal wood from three tropical rainforest angiosperms species. *Bioresources* 2:235-251
- Rury MP (1985) Systematic and ecological wood anatomy of the Erythroxylaceae. *IAWA Bull ns* 6 365-397
- Ruzin ES (1999) *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, New York
- SAS Institute (2008) *SAS procedure guide*. Release 9.2. SAS Institute, Cary
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J (2006) Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *Am J Bot* 93:1490-1500
- Terrazas T, Arias S (2002) Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot Rev* 68:444-473

- Terrazas T, Mauseth JD (2002) Shoot anatomy and morphology. In: Nobel PS (ed) *Cacti: Biology and uses*. University of California Press, Berkeley, pp 23-40
- Terrazas T, Loza-Cornejo S (2003) Anatomía de la madera y alometría de veinte especies de *Stenocereus* (Cactaceae). *An Inst Biol Univ Nac Aut México Bot* 74:195-208
- Terrazas T, Aguilar-Rodríguez S, López-Mata L (2008) Anatomía de la madera de *Buddleja* l. (Buddlejaceae) y su relación con el tamaño de la planta y la latitud. *Interciencia* 33:46-50
- Yang S, Jiang Z, Ren H, Furukawa I (2007) Anatomical variations in wood among four native species of Leguminosae grown in arid areas of China. *For Stu China* 9:39-44

Table. 1. Summary of the species included, with growth form, plant size, type of tracheary elements present in the wood, and intrusive growth rations. Growth forms (GF): d = depressed-globose; g = globose; c = cylindrical; co = columnar; SH = stem height, SD = stem diameter; SU=succulemce; SV=stem volume; V=vessel element; F =fiber; WBT=wide band tracheid.

	GF	SH (cm)	SD (cm)	SU (%)	SV (cm <sup>3</sup> )	V length/ diameter	F length/ diameter	WBTs length/ diameter	(F/V)	(WBT/V)
<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i>	d	2	2	40	4	172±34 23±5	-	226±47 41±7		1.3
<i>Pelecyphora asselliformi</i>	d	2.6	2.6	88	28	119±17 22±6	-	125±27 30±4		1.1
<i>Lophophora diffusa</i>	d	3	7	91	77	234±44 39±8	-	276±36 47±10		1.2
<i>Strombocactus disciformis</i>	g	3.6	4.6	80	40	183±40 23±8	521±57 19±2	177±28 29±28	2.9	1.0
<i>Aztekium ritterii</i>	d	4.4	3.7	40	16	150±37 31±6	-	179±34 34±6		1.2
<i>Mammillaria winterae</i>	g	4.5	5	68	65	195±34 31±6	-	205±32 34±4		1.1
<i>Mammillaria heyderi</i>	d	4.6	7.6	71	139	138±30 31±5	-	151±25 35±5		1.1
<i>Echinocactus horizionthalonius</i>	d	5	11	67	317	160±56 23±4	387±85 23±5	209±40 28±4	2.4	1.3
<i>Ferocactus macrodiscus</i>	d	5.5	15.4	79	683	204±36 38±7	281±31 36±4	241±36 45±7	1.4	1.2
<i>Glandulicactus crassihamathus</i>	g	5.6	9	78	238	145±43 36±10	-	144±22 29±4	-	1.0
<i>Astrophytum asterias</i>	d	6.7	9.5	64	317	227±71 25±5	448±117 22±4	329±34.7 35±6	2.0	1.5
<i>Astrophytum myriostigma</i>	g	7	10.4	92	396	148±31 24±4	480±215 24±6	196±31 30±4	3.2	1.3
<i>Turbincarpus beguinii</i>	c	7	2.4	75	32	136±24 24±5	-	153±23 34±6	-	1.1

<i>Thelocactus hexaedrophorus</i>	d	8	7.3	78	56	215±24 30±7	-	193±29 38±4	-	0.9
<i>Acharagma roseana</i>	c	9	1.7	59	20	135±22 29±4	258±67 27±4	166±32 36±5	1.9	1.2
<i>Thelocactus leucacanthus</i>	g	10.2	9.5	91	449	161±24 30±5	-	149±28 34±4	-	0.9
<i>Thelocactus setispinus</i>	c	10.7	4.5	82	170	102±15 25±6	-	138±40 32±8	-	1.4
<i>Coryphantha clavata</i>	c	11	9.7	81	813	167±29 28±3	-	194±30 31±4	-	1.2
<i>Echinocactus parryi</i>	c	11	9	73	700	137±28 21±5	-	150±25 22±3	-	1.1
<i>Coryphantha cornifera</i>	g	11.2	8.6	79	333	156±30 35±8	-	163±27 41±7	-	1.0
<i>Mammillaria elongata</i>	c	11.3	3	80	80	145±31 32±7	338±51 26±4	155±24 42±6	2.3	1.1
<i>Ferocactus hamatacanthus</i>	c	13	14	82	17364	107±22 31±7	-	125±19 32±5	-	1.2
<i>Ferocactus reppenhagenii</i>	c	13	12.4	82	1570	156±58 39±9	334±61 35±5	-	2.1	-
<i>Coryphantha macromeris</i>	c	15	6	87	424	97±11 28±4	-	-	-	-
<i>Ferocactus fordii</i>	g	15	15	84	4189	223±34 40±8	370±52 34±6	244±39 43±5	1.7	1.1
<i>Glandulicactus uncinatus</i>	c	15	8	88	754	146±40 35±7	287±47 26±4	-	2.0	-
<i>Mammillaria albilanata</i>	c	15	8	70	754	134±21 37±5	-	146±27 37±5	-	1.1
<i>Stenocactus dichroacanthus</i>	g	15	9	90	954	150±26 26±5	-	154±23 33±5	-	1.0
<i>Echinocactus texensis</i>	d	17	18.7	86	3113	250±54 34±6	-	258±41 37±5	-	1.0
<i>Neolloydia conoidea</i>	c	18	8	85	905	151±42	-	176±39	-	1.2

<i>Thelocactus heterochromus</i>	g	19	9	87	348	31±7 202±35	-	37±4 211±48	-	1.0
<i>Ferocactus robustus</i>	c	20	9.3	76	1359	33±7 170±32	366±61	35±7 199±37	2.2	1.2
<i>Thelocactus conothelos</i>	g	20	16.8	85	4433	48±10 185±49	32±7 317±61	43±6 -	1.7	-
<i>Thelocactus bicolor</i>	c	20.6	6.1	77	602	30±7 122±22	27±6 -	142±22 -	-	1.2
<i>Ferocactus glaucescens</i>	g	21	13	76	821	32±6 196±40	388±52	36±8 -	2.0	-
<i>Leuchtenbergia principis</i>	c	25	12	70	2827	30±5 119±22	30±5 -	141±22 -	-	1.2
<i>Ferocactus haematacanthus</i>	c	26	28	84	26421	34±6 233±54	-	38±6 252±38	-	1.1
<i>Ferocactus recurvus</i>	c	29	20	81	9111	43±9 224±41	-	44±5 226±33	-	1.0
<i>Astrophytum ornatum</i>	c	32	19	86	9073	41±7 171±31	342±44	34±4 -	2.0	-
<i>Coryphantha erecta</i>	c	58	6.9	83	2169	33±5 122±42	25±4 470±121	157±65 -	3.9	1.3
<i>Ferocactus chrysacanthus</i>	co	58	26	83	30794	28±8 229±36	27±5 458±69	34±8 -	2.0	-
<i>Ferocactus herrerae</i>	co	70	35	92	67348	54±12 184±33	28±4 453±103	-	2.5	-
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	co	115	74	94	494597	57±11 333±79	34±7 629±118	-	1.9	-
<i>Ferocactus pilosus</i>	co	118	17	68	26784	38±8 207±51	24±3 450±77	-	2.2	-
						47±11	26±4			

Table 2. Correlation coefficients for length and diameter of the three tracheary elements. \*\*\*<0.0001; \*\*0.02; \* 0.05; ns no significant; (N)

Tracheary element		WBT		vessel element		fiber
		length	diameter	length	diameter	length
WBT	diameter	0.42* (34)				
vessel element	length	0.88*** (34)	0.39**(34)			
	diameter	0.35* (34)	0.71***(34)	0.44***(44)		
fiber	length	0.05 <sup>ns</sup> (10)	-0.72**(10)	0.57* (19)	0.06 <sup>n</sup> (19) <sup>s</sup>	
	diameter	0.10 <sup>ns</sup> (10)	0.76*(10)	-0.08 <sup>ns</sup> (19)	0.6** (19)	-0.38 <sup>ns</sup> (19)

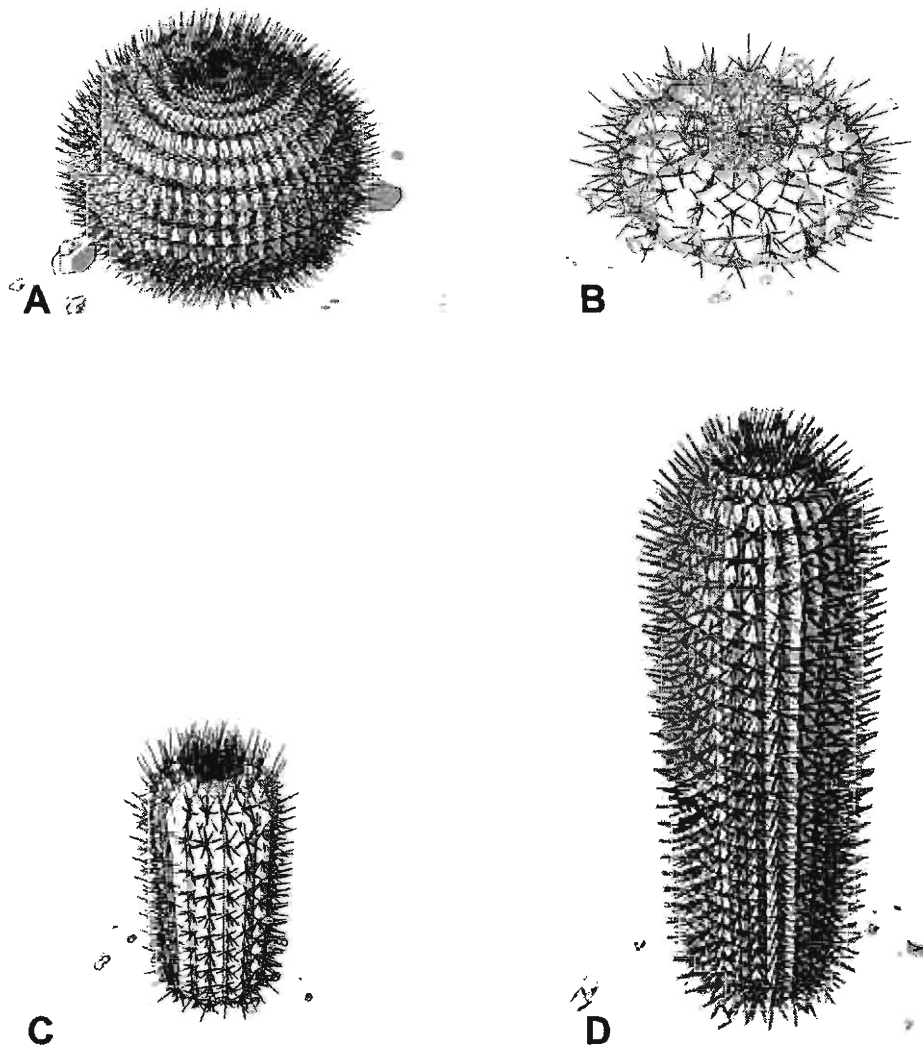


Figure 1. Diagrams of the four growth forms in Cactaeae. **A.** globose, **B.** depressed-globose, **C.** cylindrical, **D.** columnar.





Figure 2. Cactaceae woods traits in transverse sections and macerations. A. Wood with vessels and clusters of fibers near vascular cambium in *Astrophytum ornatum*; B. Vessel elements, WBTs, and fibers (arrow) in *Ferocactus robustus*; C. Vessel element in *Astrophytum asterias*; D. Vessel element in *Astrophytum asterias*; E. Vessel element in *Ferocactus pilosus*; F. Wood with the three tracheary elements near vascular cambium in *Coryphantha erecta*; G. Wood with vessels embedded in a matrix of WBTs in *Mammillaria heyderi*; H. Wood with abundant vessels and parenchyma in *Coryphantha macromeris*; I. Wood with vessel embedded in a matrix of fibers in *Ferocactus herrerae*. Bar = 50  $\mu\text{m}$  in A, C, E, F; 40  $\mu\text{m}$  in D; 100  $\mu\text{m}$  in B, G-I. r = ray, t = WBT, v = vessel, ve = vessel element.

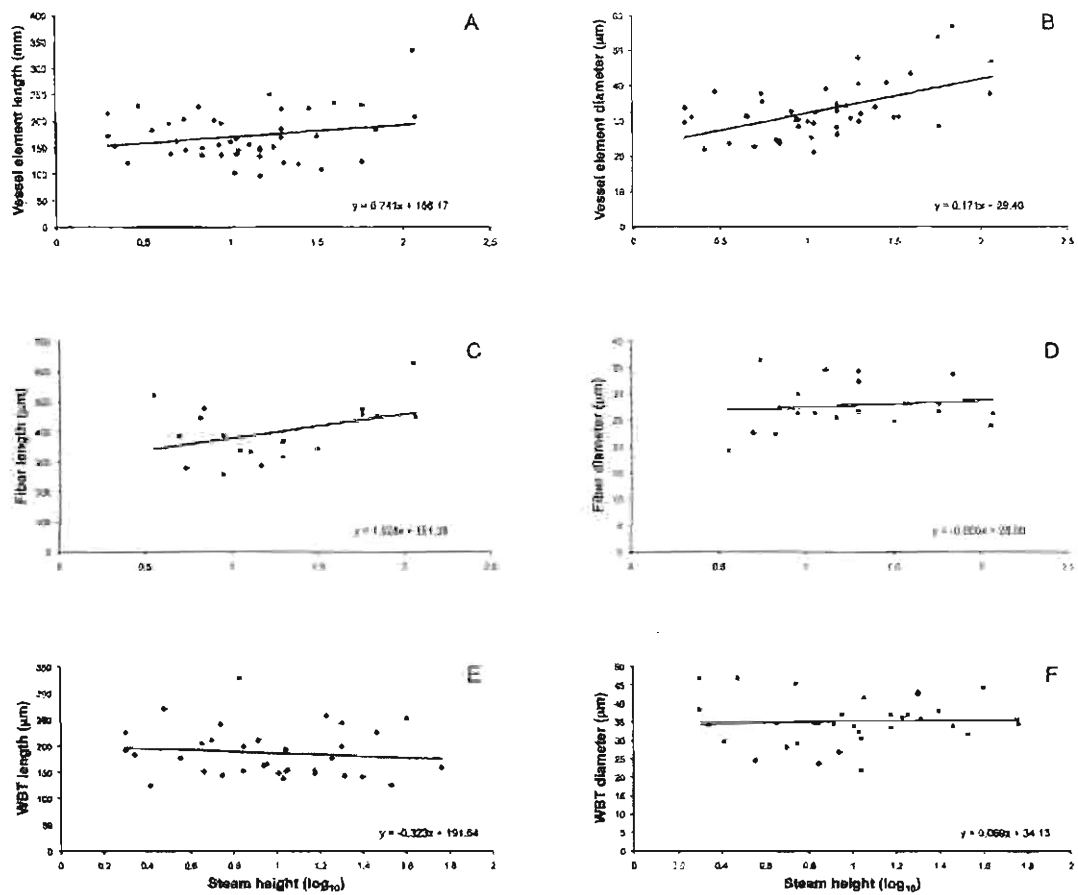


Figure 3. Linear regressions of tracheary elements versus the log of the plant height. **A.** Vessel element length, N=44; **B.** Vessel element diameter, N=44; **C.** Fiber length, N=19; **D.** Fiber diameter N=19; **E.** WBT length, N=34; **F.** WBT diameter, N=34.

## Appendix

Species studied, collector number, and state in Mexico in which the plant was collected. All herbarium vouchers were deposited at Herbario Nacional, Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU).

---

*Acharagma roseana* (Boed.) E.F.Anderson, C.Glass6443, Coahuila; *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., TT846, Tamaulipas; *Astrophytum myriostigma* Lem., SA1730, San Luis Potosí; *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C.Weber ex Britton & Rose, SA1699, Querétaro; *Aztekium ritterii* (Boed.) Boed. ex Berger, SA1868, Nuevo León; *Coryphantha clavata* (Scheidw.) Backeb., SA1705, Querétaro; *Coryphantha cornifera* (DC.) Lem., SA1700, Querétaro; *Coryphantha erecta* (Lem.) Lem., SA1684, Querétaro; *Coryphantha macromeris* (Engelm.) Lem., SA1775, Nuevo León; *Echinocactus horizonthalonius* Lem., SA1691, Querétaro; *Echinocactus parryi* Engelm., SA1791, Chihuahua; *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, SA1850, San Luis Potosí; *Echinocactus texensis* Hopffer, TT851, Tamaulipas; *Ferocactus chrysacanthus* (Orcutt) Britton & Rose, SA1815, Baja California; *Ferocactus fordii* (Orcutt) Britton & Rose, SA1809, Baja California; *Ferocactus glaucescens* (DC.) Britton & Rose, SA1701, Querétaro; *Ferocactus haematacanthus* (Salm-Dyck) Bravo, SA1796, Puebla; *Ferocactus hamatacanthus* (Muehlenpf.) Britton & Rose, TT839, Nuevo León; *Ferocactus herrerae* J.G. Ortega, SA1833, Sonora; *Ferocactus macrodiscus* (Mart.) Britton & Rose, SA1798, Oaxaca; *Ferocactus pilosus* (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm., SA890, San Luis Potosí; *Ferocactus recurvus* (Mill.) Y. Ito ex G.E. Linds., SA1794, Puebla; *Ferocactus reppenhagenii* G. Unger, HJA1179, Jalisco; *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose, SA1795, Puebla; *Glandulicactus crassihamathus* (F.A.C. Weber) Backeb., SA1688, Querétaro; *Glandulicactus uncinatus* (Galeotti ex Pfeiff. & Otto) Backeb., SA1899, Durango; *Leuchtenbergia principis* Hook., HSM3826, San Luis Potosí; *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, SA1698, Querétaro; *Mammillaria albilanata* Backeb., TT816, Oaxaca; *Mammillaria elongata* DC., SA1697, Querétaro; *Mammillaria heyderi* Muehlenpf., TT829, San Luis Potosí; *Mammillaria winterae* Boed., SA1870, Nuevo León; *Neolloydia conoidea* (DC.) Britton & Rose, SA1695, Querétaro; *Pelecyphora aselliformis* C. Ehrenb., UG2907, San Luis Potosí; *Stenocactus dichroacanthus* (Mart. ex Pfeiff.) A. Berger ex Backeb. & F.M. Knuth., SA1758, Aguascalientes; *Strombocactus disciformis* (DC.) Britton & Rose, SA1738, Querétaro; *Thelocactus bicolor* (Galeotti ex Pfeiff.) Britton & Rose, TT895, Coahuila; *Thelocactus conothelos* (Regel & Klein) Backeb. & F.M. Knuth, TT844, Nuevo León; *Thelocactus heterochromus* (F.A.C.Weber) van Oosten, SA1898A, Querétaro; *Thelocactus hexaedrophorus* (Lem.) Britton & Rose, TT838, San Luis Potosí; *Thelocactus leucacanthus* (Zucc. ex Pfeiff.) Britton & Rose, SA1681, Querétaro; *Thelocactus setispinus* (Engelm.) E.F.Anderson, SA1856, Tamaulipas; *Turbincarpus beguinii* (N.P. Taylor) Mosco & Zanovello, SA1852, Nuevo León; *Turbincarpus schmiedickeanus* (Boed.) Buxb. & Backeb., TT820, SanLuisPotosí.

## **CAPITULO III**

### **Molecular phylogeny of tribe Cactaeae (Cactaceae): taxonomic implications**

**Sometido a: Molecular Phylogenetics and Evolution**

## Molecular phylogeny of tribe Cacteae (Cactaceae): taxonomic implications

Montserrat Vázquez-Sánchez, Teresa Terrazas, Salvador Arias, and Helga Ochoterena  
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-233,  
México 04510, D.F. México. [monsevaz@ibiologia.unam.mx](mailto:monsevaz@ibiologia.unam.mx) (author for correspondence,  
phone: 52 5556229116, Fax: 52 55501760)

### Abstract

A phylogenetic analysis was conducted for tribe Cacteae using the parsimony method. The analysis included 135 species from 27 genera and 4 outgroup species. This paper aimed to test the generic circumscription within the tribe and in particular, the monophyly of the genus *Ferocactus*. Five chloroplast regions were sequenced, aligned, and coded postulating gaps, simple sequence repeats, and inversions as potentially informative events, and their contributions were evaluated for phylogenetic reconstruction. The phylogenetic analysis recovered 60% of the genera as monophyletic. This result differs from previous phylogenetic studies, where less than 35% of the genera were recovered as monophyletic. Contrary to the current circumscription, *Ferocactus* was not monophyletic because it shared common ancestry with *Glandulicactus*, *Leuchtenbergia*, *Stenocactus*, and *Thelocactus*. We recognize this group as the *Ferocactus* clade. A unique character shared among species of the *Ferocactus* clade is the presence of scales in the pericarpel. However, until new evidence is incorporated, this should be taken as preliminary. Seventeen genera were recognized as monophyletic, and their taxonomic diagnosis is presented here.

**Key words:** Alignment coding, Cactaceae, Cacteae, *Ferocactus*, *rpl16*, taxonomy

## 1. Introduction

Most of the recent phylogenies are mainly based on the comparison or combination of DNA sequences (Ogden and Rosenberg, 2007). These data have significantly contributed to the understanding of the phylogenetic relationship among flowering plants (Soltis and Soltis, 2004; Soltis et al., 2005). The use of coding and non-coding DNA sequences in the Cactaceae family for understanding phylogenetic relationships has increased throughout this century (Applequist and Wallace, 2002; Butterworth et al., 2002; Nyffeler, 2002; Wallace and Dickie, 2002; Arias et al., 2003; Butterworth and Wallace, 2004; Arias et al., 2005; Edwards et al., 2005; Harpke and Peterson, 2006; Ritz et al., 2007; Butterworth and Edwards, 2008; Griffith and Porter, 2009; Korotkova et al., 2010; Calvente et al., 2011; Hernández-Hernández et al., 2011; Bárcenas et al., 2011; Korotkova et al., 2011).

Throughout history, Cactaceae has been classified into three subfamilies: Pereskioideae, Opuntioideae, and Cactoideae (Schumann, 1898; Barthlott and Hunt, 1993). However, some authors have traditionally classified the genus *Maihuenia* within Pereskioideae, while others placed it in Opuntioideae, and more recently, it has been considered an independent subfamily (Fearn, 1996). The subfamily Mahuinioideae is an intermediate between Opuntioideae and Pereskioideae, in light of evidence from cpDNA (Wallace, 1995) and corroborated in subsequent analyses (Nyffeler, 2002; Wallace and Gibson, 2002; Crozier, 2004; Butterworth and Wallace, 2005; Hernández-Hernández et al., 2011). Subfamily Cactoideae is the most diverse in terms of growth forms, geographic distribution, and species richness (>80% of the Cactaceae species are classified within this subfamily). Based on structural and molecular evidence, Cactoideae represents a monophyletic group (Wallace and Cota, 1996; Applequist and Wallace, 2002; Wallace and Gibson, 2002; Nyffeler, 2002; Terrazas and Arias, 2003; Hernández-Hernández et al., 2011).

Different tribal classifications have been proposed within Cactoideae (Barthlott and Hunt, 1993; Anderson, 2001; Hunt et al., 2006). However, progress in phylogenetic studies on the subfamily consistently support only the monophyly of the Cactaceae and Rhipsalideae tribes (Wallace and Gibson, 2002; Nyffeler, 2002; Butterworth et al., 2002; Terrazas and Arias, 2003; Calvente et al., 2011; Korotkova et al., 2011). Based on the known structural diversity of the tribe Cactaceae, some diagnostic morphological characters (e.g., lack of stem segmentation, globose stems with caespitose growth, and flowers with a naked pericarpel) were recognized by Anderson (2001). From a phylogenetic perspective, there is evidence showing that most of these characteristics appeared independently in other Cactoideae, and the only synapomorphy for Cactaceae are the seeds with a hilum and micropyle disjunct (Terrazas and Arias, 2003). Although the recognition of Cactaceae as a monophyletic group is currently undisputable, the limits between genera and their relationships remain unstable. For example, during the past decade, 24 to 27 genera as well as a varying number of species (314 to 384) have been recognized in accordance with the consulted taxonomic source (Table 1) (Hunt, 1999; Anderson, 2001; Butterworth et al., 2002; Guzmán et al., 2003; Hunt et al., 2006). Having reviewed the taxonomic history of Cactaceae, it was evident that the current knowledge was based on two major genera. The first, *Echinocactus*, has ribbed stems and represents the most typical cacti of Mexican and United States deserts. It is characterized as having dense masses of trichomes at the stem tip and on the pericarpel and floral tube. The second, *Mammillaria*, represents one of the largest genera of North American cacti, characterized by slow growing, usually globose, and distinctly tuberculate stems. Both genera were artificially delimited in the main classification systems of the 19<sup>th</sup> Century. For example, Schumann's classification system (1898) recognized only five genera of the present Cactaceae tribe. These five taxa were further divided into smaller genera

in subsequent years based on the combination of structural stem characters (e.g., simple vs. shrubby; pruned-ribbed vs. pruned-tubercles), flower (e.g., presence or absence of areoles, scales, and/or trichomes), fruit (e.g., fleshy vs. dry; dehiscence type) and most importantly, seeds (e.g., shape, color, size, microrelief), until molecular methods were integrated with phylogenetic studies (Metzing and Kiesling, 2008).

The taxonomic history of Cactaceae was clearly and concisely revisited and documented by Butterworth et al. (2002). These authors also provided the first phylogenetic analysis to test the monophyly of the tribe, including 26 genera and a total of 62 species, of which 15 belong to *Mammillaria*. Butterworth et al. (2002) used solely the intron *rpl16*, and coded insertions and deletions were considered phylogenetically informative. Nevertheless, the proposed generic circumscription covered a broadly scale, producing a highly pectinate topology most likely due to low character and taxon sampling. With the exception of *Mammillaria*, which has been the subject of phylogenetic studies (Butterworth and Wallace, 2004; Harpke and Peterson, 2006), the remainder of the Cactaceae genera having greater taxonomic diversity, such as *Coryphantha* (ca. 43 spp.), *Escobaria* (ca. 20 spp.), *Ferocactus* (ca. 28 spp.), *Stenocactus* (ca. 18 spp.), *Thelocactus* (ca. 12 spp.), and *Turbincarpus* (ca. 21 spp.), have not been studied well enough to establish phylogenetic relationships. However, phylogenetic analyses have been conducted in *Coryphantha* (Zimmerman, 1985) and *Sclerocactus* (Porter et al., 2000) based on structural and molecular data.

*Ferocactus*, a case of interest, has diversified in contrasting environments from warm and dry to temperate regions in Mexico and extended to the southwestern United States (Lindsay, 1955). In a phylogenetic study conducted by Cota and Wallace (1997) using chloroplast restriction site data and 15 species of *Ferocactus*, the genus appeared to



be paraphyletic with *F. glaucescens* and *F. hystrix*, sister to *Echinocactus grusonii*. More recently, *Ferocactus* was also found to be non-monophyletic (paraphyletic or polyphyletic) according to different molecular phylogenies based on less taxon sampling (Butterworth et al., 2002; Hernández-Hernández et al., 2011), or also including almost all of the *Ferocactus* species, but based on a single molecular marker (Bárcenas et al., 2011). Therefore, a comprehensive study including both a considerable taxon sampling and more than one molecular marker, aiming to test the generic circumscription within Cactaceae, with emphasis in *Ferocactus* is still lacking.

The aim of this study was to achieve a more rigorous monophyly test for the genera within the Cactaceae tribe, testing with particular emphasis the monophyly of the genus *Ferocactus*. Our premise was that greater representation taxa of each genus and additional molecular data should provide higher rigor and resolution. Thus we included more representatives from each genus within Cactaceae, and we used five molecular markers (*matK*, *rbcL*, *psbA-trnH*, *rpl16*, *trnL-F*) coding gaps, SSRs (simple sequence repeats), and inversions. Based on our results, we provide a taxonomic synopsis for the monophyletic genera and discuss possible directions for further research for the genera that were not monophyletic.

## **2. Material and Methods**

### *2.1. Terminal sampling*

The monophyly of the tribe Cactaceae is well supported by previous studies based on morphological (Terrazas and Arias, 2003) and molecular characters with chloroplast DNA (Butterworth et al., 2002; Nyffeler, 2002). Therefore, we include four outgroup taxa with the only purpose of tree orientation. Within Cactaceae, species were selected to include a

representation of genera diversity based on different growth forms and floral morphology. In total, 139 taxa, 135 species of the tribe Cacteeae and 4 outgroups of subfamilies Cactoideae, Opuntioideae and Pereskioideae were included. The sampling represented 27 of 28 genera (Appendix) and more than 50% of the species of Cacteeae. The genus *Pediocactus* was not represented due to lack of specimens. Generic and species recognition follows Guzmán et al. (2003). Because *Mammillaria* was the subject of previous studies conducted with a wide taxon sampling (Butterworth and Wallace, 2004; Harpke and Peterson, 2006), we did not consider it necessary to include more than 11 representative species. The largest genera were represented by five or more species, including the type species when possible (Appendix). For monophyly tests on *Ferocactus*, 22 out of 28 recognized species and three subspecies, as reported by Guzmán et al. (2003), were represented.

The tissues were taken from the epidermis of fresh stems in native populations, with the exception of *Ferocactus flavovirens*, which was obtained from the Jardín Botánico UNAM living collection. Samples were immediately dried in silica gel. Seven sequences were obtained from GenBank for *matK*, *psbA-trnH*, *rbcL* (*Pereskia lychnidiflora* AY875358, AY851568, AY875238) and *rpl16* (*Acharagma aguirreana* AF267915, *Lophophora williamsii* AF267943, *P. lychnidiflora* AY851594, and *Strombocactus disciformis* AF267967).

## 2.2. DNA extraction

Total DNA was extracted using the DNeasy Kit (QIAGEN, CA, USA) according to the manufacturer's protocol except for a change in tissue incubation time from 10 min to 1 h. Total DNA was stored at -20°C. Five chloroplast markers, two exons, *matK* and *rbcL*, one intron, *rpl16*, and two intergeneric spacers, *psbA-trnH* and *trnL-F*, were sequenced.

Regions were amplified in a 25 µl volume using the standard polymerase chain reaction (PCR) protocol, including a 10x buffer addition, dNTPs and BSA. Each reaction included 0.5 to 1 µl of DNA.

The *rbcL* exon was amplified with *rbcLa-F* and *rbcLa-R* primers (CBOL Plant Working Group, 2009) by initially denaturing the DNA for 2 min at 94°C, followed by 29 cycles of 1 min at 94°C, 1 min at 48°C, and 2.5 min at 72°C, and a final extension for 7 min at 72°C. The *matK* exon was amplified using *MatK\_1R\_kim* and *MatK\_3F\_kim* primers (CBOL Plant Working Group, 2009) by initially denaturing the DNA for 2.5 min at 94°C followed by 30 cycles of 30 sec at 94°C, 40 sec at 48°C and 40 sec at 72°C, and a final extension for 5 min at 72°C. Intron *rpl16* was amplified using primers *rpl161F* and *rpl163R* (Hernández-Hernández et al., 2011) by initially denaturing the DNA for 5 min at 94°C, followed by 30 cycles of 1 min 94°C, 50 sec at 55°C and 2 min at 72°C, and a final extension for 4 min at 72°C. The *trnL-trnF* region, which includes *trnL* intron and spacer, was amplified using primers c and f designed by Taberlet et al. (1991). The PCR program used was as follows: 2 min at 94°C; 30 cycles of 1 min at 94°C, 50 sec at 50-55°C, and 1.5 min at 72°C; and a final extension for 7 min at 72°C. The *psbA-trnH* intergeneric spacer was amplified using primers *psbA* (Sang et al., 1997) and *trnH* (Tate and Simpson, 2003) by initially denaturing the DNA for 2 min at 94°C, followed by 29 cycles of 30 sec at 94°C, 30 sec at 52°C and 1 min at 72°C, and a final extension for 7 min at 72°C.

PCR products were sequenced at the Genomic Center, Washington University (<http://genome.wustl.edu/>) without additional purification. All regions were sequenced using the amplification primers, only *trnL-trnF* was sequenced using internal primers d and e

(Taberlet et al., 1991). The assembly and edition of the sequences was performed using Sequencher 4.7 (GeneCode).

### 2.3. Phylogenetic analysis

Sequences for each marker were manually aligned using the WinClada program (Nixon, 2002) following the criteria set by Ochoterena (2009). Microsatellites and a 302-bp region in *psbA-trnH* that was impossible to align were excluded from this analysis. Upon alignment (available on request to the corresponding author), gaps were coded using the Simmons and Ochoterena simple method (2000). SSRs and inversions categorized as present or absent were coded manually in WinClada (Nixon, 2002), following Ochoterena (2009).

The regions sequenced in this study were considered to be inherited as one unit because they are from chloroplasts (Doyle, 1992; Moore, 1995). Based on this principle, a simultaneous analysis was made using the five markers. In addition, previous papers on cacti have evaluated whether chloroplast markers have the same origin via the ILD test (Farris et al., 1994), providing congruent topologies (Nyffeler, 2002; Butterworth et al., 2004; Arias et al., 2005). Because eight taxa (*Cochemia halei*, *C. pondii*, *C. poselgeri*, *Mammillaria albilanata* subsp. *tegelbergiana*, *M. columbiana*, *Turbincarpus boleanus*, *T. subterraneus*, *T. zaragozae*) were impossible to amplify for *trnL-F*, we used a strict consensus tree to detect ambiguity (Wilkinson, 1995) and conclude that the missing data do not create wildcard taxa, hence, we combined the matrices despite the lacking sequences.

The parsimony analysis consisted of 30 heuristic searches with 1000 random addition sequences each using the four newly implemented technologies in TNT (Goloboff et al., 2008). All trees found were saved in every search to further eliminate sub-optimal and identical trees. The consensus tree was generated using the most parsimonious trees

resulting from all searches using the Nelsen option (collapse and consensus) of WinClada (Nixon, 2002). Clade support was estimated using jackknife and bootstrap values with 1000 replicates using the same search strategy followed to find the most parsimonious trees were implemented on TNT (Goloboff et al., 2008). Values were calculated with respect to the consensus of the most parsimonious trees. An unequivocal optimization of gaps, SSRs, and inversions was done onto the consensus tree using WinClada (Nixon, 2002) to explore their contribution to clade support.

### 3. Results

Sequence length variation and the number of potentially informative coded events for different markers are shown in Table 2. The search resulted in a total of 372 equally parsimonious trees with a 3990 step-length; CI: 0.33 (excluding non-informative characters), RI: 0.68. The strict consensus tree (L:4038, CI:0.33, RI:0.67) with jackknife (jck) and bootstrap (boot) support values is shown in Figure 1.

The tribe Cactaeae was found to be monophyletic (100% boot/100% jck), defined through the unique combination of 42 characters of which two were gaps, one of which was synapomorphic (in *trnL-F*) while the other was homoplastic (in *trnH-psbA*). Fourteen genera based on Guzmán et al. (2003) or 12 genera based on Hunt et al. (2006) were recovered as monophyletic.

*Aztekium* was sister to *Geohintonia* (100%boot/100%jck support). The sister relationship (*Aztekium-Geohintonia*) was supported by 15 characters, two of them were gaps, one was synapomorphic (in *rpl16*). This clade was sister to the rest of the tribe. The clade, which included four species of *Echinocactus*, was defined by the combination of two characters of which one was a synapomorphy (in *trnL-F*). The *Astrophytum* and

*Digitostigma* sister relationship (100%boot /100%jck support) was defined by a unique combination of 19 characters, of which four were gaps (in *rpl16* as synapomorphies and in *psbA-trnH*). The *Astrophytum-Digitostigma* and *Echinocactus* clade was sister to the rest of the Cactaceae (92% boot /94%jck support). *Sclerocactus scheeri* was sister to *Echinomastus* (100%boot /100%jck support), clade that in turn was sister to the remaining Cactaceae, forming two main clades (hereafter referred to as clades A and B). In clade A (47% boot /54%jck support), an earlier derived grade was formed by *Echinocactus grusonii*, three *Ferocactus* species (*F. haematacactus*, *F. Glaucescens*, and *F. histrix*) and *Leuchtenbergia principis*. The rest of the species were grouped into two clades (A1 and A2). Clade A1 included representatives of *Ferocactus*, *Glandulicactus*, and *Stenocactus*. Clade A2 included representatives of *Ferocactus* and *Thelocactus*. Most species in clade B had tubercles, while in clade A the ribbed species dominated. Clade B had as the sister species *Epithelantha micromeris* and included two large clades (B1 and B2). In clade B1, a clade with two *Turbinicarpus* species and another clade with *Strombocactus* species form a grade that was sister to *Ariocarpus* and 11 *Turbinicarpus* species with seven subspecies. Although this *Ariocarpus-Turbinicarpus* relationship lacked significant support and was defined by only four characters, *Ariocarpus* itself was relatively well supported (88% boot /91%jck support and 16 characters). In clade B2, two main groups were conformed (B2a and B2b). The B2a clade (86% boot /96%jck support), holded by 10 characters, one of which was a gap (in *psbA-trnH*), included *Obregonia-Lophophora* (100% boot /100%jck support and defined by 28 characters) and *Acharagma-Turbinicarpus* (93% boot /100%jck support and defined by 13 characters). This clade was sister to clade B2b (69% boot /87%jck support), defined through the combination of 9 characters, including a synapomorphy in *psbA-trnH*. *Neolloydia conoidea* was the sister of the remaining species

in clade B2b. Although with low support (69% boot /87%jck support), *Cumarinia* and *Cochemiea* were sister and were defined by 8 characters, one of which was a gap in *rpl16*. This clade was sister to the remaining taxa. *Escobaria* and *Pelecyphora* (96% boot /98%jck support) were defined as sister by 25 characters, one of which was a *trnL-F* gap, while the remainder of the species conformed a polytomy. In this polytomy, *Ortegocactus*, with seven autapomorphic characters at markers *rpl16* and *psbA-trnH*, whereas five species of *Coryphantha* and *Neolloydia matehualensis* formed a clade (99% boot /100%jck support) defined by 12 characters, two of which were homoplastic gaps (in *trnL-F*, *psbA-trnH*) and one gap was synapomorphic (in *rpl16*). *Mammillaria* was a paraphyletic genus with respect to *Mammilloidya*, and although this clade had relatively low support (61% boot /78%jck support) was defined by 11 characters, two of which are homoplastic gaps (in *trnL-F*, *rpl16*) and one of which is a synapomorphic SSRs (in *psbA-trnH*).

#### 4. Discussion

##### 4.1. The contribution of different markers and the coding of potential synapomorphy

In the present study, more than 60% of the 27 genera recognized in México by Guzmán et al. (2003) were corroborated as monophyletic. This was in contrast to 30% and 20% of genera recovered as monophyletic by Butterworth et al. (2002) and Bárcenas et al. (2011), respectively. We attribute the results presented here mainly to character sampling, not only to the inclusion of five chloroplast markers, but also by the coding of specific putative evolutionary events (Ochoterena, 2009). The effect of including marker with different evolutionary rates in the resolution of the tree was evident when the *rbcL* and *matK* exons were not included in the analysis, resulting in the lack of a main phylogenetic backbone (results not shown). Although these markers provide few potentially informative

characters (combined 159 or nearly 16% of the total number of potentially informative characters; Table 2), the relationships among main clades could not have been depicted without them. At the same time, faster evolving intron and spacer regions (*rpl16* intron, *trnL-trnF* intron and spacer, and *psbA-trnH* intergeneric spacer) provided support for the relationships among species and closely related genera. Some of these relationships, nevertheless, were only evident after gaps, SSRs, and inversions were coded and included in the analysis (results not shown).

Coding potential events, mainly gaps, were important for a better resolution of phylogenetic relationships within the tribe Cacteeae. Although numerous phylogenetic studies including gaps are presently available, results and discussions on its benefits are limited (e.g., Simmons et al., 2001; Ingvarsson et al., 2003; Ogden and Rosenberg, 2007). The Simmons and Ochoterena (2000) simple gap coding method used here is conservative and relatively easy to implement. This method has been used with favorable results for phylogenetic reconstruction (e.g., Freudenstein and Chase, 2001; Hennequin et al., 2003; Ogden and Rosenberg, 2007). In the study presented here, other potential events, such as SSRs and inversions that were incorporated as potential synapomorphy hypotheses (Ochoterena, 2009), also supported clades. Moreover, results from the matrix analysis showed that potential events coded were approximately 14% of the total data and supported the monophyly of *Acharagma*, *Ariocarpus*, *Astrophytum*, *Aztekium*, *Cochemiea*, *Echinocactus*, *Lophophora*, *Mammillaria*, and *Strombocactus*. The marker supporting the majority of clades was *rpl16*, also used by Butterworth et al. (2002); however, they did not consider gaps, SSRs, or inversions, which in our analysis corresponded to 18% of the potentially informative characters provided by this marker (Table 2). For the *psbA/trnH* region, almost 25% of the potentially informative characters corresponded to gaps, SSRs,



and inversions, while the *trnL-F* region included around 17% of its potentially informative characters coded as gaps, SSRs, or inversions. We agree with Korotkova et al. (2011) that *rpl16* is one of the best performing regions within Cactaceae.

#### 4.2 Phylogenetic relationships

The early diverging clade within Cactaceae, including *Aztekium* and *Geohintonia*, was consistent with previous reports by Butterworth et al. (2002). Both genera are distributed in some enclaves of Sierra Madre Oriental Morphotectonic Province (Ferrusquía-Villafranca, 1998). This province represents one of the most important centres of diversity and endemism of Cactaceae (Hernández and Bárcenas, 1995; Santa Anna del Conde-Juárez et al., 2009). In particular, we believe that the occurrence of *Aztekium*, *Geohintonia* and 19 other Cactaceae genera, which do not share a common most recent ancestor, in this Sierra Madre Oriental can be explained as a result of different biogeographic expansions. Most likely, this region also represents the place where evolution *in situ* of many endemic taxa of Cactaceae took place. For both reasons, a logical hypothesis is that Cactaceae originated in Sierra Madre Oriental Morphotectonic Province.

Other authors (Wallace, 1995; Butterworth et al., 2002; Hernández-Hernández et al., 2011) had previously pointed out the relationship between *Astrophytum* and *Echinocactus* (*E. grusonii* excluded). In our study, this sister relationship is highly supported. Morphologically, both genera share the presence of numerous pointed scales and trichomes covering the pericarpel and floral tube. Our results show that a core *Echinocactus*, with four species, is supported as monophyletic (excluding *E. grusonii*, see section “*Ferocactus*”). Considering the knowledge on the structural differences and previous phylogenetic studies, we believe that *Echinocactus* should be accepted as it is here circumscribed.

Our analysis strongly supported the transfer of *Digitostigma caput-medusae* to *Astrophytum*, as suggested by Hunt (2003). *Astrophytum caput-medusae* shares several characteristics with other species of *Astrophytum*, such as: floccose stems, flowers with pointed scales and yellow perianth, fruit with regular dehiscence, persistent scales and trichomes, and hat-shaped seeds with expanded testa and inrolled around the sunken hilum (Barthlott and Hunt 2000; Velazco and Nevárez, 2002). The remarkable and uncommon diagnostic character of *A. caput-medusae* (elongated tubercles) shows an interesting convergence with *Leuchtenbergia* (elongated tubercles), which suggests the need for an ontogenetic study to understand the development of tubercles.

*Sclerocactus* is distributed in the southern United States, and there is independent evidence corroborating that this genus is monophyletic (Porter et al., 2000; Butterworth et al. 2002; Crozier, 2005). The sister relationship between *Sclerocactus* and *Echinomastus* was supported by a unique synapomorphy in *psbA-trnH*. Three species of *Echinomastus* were defined by an exclusive set of *rbcL*, *rpl16*, and *trnL-F* characters. Based on our results, further analyses are needed to understand the natural circumscription of *Echinomastus* because it seems to be polyphyletic. Hunt (1999) proposed the inclusion of *Echinomastus* in *Sclerocactus*; nevertheless, none of the phylogenies available to date have sufficient sampling for either genus.

Our results suggest that *Epithelantha* is sister to the remaining species of clade B (Fig. 1). This genus, regardless of the number of accepted species (one according to Guzmán et al., 2003; two according to Anderson, 2001 and Hunt et al., 2006), has tiny and numerous tubercles no larger than 1 mm and numerous spines that are appressed to the stem. A clade with two *Turbinicarpus* species and another clade with *Strombocactus* form a grade with respect to *Ariocarpus* and *Turbinicarpus* (clade B1). The genus

*Strombocactus*, including the recently described species, *S. corregidora* (Arias and Sánchez, 2010), is supported as monophyletic. This genus is characterized by its rhomboidal tubercles in cross section, flowers borne at plant tip, with few and tiny scales in the pericarpel, and seeds very small (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991; Arias and Sánchez, 2010). The monophyly of *Ariocarpus*, including 6 species, was in concordance with previous studies using a narrower sampling or a single marker (Butterworth et al., 2002; Hernández-Hernández et al., 2011; Bárcenas et al., 2011). Although two subspecies of *A. retusus* were recovered as sisters, our results support raising the species level of *A. retusus* subsp. *trigonus*. This proposal is based on the number of molecular autapomorphies, making *A. retusus* subsp. *trigonus* sufficiently different from the species type. In addition, the following morphological characteristics support the recognition of both as species: *A. retusus* has wide tubercles at the base, a tapered apex with spiniferous areoles, and white colored, or rarely red flowers, whereas *A. trigonus* possesses tubercles that curve downwards, an absence of spiniferous areoles, and yellow flowers (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001). Following the recent taxonomic monographs of cacti (Anderson, 2001; Hunt et al., 2006), *Turbinicarpus* has been classified as a heterogeneous and superfluous group. Some *Turbinicarpus* species have been frequently included in *Bravocactus*, *Gymnocactus*, *Kadenicarpus*, *Neolloydia*, *Normanbokea*, or *Pelecyphora* (Anderson, 1986; Hunt and Taylor, 1990; Barthlott and Hunt, 1993; Hunt et al., 2006). Our results show that *Turbinicarpus* is polyphyletic and its species are placed in three clades. Two clades were nested in “clade B1”, and the other in “clade B2a” (discussed below). These results are in agreement with Bárcenas et al. (2011). A core clade with eleven species, including seven subspecies can be recognized as the genus *Turbinicarpus* s. str. Since the type species *T. schmiedickeanus* is grouped here. This

genus would be then characterized by small, globular, and tuberculate stems, covered partially with non-pungent ascending spines, and tuberculate seeds with hilum and micropyle conjunct. A small lineage, including *T. horripilus* and *T. pseudomacrochele*, found to be early diverging in clade B1. Whether this clade is related to *Pediocactus simpsonii* as suggested by Butterworth et al. (2002) needs further investigation.

Groups from clade B2a include *Obregonia*, *Lophophora*, *Acharagma*, and five species of *Turbinicarpus*. The sister relationship of *Lophophora* and *Obregonia* is consistent with findings by Butterworth et al. (2002) and Hernández-Hernández et al. (2011). The two *Lophophora* species were found to be sisters, in contrast to results obtained by Butterworth et al. (2002). Our results supported the recognition of *Lophophora* and *Obregonia* as different genera, in agreement with the conclusions by Anderson (1967). Moreover, *Lophophora* has papillose epidermis and absent of spines while *Obregonia* has nonpapillose epidermis and 3-4 spines. *Acharagma*, with its two species, was also recovered as monophyletic and was sister to a *Turbinicarpus* clade, consisting of five species (*T. beguinii*, *T. booleanus*, *T. mandragora*, *T. subterraneus*, and *T. zaragozae*). We recognize the generic name *Rapicactus*, proposed by Buxbaum (1942) and discussed by Lüthy (2003) for the five species of *Turbinicarpus* just mentioned. The *Rapicactus* species share the medium-sized stems with high, dense, straight, and pungent spines and seeds striate with hilum and micropyle disjunct.

Clade B2b, included 10 genera. *Neolloydia* was not monophyletic according to our results. *N. conoidea* is the earliest diverged species of the clade. Butterworth and Wallace (2004) suggest that *N. conoidea* has a closer relationship to the *Mammillaria* species placed by Hunt (1981) in series *Ancistracanthae* and by Lüthy (2001) in subgenus *Cochemiea*. The inclusion of *N. conoidea* in *Mammillaria* was not supported here. The second species,

*N. matehualensis* appeared to be related to *Coryphantha*. New investigations that include a higher sampling of *Coryphantha* will provide a stronger test to know if *N. matehualensis* is more closely related to *Coryphantha*. The monotypic genus *Cumarinia*, was sister to *Cochemiea*. *Cumarinia* was first described as a *Coryphantha* (Boedeker, 1930) and then moved to *Neolloydia* by Backeberg (1937). Buxbaum (1951) raised *Cumarinia* to a generic rank. Tubercle shape, spines, fruit, and seeds show that the characters of *Cumarinia* are not like those of *Neolloydia* (Anderson, 1986). Bárcenas et al. (2011) considered *Cumarinia* as part of the informal “Mammilloid clade”. However, this assertion was not supported in this study when more molecular evidence was included because *Cumarinia* is closer to *Cochemiea* from *Mammillaria*. On the other hand, *Cochemiea* was proposed as a subgenus of *Mammillaria* in spite of several differences in the gross morphology (Butterworth and Wallace, 2004; Hunt et al., 2006; Bárcenas et al., 2011). In this study, we propose that *Cochemiea* should be regarded as a different genus than *Mammillaria*, supporting previous taxonomic treatments (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Barthlott and Hunt, 1993; Anderson, 2001). *Pelecyphora* was found to be monophyletic as in recent analyses (Bárcenas et al., 2011). In contrast, *Escobaria* was found to be polyphyletic; this genus was considered part of *Coryphantha* (Berger, 1929) or closely related to it by morphological (Taylor, 1986) or molecular evidence (Butterworth et al., 2002). However, we cannot make this conclusion based on the sample used in this study because two of the *Escobaria* species included had a close relationship with *Pelecyphora* and others were related to *Coryphantha* and *Echinomastus*. *Ortegocactus* was supported as a genus by six autapomorphies. Hunt and Taylor (1990) suggested transferring *O. macdougallii* into *Mammillaria*. Through a wider *Mammillaria* sampling, Butterworth and Wallace (2004) concluded that the inclusion of *Ortegocactus* within *Mammillaria* was inappropriate because of the polyphyletic nature

of *Mammillaria*. However, with more molecular evidence, we demonstrate that *Ortegocactus* is not embedded in *Mammillaria* as found previously by Hernández-Hernández et al. (2011).

The genus *Coryphantha* was not monophyletic. A group of five species plus *Neolloydia matehualensis* were defined by the combination of three molecular events, while *C. macromeris* was more closely related to *Echinomastus intertextus* and two *Escobaria* species. According to Bárcenas et al. (2011), based on sample of 33 species and one molecular marker, *Coryphantha* is not monophyletic but Bárcenas et al. can recognize a core *Coryphantha* comprising 25 species. Greater molecular evidence may allow to define whether *Coryphantha* is paraphyletic or polyphyletic, but this information will need to be integrated with morphological data to define the limits of the genus.

The genus *Mammillaria*, as currently circumscribed, is polyphyletic (Butterworth et al., 2002; Butterworth and Wallace, 2004). In this study, we suggest to reduce *Mammilloidia* to synonymy because it was nested within *Mammillaria*. *Mammilloidia* was raised to the genus rank by Buxbaum (1950) because of the differences in seed testa with respect to *Mammillaria*. This proposal has been previously accepted by several authors (Hunt, 1999; Anderson, 2001; Guzmán et al., 2003). However, the seed testa was analyzed by Riha and Riha (1975), who concluded that it was similar to other *Mammillaria* species. Our results support Butterworth and Wallace (2004), who suggested that *Mammilloidia candida* is also a member of *Mammillaria*.

#### 4.3. *Ferocactus*

Our results show that *Ferocactus*, as currently circumscribed is polyphyletic, which agrees with previous molecular phylogenies that included more taxa or different markers (Butterworth et al., 2002; Hernández-Hernández et al., 2011; Bárcenas et al., 2011). We

propose all the genera grouped in clade A (*Ferocactus*, *Glandulicactus*, *Leuchtenbergia*, *Stenocactus*, and *Thelocactus*) to be *Ferocactus*. A unique character shared among all species in clade A is the occurrence of scales in the pericarpel, and this feature is hypothesized to be a synapomorphy. Furthermore, the clade consisted mainly of species with ribs whether tuberculated or not. These genera have once been considered as members of *Ferocactus* (Taylor, 1979; Taylor, 1980), with the exception of *Leuchtenbergia*, which has no evident morphological likeness with *Ferocactus* because of its long triangular tubercles. Glass (1966) suggested a *Ferocactus*-*Leuchtenbergia* relationship based on their ability to produce hybrids in culture. The same relationship was later suggested by Barthlott and Hunt (1993) due to the presence of scales in the pericarpel, though these scales are present in all species of this clade, as mentioned above. Butterworth et al. (2002) and Crozier (2005) also found results that were similar to those presented here, with regard to the *Ferocactus* and *Glandulicactus* relationship. The two *Glandulicactus* species included here are recognized as *Sclerocactus* subspecies by Anderson (2001) and Hunt et al. (2006). However, our results showed that *Glandulicactus* was not related to *Sclerocactus*. Taylor (1979) proposed that *Glandulicactus* should be part of *Ferocactus* because the *Crassihamatus* epithet was used without indicating the referred taxonomic level. The *Stenocactus* genus was considered a subgenus of *Ferocactus* by Taylor (1980). The species of *Stenocactus* can be differentiated from other genera of the clade by two characters: very thin and narrow ribs and areoles with long spines in the upper part and small spines in the lower part. Nevertheless, Taylor (1980) pointed out characters in *S. coptonogonus* that are shared with *Ferocactus*, involving structures such as flowers, fruits, and seeds as well as the presence of glandular spines.

Several *Thelocactus* species have also been found to be more closely related to some species of *Ferocactus* (Taylor, 1979) due to the presence of extrafloral nectaries in some *Thelocactus* species (Anderson and Ralston, 1978). The close relationship between both genera was corroborated by our molecular studies and may be supported after the inclusion of vegetative and reproductive characters.

Following Lindsay's (1955) taxonomic review, wide variation between subspecies within *Ferocactus* was evident. The molecular evidence presented here revealed an unrelated position for two *Ferocactus* subspecies. For example, *F. cylindraceus* subsp. *tortulispinus* was first collected by Howard E. Gates and described as *F. tortulispinus*. Lindsay (1955) proposed that variants in the *F. cylindraceus* complex deserved an infraspecific category, mostly when located at various geographical areas. A close relationship between *F. cylindraceus* subsp. *tortulispinus* and *F. cylindraceus* was not found in the analysis presented here. Moreover, *F. tortulispinus* has a very long and bent lower central spine compared to *F. cylindraceus*. *F. wislizeni* subsp. *herreriae* may also be recognized as *F. herreriae*, as previously established by various authors (Ortega, 1927; Lindsay, 1955; Anderson, 2001; Hunt et al., 2006). According to Lindsay (1955), the most evident differences between *F. wislizeni* and *F. herreriae* are the number of ribs (13 in *F. herreriae* vs. 25 in *F. wislizeni*), the number of central spines (one in *F. herreriae* vs. four in *F. wislizeni*), and seed color (black in *F. herreriae* vs. reddish brown to almost black in *F. wislizeni*).

In conclusion, our results prove that including events (gaps, SSRs, and inversions), more representative species per genus, and greater molecular evidence lead to a greater monophyletic genera (see synopsis below). On the other hand, this analysis also shows the need to make taxonomic changes, such as in *Digitostigma-Astrophytum*, *Echinocactus*,



*Ferocactus*, and *Turbincarpus-Rapicactus*. The inclusion of additional evidence, e.g., vegetative and reproductive characteristics, may support this proposal.

#### 4.4. Taxonomic synopsis

A taxonomic synopsis is given for monophyletic genera that were recognized based on the phylogenetic analysis.

***Acharagma*** (N. P. Taylor) Glass, *Guía Identif. Cact. Amenazadas México* 1: [Ac/ag].

1997.- *Escobaria* sect. *Acharagma* N. P. Taylor, *Kakteen Sukk. (Dresden)* 34:185. 1998.-

Type: *Echinocactus roseanus* Boed.

Plants generally solitary but sometimes forming clusters. Stems globose to cylindrical; tubercles pyramidal or conical; areoles at the tip of tubercles; spines present, usually dense, centrals and radials distinguishable. Flowers borne at the plant tip, 1.5-2 cm length, white to pink or yellow, radially symmetrical; floral tubes short, perianth parts not ciliate. Fruits green to purple. Seeds small, oval, brown to black, and deeply pitted.

Distribution: Mexico (Coahuila and Nuevo Leon). 2 spp.

***Ariocarpus*** Scheidw., *Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles* 5: 491. 1839.- Type: *Ariocarpus retusus* Scheidw.

Plants solitary or forming clumps with large taproots. Stem depressed globose; tubercles imbricate, triangular, and leaf-like; areoles varying in occurrence at the apex of the tubercles or absent. Spines commonly absent. Flowers borne at the woolly bases of young tubercles, 2-5 cm length, white to yellow to purple, radially symmetrical; pericarpel and receptacular tube without scales, segments of the elliptic perianth, with tapered or mucronate tips and complete margin. Fruits greenish-white, red or reddish-purple, ovoid-ellipsoid. Seeds medium-sized, broadly oval, black, and tuberculate.

Distribution: From southern United States (Texas) to central Mexico (Queretaro). 6 spp.

*Astrophytum* Lem., Cact. Gen. Sp. Nov. 3. 1839. *Digitostigma* Velasco & Nevárez, Cact. Suc. Mex. 47: 79. 2002.- Type: *Astrophytum myriostigma* Lem.

Plants solitary. Stems depressed globose to cylindrical, often floccose, ribs 4-10 or very long tubercles; areoles large, close set but distinct; spines present or absent, when present, variable centrals and radials distinguishable or indistinguishable. Flowers borne at the stem tip, 2-8 cm length, yellow or yellow with red throats, radially symmetrical; pericarpel with pointed scales. Fruits green, globose, scaly, moderately woolly, and perianth parts persistent. Seeds large, hat-shaped, black-brown, and glossy.

Distribution: From southern United States (Texas) to central Mexico (Queretaro). 5 spp.

*Aztekium* Boed., Monatsschr. Deutsch. Kakteen-Ges 1: 52. 1929.- Type: *Aztekium ritteri* (Boed.) Boed.

Plants solitary to clustering. Stems globose or depressed globose with woolly apex; ribs 6-15, often with grooves; areoles small and numerous through the edge of every rib; spines centrals and radials not distinguishable, somewhat flattened only at apical areoles. Flowers borne at the stem tip, 1 cm length, white to pinkish or with magenta midveins, radially symmetrical. Fruit pink to whitish, slightly elongated, naked. Seeds very small, circular, brown, and glossy.

Distribution: Mexico (Nuevo Leon). 2 spp.

*Cochemiea* (K. Brandegee) Walton, Cact. J. (London) 2: 50. 1899. *Mammillaria* subgen. *Cochemiea* K. Brandegee, Erythea 5:113. 1897.- Type: *Mammillaria halei* Brandegee.

Plants solitary and branching from the base. Stems cylindrical; tubercles distinct; areoles dimorphic; spines, both central and radials variable, central spine horned and radial spines straight. Flowers borne from the axils of the tubercles, 3-5.5 cm of the, red, bilaterally symmetrical. Fruits red to purple, globose, naked. Seeds medium-sized, broadly oval, black-brown, and verrucose.

Distribution: Mexico (Baja California and Baja California Sur). 3 spp.

***Cumarinia*** Buxb., Oesterr. Bot. Zeits. 98:61. 1951.- Type: *Coryphantha odorata* Boed.

Plants clustering and branching from the base. Stem cylindrical; tubercles cylindrical and groove above; areole tips producing abundant wool; areolar gland absent; spines centrals and radials distinguishable, central spine hooked, slender, radial spines acicular. Flowers borne at the stem tip, 1.5-2 cm length, white or cream, radially symmetrical; pericarpel naked. Fruit dull purple-green, slender cylindrical. Seeds medium-sized, oval, black-brown, and glossy.

Distribution: Mexico (San Luis Potosi and Tamaulipas). 1 sp.

***Echinocactus*** Link & Otto, Verh. Preuss. Gartenb. Ver. 3:420. 1827.- Type: *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto.

Plants solitary to clustering. Stems globose, depressed globose, cylindrical, or columnar; ribs 13-60; areoles large, sometimes confluent; spines centrals and radials distinguishable, stout. Flowers borne near the stem tip, 3-10 cm length, usually yellow, but also pink, radially symmetrical; pericarpel and floral tube with numerous pointed scales and also densely woolly areoles. Fruits white to yellowish, round, fleshy or dry at maturity. Seeds large, oval to almost circular, brown-black, and glossy to rugose.

Distribution: From southern United States (California to Texas) to central-southern Mexico (Oaxaca). 5 spp.

***Epithelantha*** F.A.C. Weber ex Britton & Rose, Cact. 3:92. 1922.- Type: *Mammillaria micromeris* Engelm.

Plants usually solitary to many-stemmed. Stems globose; tubercles conical covered with spines; areoles dimorphic, arranged at the tip of each tubercle; spines not distinguishable as centrals and radials, in several series appressed. Flowers borne at the tips of young tubercles at the stem tips, 1-1.2 cm length, white or pink, radially symmetrical; pericarpels naked, Fruits red, club shaped, fleshy. Seeds medium-sized, broadly oval, black-brown, and glossy.

Distribution: From southern United States (Arizona) to central-northern Mexico (San Luis Potosi and Zacatecas). 1 sp.

***Geohintonia*** Glass & W.A. Fitz Maurice, Cact. Suc. Mex. 37:16. 1991.-Type: *Geohintonia mexicana* Glass & W.A. Fitz Maurice.

Plants solitary. Stems globose; ribs 18-20; areoles extending along the rib edges, initially woolly but soon becoming naked; spines not distinguishable as centrals and radials, slightly curved, soon shedding. Flowers borne at the stem tip, 2 cm length, deep pink to magenta, radially symmetrical; pericarpels and floral tubes naked. Fruits whitish, ovoidal, hidden in the apical wool. Seeds small, oval, black, and glossy.

Distribution: Mexico (Nuevo Leon). 1 sp.

***Lophophora*** J.M. Coult., Contr. U. S. Nat. Herb. 3:131. 1894.- Type: *Echinocactus williamsii* (Lem. Ex Salm-Dyck).

Plants in clusters. Stems globose-depressed, bluish green colored; tubercles non-prominent wide, sometimes similar to ribs; areoles round, covered by soft trichomes; spines absent.

Flowers borne at the center of the plant tip, 1-2.4 cm length, white to pinkish or yellowish to white, radially symmetrical; pericarpels naked. Fruits pinkish red, clavate, naked. Seeds medium-sized, broadly oval, black, and tuberculate.

Distribution: From southern United States (Texas) to central Mexico (Queretaro). 2 spp.

***Mammillaria*** Haw., Syn. Pl. Succ. 177. 1812.- Type: *Mammillaria simplex* Haw.

Plants solitary or multi-stemmed. Stems globose, depressed globose, or cylindrical; tubercles semi-round, conical, cylindrical, or pyramidal, sometimes producing white latex; areoles dimorphic, sometimes with trichomes at the base; spines sometimes distinguishable as radials and centrals, centrals mostly hooked. Flowers borne at the bases of older areoles, often forming rings around the stem tips, 0.5-5 cm length; white, yellow pink to magenta; radially symmetrical; pericarpels and floral tubes naked. Fruits red, oblong, naked. Seeds small to medium-sized, circular to oval, brown to black, and glossy to verrucose.

Distribution: From southern United States through Mexico to the Caribbean and northern South America. 178 spp.

***Obregonia*** Fric, Zivot V. Prirod 29:14. 1925.- Type: *Obregonia denegrii* Fric.

Plants solitary. Stems depressed globose; tubercles triangular, leaf-like, acuminate; areoles at the apex of tubercles, woolly when young; spines 3-4, not distinguishable as central and radial, erect or slightly bending. Flowers borne at the stem tip, 2-2.5 cm length; white,

radially symmetrical; pericarpels and floral tubes naked. Fruit white, clavate, naked. Seeds medium size, circular, black-brown, and tuberculate.

Distribution: Mexico (Tamaulipas). 1 sp.

*Ortegocactus* Alexander, Cact. Succ. J. (Los Angeles) 33:39. 1961.- Type *Ortegocactus macdougallii* Alexander

Plants solitary. Stem globose; tubercles flat and rhomboidal; areoles dimorphic, bearing trichomes and spines in the upper part, sometimes with grooves; spines distinguishable as radials and centrals, one central straight. Flowers borne at the axillary tubercles, 1.2-3 cm length, yellow, radially symmetrical; pericarpels and floral tubes naked. Fruits dull red, globose. Seeds very small, circular, black brown, and pitted.

Distribution: Mexico (Oaxaca). 1 sp.

*Pelecypora* C.Ehrenb., Bot. Zeitung (Berlin) 1:737. 1843.- Type: *Pelecypora aselliformis* C.Ehrenb.

Plants solitary. Stem depressed globose; tubercles triangular or elliptical, with rudimentary areolar grooves; areoles dimorphic with the spine-producing portion at the base of the tubercle; spines centrals and radials no distinguishable, numerous, pectinate. Flowers borne subapical in axillary young tubercles, 1.2-2.8 cm length, magenta, radially symmetrical; pericarpel and floral tube naked. Fruits greenish-brown, globose, naked. Seeds medium-sized, kidney shaped, brown, and reticulate.

Distribution: Mexico (Nuevo Leon, Tamaulipas, and San Luis Potosi). 2 spp.

*Strombocactus* Britton & Rose, Cact. 3:106. 1922.- Type: *Mammillaria disciformis* DC.

Plants solitary. Stem globose; tubercles imbricate, rhomboidal in cross section, coriaceous; areoles borne at tubercle tips; spines 1-4, not distinguishable as radials and centrals, setose to strong, soon sheathing. Flowers borne at young tubercles near the plant tip, 3.5- 4 cm length, cream, yellow or magenta, radially symmetrical; pericarpels and floral tubes with small scales. Fruit magenta, elongate, perianth parts persistent. Seeds very small, circular, brown, and tuberculate.

Distribution: Mexico (Queretaro, Hidalgo, and Guanajuato). 2 spp.

***Rapicactus*** Buxb. & Ohme ex Buxb., *Cactaceae* (1): 24. 1942. Type: *Echinocactus subterraneus* Backeb., *Kakteen-freund* 1: 110. 1932.

Plants solitary. Stem globose or cylindrical; tubercles imbricate, conical, firm; areoles borne at the tip of tubercles; spines 1-4, distinguishable as radials and centrals, centrals two, circular in cross section straight and pungent. Flowers borne only from areoles of young tubercles near the plant tip, 1-2.5 cm length, whitish, yellowish-reddish to magenta, radially symmetrical; pericarpels naked. Fruit dark green to purple, globose to ovoid, Seeds medium-sized, globose, black, and striate.

Distribution: Mexico (Coahuila, Nuevo Leon, San Luis Potosi, Tamaulipas, Zacatecas). 5 spp.

***Turbincarpus*** (Backeb.) Backeb & Bux., *Jahrb. Deutsch. Kakteen-Ges.* (1):27. 1937.

*Strombocactus* Britton & Rose subgen. *Turbincarpus* Backeb.- Type: *Echinocactus schmiedickeanus* Boed.

Plants solitary. Stems mostly globose or cylindrical; tubercles rounded or conical; areoles borne at tubercle tips; spines distinguishable or not as radials and centrals, non-pungent to

quite strong ascending. Flowers borne at the stem tip, 0.9-3.8 cm length; white to magenta, radially symmetrical; pericarpels and floral tubes naked. Fruits greenish to brown, reddish to dark violet, rounded. Seeds small, circular, black-brown, and tuberculate.

Distribution: Mexico (Coahuila to Guanajuato). 11 spp.

### Acknowledgements

Thanks to Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the Ph.D. scholarship to MVS (41991). We appreciate the support of Dennis Stevenson which allowed us to initiate the molecular work of this project at the Molecular Laboratory at the New York Botanical Garden. Funding was provided by Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, DGAPA, UNAM IN224307 to TT and by Instituto de Biología, UNAM.

### References

- Anderson, E.F., 1967. A study of the proposed genus *Obregonia* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 54, 897-903.
- Anderson, E.F., 1986. A revision of the genus *Neolloydia* B. & R. (Cactaceae). *Bradleya* 4, 1-28.
- Anderson, E.F., 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland.
- Anderson, E.F., Ralston, M.E., 1978. A study of *Thelocactus* (Cactaceae) I. The status of the proposed genus *Gymnocactus*. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)*. 50, 216-224.
- Applequist, W.L., Wallace, R.S., 2002. Deletions in the plastid *trnT-trnL* intergenic spacer define clades within Cactaceae subfamily Cactoideae. *Plant Syst. Evol.* 231, 153-162.
- Arias, S., Sánchez, E., 2010. Una especie nueva de *Strombocactus* (Cactaceae) del río



- Moctezuma, Querétaro, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 81, 619-624.
- Arias, S., Terrazas, T., Cameron, K.M., 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Syst. Bot.* 28, 547-557.
- Arias, S., Terrazas, T., Arreola-Nava, H.J., Vázquez-Sánchez, M., Cameron, K.M., 2005. Phylogenetic relationship in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *J. Plant Res.* 118, 317-328.
- Backeberg, C., 1937. *Neolloydia* B. & R. In *Blatt. Kakt.-Forsch.*, pt.3.
- Bárcenas, R.T., Yesson, C., Hawkins, J.A., 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27, 470-489.
- Barthlott, W., Hunt, D.R., 1993. Cactaceae, In: Kubitzki, K., Rohwer, J., Bittrich, V. (Eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants 2*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 161-197.
- Barthlott, W., Hunt, D.R., 2000. Seed-diversity in the Cactaceae subfam. Cactoideae. *Succ. Plant Res.* 5, 1-173.
- Berger, A., 1929. *Kakteen*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Boedeker, F., 1930. Eine neue, eigenartige *Coryphantha*. In *Monatsschr. Deutsche Kakt.-Ges.* 2, 168-170.
- Bravo-Hollis, H., Sánchez-Mejorada, H., 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. 2. 2<sup>a</sup>. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Butterworth, C.A., Edwards, E.J., 2008. Investigating *Pereskia* and the earliest divergences in Cactaceae. *Haseltonia* 14, 46-53.

- Butterworth, C.A., Wallace, R.S., 2004. Phylogenetics studies of *Mammillaria* (Cactaceae) insights from chloroplast sequence variation and hypothesis testing using the parametric bootstrap. *Am. J. Bot.* 91, 1086-1098.
- Butterworth, C.A. Wallace, R.S., 2005. Molecular phylogenetics of the leafy cactus genus *Pereskia* (Pereskioideae). *Syst. Bot.* 30, 800-808.
- Butterworth, C.A., Cota-Sanchez, J.H., Wallace, R.S., 2002. Molecular systematics of tribe Cacteae (Cactaceae: Cactoideae): 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. Ges(1), Batt* 18-24.
- Buxbaum, F., 1950. *The Morphology of Cacti*. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Buxbaum, F., 1951. Die phylogenie der nordamerikanischen Echinocacteen, In *Oesterr. Bot. Zeitschr.* 98, 44-104.
- Calvente, A., Zappi, D.C., Forest, F., Lohmann, L.G., 2011. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hattiora*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 58, 456-468.
- CBOL Plant Working Group, 2009. A DNA barcode for land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, 12794-12797.
- Cota, J.H., Wallace, R.S., 1997. Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its relationships to North American columnar cacti (Cactaceae, Cactoideae). *Syst. Bot.* 22, 529-542.
- Crozier, B.S., 2004. Subfamilies of Cactaceae Juss., including Blossfeldioideae subfam. *Nov. Phytologia* 86, 52-64.

- Crozier, B.S., 2005. Systematics of Cactaceae Juss.: Phylogeny, cpDNA Evolution, and Classification, with Emphasis on the Genus *Mammillaria* Haw. Ph.D. thesis. University of Texas.
- Doyle, J.J., 1992. Genes trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Syst. Bot.* 17, 144-163.
- Edwards, E.J., Nyffeler, R., Donoghue, M.J., 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *Am. J. Bot.* 92, 1177-1188.
- Farris, J.J., Källersjö, Kluge, M.A Bult, C., 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10, 315-319.
- Fearn, P.J., 1996. A revision of the origins of the cactus family and the search for a system of classification. Wimborne: privately published.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1998. Geology of Mexico: A synopsis. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York, pp. 3-107.
- Freudenstein, J.V., Chase, M.W., 2001. Analysis of mitochondrial nad 1 b-c intron sequences in Orchidaceae: utility and coding of length-change characters. *Syst. Bot.* 26, 643-657.
- Glass, C., 1966. An incredible new bigeneric cultivar. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 38, 177-178.
- Griffith, D.P., Porter J.M., 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae) *Int. J. Plant Sci.* 170, 107-116.

- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774-786.
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P., 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Harpke, D., Peterson, A., 2006. Non-concerted ITS evolution in *Mammillaria* (Cactaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 41, 579-593.
- Hennequin, S., Ebihara, A., Ito, M., Iwatsuki, K., Dubuisson, J., 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based in chloroplastic coding and non coding regions. *Mol. Phylogenet. Evol.* 27, 283-301.
- Hernández, H.M., Bárcenas, R.T., 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan desert: I. Distribution patterns. *Conserv. Biol.* 9, 1176-1188.
- Hernández-Hernández, T., Hernández, M.H., De-Nova, J.A., Puente, R., Eguiarte, L.E., Magallón, S., 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledonae). *Am. J. Bot.* 98, 44-61.
- Hunt, D., 1981. Revised classified list of the genus *Mammillaria*. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 43, 41-48.
- Hunt, D.R., 1999. CITES Cactaceae Checklist. 2<sup>nd</sup> ed. Royal Botanical Gardens and International Organization for Succulent Plant Study, Milborne Port.
- Hunt, D.R., 2003. *Astrophytum*. *Cactaceae Syst. Initiatives* 15, 5-6.
- Hunt, D.R., Taylor, N.P., 1990. The genera of Cactaceae: progress toward consensus. *Bradleya* 8, 85-107.

- Hunt, D.R., Taylor, N.P., Charles, G., 2006. The New Cactus Lexicon. Remous Ltd.,  
Mailborne Port.
- Ingvarsson, P.K., Ribstein, S., Taylor, D.R., 2003. Molecular evolution of insertions and  
deletions in the chloroplast genome of *Silene*. *Mol. Biol. Evol.* 20, 1737-1740.
- Korotkova, N., Zabel, D., Quandt, D., Barthlott, W., 2011. A phylogenetic analysis of  
*Pfeiffera* and the reinstatement of *Lymanbensonia* as an independently evolved  
lineage of epiphytic Cactaceae within a new tribe Lymanbensonieae. *Willdenowia*  
40, 151-171.
- Korotkova, N., Borsch, T., Quandt, D., Taylor, N.P., Müller, K.F., Barthlott, W., 2011.  
What does it take to resolve relationships and to identify species with molecular  
markers? An example from the epiphytic Rhipsalideae (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 98:  
1549-1572.
- Lindsay, G.E., 1955. The Taxonomy and Ecology of the Genus *Ferocactus*. Ph. D. thesis.  
Stanford University.
- Lüthy, J.M., 2001. A revised classification of the "primitive" mammillarias. *J. Mammillaria*  
*Soc.* 41, 6-7.
- Lüthy, J.M., 2003. Revision of the genus *Rapicactus* Buxbaum & Oehme. *Turbi-Now* 14,  
3-13.
- Metzing, D., Kiesling, R., 2008. The study of cactus evolution: the pre-DNA era.  
*Haseltonia* 14, 6-25.
- Moore, W.S., 1995. Inferring phylogenies from mtDNA variation: mitochondrial-gene trees  
versus nuclear-gene trees. *Evolution* 49, 718-726.
- Nyffeler, R., 2002. Phylogenetic relationship in the cactus family (Cactaceae) based on  
evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* sequences. *Am. J. Bot.* 89, 312-326.

- Nixon, K.C., 2002. WinClada, version 1.00.08. Ithaca.
- Ochoterena, H., 2009. Homology in coding and non-coding DNA sequences: a parsimony perspective. *Plant Syst. Evol.* 282, 151-168.
- Ogden, T.H., Rosenberg, M.S., 2007. How should gaps be treated in parsimony? A comparison of approaches using simulation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 42, 817-826.
- Ortega, G.J., 1927. La biznaga, *Ferocactus herrerae*. *Mex. Forest.* 5, 52.
- Porter, J.M., Kinney, M., Heil, K.D., 2000. Relationships between *Sclerocactus* and *Toumeyia* (Cactaceae) based on chloroplast *trnL-trnF* sequences. *Haseltonia* 7, 8- 19.
- Riha, J., Riha, J.J., 1975. The genus *Mammilloidia* Buxbaum. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 47, 195-197.
- Ritz, C.M., Martins, L., Mecklenburg, R., Goremykin, V., Hellwig, F.H., 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American Mountain cacti. *Am. J. Bot.* 94, 1321-1332.
- Sang, T., Crawford, D., Stuessy, T.F., 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *Am. J. Bot.* 84, 1120-1136.
- Santa Anna del Conde-Juárez, H., Contreras-Medina R., Luna-Vega, I., 2009. Biogeographic analysis of endemic cacti of the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Biol. J. Linn. Soc.* 97, 373-389.
- Schumann, K., 1898. *Gesamtbeschreibung der Kakteen (Monographia Cactacearum)*. J. Neumann, Neudamm.
- Simmons, M.P., Ochotorena, H., 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* 49, 369-381.

- Simmons, M.P., Ochotorena, H., Carr, T.G., 2001. Relative quality of gap characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Syst. Biol.* 50, 454-462.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., 2004. The origin and diversification of angiosperms. *Am. J. Bot.* 91, 1614-1626.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., Endress K., Chase, M.W., 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperm*. Sinauer, Sunderland.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G., Bouvet, J., 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol.* 17, 1105-1109.
- Tate, J.A., Simpson, B.B., 2003. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploidy species. *Syst. Bot.* 28, 723-737.
- Taylor, N.P., 1979. Notes in *Ferocactus* B. & R. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 41, 88-94.
- Taylor, N.P., 1980. *Ferocactus* and *Stenocactus* united. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 42, 108.
- Taylor, N.P., 1986. The identification of *Escobarias* (Cactaceae). *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 4, 36-44.
- Terrazas, T., Arias, S., 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot. Rev.* 68, 444-473.
- Velazco, M.C.G., Nevárez, R.M., 2002. Nuevo género de la familia Cactaceae en el estado de Nuevo León, México: *Digitostigma caput-medusae* Velazco et Nevárez sp. Nov. *Cact. Suc. Mex.* 4, 76-86.
- Wallace, R.S., 1995. Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya* 13, 1-12.
- Wallace, R.S., Cota, J.H., 1996. An intron loss in the chloroplast gene *rpoC1* supports a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Curr. Genet.* 29,

275-281.

Wallace, R.S., Dickie, S.L., 2002. Systematic implication of chloroplast DNA sequence variation in subfamily Opuntioideae (Cactaceae). *Succ. Plant Res.* 6, 9-24.

Wallace, R.S., Gibson, A.C., 2002. Evolution and Systematics. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Berkeley, pp. 1-21.

Wilkinson, M., 1995. Coping with abundant missing entries in phylogenetic inference using parsimony. *Syst. Biol.* 44, 501-514.

Zimmerman, A.D., 1985. Systematics of the genus *Coryphantha* (Cactaceae). Ph.D. Thesis, University of Texas, Austin.



Table 1. Genera recognized within the tribe Cacteeae.

Anderson, 2001 (26)	Guzmán et al., 2003 (28)	Hunt et al., 2006 (24)
<i>Acharagma</i>	<i>Acharagma</i>	<i>Acharagma</i>
<i>Ariocarpus</i>	<i>Ariocarpus</i>	<i>Ariocarpus</i>
<i>Astrophytum</i>	<i>Astrophytum</i>	<i>Astrophytum</i>
<i>Aztekium</i>	<i>Aztekium</i>	<i>Aztekium</i>
<i>Cochemiea</i>	<i>Cochemiea</i>	
<i>Coryphantha</i>	<i>Coryphantha</i>	<i>Coryphantha</i>
	<i>Cumarina</i>	<i>Cumarina</i>
	<i>Digitostigma</i>	
<i>Echinocactus</i>	<i>Echinocactus</i>	<i>Echinocactus</i>
<i>Echinomastus</i>	<i>Echinomastus</i>	
<i>Epithelantha</i>	<i>Epithelantha</i>	<i>Epithelantha</i>
<i>Escobaria</i>	<i>Escobaria</i>	<i>Escobaria</i>
<i>Ferocactus</i>	<i>Ferocactus</i>	<i>Ferocactus</i>
<i>Geohintonia</i>	<i>Geohintonia</i>	<i>Geohintonia</i>
	<i>Glandulicactus</i>	
<i>Leuchtenbergia</i>	<i>Leuchtenbergia</i>	<i>Leuchtenbergia</i>
<i>Lophophora</i>	<i>Lophophora</i>	<i>Lophophora</i>
<i>Mammillaria</i>	<i>Mammillaria</i>	<i>Mammillaria</i>
<i>Mammilloidia</i>	<i>Mammilloidia</i>	
<i>Neolloydia</i>	<i>Neolloydia</i>	<i>Neolloydia</i>
<i>Obregonia</i>	<i>Obregonia</i>	<i>Obregonia</i>
<i>Ortegocactus</i>	<i>Ortegocactus</i>	<i>Ortegocactus</i>
<i>Pediocactus</i>		<i>Pediocactus</i>
<i>Pelecypora</i>	<i>Pelecypora</i>	<i>Pelecypora</i>
<i>Sclerocactus</i>	<i>Sclerocactus</i>	<i>Sclerocactus</i>
<i>Stenocactus</i>	<i>Stenocactus</i>	<i>Stenocactus</i>
<i>Strombocactus</i>	<i>Strombocactus</i>	<i>Strombocactus</i>
<i>Thelocactus</i>	<i>Thelocactus</i>	<i>Thelocactus</i>
<i>Turbinicarpus</i>	<i>Turbinicarpus</i>	<i>Turbinicarpus</i>

Table 2. Summary of information obtained per marker.

	<i>matK</i>	<i>rbcL</i>	<i>rpl16</i>	<i>psbA/trnH</i>	<i>trnL-F</i>
No. taxa in the analysis	139	139	139	139	131
Non-aligned length variation	780-795	537-542	926-1237	323-647	796-1150
Length of aligned matrix	795	542	1458	878	1266
No. of potentially informative nucleotide sites	106	46	358	126	239
Coded events (gaps, SSR's, inversions)	7	6	160	53	90
Potentially informative events	3	4	66	31	41
Total characters used	109	50	424	157	280

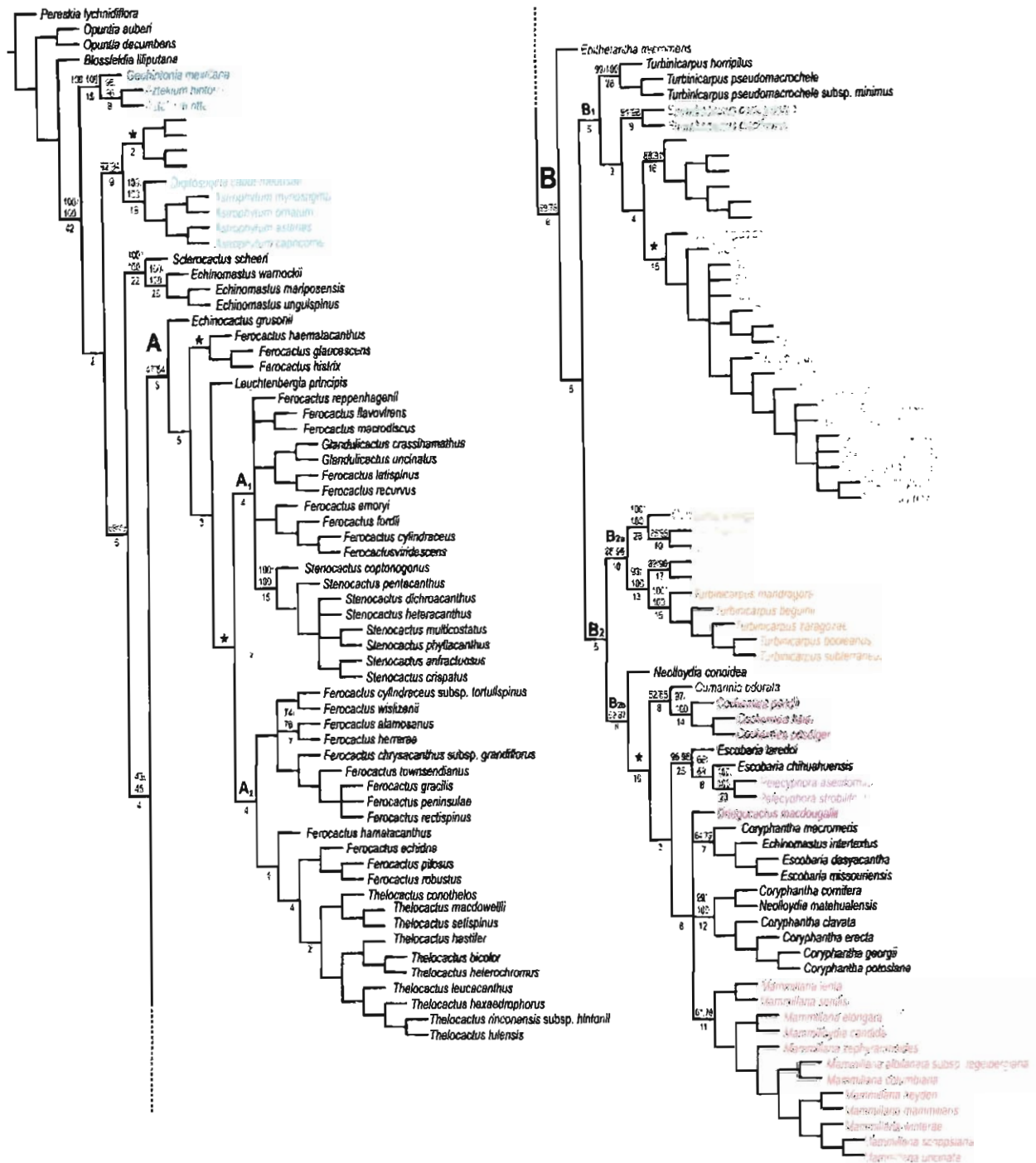


Fig. 1. The consensus tree (L:4038, CI:0.33, RI:0.67) of 372 equally parsimonious trees with bootstrap (boot) and jackknife (jck) support values above branches and the number of characters supporting clades below. (\*) Relationships evident after gaps, SSR's and inversions coded. Colors different than black represent the accepted genera.

Appendix. Species sampled, voucher information, and genbank accession numbers used in this study. All voucher deposited at MEXU, except that marked as IBUG Herbario, Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. TCG refers to Turbinicarpus Group. JB: Living collection at Jardín Botánico Universidad Nacional Autónoma de México, CIIDIR: living collection at Centro Interdisciplinario de la Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Genbank accession numbers will be provided upon acceptance of the ms.

Taxon	Source	Genbank accession
<i>Acharagma aguirreana</i> (Glass & R.A.Foster) Glass	S. Arias 1459	
<i>Acharagma roseana</i> (Boed.) E.F.Anderson	C. Glass 6443	
<i>Ariocarpus agavoides</i> (Castañeda) E.F.Anderson	H. Sánchez-Mejorada 3628	
<i>Ariocarpus fissuratus</i> (Engelm.) K.Schum.	S. Arias 1727	
<i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> (Lem.) K.Schum.	S. Arias 1704	
<i>Ariocarpus retusus</i> Scheidw.	S. Arias 1720	
<i>Ariocarpus retusus</i> subsp. <i>trigonus</i> (F.A.C.Weber) E.F.Anderson & Fitz Maurice	S. Arias 1993	
<i>Ariocarpus scaphirostris</i> Boed.	H. Sánchez-Mejorada 3721	
<i>Astrophytum asterias</i> (Zucc.) Lem.	T. Terrazas 852	
<i>Astrophytum capricorne</i> (A.Dietr.) Britton & Rose	T. Terrazas 892	
<i>Astrophytum myriostigma</i> Lem.	S. Arias 1730	
<i>Astrophytum ornatum</i> (DC.) F.A.C.Weber ex Britton & Rose	S. Arias 1699	
<i>Aztekium hintonii</i> Glass & Fitz Maurice	J. Reyes 6212	
<i>Aztekium ritterii</i> (Boed.) Boed.	S. Arias 1868	
<i>Blossfeldia liliputana</i> Werderm.	T. Hernández 104	
<i>Cochemia haley</i> (Brandege) Walton	S. Arias 1287	
<i>Cochemia pondii</i> (Greene) Walton	S. Arias 1862	
<i>Cochemia poselgeri</i> (Hildm.)	S. Arias 1824	
<i>Coryphantha clavata</i> (Scheidw.) Backeb.	T. Terrazas 886	
<i>Coryphantha georgii</i> Boed., Monatschr.	B. Vázquez 2535	
<i>Coryphantha cornifera</i> (DC.) Lem.	S. Arias 1700	
<i>Coryphantha erecta</i> (Lem.) Lem.	S. Arias 16884	
<i>Coryphantha macromeris</i> (Engelm.) Lem.	S. Arias 1788	
<i>Coryphantha potosiana</i> (Jacobi) Glass & R.A.Foster	U. Guzmán 2771	

<i>Cumarinia odorata</i> (Boed.) Buxb.	J. Reyes 5940
<i>Digitostigma caput-medusae</i> Velazco- Macias & M.Nev�ez	S. Arias 1862
<i>Echinocactus grusonii</i> Hildm.	J.Z. Ortega s.n.
<i>Echinocactus horizonthalonius</i> Lem.	S. Arias 1691
<i>Echinocactus parryi</i> Engelm.	S. Arias 1791
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	S. Arias 1679
<i>Echinocactus texensis</i> Hopffer	T. Terrazas 851
<i>Echinomastus intertextus</i> (Engelm.) Britton & Rose	S. Arias 2032
<i>Echinomastus mariposensis</i> Hester	T. Terrazas 905
<i>Echinomastus unguispinus</i> (Engelm.) Britton & Rose	S. Arias 1902
<i>Echinomastus warnockii</i> (L.D.Benson) Glass & R.A.Foster	A. Arias 2089
<i>Epithelantha micromeris</i> (Engelm.) F.A.C.Weber ex Britton & Rose	S. Arias 1507
<i>Escobaria chihuahuensis</i> Britton & Rose	S. Arias 1908
<i>Escobaria dasyacantha</i> (Engelm.) Britton & Rose	S. Arias 1955
<i>Escobaria laredoi</i> (Glass & R.A.Foster) N.P.Taylor	S. Arias 1951
<i>Escobaria missouriensis</i> (Sweet) D.R.Hunt	S. Arias 1945
<i>Ferocactus alamosanus</i> (Britton & Rose) Britton & Rose	S. Arias 1846
<i>Ferocactus chrysacanthus</i> subsp. <i>grandiflorus</i> (G.E.Linds.) N.P.Taylor	S. Arias 1816
<i>Ferocactus cylindraceus</i> (Engelm.) Orcutt	S. Arias 1808
<i>Ferocactus cylindraceus</i> subsp. <i>tortulispinus</i> (H.E.Gates) N.P.Taylor	S. Arias 1812
<i>Ferocactus echidne</i> (DC.) Britton & Rose	S. Arias 1682
<i>Ferocactus emoryi</i> (Engelm.) Orcutt	S. Arias 2013
<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton & Rose	JB -12-6-21
<i>Ferocactus fordii</i> (Orcutt) Britton & Rose	S. Arias 1809
<i>Ferocactus glaucescens</i> (DC.) Britton & Rose	S. Arias 1701
<i>Ferocactus gracilis</i> H.E.Gates	S. Arias 1810
<i>Ferocactus haematacanthus</i> (Salm-Dyck) Bravo	S. Arias 1796
<i>Ferocactus hamatacanthus</i> (Muehlenpf.) Britton & Rose	T. Terrazas 828
<i>Ferocactus hystrix</i> (DC.) G.E.Linds.	S. Arias 1675
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose	S. Arias 1673
<i>Ferocactus macrodiscus</i> (Mart.) Britton	S. Arias 1798

& Rose	
<i>Ferocactus peninsulæ</i> (Engelm. ex F.A.C.Weber) Britton & Rose	S. Arias 1821
<i>Ferocactus pilosus</i> (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm.	T. Terrazas 890
<i>Ferocactus rectispinus</i> (Engelm. ex J.M.Coult.) Britton & Rose	S. Arias 1822
<i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Y.Ito ex G.E.Linds.	S. Arias 1794
<i>Ferocactus reppenhagenii</i> G.Unger	H.J.Arreola 1179, IBUG
<i>Ferocactus robustus</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	S. Arias 1795
<i>Ferocactus townsendianus</i> Britton & Rose	S. Arias 1825
<i>Ferocactus viridescens</i> (Nutt. ex Torr. & A.Gray)	S. Arias 1801
<i>Ferocactus wislizenii</i> (Engelm.) Britton & Rose	S. Arias 1789
<i>Ferocactus wislizenii</i> subsp. <i>herrerae</i> (J.G.Ortega) N.P.Taylor	S. Arias 1833
<i>Geohintonia mexicana</i> Glass & Fitz Maurice	J. Reyes 621
<i>Glandulicactus crassihamathus</i> (F.A.C.Weber) Backeb.	S. Arias 1688
<i>Glandulicactus uncinatus</i> (Galeotti ex Pfeiff. & Otto)	S. Arias 1899
<i>Leuchtenbergia principis</i> Hook.	H. Sánchez-Mejorada 3826
<i>Lophophora diffusa</i> (Croizat) Bravo	S. Arias 35
<i>Lophophora williamsii</i> (Lem. ex Salm-Dyck) J.M.Coult.	S. Arias 1849
<i>Mammillaria albilanata</i> subsp. <i>tegelbergiana</i> (H.E.Gates ex G.E.Linds.)	S. Arias 1641
<i>Mammillaria columbiana</i> Salm-Dyck	T. Terrazas 957
<i>Mammillaria elongata</i> DC.	S. Arias 1697
<i>Mammillaria heyderi</i> Muehlenpf.	T. Terrazas 829
<i>Mammillaria lenta</i> K.Brandege	T. Terrazas 907
<i>Mammillaria mammillaris</i> H.Karst.	T. Terrazas 956
<i>Mammillaria scrippsiana</i> (Britton & Rose) Orcutt	S. Arias 1886
<i>Mammillaria senilis</i> G.Lodd. ex Salm-Dyck	S. Arias 1890
<i>Mammillaria uncinata</i> Zucc. ex Pfeiff.	S. Arias 1687
<i>Mammillaria winterae</i> Boed.	S. Arias 1870
<i>Mammillaria zephyranthoides</i> Scheidw.	T. Terrazas 887
<i>Mammilloidya candida</i> (Scheidw.) Buxb.	T. Terrazas 885

<i>Neolloydia conoidea</i> (DC.) Britton & Rose	S. Arias 843
<i>Neolloydia matehualensis</i> Backeb., Spine	B. Vázquez 2551
<i>Obregonia denegrii</i> Fric, Zivot & Prirode	H. Sánchez-Mejorada 3670
<i>Ortegocactus macdougallii</i> Alexander	S. Arias 483
<i>Pelecyphora aselliformis</i> C.Ehrenb.	H. Sánchez-Mejorada 3610
<i>Pelecyphora strobiliformis</i> (Werderm.) Fric & Schelle	H. Sánchez-Mejorada 3844
<i>Sclerocactus scheeri</i> (Salm-Dyck) N.P.Taylor	T. Terrazas 903
<i>Stenocactus anfractuosus</i> (Mart. ex Pfeiff.) A.Berger ex A.W.Hill	V. Fuentes n/n
<i>Stenocactus coptonogonus</i> (Lem.) A.Berger ex A.W.Hill	U. Guzmán 2770
<i>Stenocactus crispatus</i> (DC.) A.Berger ex A.W.Hill	T. Terrazas 930
<i>Stenocactus dichroacanthus</i> (Mart. ex Pfeiff.) A.Berger ex Backeb. & F.M.Knuth	S. Arias 1758
<i>Stenocactus heteracanthus</i> (Muehlenpf.) A.Berger ex A.W.Hill	S. Arias 1760
<i>Stenocactus multicostatus</i> (Hildm. ex K.Schum.) A.W.Hill	S. Arias 1774
<i>Stenocactus pentacanthus</i> (Lem.) A.Berger ex A.W.Hill	T. Terrazas 817
<i>Stenocactus phyllacanthus</i> (Mart. ex A.Dietr. & Otto) A.Berger ex A.W.Hill	T. Terrazas 835
<i>Strombocactus corregidora</i> S. Arias & E. Sánchez	E. Sánchez 338
<i>Strombocactus disciformis</i> (DC.) Britton & Rose	S. Arias 1738
<i>Thelocactus bicolor</i> (Galeotti ex Pfeiff.) Britton & Rose	T. Terrazas 895
<i>Thelocactus conothelos</i> (Regel & Klein) Backeb. & F.M.Knuth	T. Terrazas 844
<i>Thelocactus hastifer</i> (Werderm. & Boed.) F.M.Knuth	S. Arias 81
<i>Thelocactus heterochromus</i> (F.A.C.Weber) van Oosten	S. Arias 1898
<i>Thelocactus hexaedrophorus</i> (Lem.) Britton & Rose	T. Terrazas 883
<i>Thelocactus leucacanthus</i> (Zucc. ex Pfeiff.) Britton & Rose	S. Arias 1678
<i>Thelocactus macdowellii</i> (Rebut ex Quehl) Glass	J. M. Chalet 243

<i>Thelocactus rinconensis</i> subsp. <i>hintonii</i> Lüthy	S. Arias 1948
<i>Thelocactus setispinus</i> (Engelm.) E.F.Anderson	S. Arias 1856
<i>Thelocactus tulensis</i> (Poselg.) Britton & Rose	T. Terrazas 842
<i>Turbinicarpus alonsoi</i> Glass & S.Arias	A.G. Luna 24
<i>Turbinicarpus beguinii</i> (N.P.Taylor) Mosco & Zanovello	S. Arias 1854
<i>Turbinicarpus bonatzii</i> Gerhart Frank	J. Reyes 5899
<i>Turbinicarpus booleanus</i> G.S.Hinton	J. Reyes 6226
<i>Turbinicarpus gielsdorfianus</i> (Werderm.) Vác.John & Ríha	J. Reyes 6168
<i>Turbinicarpus horripilus</i> (Lem.) Vác.John & Riha	J. M. Chalet 204
<i>Turbinicarpus jauernigii</i> Gerhart Frank	J. Reyes 5895
<i>Turbinicarpus mandragora</i> (Fric ex A.Berger)	U. Guzmán 1445
<i>Turbinicarpus nieblae</i> García-Mor., Mart.-Aval. & Bergm.Beck.	L.G. Martinez 557
<i>Turbinicarpus rioverdensis</i> Gerhart Frank	J. Reyes 6056
<i>Turbinicarpus roseiflorus</i> Backeb.	J. Reyes 5934
<i>Turbinicarpus saueri</i> (Boed.) Vác.John & Ríha	J. Reyes 4332
<i>Turbinicarpus saueri</i> subsp. <i>knuthianus</i> (Boed.) Lüthy	T. Terrazas 882
<i>Turbinicarpus saueri</i> subsp. <i>ysabellae</i> (Schlange) Lüthy	S. Arias 1435
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb.	TCG 1001
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>andersonii</i> Mosco	TCG 1101
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>flaviflorus</i> (Gerhart Frank & A.B.Lau) Glass	J. Reyes 5910
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>klinkerianus</i> (Backeb. & H.Jacobsen) N.P.Taylor	H. Sánchez-Mejorada 3621
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>schwarzii</i> (Shurly) N.P.Taylor	T. Terrazas 820
<i>Turbinicarpus subterraneus</i> (Backeb.) A.D.Zimmerman in D.R.Hunt & N.P.Taylor	TCG 47001
<i>Turbinicarpus pseudomacrochele</i> (Backeb.) Buxb. & Backeb.	U. Guzmán 581
<i>Turbinicarpus pseudomacrochele</i> subsp. <i>minimus</i> (Gerhart Frank) Lüthy &	TCG 9101



A.Hofer	
<i>Turbincarpus valdezianus</i> (H.Moeller)	S. Arias 1853
Glass & R.A.Foster	
<i>Turbincarpus viereckii</i> (Werderm.)	J. Reyes 5462
Vác.John & Ríha	
<i>Turbincarpus viereckii</i> subsp. <i>major</i>	J. Reyes 4263
(Glass & R.A.Foster) Glass	
<i>Turbincarpus zaragozae</i> (Glass &	J. Reyes 4276
R.A.Foster) Glass & A.Hofer ex Glass	
Subfamilia Opuntioideae	
<i>Opuntia auberi</i> Pfeiff.	M. Márquez 5
<i>Opuntia decumbens</i> Salm-Dyck	S. Arias 1645
Subfamilia Pereskioideae	
<i>Pereskia lychmidiflora</i> DC.	CIIDIR

---

## **CAPITULO IV**

### **Evolución del xilema secundario y de la forma de crecimiento en Cacteae (Cactaceae)**

## **Evolución del xilema secundario y la forma de crecimiento en Cacteeae (Cactaceae)**

### **Resumen**

En el contexto de la reciente filogenia molecular de la tribu Cacteeae (Capítulo III, Vázquez-Sánchez et al., en rev), se analizó en este trabajo la evolución de 14 caracteres estructurales en 135 especies a través de un análisis de parsimonia, con el objetivo de evaluar la posible evolución del xilema secundario y la forma de crecimiento en la tribu. Nuestros resultados indicaron que la condición ancestral ambigua del xilema secundario en la tribu. Sin embargo, dentro de la tribu, la madera con traqueidas de banda ancha prevaleció en la mayoría de las especies de talla corta y la madera fibrosa en especies de más de 50 cm, coordinada con la forma de crecimiento columnar. La forma de crecimiento ancestral es globosa pero, en la tribu, la forma de crecimiento cilíndrica con tubérculos es más frecuente en la mayoría de los individuos. Los diferentes juegos de caracteres, como la lignificación de los elementos que constituyen el xilema secundario y del tejido fundamental, la hipodermis colenquimatosa y la presencia de diversos contenidos minerales, pueden interpretarse como unidades funcionales que favorecen el mantenimiento de la forma de crecimiento.

**Palabras clave:** diversificación, evolución de caracteres, globoso, lignificación, madera fibrosa, tejido fundamental, unidades funcionales

### **Introducción**

Una de las contribuciones importantes de los análisis filogenéticos es la interpretación de la evolución de los caracteres estructurales y este enfoque ha prevalecido en las últimas tres décadas (Harvey y Pagel, 1991; Brooks y McLennan, 2002). Debido a que el pensamiento filogenético alcanza todas las ramas de la biología, cada vez es mayor

el número de usuarios de la información filogenética que se genera (Webb y Donoghue, 2005) especialmente de datos moleculares como una base sólida para combinar o mapear la evolución de los caracteres. La filogenia molecular de la tribu Cactaeae con un muestreo amplio de los géneros presentes en México en donde el 60% son monofiléticos (Vázquez-Sánchez et al., en rev) proporciona una hipótesis robusta en la cual se puede evaluar la evolución de caracteres, en este caso, del xilema secundario y de la forma de crecimiento.

El xilema secundario en la familia Cactaceae ha sido descrito como fibroso, parenquimatoso o de traqueidas de banda ancha (Mauseth y Plemons, 1995; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Terrazas y Mauseth, 2002; Terrazas y Arias, 2002) y de acuerdo con su ontogenia puede conservarse como monomorfo o polimorfo (Terrazas y Mauseth, 2002). A pesar de que se ha mencionado la excelente oportunidad para desarrollar un estudio sobre la evolución del xilema secundario dentro de Cactoideae y más aun dentro de la tribu Cactaeae (Gibson, 1973), éste sigue faltando. Además, el estudio de la maderas puede llevarnos a plantear hipótesis a cerca del desarrollo, función y de relación con el ambiente. Se han estudiado alrededor de 50 especies pertenecientes a 16 géneros de Cactaeae y se ha descrito predominantemente como un xilema secundario de traqueidas de banda ancha (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons, 1995; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011), pero existe también un alto porcentaje de especies con fibras, las cuales aparentemente están correlacionadas con la forma de crecimiento (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011).

La evolución de la forma de crecimiento o “formas de vida” en plantas suculentas ha sido motivo de estudio por varios investigadores (Olson y Carlquist, 2001; Olson, 2003; Edwards et al., 2005; Hearn, 2006, 2009; Ogburn y Edwards, 2009; Hernández-Hernández et al., 2011). Sin embargo, en estos trabajos existe una mezcla de los conceptos de forma de

vida, forma de crecimiento, hábito y adaptaciones a la aridez. Lo que se ha interpretado como evolución de las formas de crecimiento o “formas de vida” en plantas suculentas son en realidad estrategias de supervivencia. Por ejemplo, Hernández-Hernández et al. (2011) analizaron la evolución de la forma de crecimiento en la familia Cactaceae bajo un contexto filogenético. Ellos definieron las formas de crecimiento en la familia mezclando los conceptos de hábito, forma de crecimiento, arquitectura y aspectos de la morfología del tallo (Vázquez-Sánchez et al., en rev) lo que nuevamente dificulta un entendimiento de la evolución de la forma de crecimiento al utilizar como sinónimos tantos conceptos.

Las especies de la tribu Cactae se caracterizan por la abundancia de tejido primario -médula y córtex- (Kaplan y Groff, 1995) y escasa acumulación de tejido vascular secundario (Altesor et al., 1994; Vazquez-Sánchez y Terrazas, 2011) y se reconocen cuatro formas básicas de sus tallos: columnar, cilíndrica, globosa y globoso-deprimida (Vázquez-Sánchez et al., en rev), bajo el principio básico de que la forma final que adoptan los tallos está definida por su ritmo de crecimiento (Buxbaum, 1950). Sin embargo, desconocemos ¿en qué medida las modificaciones anatómicas determinan la forma de crecimiento de las plantas en esta tribu? El objetivo del presente estudio es proponer una hipótesis de evolución del xilema secundario y de la forma de crecimiento en la tribu Cactae. Además se discute la hipótesis de que las características de los tejidos (fundamental y vascular) y la presencia de más de un tipo de madera en los miembros de la tribu Cactae están relacionadas con los cambios asociados a la forma de crecimiento.

## **Material y método**

Un total de 139 taxa, 135 de la tribu Cactae (27 géneros) y cuatro especies que se utilizaron como grupo externo de las subfamilias Cactoideae, Opuntioideae y Pereskioideae

fueron estudiados con fines comparativos. Los 139 taxa corresponden a los previamente analizados en un estudio filogenético molecular por Vázquez-Sánchez et al. (en rev.). La descripción de la morfología, forma de crecimiento y disposición de los podarios en los individuos se llevó a cabo en el campo y en algunos casos se complementó en la colección viva del Jardín Botánico de la UNAM y se basa en el trabajo de Vázquez-Sánchez et al. (en rev.).

Para realizar la descripción de los tejidos vascular, cortical y medular, los tallos de las especies se disectaron. Los tallos se cortaron en 2 ó 3 rodajas con ancho variable (< 10-15 cm) y dependiendo de su diámetro, se obtuvieron cilindros completos o la mitad de éstos en su parte basal media y apical. Todos los segmentos se fijaron en formaldehído-ácido-acético glacial-alcohol (Ruzin, 1999). El material fijado por más de 48 horas se procesó con la microtecnia convencional de inclusión en parafina (Ruzin, 1999). Se evaluaron los caracteres del tejido vascular, el córtex y la médula así como las inclusiones minerales presentes en los tallos.

**Análisis filogenético.** Se construyó una matriz morfológica para los 139 taxa, la cual fue editada en WinClada (Nixon, 2002) y fusionada con una matriz de 1020 caracteres construida con cinco marcadores moleculares y codificando gaps la cual se empleó para proponer la filogenia de la tribu Cacteeae (Capítulo III, Vázquez-Sánchez et al., en rev.). Se realizó un análisis simultáneo bajo el criterio de parsimonia para el que se ejecutaron 30 búsquedas heurísticas con 1000 secuencias de adición aleatorias, utilizando las cuatro nuevas tecnologías implementadas en TNT (Goloboff et al., 2008). Las ramas con soporte ambiguo en los árboles más parsimoniosos (AMP's) fueron colapsadas. Los árboles subóptimos e idénticos fueron borrados y el árbol de consenso fue calculado utilizando la opción "Nelsen (collapse+consensus)" de WinClada. La opción "Map Common

Synapomorphies” de TNT (Goloboff et al., 2008) fue utilizada para la optimización en todos los AMP's de forma individual, mostrando en el árbol de consenso un resumen de los cambios que son comunes a todos los árboles utilizados para producir el consenso. Con esta opción, se puede utilizar el árbol de consenso en el análisis de evolución de caracteres descartando los posibles artefactos causados por las politomías propias de un consenso (Nixon y Carpenter, 1996). Se presenta la imagen especular con la finalidad de contrastar pares de caracteres y hacer visual su descripción. Algunos clados se colapsaron artificialmente en su nodo basal con la finalidad de ser resumidos.

## Resultados

Un total de 14 caracteres estructurales potencialmente informativos fueron descritos y codificados (Apéndice) en los 139 taxa, excepto algunos caracteres en *Strombocactus corregidora* debido a la falta de material. Estos se codificaron como datos faltantes. Nueve caracteres fueron codificados como binarios y cinco como multiestado (3-4 estados), de los cuales, el carácter 2, arreglo de los podarios y el carácter 8, fibras en el xilema secundario fueron tratados como aditivos debido a que se puede postular una hipótesis explícita de progresión lógica.

Los caracteres y sus estados se describen y discuten a continuación.

### Caracteres morfológicos

1. **Forma de crecimiento.** (0) globosa-deprimida, (1) globosa, (2) cilíndrica, (3) columnar. Con base en la altura y diámetro de los individuos, se reconocen cuatro formas de crecimiento para los miembros de la tribu Cacteeae (Vázquez-Sánchez et al., en rev.). Cuando son más anchos que altos, con el eje vertical comprimido, se trata de la forma de crecimiento globoso-deprimida, como en *Aztekium riterii* y *Lophophora williamsii*. Si el

tallo tiene aproximadamente el mismo alto que ancho, como en *Echinocactus grusonii*, la forma de crecimiento es globosa. Cuando los tallos se caracterizan por tener mayor altura que diámetro, pero la altura no se incrementa más de dos veces que su diámetro, la forma de crecimiento se considera cilíndrica, que es la más común en la tribu. Cuando en la planta la altura es mayor que dos veces su diámetro, se trata de una forma de crecimiento columnar, como en *Ferocactus cylindraceus*.

**2. Disposición de los podarios.** (0) tubérculos, (1) costillas tuberculadas, (2) costillas. Durante el desarrollo de la plántula en Cactoideae, el meristemo apical forma los podarios o tubérculos (Buxbaum, 1950; Bravo-Hollis, 1978; Loza-Cornejo y Terrazas, 2011). En el desarrollo de la plántula, los tubérculos se ordenan en series espiraladas acrópetas, y este ordenamiento ha sido explicado a través de la secuencia de Fibonacci (Gibson y Nobel, 1986). En ocasiones pueden disponerse en series longitudinales pero sin fusionarse (Bravo-Hollis 1978; Gibson y Nobel, 1986). En la tribu Cacteeae las especies de menor talla se caracterizan por presentar tubérculos, como en *Coryphantha* y *Mammillaria*. Estos tubérculos también se pueden disponer en series longitudinales con una fusión casi completa formando una costilla a la cual se le nombra costilla tuberculada, como en *Ferocactus peninsulae* y *Thelocactus bicolor*. Cuando los podarios se fusionan perfectamente y se ordenan en series ortósticas verticales se originan las costillas; en ellas ya no se evidencia la fusión de los podarios de la yema apical, como en *Echinocactus grusonii* y *Geohintonia mexicana*.

### **Caracteres relacionados con los tejidos dérmico y córtex (3-5).**

**3. Hipodermis colenquimatosa.** (0) ausente, (1) presente. La hipodermis se ubica por debajo de la epidermis. Generalmente consiste de más de un estrato de células en los tallos suculentos. Sus paredes celulares pueden ser delgadas (Fig. 1A) o gruesas; cuando



gruesas son colenquimatosas (Fig. 1B) como en *Ariocarpus*, *Astrophytum*, *Echinocactus* y la mayoría de las especies de *Ferocactus*. Cuando además de ser colenquimatoso consiste de varias capas, se relaciona con la rigidez que proporciona a los tallos (Terrazas y Mauseth, 2002).

4. **Córtex.** (0) parenquimatoso, (1) colenquimatoso, (2) esclerificado. El córtex, comúnmente está compuesto por células de parénquima (Fig. 1C). Ésta es la condición que tiene la mayoría de las especies de Cactaceae. El córtex colenquimatoso (Fig. 1D) es característico de *Mammillaria candida* y *Neolloydia conoidea*, el cual se diferencia del córtex parenquimatoso porque la pared primaria es gruesa, lo que ha ocasionado que se interprete como un tejido de sostén (Esau, 1976), que además tiene la capacidad de almacenar agua en sus gruesas paredes celulósicas. Un tercer estado se presenta cuando el córtex tiene células lignificadas (Fig. 1E), es decir, tiene esclereidas como en las especies de los géneros *Cochemiea* y *Stenocactus* y en *Coryphantha cornifera*.

5. **Cavidades de mucílago.** (0) ausentes, (1) presentes. Las cavidades de mucílago (Fig. 1F) se forman por lisis celular. Esta lisis celular puede iniciarse en las células de mucílago presentes en la médula y crecer hasta alcanzar el córtex, como en las especies de *Ariocarpus*.

#### **Caracteres relacionados con la médula (6-7).**

6. **Médula esclerificada.** (0) ausente, (1) presente. La médula consiste predominantemente de parénquima (Fig. 2A) con células isodiamétricas de paredes delgadas (Mauseth, 2006); sin embargo, en algunas especies de *Cochemiea*, *Stenocactus* y *Thelocactus* las paredes se lignifican (Fig. 2B), formando esclereidas.

7. **Haces medulares.** (0) ausentes, (1) presentes. Mauseth (1993) menciona que los haces medulares pudieron haberse originado durante los primeros estados de evolución de

Cactoideae y una segunda perdida pudo haber ocurrido en especies que tienen una médula estrecha y una córtex relativamente amplio (Mauseth, 1993; Loza-Cornejo y Terrazas, 1996). La mayoría de los miembros estudiados de Cactaceae carecen de haces medulares (Fig. 2C), pero son comunes en las especies de *Coryphantha*, *Echinocactus* y *Lophophora* (Fig. 2D).

#### **Caracteres relacionados con el xilema secundario (8-10).**

La madera en la familia Cactaceae puede ser de dos tipos dependiendo de los elementos celulares que componen la matriz en la cual están embebidos los vasos. Así, hay maderas con traqueidas de banda ancha y con fibras (Gibson y Nobel, 1986; Mauseth y Plemons, 1995; Mauseth, 2006). Sin embargo, durante la ontogenia de la madera en la mayoría de las cactáceas de las cuatro subfamilias ocurre un cambio en los tipos celulares que la componen. Por ejemplo, muy temprano en el desarrollo las traqueidas de banda ancha (TBA) son sustituidas en la matriz por fibras y esto se ha documentado en las especies de las tribus Pachycereeae y Browningieae (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Terrazas y Mauseth, 2002).

**8. Arreglo de las fibras en el xilema secundario.** (0) sin fibras, (1) escasas, (2) en parches, (3) forman la matriz. Cuando las fibras se presentan cerca de cámbium vascular pueden ser escasas (Fig. 3B) como en *Ferocactus histrix* y *Thelocactus bicolor*; presentarse en parches (Fig. 3C), como en algunas especies de *Astrophytum* y *Ferocactus robustus*, o bien ser el tipo celular más abundante como en *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus herrerae* (Fig. 3D).

**9. Madera con traqueidas de banda ancha.** (0) ausentes, (1) presentes. Una traqueida de banda (TBA) es un tipo especializado de traqueida que se caracteriza por la presencia de engrosamientos anulares o helicoidales en su pared secundaria. Son cortas,

anchas y en forma de huso con la banda de pared secundaria cubriendo una pequeña parte de la pared primaria (Mauseth et al., 1995). Cuando se conserva la madera con la matriz de TBA (Fig. 3A), cerca de cámbium vascular, los vasos están embebidos en ésta y es característica de géneros de talla pequeña como *Ariocarpus*, *Astrophytum*, *Mammillaria* y *Turbincarpus*.

**10. Radios dilatados.** (0) ausentes, (1) presentes en todo el curso, (2) presentes solo en la región cercana a la médula. Los radios son células de parénquima que se extienden radialmente (del interior al exterior) a ambos lados del cámbium vascular y favorecen la comunicación radial de médula a córtex. Los radios pueden variar en altura y anchura, comúnmente sus paredes son lignificadas; en ocasiones, suelen dilatarse por un aumento en las divisiones mitóticas con orientación anticlinal u oblicua (Carlquist, 2001). En Cactaceae rara vez se lignifican y pueden no estar dilatados, como en la mayoría de las especies de *Ferocactus*, alternativamente pueden dilatarse en todo el curso (Fig. 3E), como en *Echinocactus* y *Ariocarpus*, o solo dilatarse en la región cercana a médula (Fig. 3F), como en *Stenocactus* y *Thelocactus*.

#### **Caracteres relacionados con inclusiones minerales (11-14).**

La acumulación de minerales en las plantas, más comúnmente oxalato de calcio, es producto de diferentes procesos fisiológicos (Lowenstam, 1981; Franceschi y Nakata; 2005). Sus formas están genéticamente fijadas y se adquieren temprano en el desarrollo del cristal (Franceschi y Nakata, 2005). Los cristales de oxalato de calcio registrados en Cactaceae (Hartl et al., 2007), pueden ser prismáticos, drusas o areniscas (Terrazas y Mauseth, 2002; Hartl et al., 2007). Los diferentes cristales pueden encontrarse en epidermis, hipodermis o córtex. Su presencia es de valor taxonómico en la tribu Pachycereeae, al igual que la presencia de los cuerpos de sílice (Gibson y Horak, 1978;

Terrazas y Loza-Cornejo, 2002). En la tribu Cacteeae, la mayoría de las especies acumula contenidos minerales (caracteres 11-14) de diferente forma, distribución y composición.

11. **Cuerpos de sílice en hipodermis.** (0) ausentes, (1) presentes. Comunes en *Echinocactus* y en la mayoría de las especies de *Ferocactus* (Fig. 4A).

12. **Cristales conglomerados en hipodermis.** (0) ausentes, (1) presentes. Solo se presentan en algunas especies de *Turbincarpus* y en *Ferocactus echidne*. Se distinguen porque tienen más de tres cristales unidos con forma irregular (Fig. 4B).

13. **Esferocristales tipo A en hipodermis.** (0) ausentes, (1) presentes. Este tipo de esferocristales es exclusivo de las especies de *Astrophytum* y se distinguen porque los cristales no se acumulan en capas concéntricas, sino forman un conglomerado compacto (Fig. 4C).

14. **Esferocristales en anillos concéntricos en hipodermis.** (0) ausente, (1) presente. Este tipo de inclusión no es tan frecuente (Fig. 4D). Se presentó solo en las especies de *Cochemiea*, *Echinomastus unguispinus*, *Leuchtenbergia principis*, *Obregonia denegrii* y *Peleciphora strombiliformis*.

### **Análisis filogenético**

*Análisis de parsimonia.* El análisis de parsimonia en el que se analizaron en conjunto caracteres moleculares y estructurales produjo 2210 árboles igualmente parsimoniosos (AMP's) con una longitud (L) de 4260 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.32 y de retención (IR) de 0.67. El árbol de consenso de los 2210 AMP's (L= 4343, IC= 0.31, IR= 0.66) se presenta en la figura 5. De los 14 caracteres estructurales incluidos, dos son sinapomorfias: la presencia de cavidades de mucílago en las especies de *Ariocarpus* y los esferocristales tipo A en *Astrophytum*. Sin embargo, hay combinaciones únicas de caracteres que permiten diagnosticar algunos linajes.

Aunque la estructura general del cladograma de consenso obtenido analizando los caracteres moleculares se mantiene, la resolución de algunos clados cambia debido a que algunos no se apoyan cuando se incluyen caracteres estructurales. La posición de *Geohintonia* y *Aztekium* como lo más tempranamente divergente dentro de la tribu y *Echinocactus* y *Astrophytum* como el clado hermano del resto de la tribu se mantiene. El clado *Echinocactus-Astrophytum* se define por dos caracteres, la forma de crecimiento cilíndrica (carácter 1/1>2) y la presencia de radios dilatados (carácter 10/0>1).

El clado *Ferocactus* que se obtuvo previamente con únicamente evidencia molecular, no se mantuvo. El clado de *Stenocactus* fue reconocido por la combinación de tres caracteres, córtex esclerificado (carácter 4/0>2), médula esclerificada (carácter 6/0>1) y radios dilatados (carácter 10/0>2). El clado A2 se mantuvo aunque con politomías y dos clados principales se recuperan. El primero de ellos formado por *Ferocactus echidne* y las especies de *Thelocactus*, definidos por la combinación de tres caracteres, hipodermis no colenquimatosa (carácter 3/1>0), córtex esclerificado (carácter 4/0>2) y médula esclerificada (carácter 6/0>1). El segundo clado se define por tres caracteres e incluye solo especies de *Ferocactus*. Las combinaciones de caracteres que definen este clado son, la presencia de un xilema fibroso (carácter 8/1>3), la pérdida de las traqueidas de banda ancha (carácter 9/1>0) y cuerpos de sílice en hipodermis (carácter 11/0>1). El clado B se reconoce por la disposición de los podarios (carácter 2/1>0). El clado B1 *Ariocarpus* se define por la presencia de cavidades de mucílago (carácter 5/0>1), carácter que se reveló como una sinapomorfia. En el clado B2a la relación *Obregonia-Lophophora* se reconoce por una reversión en la forma de crecimiento de cilíndrica a globosa-deprimida (carácter 1/2>0). *Acharagma* se definió por tres caracteres, una reversión en el tipo de hipodermis (carácter 3/1>0), ausencia de fibras en el xilema secundario (carácter 8/0>1) y una

reversión en el carácter TBA (carácter 9/1>0). *Rapicactus* se reconoce por la presencia de cristales conglomerados en hipodermis (carácter 12/0>1). El clado B2b con *Neolloydia conoidea* formando un grado con el resto de las especies de la tribu las cuales se definieron por la hipodermis no colenquimatoso (3/1>0).

*Evolución de caracteres.* La evolución de la mayoría de los caracteres fue substancialmente homoplásica; en la discusión de los caracteres se indica en cada caso el número de pasos (L) requeridos para optimizar el carácter en el árbol de consenso y se ilustra en pares en las figuras 6-11.

En Cactaceae, se reconocen cuatro formas de crecimiento (carácter 1, L= 55), las cuales han aparecido varias veces de forma independiente, siendo para la tribu Cactaceae, la forma de crecimiento globosa, la condición más ancestral en la tribu. En el clado A, las cuatro formas de crecimiento están presentes, mientras que en el clado B la forma de crecimiento columnar no se presenta. Se observó una coordinación entre las formas de crecimiento globoso-deprimida, globosa y cilíndrica con especies que exclusivamente presentaron tubérculos (carácter 2, L=22). Por otro lado, en las especies del clado A, que presentaron predominantemente costillas o costillas tuberculadas, las formas de crecimiento son principalmente cilíndricas y columnares (Fig. 6A, B).

Una coordinación similar se presenta entre la forma de crecimiento (carácter 1) y el carácter, fibras en el xilema secundario (carácter 8, L=50). Por ejemplo, la forma de crecimiento columnar se relaciona con la presencia de una matriz de fibras en el xilema secundario (Fig. 7A, B), aunque también en *Echinomastus mariposensis* y *Ferocactus flavovirens*, con forma cilíndrica tienen fibras. Mientras que en las formas de crecimiento globosa, globosa-deprimida y cilíndrica, sin excepción, presentan traqueidas de banda

ancha (carácter 9, L=9) aunque no todas carecen de fibras como es el caso del clado B en donde estas se observaron escasas o en parches.

Tanto los diferentes estados de carácter de la hipodermis (carácter 3, L=14) así como del córtex (carácter 4, L= 9) derivaron independientemente. Es muy frecuente que cuando la hipodermis es colenquimatosa el córtex es parenquimatoso (Fig. 8A, B) y cuando las células del córtex están esclerificadas no hay hipodermis colenquimatosa, indicando una correspondencia. Sin embargo, existe evidencia de que se trata de caracteres independientes debido a que la combinación no se presentó en todas las especies. Por ejemplo, en el clado B2a, la mayoría de las especies tienen córtex parenquimatoso y la hipodermis puede no ser colenquimatosa. De la misma forma, comúnmente cuando el córtex está esclerificado (carácter 4), la médula también lo está (carácter 6) (Fig. 9A, B), con excepción de *F. macrodiscus* en la que la médula no se esclerifica; por otro lado, la médula puede esclerificarse y el córtex ser parenquimatoso, como en *Coryphantha cornifera* y *Neolloydia matehualensis*.

Los radios dilatados (carácter 10, L= 27) en todo el curso o solo en la médula muestran una correspondencia con la médula esclerificada (carácter 6, L=7) y con el córtex esclerificado (carácter 4), aunque la correspondencia es más evidente con los subclados de “*Stenocactus*” y “*Thelocactus*” (Figs. 10A, B, 11A, B).

## **Discusión**

Al igual que la filogenia basada en datos moleculares (Capítulo III, Vázquez-Sánchez et al., en rev.), con la combinación de dos fuentes de datos (moleculares y estructurales), también se apoya la monofilia de los géneros de Cacteeae previamente propuestos (ver capítulo III). La inclusión de caracteres moleculares, permite postular

estados de carácter como sinapomorfías. Aunque la mayoría son homoplásicos, éstos permiten hacer una interpretación de su evolución de caracteres estructurales en Cactaceae.

### **Evolución de caracteres**

**Xilema secundario.** La condición ancestral del tipo de xilema secundario en la tribu Cactaceae es ambigua, con una madera de traqueidas de banda ancha (TBA) o una madera fibrosa, sin embargo, la condición que prevaleció en la tribu fue de madera no fibrosa similar a su especie hermana *Blossfeldia liliputana* que tiene exclusivamente TBA (Mauseth, 2006). Se ha argumentado que prácticamente todas las cactáceas con formas de crecimiento globosa o globosa-deprimida, están asociadas con la presencia de tubérculos (Mauseth, 2006) y un xilema secundario con un sistema axial en el que los vasos están en una matriz de TBA y parénquima en la que las fibras se pierden (Gibson, 1973; Mauseth, 2006; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Mauseth et al., 1998; Terrazas y Mauseth, 2002). Sin embargo, en Cactaceae, *Geohintonia mexicana*, que se presenta en el clado más tempranamente divergente, tiene una forma de crecimiento globosa con costillas y madera fibrosa. Los resultados muestran que a diferencia de *B. liliputana* que presenta tubérculos, en Cactaceae no podemos decir con certeza la condición que tuvo el ancestro en cuanto a la disposición de los podarios. Cabe mencionar que este carácter fue codificado como aditivo no mostró un cambio gradual en la filogenia. Sin embargo, el clado B, tuvo un ancestro con exclusivamente tubérculos, los cuales permiten a todo el tallo acortarse o alargarse como respuesta a los cambios en el contenido de agua (Mauseth, 2006). También, la presencia de los tubérculos se asocia con el mantenimiento de las TBA en la madera en los individuos adultos. La proporción de pared primaria en las TBA y en los elementos de vaso, así como la ausencia de otros tipos celulares lignificados, como serían las fibras o los radios,



favorecen la capacidad de compresión vertical del tejido vascular durante los periodos de sequía (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011).

Las TBA son sustituidas por fibras en plantas que alcanzan un mayor tamaño (altura) en el programa de ontogenético del cámbium vascular, ya que las fibras son necesarias para dar mayor soporte mecánico. Niklas (1992) menciona que la rigidez y la mayor talla de los tallos suculentos se puede deber a la tensión que da la epidermis y la hipodermis colenquimatosa en toda la circunferencia. Cornejo y Simpson (1997) con base en la anterior aseveración concluyen que en *Ferocactus wislizenii*, especie que alcanza hasta 2 m de altura, el soporte es solo por la rigidez del tejido fundamental debido a que la planta no produce un esqueleto de madera. Sin embargo, en *Ferocactus wislizenii*, al igual que en otras especies del clado *Ferocactus*, hay madera fibrosa. En el clado A en cuyo ancestro las fibras eran escasas, pasan de esta condición, a encontrarse en parches y hasta ser el tipo celular más abundante en la madera, además de que tienen tallas > 50 cm y llegan a alcanzar hasta 2 m en altura. En estas especies, la capacidad de compresión vertical se reduce debido a la lignificación de las paredes secundarias no solo de las fibras sino también de los elementos de vaso que tienen punteaduras intervasculares pseudoescalariformes y alternas. Ambos tipos celulares (fibras y elementos de vasos) arreglados en fascículos generan columnas rígidas (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011) que en conjunto con las costillas, las cuales permiten al córtex expandirse y contraerse solo en sentido radial sin dañar la superficie del tallo (Mauseth, 2006), pero además tienen una hipodermis colenquimatosa, ambos tejidos proporcionan soporte mecánico al tallo.

La presencia de TBA en *Glandulicactus*, *Stenocactus* y *Thelocactus* responde a la forma de crecimiento (globosa o globosa-deprimida) aunque también las TBA se presentan en especies con forma de crecimiento cilíndrica. En las formas de crecimiento que no

rebasan los 30 cm (globosa o globosa-depresa y también cilíndrica) la presencia de las fibras corresponde a madera de reacción (Clair et al., 2001; Ruelle et al., 2007; Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011) como en *Coryphantha erecta*, *Mammillaria elongata* y *Stenocactus phyllacanthus*. Esta madera de reacción permite a la planta recobrar la posición vertical de los tallos cuando crecen entre rocas o bien cuando ramifican (Vázquez-Sánchez y Terrazas, 2011). En dichas especies que tienen madera principalmente con TBA y las fibras son escasas o en parches, el soporte mecánico es proporcionado por el turgor del tejido parenquimatoso (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Mauseth, 2006) o bien por la lignificación celular en córtex o médula, o ambas regiones, como sucede en las especies de *Stenocactus* y *Thelocactus*.

**Forma de crecimiento:** La forma de crecimiento en Cactaceae ha sido descrita como principalmente globosa (Buxbaum, 1950; Bravo-Hollis, 1978; Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001). En este análisis, se apoya esta aseveración, el clado más tempranamente divergente se caracteriza por las formas de crecimiento globosa y con presencia de costillas como lo más probable. Butterworth et al. (2002) y Hernández-Hernández et al. (2011) infirieron también que el ancestro de Cactaceae era solitario y globoso con costillas. En el clado *Echinocactus-Astrophytum* evolucionó la forma de crecimiento cilíndrica con costillas, aunque en algunas de las especies del clado también hay forma de crecimiento globosa-deprimida. El clado principal de Cactaceae con un ancestro también globoso, el cual tuvo una transición hacia la forma de crecimiento cilíndrica principalmente con costillas tuberculadas y tubérculos y, posteriormente, se originó la forma de crecimiento columnar favoreciendo la aparición de las fibras en el clado A necesarias para el sostén. En el clado B en el que el estado ancestral de la forma de crecimiento no pudo ser identificado, predomina la forma cilíndrica y domina la presencia de tubérculos. La forma globosa-

deprimida se puede considerar como el carácter plesiomórfico para la tribu debido a que se comparte con *B. liliputana* que es la especie hermana de Cacteae (Nyffeler, 2002; Crozier, 2004; Hernández-Hernández et al., 2011). En la mayoría de los géneros hay más de una forma de crecimiento, excepto para *Ariocarpus* o *Lophophora*, géneros que tienen forma globosa-deprimida adquirida independientemente de la forma cilíndrica. La forma columnar aparece cuatro veces en forma independiente. La primera vez que apareció la forma de crecimiento columnar en la tribu fue en uno de los clados más tempranamente divergentes y reaparece nuevamente tres veces en el clado *Ferocactus*. A diferencia de las formas globosas y globosa-deprimidas que han reaparecido de forma recurrente. Sin embargo, no sabemos a la fecha, si el cambio en las formas de crecimiento es a través de un mecanismo genético el cual cambia la proporción de tejido fundamental en diámetro y altura principalmente en la forma cilíndrica con tubérculos. Cuando se presentan tubérculos que crecen de forma espiralada y con espacios reducidos la capacidad de compresión vertical podría favorecer algunas propiedades biomecánicas. Sin embargo, los tubérculos son tan flexibles que serían incapaces de mantener un tallo columnar erguido (Mauseth, 2006).

Como se menciona anteriormente, el soporte mecánico también puede ser reforzado por la presencia de una hipodermis colenquimatosa, la cual tiene como una de sus principales funciones proporcionar rigidez y en combinación con el córtex esclerificado prevé el colapso durante la sequía (Terrazas y Mauseth, 2002). La combinación hipodermis colenquimatosa, médula esclerificada y radios dilatados en todo el curso o solo próximos a la médula se encontró en formas de crecimiento globosa, globosa-deprimida y cilíndrica y son atributos que adquirieron en forma independiente. Por ejemplo, en los subclados de "*Stenocactus*" y "*Thelocactus*" la hipodermis no es colenquimatosa pero el córtex y la

médula se esclerifican y los radios se dilatan cerca de médula. Cuando la médula y el córtex no se esclerifican (p. ej.: *Astrophytum*, *Ariocarpus*, *Aztekium*, *Echinocactus*, *Geohintonia* y *Turbinicarpus*), los radios se dilatan en todo su curso y se conserva la condición plesiomórfica de la hipodermis (colenquimatoso), permitiendo que la planta tenga una mayor acumulación de parénquima en el que puede almacenarse más agua, granos de almidón o cristales. Además de la dilatación de los radios, la hipodermis colenquimatoso en estos géneros contribuye de manera importante a evitar la deformación de las plantas y mantenerlas erguidas en ausencia de estructuras lignificadas.

Común a casi todas las especies de la tribu es la presencia de una gran diversidad de cristales en formas, tamaños y distribución. Franceschi y Nakata (2005) sintetizan varias hipótesis acerca de la posible función de los cristales en las plantas. En el presente estudio se apoya la hipótesis de que los cristales al ocupar gran parte del lumen celular contribuyen a dar soporte y rigidez a la planta y ayudan por lo tanto a mantener la forma de crecimiento al evitar que las paredes celulares se colapsen. Por ejemplo, en *Aztekium* y *Lophophora* que crecen enterrados y con disponibilidad de agua muy baja los cristales son abundantes y ocupan casi todo el lumen celular.

## **Conclusión**

Los resultados sugieren que la evolución repetida de diferentes juegos de estados de caracteres puede interpretarse como unidades funcionales. Sin embargo, esto debe ser evaluado mediante pruebas de correlación explícitas. La acumulación principalmente de tejido fundamental, la lignificación de los elementos del xilema secundario, la hipodermis colenquimatoso y la presencia de diversos contenidos minerales favorecen el mantenimiento de la forma erguida y evitan la deformación por la pérdida de agua.

## Literatura citada

- Altesor A., Silva C. y Ezcurra E. 1994. Allometric neoteny and the evolution of succulence in cacti. *Botanical Journal of the Linnean Society* 114: 283-292.
- Anderson E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland.
- Barthlott W. y Hunt D.R. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki K., Ed., *The Families and Genera of Vascular Plants*, pp. 161-197, Springer-Verlag, Berlin.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las Cactáceas de México*. 2nd ed., Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Brooks D.R. y McLennan D.A. 2002. *The nature of diversity: An evolutionary voyage of discovery*. University of Chicago Press, Chicago.
- Butterworth C.A., Cota-Sanchez J.H. y Wallace R.S. 2002. Molecular systematics of tribe Cactae (Cactaceae: Cactoideae): a phylogeny based on *rpl16* intron sequence variation. *Systematic Botany* 27: 257-270
- Buxbaum F. 1950. *Morphology of Cacti. Section I. Roots and Stems*. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Carlquist S. 2001. *Comparative wood Anatomy Systematics Ecological and Evolutionary Aspects of Dicotyledons Wood*. Springer, Berlin.
- Clair B., Ruelle J., Beauchêne J., Prévost M.F. y Fournier M. 2006. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of the G-layer. *IAWA Journal* 27: 329-338.
- Cornejo D.O. y Simpson B.B. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany* 84: 1482-1501.
- Crozier B.S. 2004. Subfamilies of Cactaceae Juss., including Blossfeldioideae subfam. nov. *Phytologia* 86: 52-64.

- Hernández-Hernández T., Hernández H.M., De-Nova J.A., Puente R., Eguiarte L.E. y Magallón S. 2011. Phylogenetic relationship and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44-61.
- Kaplan D.R. y Groff P.A. 1995. Developmental themes in vascular plants: functional and evolutionary significance. En: Hoch P.C. y Stephenson A.J. Eds., *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics*, pp. 111-145, Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Lowenstam H.A. 1981. Minerals formed by organisms. *Science* 211: 1126-1131.
- Loza-Cornejo S. y Terrazas T. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton y Rose (Cactaceae) del noreste de México. *Boletín Sociedad Botánica de México* 59: 13-23.
- Loza-Cornejo S. y Terrazas T. 2011. Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachycereae: ¿Hasta cuándo son plántulas? *Boletín Sociedad Botánica de México* 88: 1-13.
- Mauseth J.D. 1993. Water-storing and cavitation preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany* 72: 81-89.
- Mauseth J.D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany* 98: 901-926.
- Mauseth J.D. y Plemons B.J. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *American Journal of Botany* 82: 1199-1205.
- Mauseth J.D. y Plemons-Rodriguez B.J. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218.

- Mauseth J.D., Uozumi Y., Plemons J. y Landrum J. V. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. *Journal Plant Research* 108: 517-526.
- Mauseth J.D., Terrazas T. y Loza-Cornejo S. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS Group 1a (Cactaceae). *Bradleya* 16: 31-43.
- Niffeler R. 2002. Phylogenetic relationship in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany* 89: 312-326.
- Niklas K.J. 1992. *Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Form and Function*. University of Chicago Press, Chicago.
- Nixon K.C. 2002. WinClada, version 1.00.08. Ithaca.
- Nixon K.C. y Carpenter J.M. 1996. On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics* 12: 305-321.
- Ogburn M.R. y Edwards E.J. 2009. Anatomical variation in Cactaceae and relatives: Trait lability and evolutionary innovation. *American Journal of Botany* 96: 391-408.
- Olson M.E. 2003. Stem and leaf anatomy of the arborescent Cucurbitaceae *Dendrosicyos socotrana* with comments on the evolution of pachycauls from lianas. *Plant Systematics and Evolution* 239: 199-214.
- Olson M.E. y Carlquist S. 2001. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology, and systematics in *Moringa* (Moringaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135: 315-348.
- Ruelle J., Yamamoto H. y Thibaut B. 2007. Growth stresses and cellulose structural parameters in tension and normal wood from three tropical rainforest angiosperms species. *Bioresources* 2: 235-251.

- Ruzin E.S. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press, New York.
- Terrazas T. y Arias S. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Botanical Review* 68: 444-473.
- Terrazas T. y Loza-Cornejo S. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. En: Fleming T.H. y Valiente-Banuet A., Eds., *Evolution, Ecology and Conservation of the Columnar Cacti and their Mutualists*, pp. 66-86, Arizona University Press, Tucson.
- Terrazas T. y Mauseth J.D. 2002. Shoot anatomy and morphology. En: Nobel P.S., Ed., *Cacti: Biology and Uses*, pp. 23-40, California University Press, Berkeley.
- Vázquez-Sánchez M. y Terrazas T. 2011. Stem and wood allometric relationships in Cactae (Cactaceae). *Trees Structure and Function* 25: 755-767.
- Vázquez-Sánchez M, Terrazas T., Arias S. y Ochoterena H. (en rev.). Molecular phylogeny of tribe Cactae (Cactaceae): taxonomic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Vázquez-Sánchez M, Terrazas T. y Arias S. (en rev.). El hábito y la forma de crecimiento en Cactae (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Webb C.O. y Donoghue M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 181-183.



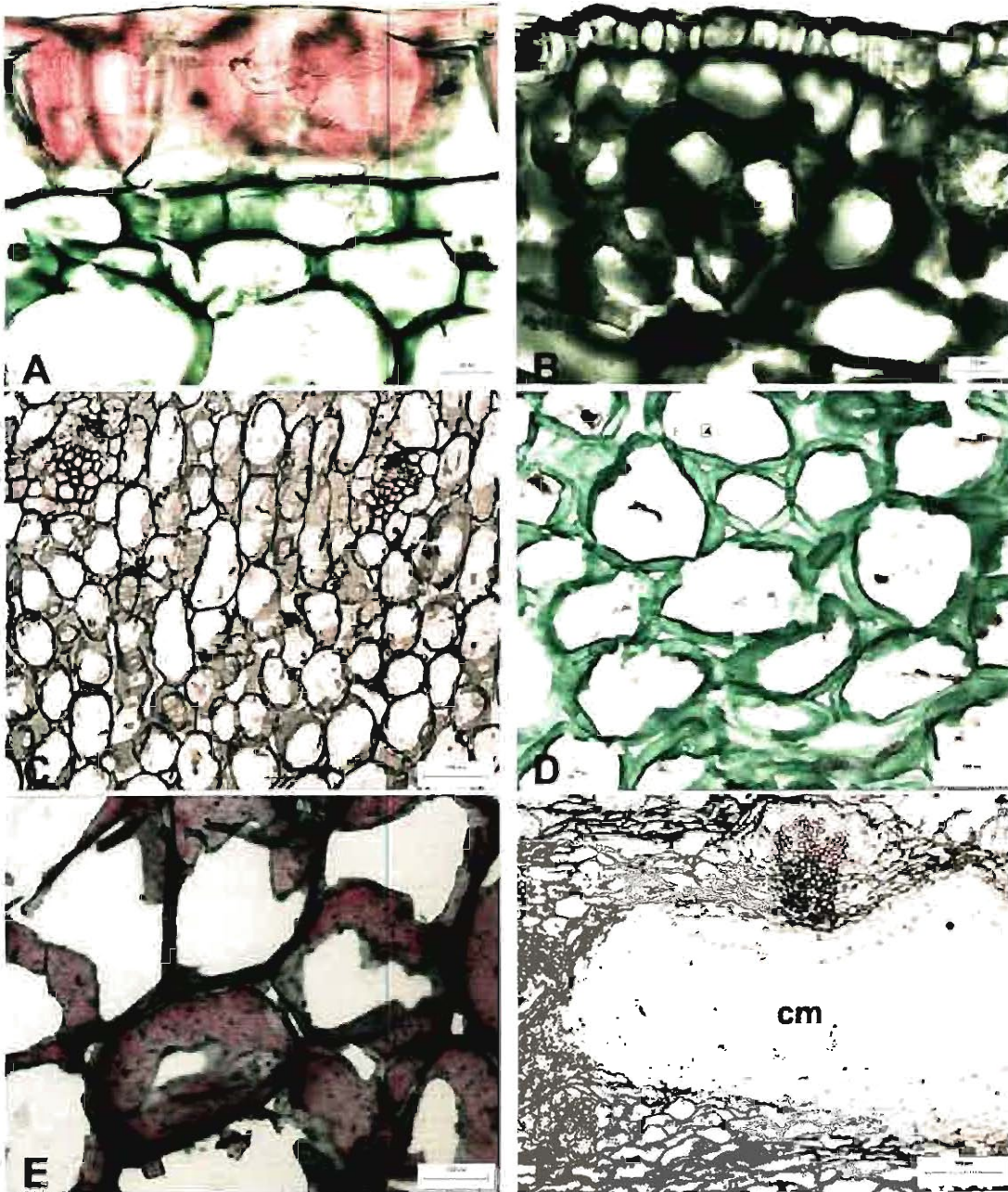


Figura 1. Tejido epidérmico y fundamental en Cacteeae. (A) Hipodermis no colenquimatosa, *Echinocactus grusonii* y (B) Hipodermis colenquimatosa, *Turbinicarpus beguinii*. (C) Córtex parenquimatoso, *Ferocactus townsendianus*. (D) Córtex colenquimatoso, *Mammillaria candida*. (E) Córtex esclerificado, *Stenocactus coptonogonus*. (F) Cavity de mucílago (cm), *Ariocarpus scaphirostris*. Escala A, B = 20  $\mu\text{m}$ , C-E = 100  $\mu\text{m}$ , F = 300  $\mu\text{m}$ .

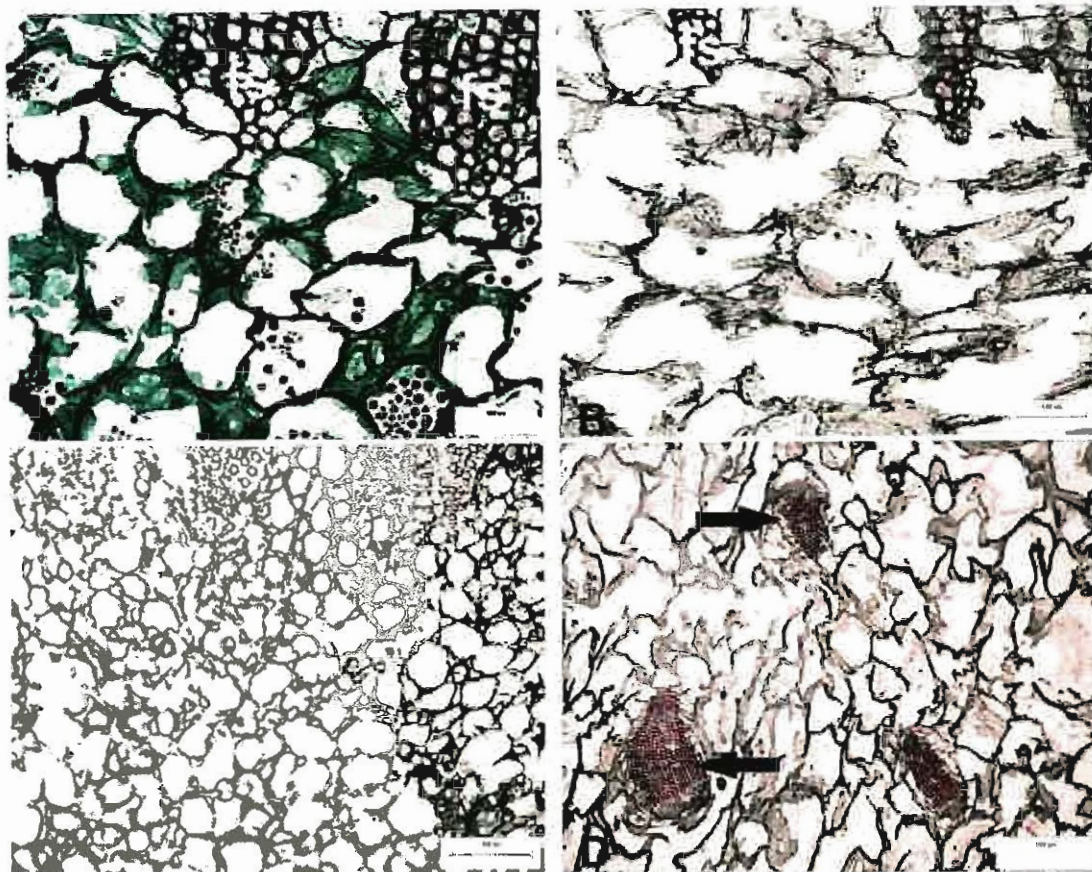


Figura 2. Rasgos de la médula en Cacteeae. (A) Médula no lignificada, *Mammillaria scrippsiana*, (B) Médula esclerificada, *Stenocactus phyllacanthus*, (C) Haces medulares ausentes, *Ferocactus peninsulae*, (D) Haces medulares (flechas), *Echinomastus intertextus*. Fs = fascículo. Escala A, B = 300  $\mu$ m, C, D = 300  $\mu$ m.

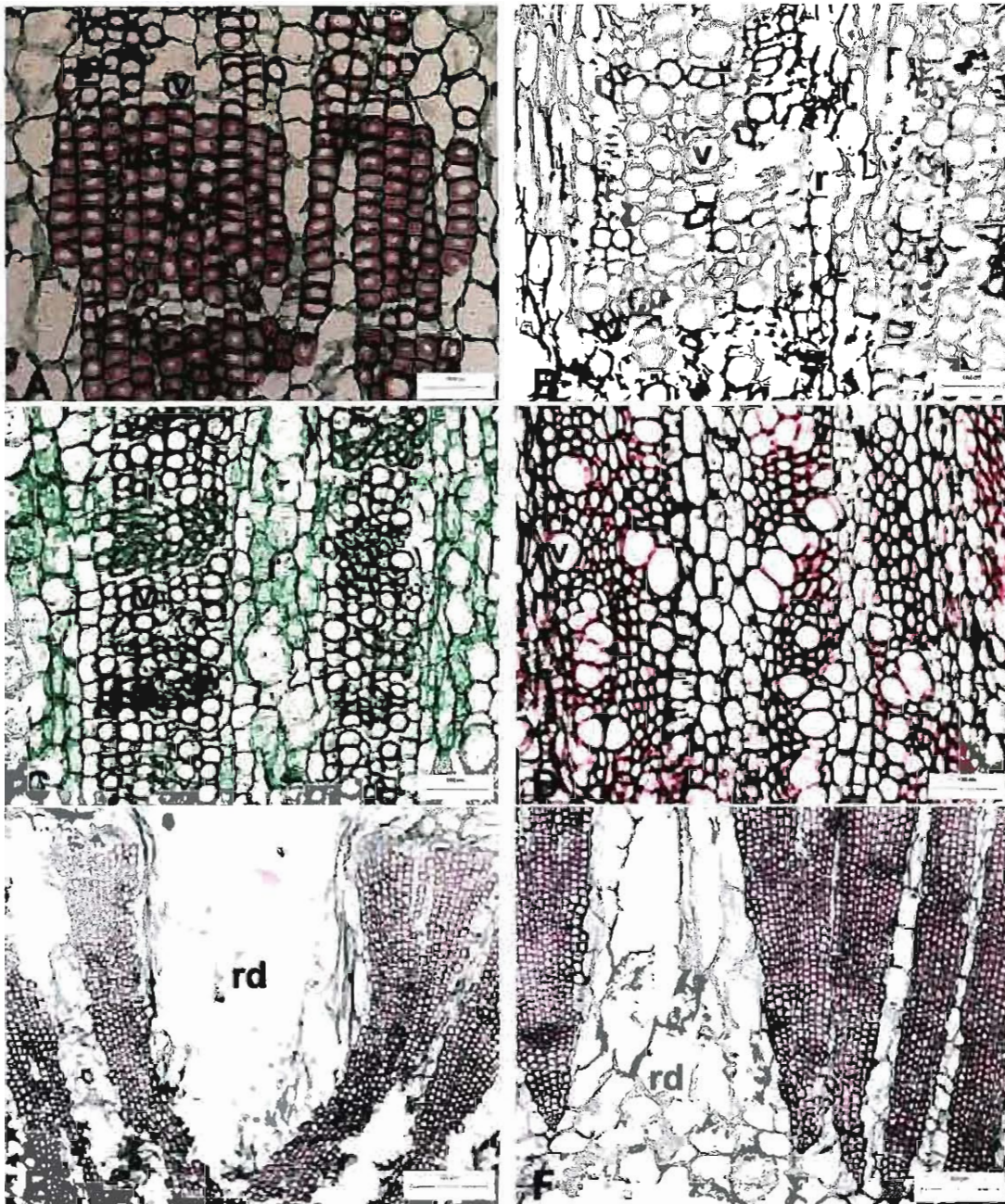


Figura 3. Madera en Cacteae. (A) Madera con traqueidas de banda ancha, *Lophophora principis*, (B) madera con fibras escasas en la región interfascicular, *Ferocactus reppenhagenii*, (C) madera con fibras en parches, *Astrophytum ornatum*, (D) Madera fibrosa, *Ferocactus pilosus*, (E) Radios dilatados en todo el curso, *Ariocarpus agavoides*, (F) Radios dilatados cerca de médula, *Thelocactus connothelos*. tba = traqueidas de banda ancha, v = vaso, f = fibras, r = radio, rd = radio dilatado. Escala A-D = 100  $\mu\text{m}$ , E, F = 300  $\mu\text{m}$ .

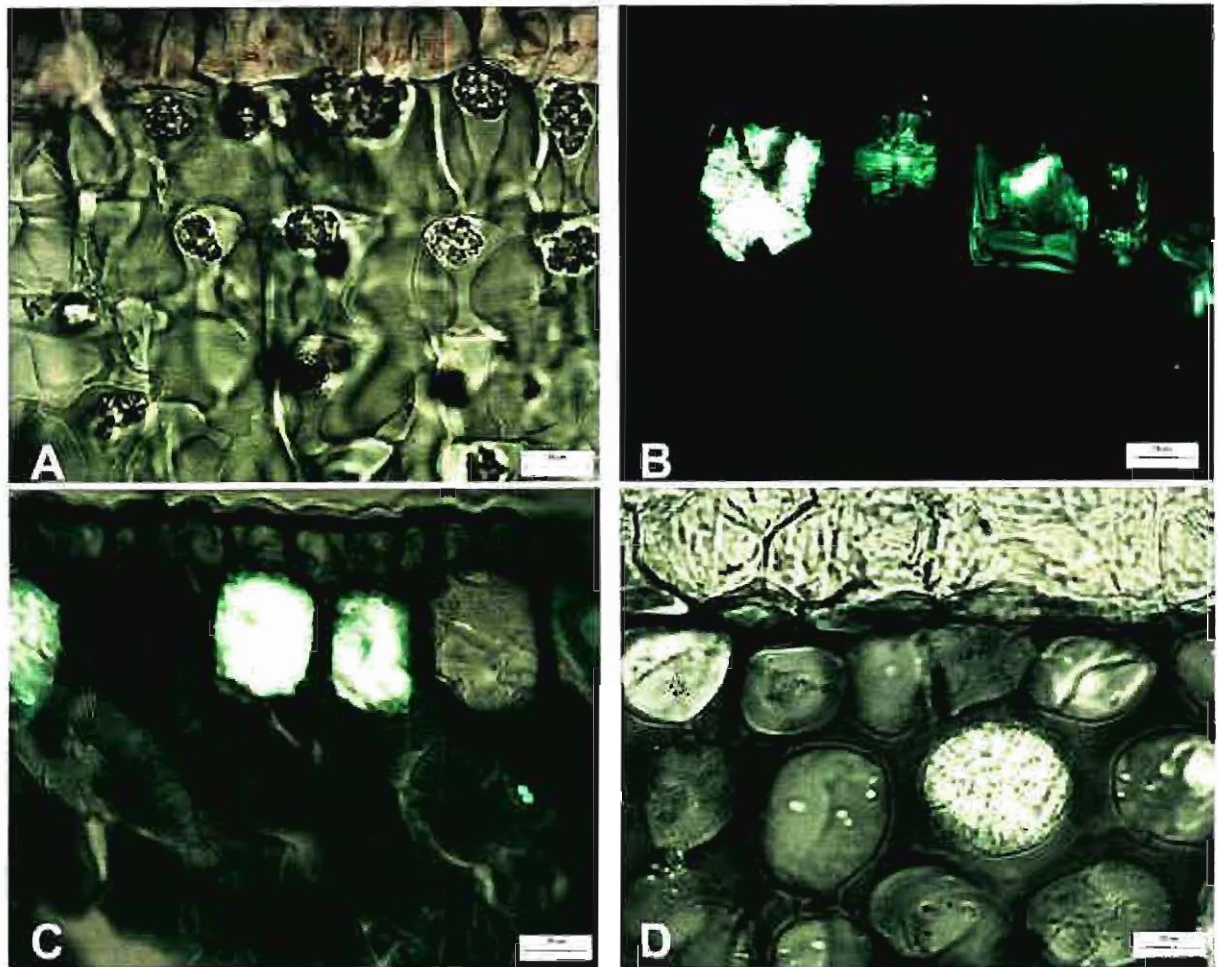


Figura 4. Contenidos minerales en Cacteeae, luz polarizada. (A) Cuerpos de sílice en hipodermis, *Ferocactus cylindraceus*, (B) cristales conglomerados en hipodermis, *Turbinicarpus alonsoi*, (C) Esferocristales tipo A, *Astrophytum asterias*, (D) esferocristales en anillos concéntricos en *Leuchtenbergia principis*. Escala = 20 µm.



Figura 5. Árbol de consenso (L:4343, CI:0.31, RI:0.66) de 2210 árboles igualmente parsimoniosos (L:4260, CI:0.32, RI:0.67). Letras mayúsculas ver explicación en texto, números sobre ramas, carácter y bajo la rama estado de carácter (ver explicación en texto).

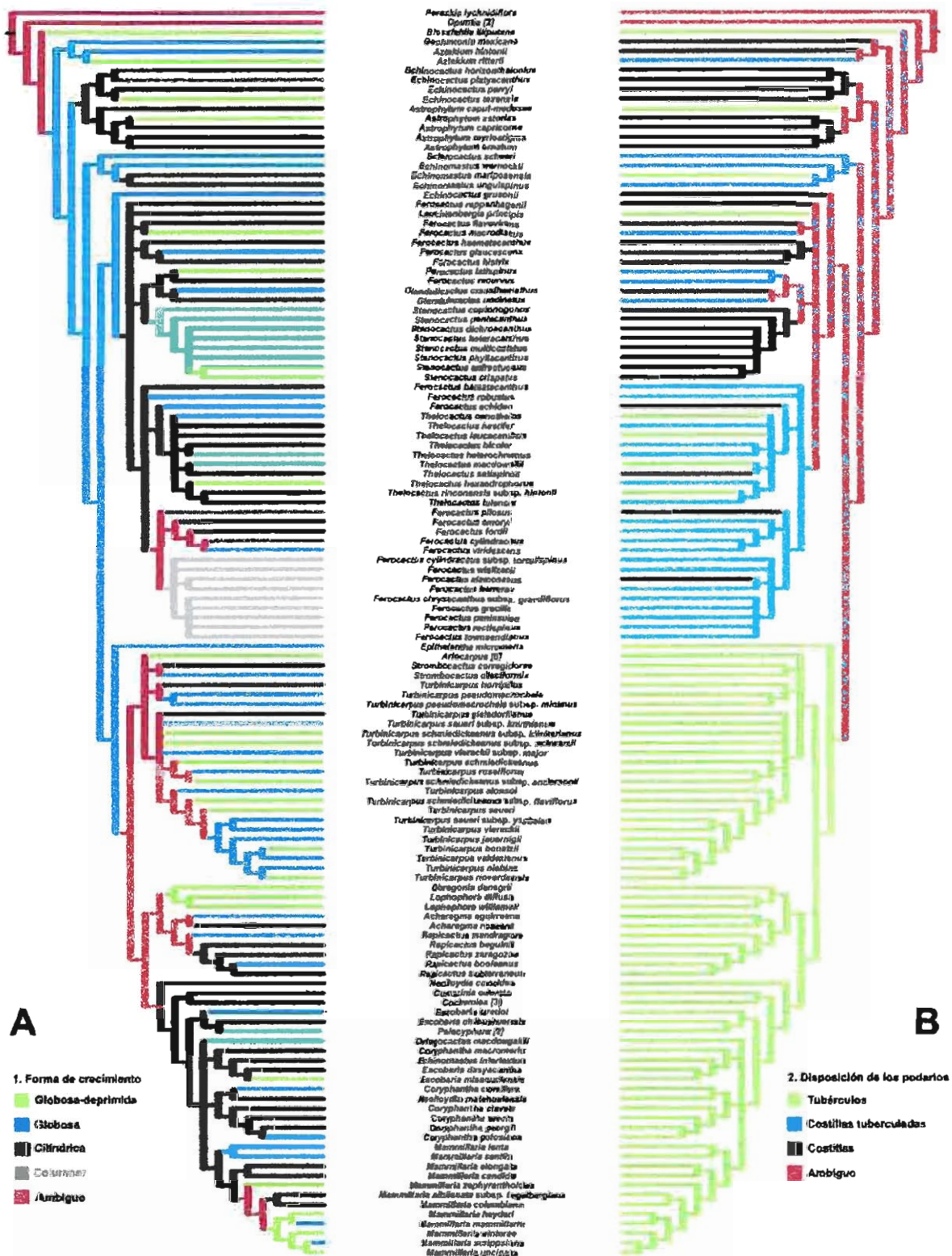


Figura 6. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para los 2210 árboles dentro del árbol de consenso para (A) Forma de crecimiento y (B) Disposición de los podarios.

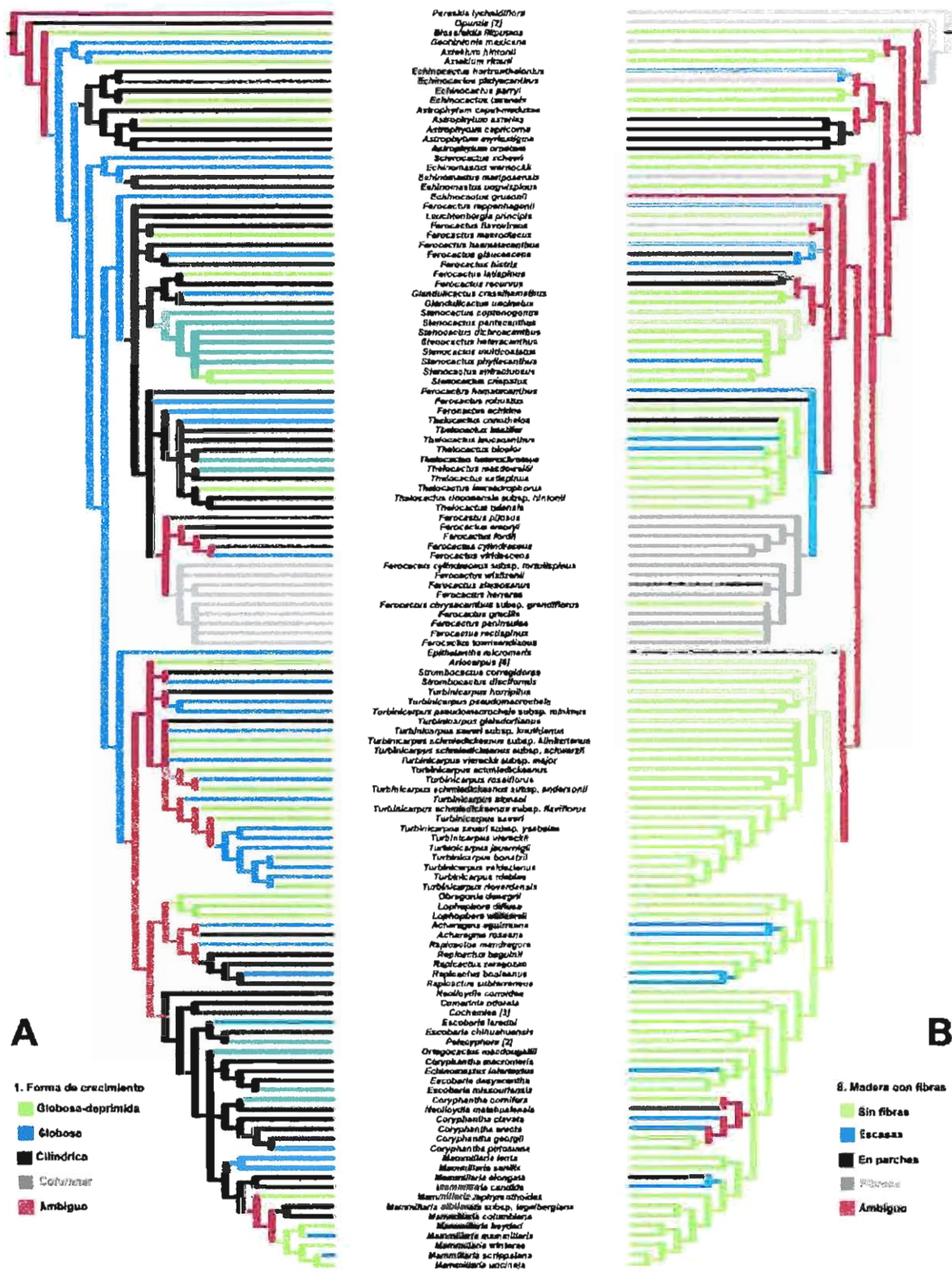


Figura 7. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para los 2210 árboles dentro del árbol de consenso para (A) Forma de crecimiento y (B) Madera con fibras.

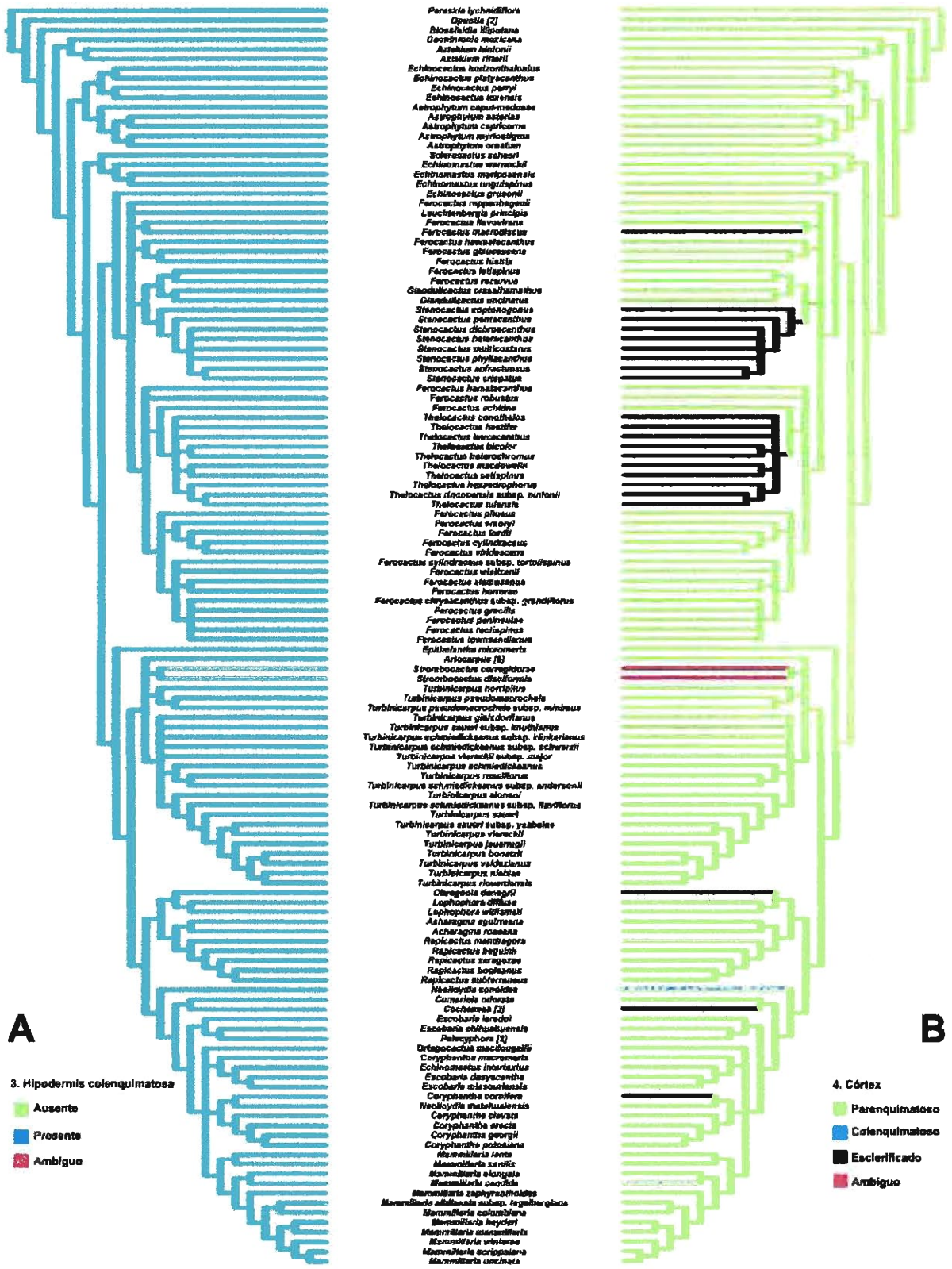


Figura 8. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para los 2210 árboles dentro del árbol de consenso para (A) Hipodermis colenquimatoza y (B) Córtex.



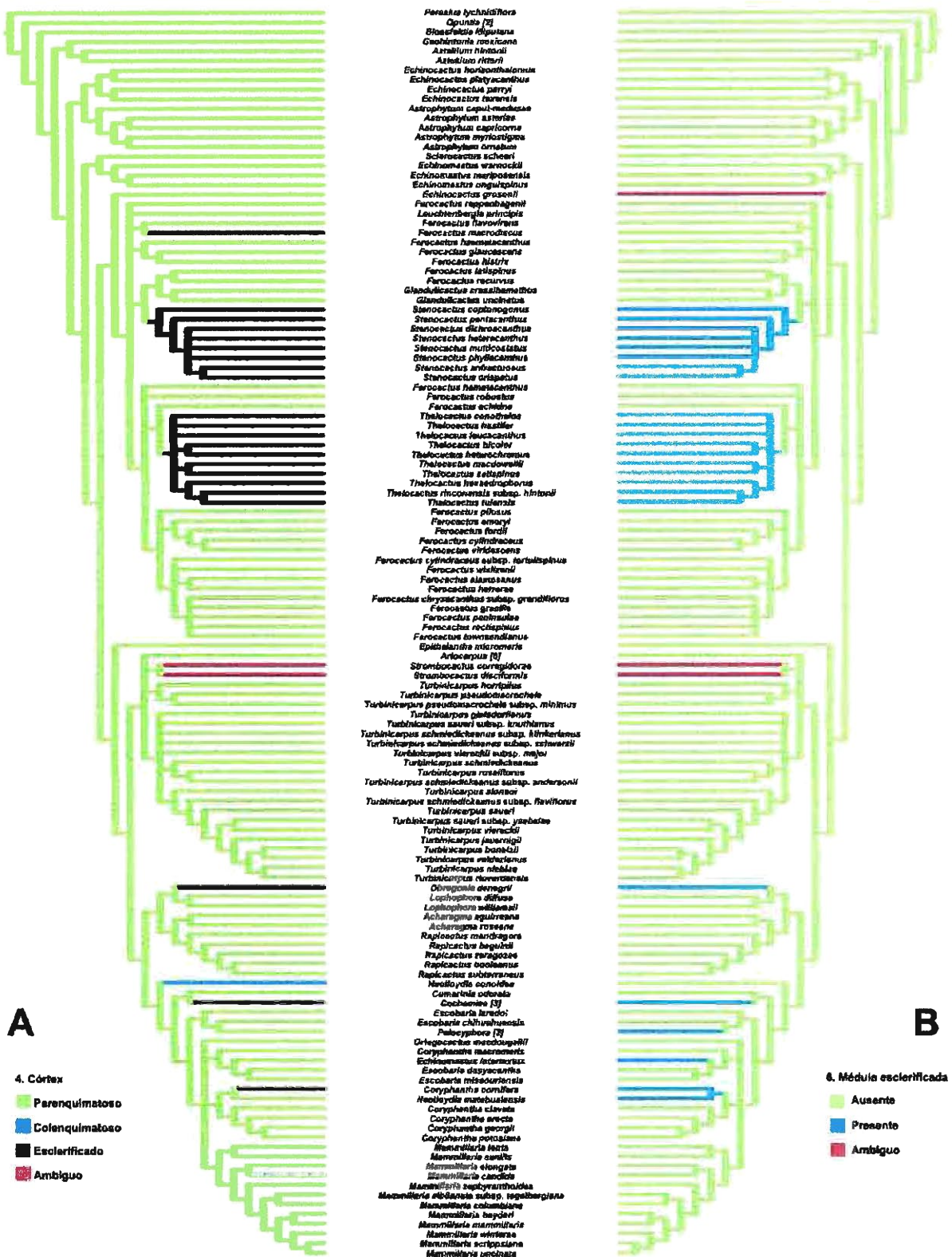


Figura 9. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para los 2210 árboles dentro del árbol de consenso para (A) CórTEX y (B) Médula esclerificada.

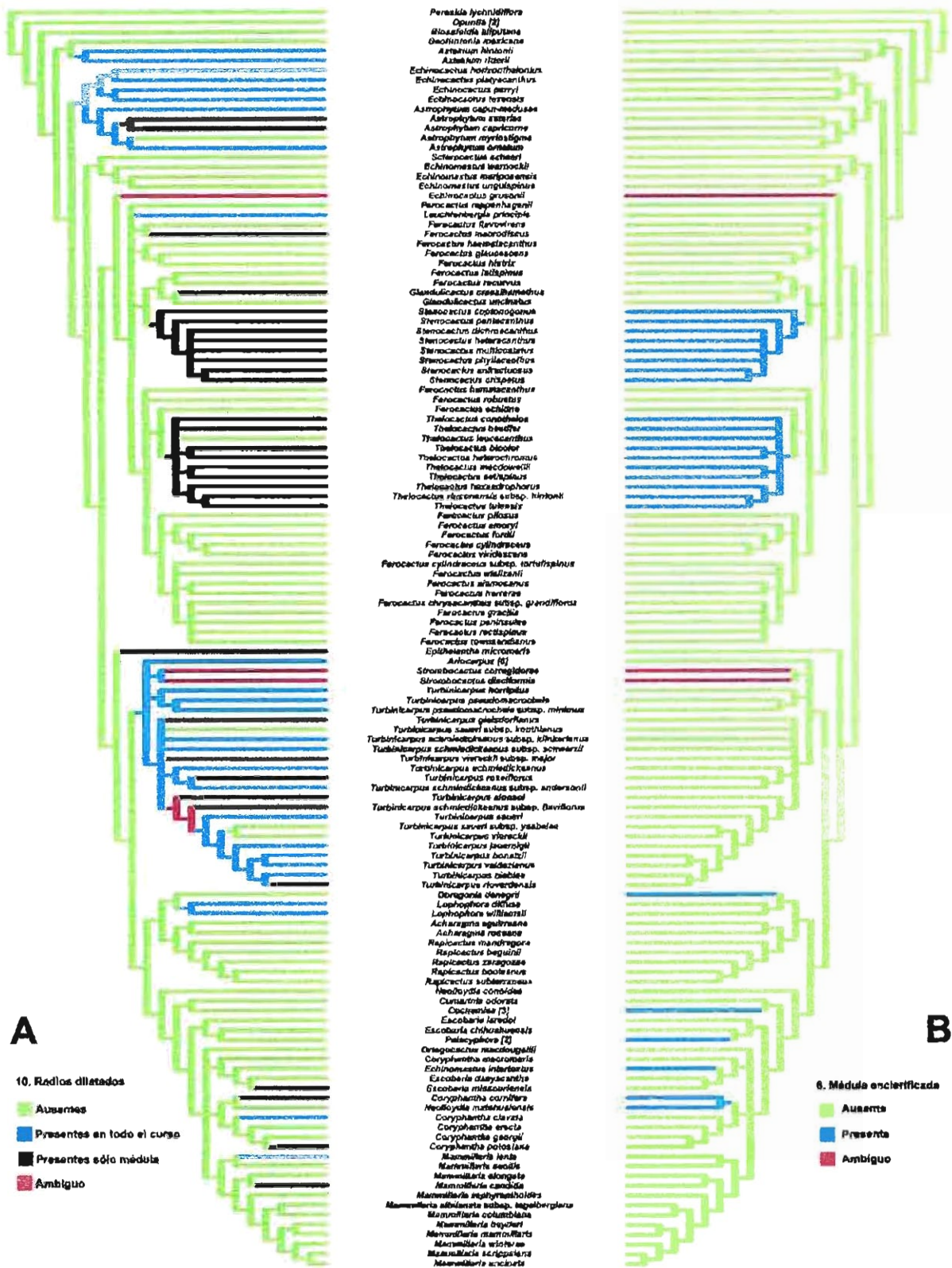


Figura 10. Reconstrucción de caracteres por parsimonia para los 2210 árboles dentro del árbol de consenso para (A) Rayos dilatados y (B) Médula esclerificada.



**Apéndice.** Matriz de datos morfológicos analizados en este estudio.

	1	5	10
<i>Pereskia lychnidiflora</i>	--	10000	3000000
<i>Opuntia auberi</i>	--	10000	3100000
<i>Opuntia decumbens</i>	--	10000	3100000
<i>Blossfeldia liliputana</i>	00000000	1000000	0000000
<i>Acharagma aguirreana</i>	10000000	1000000	0000000
<i>Acharagma roseana</i>	20000000	1000000	0000000
<i>Ariocarpus agavoides</i>	00101000	110000	0000000
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	00101000	110000	0000000
<i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i>	00101000	110000	0000000
<i>Ariocarpus retusus</i>	00101000	110000	0000000
<i>Ariocarpus retusus</i> subsp. <i>trigonus</i>	00101000	110000	0000000
<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	00101000	110000	0000000
<i>Astrophytum caput-medusae</i>	20100000	110000	0000000
<i>Astrophytum asterias</i>	02100002	120010	0000000
<i>Astrophytum capricorne</i>	22100002	120010	0000000
<i>Astrophytum myriostigma</i>	22100002	100010	0000000
<i>Astrophytum ornatum</i>	22100002	110010	0000000
<i>Aztekium hintonii</i>	12000000	110001	0000000
<i>Aztekium ritterii</i>	01000000	110001	0000000
<i>Cochemia halei</i>	20020100	100000	1000000
<i>Cochemia pondii</i>	20020100	100000	1000000
<i>Cochemia poselgeri</i>	20020100	100000	1000000
<i>Coryphantha clavata</i>	20000001	110000	0000000
<i>Coryphantha cornifera</i>	10020110	120000	0000000
<i>Coryphantha erecta</i>	20100011	100000	0000000
<i>Coryphantha georgii</i>	20100010	100000	0000000
<i>Coryphantha macromeris</i>	20000000	100000	0000000
<i>Coryphantha potosiana</i>	10100010	120000	0000000
<i>Cumarinia odorata</i>	20000000	100000	0000000
<i>Echinocactus grusonii</i>	12000003	000000	0000000
<i>Echinocactus horizonthalonius</i>	22100021	111000	0000000
<i>Echinocactus parryi</i>	22100010	111000	0000000
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	32100023	011000	0000000
<i>Echinocactus texensis</i>	02100010	111000	0000000
<i>Echinomastus intertextus</i>	20100121	100000	0000000
<i>Echinomastus mariposensis</i>	20100003	100000	0000000
<i>Echinomastus unguispinus</i>	21100000	100001	0000000
<i>Echinomastus warnockii</i>	11100000	100001	0000000
<i>Epithelantha micromeris</i>	10000002	120000	0000000
<i>Escobaria chihuahuensis</i>	20000000	100000	0000000
<i>Escobaria dasyacantha</i>	20000000	100000	0000000
<i>Escobaria laredoi</i>	10000000	100000	0000000
<i>Escobaria missouriensis</i>	00000010	120000	0000000
<i>Ferocactus alamosanus</i>	32100012	101000	0000000
<i>Ferocactus chrysacanthus</i> subsp. <i>grandiflorus</i>	31100000	101000	0000000
<i>Ferocactus cylindraceus</i>	31100003	001000	0000000
<i>Ferocactus cylindraceus</i> subsp. <i>tortulispinus</i>	31100003	001000	0000000
<i>Ferocactus echidne</i>	12000000	100100	0000000
<i>Ferocactus emoryi</i>	21100003	001000	0000000
<i>Ferocactus flavovirens</i>	22000003	000000	0000000
<i>Ferocactus fordii</i>	21100003	001000	0000000
<i>Ferocactus glaucescens</i>	12100002	100000	0000000

<i>Ferocactus gracilis</i>	31100003001000
<i>Ferocactus haematacanthus</i>	22100001100000
<i>Ferocactus hamatacanthus</i>	21100011100000
<i>Ferocactus herrerae</i>	31100003001000
<i>Ferocactus histrix</i>	22100011101000
<i>Ferocactus latispinus</i>	01100002101000
<i>Ferocactus macrodiscus</i>	01120010121000
<i>Ferocactus peninsulae</i>	31100003001000
<i>Ferocactus pilosus</i>	32100013001000
<i>Ferocactus rectispinus</i>	31100000101000
<i>Ferocactus recurvus</i>	21100002101000
<i>Ferocactus reppenhagenii</i>	22100001101000
<i>Ferocactus robustus</i>	11100002100000
<i>Ferocactus townsendianus</i>	21100003001000
<i>Ferocactus viridescens</i>	11100003001000
<i>Ferocactus wislizenii</i>	31100013001000
<i>Geohintonia mexicana</i>	12100003100000
<i>Glandulicactus crassihamathus</i>	12100010120000
<i>Glandulicactus uncinatus</i>	21100000100000
<i>Leuchtenbergia principis</i>	20100000110001
<i>Lophophora diffusa</i>	00000010110000
<i>Lophophora williamsii</i>	00000010110000
<i>Mammillaria albilanata</i> subsp. <i>tegelbergiana</i>	20100000100000
<i>Mammillaria candida</i>	20010011120000
<i>Mammillaria columbiana</i>	20100000100000
<i>Mammillaria elongata</i>	20000002100000
<i>Mammillaria heyderi</i>	00100000100000
<i>Mammillaria lenta</i>	10100000110000
<i>Mammillaria mammillaris</i>	10100000100000
<i>Mammillaria scrippsiana</i>	10100000100000
<i>Mammillaria senilis</i>	10000000100000
<i>Mammillaria uncinata</i>	00100010100000
<i>Mammillaria winterae</i>	00100000100000
<i>Mammillaria zephyranthoides</i>	00000010100000
<i>Neolloydia conoidea</i>	20110000100000
<i>Neolloydia matehualensis</i>	20000102100000
<i>Obregonia denegrii</i>	00120110100001
<i>Ortegocactus macdougallii</i>	10000000100000
<i>Pelecyphora aselliformis</i>	00020100100001
<i>Pelecyphora strobiliformis</i>	00020100100001
<i>Rapicactus beguinii</i>	20100010100100
<i>Rapicactus booleanus</i>	10100001000100
<i>Rapicactus mandragora</i>	10100010100100
<i>Rapicactus subterraneus</i>	20100001000100
<i>Rapicactus zaragozae</i>	20100010100100
<i>Sclerocactus scheeri</i>	11100000100000
<i>Stenocactus anfractuosus</i>	02020100120000
<i>Stenocactus coptonogonus</i>	02120110120000
<i>Stenocactus crispatus</i>	02020100120000
<i>Stenocactus dichroacanthus</i>	12020100120000
<i>Stenocactus heteracanthus</i>	12020100120000
<i>Stenocactus multicostatus</i>	02020100120000
<i>Stenocactus pentacanthus</i>	12020100120000
<i>Stenocactus phyllacanthus</i>	12020101120000
<i>Strombocactus corregidorae</i>	20?????0??????
<i>Strombocactus disciformis</i>	10100000120001
<i>Thelocactus bicolor</i>	21020101120000

<i>Thelocactus conothelos</i>	10020112120000
<i>Thelocactus hastifer</i>	21020110120000
<i>Thelocactus heterochromus</i>	01020100120000
<i>Thelocactus hexaedrophorus</i>	01020100120000
<i>Thelocactus leucacanthus</i>	20020111100000
<i>Thelocactus macdowellii</i>	10020100120000
<i>Thelocactus rinconensis</i> subsp. <i>hintonii</i>	20020100120000
<i>Thelocactus setispinus</i>	22020100120000
<i>Thelocactus tulensis</i>	21020100120000
<i>Turbinicarpus alonsoi</i>	10100010120000
<i>Turbinicarpus bonatzii</i>	00100000110000
<i>Turbinicarpus gielsdorffianus</i>	20100000120000
<i>Turbinicarpus horripilus</i>	20100010110000
<i>Turbinicarpus jauernigii</i>	10100000110000
<i>Turbinicarpus nieblae</i>	10100000110000
<i>Turbinicarpus pseudomacrochele</i>	10100010110000
<i>Turbinicarpus pseudomacrochele</i> subsp. <i>minimus</i>	10100010110000
<i>Turbinicarpus rioverdensis</i>	00100000120100
<i>Turbinicarpus roseiflorus</i>	101000?0120000
<i>Turbinicarpus saueri</i>	00100000110000
<i>Turbinicarpus saueri</i> subsp. <i>knuthianus</i>	10100000100100
<i>Turbinicarpus saueri</i> subsp. <i>ysabelae</i>	10100000100100
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>andersonii</i>	00100010110000
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i>	00100010110000
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>flaviflorus</i>	00100010120000
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>klinkerianus</i>	00100010110000
<i>Turbinicarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>schwarzii</i>	00100010110000
<i>Turbinicarpus valdezianus</i>	10100000110000
<i>Turbinicarpus viereckii</i>	10100000100100
<i>Turbinicarpus viereckii</i> subsp. <i>major</i>	10100000120100