



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

SISTEMÁTICA

**ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LOS BIOMINERALES EN EL TALLO DE LA
TRIBU CACTEAE (CACTACEAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALEJANDRO DE LA ROSA TILAPA

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. SALVADOR ARIAS MONTES
JARDIN BÓTANICO, INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ABEL MORENO CÁRCAMO
INSTITUTO DE QUÍMICA, UNAM**

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2020



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

OFICIO CPCB/583/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de marzo de 2020, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del alumno **DE LA ROSA TILAPA ALEJANDRO** con número de cuenta **411090621** con la tesis titulada **“Estructura y composición de los biominerales en el tallo de la tribu Cactaceae (Cactaceae)”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ
Vocal: DRA. MONSERRAT VÁZQUEZ SÁNCHEZ
Secretario: DR. ABEL MORENO CÁRCAMO
Suplente: DR. MARCELO RODRIGO PACE
Suplente: DRA. ESTELA SANDOVAL ZAPOTITLA

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 17 de septiembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIDAD DE POSGRADO

Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria

Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX

Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

Agradecimientos institucionales:

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme realizar mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo No. 703332 y al pueblo de México por el apoyo otorgado para esta investigación.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT-UNAM) No. IN205419, por el proyecto “Los biominerales en Cactaceae: Forma, distribución y evolución”

A la Dra. Teresa Terrazas por el apoyo y sugerencias para la mejoría del proyecto y el tiempo invertido en la revisión de la tesis.

A los miembros del comité tutor el Dr. Salvador Arias Montes del jardín botánico del Instituto de Biología por todos sus comentarios y al Dr. Abel Moreno Cárcamo del Instituto de Química por sus comentarios y las sugerencias para mejorar este proyecto.

Agradecimientos a título personal:

A la Dra. Teresa Terrazas por toda su paciencia y dedicación y por motivarme al estudio anatómico de las cactáceas mexicanas.

A los miembros de mi jurado, Dra. Silvia Aguilar, Dra. Monserrat Vázquez, Dr. Abel Moreno, Dr. Marcelo Pace y Dra. Estela Sandoval por las observaciones y comentarios para este manuscrito.

A la Dra. Alicia Rojas por su amistad, apoyo y consejos en el laboratorio de Botánica estructural.

Al M. en C. Manuel Aguilar Franco y al Dr. Samuel Tehuacanero Cuapa por su apoyo en el laboratorio central de microscopía del Instituto de Física de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias por el apoyo para el montaje de muestras para microscopía electrónica de barrido.

Gracias a Andrea, Arantza, Eunice, Daniel, Marysol y Paty por su apoyo en el cubículo durante el desarrollo de este proyecto.

A mi familia, en especial a mis padres Roque y Balvina por todos los consejos, apoyo, cariño y comprensión.

A Arturo Ramírez y Roselia Martínez por el apoyo que me han brindado.

A mis roomies Diana Martínez y Emilio Petrone por las muchas horas de convivencia.

A Jocelyn Odette Martinez por todo el apoyo, consejos, por ayudarme a mejorar cada día y sobre todo por tu amor y cariño.

Dedicatoria:

A mis padres Roque De la Rosa y Balvina Tilapa

A todos los hombres y mujeres trabajadoras de este gran país.

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| 1. INTRODUCCIÓN..... | 3 |
| 2. JUSTIFICACIÓN | 4 |
| 3. OBJETIVOS | 5 |
| 3.1 Objetivos particulares | 5 |
| 4. ANTECEDENTES | 5 |
| 4.1 Biominerales en plantas | 5 |
| 4.2 Sílice amorfa ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)..... | 6 |
| 4.3 Función de la sílice en plantas | 6 |
| 4.4 Calcio..... | 7 |
| 4.5 Oxalato de calcio (CaC_2O_4)..... | 7 |
| 4.6 Función de los oxalatos de calcio | 8 |
| 4.7 Carbonato de calcio (CaCO_3)..... | 9 |
| 4.8 Funciones de los carbonatos de calcio | 9 |
| 4.9 Cactaceae y la tribu Cacteeae | 9 |
| 4.10 Registros de los biominerales en la tribu Cacteeae | 10 |
| 5. MATERIAL Y MÉTODO | 13 |
| 5.1 Revisión del material..... | 13 |
| 5.2 Medición y cuantificación de los biominerales | 13 |
| 5.3 Microscopia electrónica de barrido (MEB) y espectroscopia de energía dispersiva de rayos X (EDS) | 15 |
| 5.4 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales para la tribu Cacteeae | 16 |
| 6. RESULTADOS | 17 |
| 6.1 Hábito de los biominerales..... | 17 |

| | |
|---|-----------|
| 6.2 Distribución de los biominerales en los diferentes tejidos..... | 25 |
| 6.3 Tamaño y densidad de los biominerales | 26 |
| 6.4 Composición de los biominerales | 29 |
| 6.5 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales..... | 33 |
| 7. DISCUSIÓN..... | 44 |
| 7.1 Estados de hidratación del oxalato de calcio..... | 49 |
| 7.2 Biominerales por género | 49 |
| 7.3 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales..... | 58 |
| 7.4 Composición de los biominerales en Cactee..... | 61 |
| 7.5 Función de los biominerales epidérmicos e hipodérmicos..... | 62 |
| 7.6 Función de los biominerales corticales y medulares..... | 63 |
| 8. CONCLUSIONES..... | 64 |
| 9. LITERATURA CITADA | 65 |
| 10. APÉNDICES | |
| Apéndice 1. Especies estudiadas de la tribu Cactee..... | 73 |
| Apéndice 2. Hábito de los biominerales por géneros estudiados | 78 |
| Apéndice 3. Mediciones de los biominerales por tejido estudiado..... | 79 |
| Apéndice 4. Caracteres y estados de carácter..... | 80 |

Lista de cuadros y figuras:

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Resumen de los trabajos realizados en la tribu Cacteeae..... | 12 |
| Cuadro 2. Número y porcentajes de especies estudiadas por género en la tribu Cacteeae..... | 15 |
| Cuadro 3. Valores de la media, cuantiles mínimos, máximos y coeficiente de variación para el tamaño de los biominerales en Cacteeae..... | 27 |
| Cuadro 4. Estado de hidratación de los biominerales | 48 |
| Figura 1. Composición que muestra los tejidos estudiados en los tallos de la tribu Cacteeae..... | 14 |
| Figura 2. Agregados cristalinos..... | 19 |
| Figura 3. Areniscas..... | 20 |
| Figura 4. Cuerpos de sílice..... | 21 |
| Figura 5. Drusas | 22 |
| Figura 6. Esferulitos | 23 |
| Figura 7. Prismas y agregados de prismas | 24 |
| Figura 8. Histograma que muestra la presencia de biominerales en cada tejido de los tallos de la tribu Cacteeae | 26 |
| Figura 9. Longitud de los biominerales en el tejido hipodérmico, cortical y medular del tallo | 28 |
| Figura 10. Densidad de los biominerales corticales y medulares del tallo por milímetro cuadrado | 29 |
| Figura 11. Mapa de calor con el porcentaje de composición elemental de los biominerales del tejido hipodérmico por especie | 31 |
| Figura 12. Mapa de calor con el porcentaje de composición elemental del tejido cortical por especie | 32 |
| Figura 13. Carácter 1 y 2, reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia para biominerales cristalinos y amorfos sobre la filogenia de Cacteeae..... | 34 |
| Figura 14. Carácter 3, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia del hábito de los biominerales hipodérmicos..... | 35 |

| | |
|--|----|
| Figura 15. Carácter 4 y 5, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia del tamaño de los biominerales cristalinos y amorfos, ambos del tejido hipodérmico | 36 |
| Figura 16. Carácter 6 y 7, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia de magnesio en los biominerales y porcentaje de magnesio, ambos del tejido hipodérmico | 37 |
| Figura 17. Carácter 8 y 9, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia aluminio en los biominerales y porcentaje de aluminio, ambos del tejido hipodérmico | 38 |
| Figura 18. Carácter 10 y 11, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia de potasio en los biominerales y del porcentaje de potasio, ambos del tejido hipodérmico | 39 |
| Figura 19. Carácter 12 y 13, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia de silicio en los biominerales y del porcentaje de silicio, ambos del tejido hipodérmico | 40 |
| Figura 20. Carácter 14 y 15, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia de calcio en los biominerales y del porcentaje de calcio, ambos del tejido hipodérmico | 41 |
| Figura 21. Carácter 16 y 17, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia de biominerales corticales y del hábito de los biominerales corticales | 42 |
| Figura 22. Carácter 18 y 19, reconstrucción de estados carácter ancestrales por parsimonia de biominerales medulares y del hábito de los biominerales medulares.. | 43 |

RESUMEN

Los biominerales son estructuras minerales que se precipitan debido a la acción biológica y se encuentran en diversos organismos. En plantas se han registrado principalmente los oxalatos de calcio, la sílice amorfa y los carbonatos de calcio a los que se les han atribuido diferentes papeles ecológicos y funcionales. En la familia Cactaceae los biominerales han sido descritos en numerosos taxa. Considero que los biominerales tienen valor en la taxonomía, por esta razón el objetivo del trabajo fue caracterizar aquellos que se acumulan en las células de los diversos tejidos que conforman el tallo en miembros de la tribu Cacteeae. Se estudiaron 28 géneros y 149 especies y subespecies de Cacteeae con la finalidad de describir los biominerales en las distintas regiones del tallo a través de la microscopía de luz y polarizada. Además, la composición de los biominerales se analizó por medio de MEB a través de energía dispersiva de rayos X en 34 especies de Cacteeae. Se realizó la reconstrucción de estados de carácter ancestrales con 19 caracteres definidos en este trabajo. Los resultados mostraron que un género y seis especies presentaron biominerales extracelulares, 16 géneros y 91 especies presentan biominerales intracelulares en la región hipodérmica, 28 géneros y 141 especies en la región cortical y 94 especies en la región medular. Se midieron los biominerales de 103 especies encontrando diferencias significativas en los biominerales hipodérmicos principalmente. En los tallos de Cacteeae predominan los oxalatos de calcio. Las especies de *Echinocactus* y *Ferocactus* se distinguen por tener cuerpos de sílice en la hipodermis. Se identificaron otros elementos como el magnesio, manganeso, aluminio, potasio, hierro, titanio, cloro, sodio, níquel y estroncio. Las estructuras más comunes son los esferulitos y los prismas, seguido por los cuerpos de sílice, las drusas, los agregados cristalinos y menos frecuentes son las areniscas. En los linajes tempranamente divergentes de Cacteeae las estructuras que se forman en la hipodermis como esferulitos y prismas se presentan en varios eventos independientes o en algunos géneros los biominerales hipodérmicos se han perdido. Los cuerpos de sílice se han adquirido en dos eventos independientes en *Echinocactus* y *Ferocactus*. La presencia de biominerales en el córtex y la médula es plesiomórfica en la tribu. Hay una dominancia para formar estructuras de dihidrato de oxalato de calcio en Cacteeae. Se concluye que la presencia, la estructura y el tamaño de los biominerales aportan caracteres potencialmente informativos a nivel genérico en la tribu.

Abstract

Biominerals are mineral structures that precipitate due to biological action and are found in various organisms. In plants, mainly calcium oxalates, amorphous silica and calcium carbonates have been registered displaying different ecological roles and functions. In the Cactaceae family, biominerals belong to numerous genera and species. Biominerals are important in systematics as it has been demonstrated in recent contributions. This is the reason why the aim of this study focused on characterizing the accumulation biominerals in various tissues of the stem of the genera in the Cactaeae tribe. Twenty-eight genera and 149 species as well as subspecies of the Cactaeae tribe were studied in order to describe the biominerals from different regions of the stem using light and polarized microscopy. In addition, the composition of the biominerals was analyzed by SEM and X-ray dispersive energy in 34 species representing the clades of Cactaeae. The reconstruction of ancestral character states was carried out with 19 characters defined in this work. The results showed that one genus and six species have extracellular biominerals, 16 genera and 91 species present intracellular biominerals in the hypodermis, 28 genera and 141 species in the cortex and 94 species in the pith. Biominerals of 103 species were measured showing significant differences among genera mostly in the biominerals found in the hypodermis. In the Cactaeae stems, calcium oxalates were the most predominant biominerals. The species of *Echinocactus* and *Ferocactus* showed silica bodies in the hypodermis. Other elements such as magnesium, manganese, aluminum, potassium, iron, titanium, chlorine, sodium, nickel and strontium were also identified. The most common structures are spherulites, prisms followed by silica bodies, druses, crystalline aggregates, and less frequent are sandy ones. In the early divergent lineages of Cactaeae, spherulites and prisms in the hypodermis appear in several independent events whilst in other genera the hypodermic biominerals have been lost. Silica bodies appear independently in two events in *Echinocactus* and in *Ferocactus*. The occurrence of biominerals in the cortex and pith is plesiomorphic for the tribe. The calcium oxalate dihydrate predominates in the tribe. In conclusion, the occurrence, structure and size of the biominerals provide valuable information for the systematic at the generic level in the Cactaeae.

1. INTRODUCCIÓN

Un biomineral es un sólido cristalino o amorfo, producto de la actividad bioquímica de un organismo y de la acumulación local de elementos disponibles en el ambiente (Lowenstam, 1981; Skinner, 2005). En el proceso de biomineralización, los minerales se depositan en las células de manera intracelular o extracelular (Horner y Wagner, 1995; Lowenstam, 1981; Skinner, 2005; Skinner y Jahren, 2007). Este proceso se ha descrito en diversos grupos como arqueas, bacterias, diatomeas, algas, hongos, líquenes, invertebrados, vertebrados y plantas (Dutton y Evans, 1996; Franceschi y Nakata, 2005; Pentecost, 1980; Skinner, 2005; Skinner y Jahren, 2007)

En las plantas los biominerales más comunes son la sílice amorfa, las sales de oxalato de calcio y carbonato de calcio (Arnott, 1982, 1966; Bauer *et al.*, 2011; Franceschi y Nakata, 2005; McNair, 1932; Monje y Baran, 2004). En el caso del oxalato de calcio se han reconocido diversos hábitos cristalinos ¹ de biominerales en plantas, los más conocidos son drusas, prismas, estiloides, rafidios y areniscas (Carlquist, 2001; Metcalfe y Chalk, 1950)

En la familia Cactaceae se han reportado biominerales, en su mayoría como cristales de oxalato de calcio (Anderson, 1986; Anderson y Skillman, 1984; Arias y Terrazas, 2006; Bárcenas-Argüello *et al.*, 2015, 2010; Boke, 1961a, 1961b; Boke y Anderson, 1970; Cheavin, 1938; Conde, 1975; Gibson y Horak, 1978; Hartl *et al.*, 2007, 2003; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Mauseth *et al.*, 1998; Metcalfe y Chalk, 1950; Terrazas y Arias, 2002) y otros denominados cuerpos de sílice (Gibson y Horak, 1978; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Terrazas *et al.*, 2005).

¹ Diversos nombres son utilizados para describir el arreglo de los biominerales que se forman en las plantas, considero que el término correcto es hábito cristalino. Diferenciándolo del término morfología que se aplica a la ciencia que estudia las partes que conforman un organismo. El término estructura se refiere cuando existe una caracterización de los parámetros de la celda unidad y los ángulos que le componen, ésta hace referencia a lo que en el área de la cristalografía se conoce como estructura cristalina, que integra el arreglo periódico de las moléculas en un biomineral y usualmente se emplean rayos-X para determinarla. Sin embargo, se prefiere usar el término hábito cristalino, que es la forma cristalina que adquiere un mineral, sin que necesariamente cambie su composición y la forma que adquiere muestra las vicisitudes que pasó el mineral en su crecimiento.

Hartl *et al.* (2007) documentaron la diversidad de estructuras en los cristales de oxalato de calcio en los tallos de 245 especies de Cactaceae y consideran que la clasificación tradicional de prismas y drusas puede verse afectada debido a que el oxalato de calcio se deposita en dos estados de hidratación en plantas. Es decir en las estructuras cristalinas los arreglos a nivel molecular son distintos entre el monohidrato de oxalato de calcio y el dihidrato de oxalato de calcio y en ambas estructuras se forman prismas y drusas. Además los autores consideran que debido a que diferentes taxa pueden presentar ambos estados de hidratación, los oxalatos de calcio no tienen valor taxonómico. Sin embargo, en otros estudios se ha demostrado que las estructuras de los cristales de oxalato de calcio son específicos para cada tejido en los tallos de Cactaceae (Arias *et al.*, 2003; De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2020, 2019; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2019) y contribuyen al reconocimiento de géneros. Bárcenas-Argüello *et al.* (2015) identificaron la composición mineralógica y el hábito cristalino de los oxalatos de calcio e indican que el dihidrato de oxalato de calcio que conforma los cristales se presenta en todo el tallo de tres especies de *Cephalocereus*. Por esta situación consideró que el estado de hidratación se conserva dentro de las células del tallo de las cactáceas. Además, Bárcenas-Argüello *et al.* (2015) encontraron hasta ocho elementos minerales diferentes al carbono, oxígeno y calcio dentro de los cristales que determinan modificaciones en su estructura típica y sugieren que dichas diferencias podrían ser útiles como caracteres taxonómicos a nivel de especie. Este tipo de información, codificada para cada tejido, puede aportar información que permita entender el patrón de evolución de los biominerales en los géneros de la tribu Cactaeae.

2. JUSTIFICACIÓN

El conocimiento de los biominerales ha sido descrito para numerosas especies de Cactaeae y en algunos de los casos son ignorados al considerarse como sustancias de deshecho, pero se ha demostrado que los biominerales se depositan en tejidos específicos. Por esta razón en Cactaeae será relevante identificar en que tejido del tallo se depositan y probar su valor como un carácter potencialmente informativo a nivel genérico.

3. OBJETIVO

Interpretar la diversidad estructural de los biominerales en diferentes géneros de Cacteeae.

3.1 Objetivos particulares:

1. Caracterizar el hábito y la distribución de los biominerales en los tejidos del tallo.
2. Identificar la composición elemental de los biominerales.
3. Definir caracteres y estados de carácter para evaluar su valor taxonómico en la tribu.
4. Hacer una interpretación evolutiva de los biominerales en la tribu Cacteeae.

4. ANTECEDENTES

4.1 Biominerales en plantas

Los primeros registros de biominerales los describe Leeuwenhoek al observar la presencia de rafidios en *Arum* (1675; citado en Arnott y Pautard, 1970). Los biominerales han sido descritos en numerosas revisiones de plantas (Arnott, 1982; Arnott y Pautard, 1970; Franceschi y Horner, 1980; Franceschi y Nakata, 2005; McNair, 1932; Pentecost, 1980). La mayoría de estos trabajos coinciden en la presencia de biominerales en tejidos específicos en las plantas, por lo que se ha sugerido que los procesos de biomineralización no son aleatorios. Bauer *et al.* (2011) consideran que la biomineralización en plantas se da a través de dos elementos principalmente: el calcio y el silicio. Estos elementos unidos junto con el carbono, el oxígeno y el hidrógeno producen una gran cantidad de formas particulares de biomineralización, los más estudiados son la sílice amorfa ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), el oxalato de calcio (CaC_2O_4) y el carbonato de calcio (CaCO_3) que a continuación se describen.

4.2 Sílice amorfa ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)

El silicio, después del oxígeno, es el elemento más abundante en la Tierra, constituyendo aproximadamente el 28 % de la corteza terrestre (Wedepohl, 1995). Cuando el silicio se une con el oxígeno forma dióxido de silicio (SiO_2), una de las formas más comunes en las rocas, arena y los suelos (Frondel, 1960, citado en Skinner y Jahren 2007). Cuando se forman arreglos estructurales de unidades de SiO_2 , agua y polimorfos cristalinos de cuarzo se le denomina ópalo o sílice amorfa ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$; Skinner y Jahren, 2007).

La forma en que ingresa el silicio a una planta es como ácido silícico y es acarreado hacia los diferentes órganos por el flujo de agua, a través del sistema vascular, depositándose en raíz, tallo, hoja, flores y frutos (Nawaz *et al.*, 2019). La sílice amorfa se puede depositar en la pared celular, el lumen celular, en los espacios intercelulares o bien, extracelularmente en la cutícula (Nawaz *et al.*, 2019; Sangster *et al.*, 2001). La presencia de silicio se ha reportado en distintos grupos de plantas, incluyendo briofitas, pteridofitas, gimnospermas, monocotiledóneas y eudicotiledóneas (Ma y Takahashi, 2002; Sharma *et al.*, 2019). Sin embargo, la diferencia entre los grupos radica en cuanto sílice se puede acumular (Ma y Takahashi, 2002). En revisiones acerca de la función del silicio en plantas (Nawaz *et al.*, 2019; Sahebi *et al.*, 2015) consideran que los mecanismos de acumulación de sílice amorfo, se encuentran fijados genéticamente y la formación se da en órganos y tejidos específicos en las plantas.

4.3 Función de la sílice en plantas

La sílice en las plantas puede ser un mecanismo de protección contra hongos, insectos y herbívoros (Cheng, 1982; Hunt *et al.*, 2008; Sangster *et al.*, 2001). Cuando se deposita en la epidermis, en específico en una estructura denominada la doble capa de cutícula-sílice puede ayudar a reducir la tasa de transpiración en hojas, incrementado la eficiencia del agua en el arroz (Yoshida *et al.*, 1962). También se conoce que la presencia de cuerpos de sílice en las hojas de Okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench), puede prevenir el daño causado por la radiación UV y de esta manera evitar la fotoinhibición (Pierantoni *et al.*, 2017).

4.4 Calcio

El calcio es un nutriente esencial que tiene un papel crucial en diversos procesos en las células vegetales, como la señalización y transducción de señales. Por esta razón el calcio intracelular debe ser regulado, para mantener la homeostasis celular (Sanders *et al.*, 2002). El exceso de calcio generalmente se mueve hacia la vacuola celular o el retículo endoplásmico y puede ser depositado como oxalato de calcio cristalino o como carbonato de calcio amorfo (Arnott y Pautard, 1970; Franceschi y Nakata, 2005; Pentecost, 1980).

4.5 Oxalato de calcio (CaC_2O_4)

El oxalato de calcio es una sal que se deposita en una amplia diversidad de seres vivos (Skinner y Jahren, 2007). En plantas se han demostrado tres rutas para la formación de ácido oxálico (precursor del oxalato), la del glioxilato / glicolato, la del oxaloacetato y la del ascorbato (Kumar *et al.*, 2019), cuando reacciona con los iones calcio se deposita en forma de sal cristalina principalmente en la vacuola o extracelularmente (Horner y Wagner, 1995). Los estudios de difracción de rayos X y espectroscopia por infrarrojo han revelado que el oxalato de calcio puede presentarse en tres estados de hidratación: monohidrato (whewellita), dihidrato (wedellita) y trihidrato (caoxita) siendo los primeros dos más comunes en las plantas (Arnott, 1982; Frey-Wyssling, 1981; Jáuregui Zúñiga, 2005; Thomas, 2009).

McNair (1932) realizó la primera revisión en búsqueda de otras sustancias además del oxalato presente en plantas e indirectamente mostró los patrones de formas de cristales de oxalato de calcio agrupados en ocho categorías y dos estados de hidratación, considerando la clasificación de su época un total de 295 familias de angiospermas y gimnospermas, donde el 73.9 % produce oxalato y 218 familias lo depositan como oxalato de calcio en alguna de sus células. Las células que producen oxalatos de calcio se les denomina idioblastos o idioblastos de cristal y las revisiones acerca de la formación y desarrollo estas células que producen oxalato de calcio se pueden consultar en Arnott y Pautard (1970), Franceschi y Horner (1980), Arnott (1982) y Franceschi y Nakata (2005). Estos trabajos concluyen que la formación de los oxalatos de calcio en plantas ha evolucionado de diferentes maneras en cada familia, pero consideran que hay especificidad en los tejidos y las formas de los cristales de oxalato de calcio, debido a que los mecanismos se encuentran fijados genéticamente. Estos mecanismos para la formación de cristales de oxalato de calcio

dentro de las células requieren un proceso complejo, como son un incremento de tamaño celular, modificar la posición de los orgánulos celulares (retículo endoplásmico rugoso, núcleo y vacuola) y dentro de la vacuola producir una o numerosas cámaras de cristal. Además, la interacción de las moléculas de ácido oxálico y los iones calcio, junto con moléculas orgánicas que modificarían la disposición final de los cristales (Arnott, 1982; Franceschi y Nakata, 2005; Horner y Wagner, 1995; Ilarslan, 2001; Jáuregui, 2005; Thomas, 2009; Webb, 1999). Algunas estructuras han sido descritas como, drusas, esferocristales, estiloides, rafidios y prismas (Carlquist, 2001; Franceschi y Horner, 1980; Franceschi y Nakata, 2005).

4.6 Función de los oxalatos de calcio

Walter y Khanna (1972) mencionaron que los rafidios de oxalato de calcio pueden fungir como una defensa mecánica contra la herbivoría en tres especies de *Dieffenbachia*. Franceschi (1989) encontró en *Lemna* que la concentración de calcio en el medio disponible permite la formación de cristales de oxalato de calcio. Al suministrar a las plantas un medio acuoso sin calcio, los cristales de oxalato de calcio disminuyen en tamaño o desaparecen, al incrementar los niveles de calcio en el medio acuoso nuevamente se precipitan, por lo que considera el autor que la formación de cristales de oxalato de calcio es un proceso reversible. Volk *et al.* (2002) demostraron que la concentración de calcio es indispensable para la formación de cristales de oxalato de calcio en las hojas de *Pistia stratiotes* L. y en ausencia de calcio se recurre a una enzima llamada oxalato oxidasa que degrada las drusas, por esta razón son consideradas como almacenes de calcio.

Tooulakou *et al.* (2016) consideran que los oxalatos de calcio además de ser un reservorio de calcio, pueden fungir como reservorios de carbono para los periodos de mayor sequía para *Amaranthus hybridus* L., *Dianthus chinensis* L., *Portulacaria afra* Jacq. y *Pelargonium peltatum* (L.) L'Hér. Sus experimentos con estas plantas en estrés hídrico producen el cierre de estomas y al no haber difusión de CO₂ al interior de la planta producen un periodo de “inanición” en las plantas, las cuales para obtener el carbono necesario utilizan la oxalato oxidasa que degrada las drusas de oxalato de calcio y toma el carbón de las moléculas de oxalato necesarias en un proceso que denominaron “fotosíntesis de alarma”.

4.7 Carbonato de calcio (CaCO₃)

En algunas plantas se deposita el carbonato de calcio amorfo (Carlquist, 2001), el cual se conoce como cistolito que se deposita en el idioblasto conocido como litocisto, aunque también se puede depositar en la vacuola o extracelularmente en forma cristalina denominada calcita (Arnott y Pautard, 1970). El carbonato de calcio es un biomineral raro en eudicotiledóneas, se limita a unos pocos géneros de las familias Acanthaceae, Moraceae, Hernandiaceae, Opiliaceae, Ulmaceae y Urticaceae (Carlquist, 2001). Los carbonatos de calcio que no tienen estructura definida (amorfos) se depositan en la epidermis de las hojas *Acanthus*, *Cannabis*, *Ficus*, *Morus* y *Pilea* (Arnott y Pautard, 1970; Gal *et al.*, 2012b, 2012a; Setoguchi *et al.*, 1989) y en ocasiones se deposita en una forma cristalina denominada calcita en los cotiledones de *Urtica*, en las hojas de *Lathraea* y en el duramen de angiospermas como *Chrysophyllum*, *Morus* y *Salix*, sobre las hojas de *Bryum* e *Hypnum* y en los vasos y epidermis de *Polypodium* y *Aspidium* (Arnott y Pautard, 1970).

4.8 Funciones de los carbonatos de calcio

Se ha propuesto que los carbonatos de calcio sirven en la planta como reservorios de calcio (Setoguchi *et al.*, 1989), aunque no hay evidencia reciente que confirme esta función. Gal *et al.* (2012a) demostraron que el carbonato de calcio en las hojas de algunas especies de *Ficus elastica* Roxb. ex Hornem. y *F. microcarpa* L.f. puede prevenir el fotodaño debido a que la presencia del carbonato de calcio en las células epidérmicas tiene un efecto en la dispersión de la luz que incide hacia la región clorénquimática.

4.9 Cactaceae y la tribu Cactaeae

La familia Cactaceae está restringida naturalmente al continente americano, su distribución abarca desde las regiones de la Columbia Británica en Canadá, hasta la Patagonia en Argentina. Es una familia con 124 géneros y cerca de 1427 especies (Hunt *et al.*, 2006). Dentro de la familia Cactaceae se han reconocido 4 subfamilias: Pereskioideae, Maihuenioideae, Opuntioideae y Cactoideae. Esta última subfamilia es la que tiene la más alta diversidad de especies con 1222 (Hunt *et al.*, 2006). Dentro de Cactoideae, siete tribus han sido reconocidas para esta subfamilia entre ellas se encuentra Cactaeae (Bárcenas *et al.*, 2011). La tribu Cactaeae se ha reconocido como un grupo monofilético (Butterworth *et al.*, 2002; Hernandez-Hernandez *et al.*, 2011; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2013) y comprende a representantes con formas de crecimiento de tallos globosos, globosos deprimidos y

cilíndricos (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2012). Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) reconocen con base en su filogenia a 18 géneros como monofiléticos, para el resto de los géneros no se tiene una delimitación clara. Por esta razón la búsqueda de nuevas evidencias como la presencia de biominerales que aporte información para delimitar los géneros de Cacteeae.

4.10 Registros de biominerales en la tribu Cacteeae

Para la tribu Cacteeae se tienen el registro de la presencia de biominerales en numerosas especies (Cuadro 1). Aunque el número de especies estudiado es alto, la mayor parte de los trabajos describen principalmente la epidermis e hipodermis sin explorar los tejidos del tejido cortical, vascular y medular del tallo.

Los primeros registros formales en la descripción de los biominerales para Cacteeae fueron aportados por Lauterbach (1889), su estudio describe algunos biominerales en *Astrophytum myriostigma* Lem., *Ariocarpus fissuratus* (Engelm.) K.Schum., *Coryphantha octacantha* (DC.) Britton & Rose, *C. macromeris* (Engelm.) Britton & Rose, *Leuchtenbergia principis* Hook, *Pelecyphora aselliformis* Ehrenb. y *Stenocactus crispatus* (DC.) A. Berger ex A.W. Hill. Metcalfe y Chalk (1950) reportan la presencia de células cristalíferas y mucilaginosas para especies de *Ariocarpus*, *Astrophytum*, *Coryphantha*, *Echinocactus*, *Mammillaria* y *Pelecyphora*. Sin embargo, no se describen más detalles de las especies estudiadas. Boke (1961a, 1961b, 1960, 1959) estudio diversas especies de Cacteeae y aunque sus descripciones anatómicas de cada región del tallo son detalladas, en solo seis especies se hace mención al oxalato de calcio. Anderson y Boke (1969) notaron la presencia de cristales corticales distintos a las drusas típicamente conocidas, que cuando se les observaba con luz polarizada generaban una cruz de extinción similar a la que se produce en los granos de almidón. Boke y Anderson (1970) detectaron drusas en las células del tejido cortical de *Lophophora*. Gibson (1973) describe la presencia de cristales de oxalato de calcio en *Aztekium ritteri* (Boed.) Boed. y en *Ferocactus acanthodes* (Lem.) Britton & Rose en los radios no lignificados. Anderson y Skillman (1984) hacen una comparación entre *Aztekium ritteri* y *Strombocactus disciformis* (DC.) Britton & Rose debido a que las dos especies se encuentran en hábitats similares y comparten características de la semillas. Los biominerales reportados para ambas especies son esféricos, sin dar más detalles al respecto de su composición. Jones y Bryant (1992) hacen un estudio de las plantas que se encuentran

en la región de Texas desde el punto de vista arqueobotánico en busca de “fitolitos” de plantas. Describen la presencia de cristales de oxalato de calcio en los tejidos de *Ariocarpus fissuratus* (Engelm.) K.Schum., *Mammillaria heyderi* Muehlenpf., *M. lasiacantha* Engelm. y la presencia de cuerpos de sílice y oxalatos de calcio en *Echinocactus horizonthalonius* Lem.

Lüthy (1995) estudia *Mammillaria* y describe características anatómicas de las especies del género de la epidermis e hipodermis; en las especies de *Cochemiea* describió drusas y cristales cuticulares en la serie *Supertextae*. Loza-Cornejo y Terrazas (2003) describen las secciones epidérmicas e hipodérmicas de varias especies de Cactaceae, encuentran drusas en la hipodermis de *Turbincarpus valdezianus* (Møller) Glass & R.A. Foster y *T. schmiedickeanus* (Boed.) Buxb. & Backeb., esferocristales en *Astrophytum capricorne* (A.Dietr.) Britton & Rose, *A. myriostigma*, *Coryphantha pallida* Britton & Rose y *C. retusa* (Pfeiff) Britton & Rose y pequeños cristales depositados en la pared periclinal de *Mammillaria karwinskiana* Mart. y *M. voburnensis* subsp. *collinsii* (Britton & Rose) U. Guzmán. Hartl *et al.* (2007) caracterizan el estado de hidratación de los oxalatos de calcio de los oxalatos de calcio con difracción de rayos X en el tallo de un total de 37 especies de Cactaceae. Vázquez-Sánchez (2012) estudia la forma de crecimiento de las cactáceas en la tribu Cactaceae, en su matriz de datos incorpora la información de biominerales de 50 especies para la región hipodérmica agrupándolos en 4 categorías: cuerpos de sílice, cristales conglomerados, esferocristales de tipo “A” y esferocristales con anillos concéntricos. Frausto-Reyes *et al.* (2014) estudian los biominerales de *Ferocactus latispinus* (Haw.) Britton & Rose y *Coryphantha clavata* (Scheidw.) Backeb con microscopía electrónica de barrido y espectroscopía Raman. Grego-Valencia *et al.* (2014) estudian la anatomía de la epidermis para apoyar la sistemática de *Ferocactus* y describen en la hipodermis la presencia de cuerpos de sílice en el 90 % de las especies estudiadas. Kalashnyk *et al.* (2016) estudian la anatomía de los tallos en plántulas y describen biominerales en el tejido hipodérmico de *Astrophytum myriostigma* y en el tejido cortical de *Mammillaria columbiana* Salm-Dyck. De la Rosa-Tilapa *et al.* (2019) estudian 31 especies de *Turbincarpus s.l.*, en donde consideran que los prismas que se depositan en la hipodermis de las especies que conforman *Turbincarpus s.s.* son distintos a las drusas concéntricas del tejido hipodérmico de *Rapicactus*, lo que apoya junto con características de la testa de la semilla, la segregación del género.

Cuadro 1. Resumen de los trabajos realizados en la tribu Cacteeae en los que se describe algún tipo de biomineral. Región donde se hallaron biominerales: E=Epidermis, H=Hipodermis, C=Córtex, CV=Cilindro vascular; técnica A=anatomía, MEB=microscopía electrónica de barrido, DX=difracción de rayos X, EI,= Espectrometría infrarroja por Transformadas de Fourier (FTIR), ER=espectroscopia Raman, NE=No específica.

| Publicación | No. de géneros | No. de especies | Región del tallo | Técnica |
|--|-----------------------|------------------------|-------------------------|----------------|
| Lauterbach, 1889 | 6 | 7 | H, C | A |
| Metcalfe y Chalk, 1950 | 6 | NE | H, C | A |
| Boke, 1959 | 2 | 3 | H, C | A |
| Boke, 1960 | 1 | 1 | C, M | A |
| Boke, 1961a | 1 | 1 | H | A |
| Boke, 1961b | 1 | 1 | H, C | A |
| Gibson, 1973 | 2 | 2 | C | A |
| Gibson y Horak, 1978 | 1 | 1 | C | A |
| Anderson y Skillman, 1984 | 2 | 2 | H, C | MEB |
| Jones y Bryant, 1992 | 3 | 4 | H, C | A |
| Lüthy, 1995 | 1 | 17 | E, H | A |
| Porembski, 1996 | 1 | 1 | H | MEB |
| Loza-Cornejo y Terrazas, 2003 | 4 | 8 | H | A |
| Hartl <i>et al.</i> , 2007 | 23 | 37 | E, H, C | A, MEB, DX |
| Vázquez-Sánchez, 2012 | 12 | 50 | E, H | A |
| Frausto-Reyes <i>et al.</i> , 2014 | 2 | 2 | C | MEB, ER |
| Grego-Valencia <i>et al.</i> , 2014 | 1 | 26 | H | A, MEB |
| Kalashnyk <i>et al.</i> , 2016 | 2 | 2 | H, C | A |
| Loza-Cornejo <i>et al.</i> , 2017 | 1 | 1 | C | A, MEB |
| López-Macías <i>et al.</i> , 2019 | 1 | 1 | C, M | A, EI |
| De la Rosa-Tilapa <i>et al.</i> , 2019 | 1 | 31 | H, C, M | A |
| De la Rosa-Tilapa <i>et al.</i> , 2020 | 4 | 5 | H, C, M | A, EI |

5. MATERIAL Y MÉTODO

5.1 Revisión de material

Las preparaciones permanentes del Laboratorio de Botánica Estructural (Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM) contiene los géneros y especies de Cacteeae (Cuadro 2); estas preparaciones fueron previamente elaboradas bajo el procedimiento descrito en Loza-Cornejo y Terrazas (1996). Las especies estudiadas en este trabajo se listan en el apéndice 1. Los tejidos del tallo para cada una de las especies fueron analizados con ayuda del microscopio BX 51 (Olympus, Tokio Japón) con y sin polarización, en cada tejido epidérmico (epidermis), fundamental (hipodermis, córtex y médula) y vascular del tallo (Fig. 1) se registró la presencia o ausencia intra o extracelular de los biominerales, así como su hábito, su tamaño y abundancia.

5.2 Medición y cuantificación de los biominerales

Se midió la longitud máxima de los biominerales en 103 individuos de la tribu Cacteeae del tejido hipodérmico, cortical y medular del tallo, para la cuantificación de los biominerales se seleccionaron en al menos 10 campos aleatorios en cada tejido. Se calculó el número de cristales por milímetro cuadrado para la región cortical y medular del tallo. Para evaluar la longitud máxima se midieron 25 biominerales por individuo por tejido mediante el software Image Pro Plus v. 7.1 (Media Cybernetics). En *Echinomastus* y *Ortegocactus* solo se consideró la presencia de biominerales pero no se midieron los biominerales debido a que solo se obtuvieron imágenes de microscopía electrónica de barrido. Los diagramas de cajas se realizaron en PAST (Hammer *et al.*, 2001) y con los valores de la media por individuo por región del tallo se realizó un análisis de varianza de una vía seguido de un análisis de comparación de medias de Tukey ($P < 0.05$) para identificar diferencias significativas entre los géneros. El análisis se realizó con SAS® software v. 9.4 (SAS Institute, 2004)

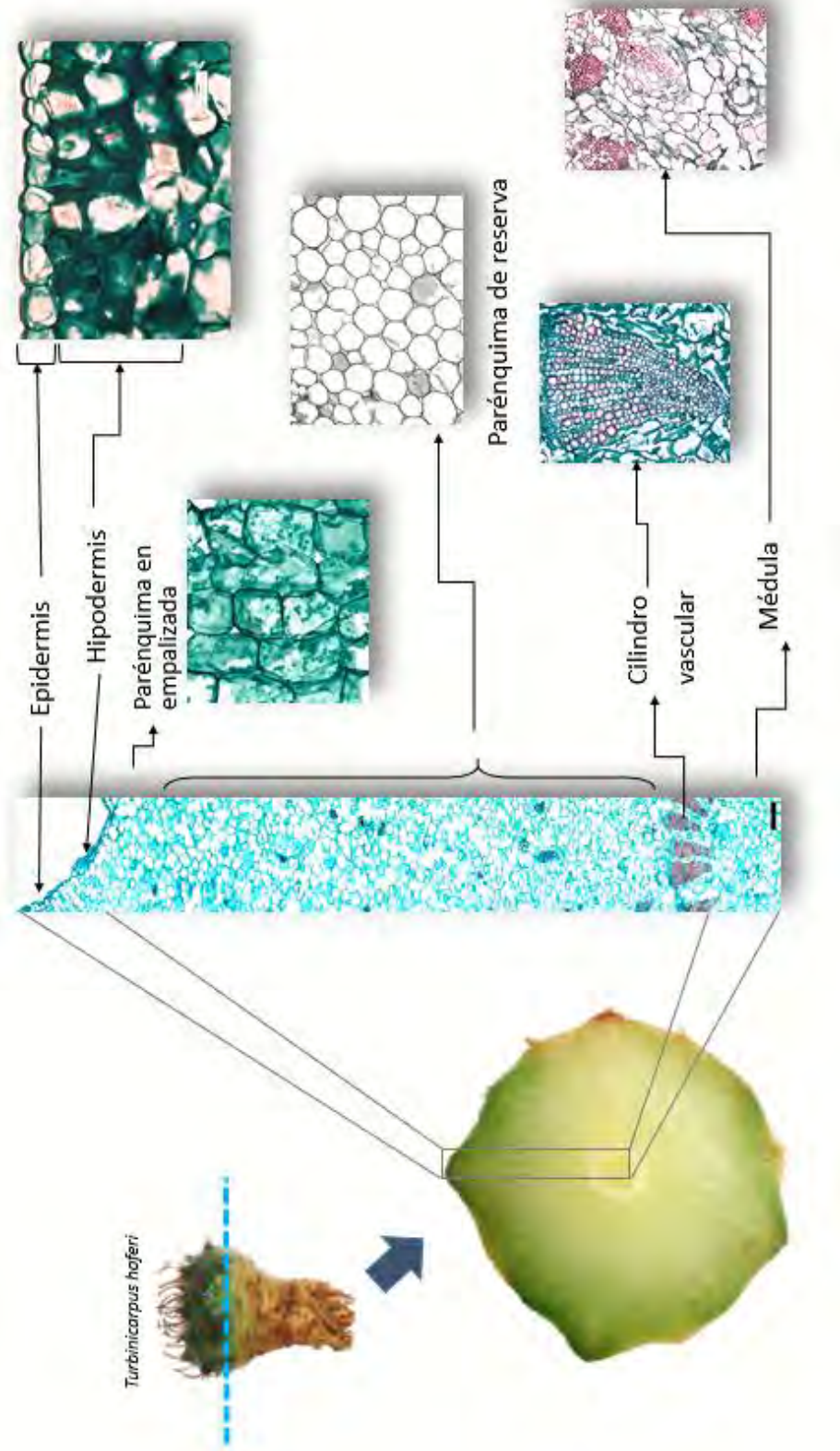


Figura 1. Composición que muestra los tejidos estudiados en los tallos de la tribu Cacteeae.

Cuadro 2. Número y porcentajes de especies estudiadas por género en la tribu Cacteeae. Las especies reconocidas se sintetizan de Hunt *et al.* (2006), con modificaciones y géneros reconocidos de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) y las propuestas a nivel genérico para *Turbinicus* de Vázquez-Sánchez *et al.* (2019).

| Género | No. especies estudiadas /No. total de especies | Porcentaje de especies estudiadas | Género | No. especies estudiadas /No. total de especies | Porcentaje de especies estudiadas |
|-----------------------|--|-----------------------------------|-----------------------|--|-----------------------------------|
| <i>Acharagma</i> | 2/2 | 100 | <i>Leuchtenbergia</i> | 1/1 | 100 |
| <i>Ariocarpus</i> | 5/7 | 71 | <i>Lophophora</i> | 2/3 | 67 |
| <i>Astrophytum</i> | 5/6 | 83 | <i>Mammillaria</i> | 19/166 | 11 |
| <i>Aztekium</i> | 1/2 | 50 | <i>Neolloydia</i> | 2/2 | 100 |
| <i>Cochemiea</i> | 3/3 | 100 | <i>Obregonia</i> | 1/1 | 100 |
| <i>Coryphantha</i> | 11 /43 | 25 | <i>Ortegocactus</i> | 1/1 | 100 |
| <i>Cumarinia</i> | 1/1 | 100 | <i>Pediocactus</i> | 0/7 | 0 |
| <i>Echinocactus</i> | 5/6 | 83 | <i>Pelecyphora</i> | 2/2 | 100 |
| <i>Echinomastus</i> | 2/5 | 40 | <i>Rapicactus</i> | 4/6 | 66 |
| <i>Epithelantha</i> | 1/2 | 50 | <i>Sclerocactus</i> | 1/20 | 5 |
| <i>Escobaria</i> | 3/18 | 17 | <i>Stenocactus</i> | 5/8 | 63 |
| <i>Ferocactus</i> | 25/28 | 89 | <i>Strombocactus</i> | 2/2 | 100 |
| <i>Geohintonia</i> | 1/1 | 100 | <i>Thelocactus</i> | 6/12 | 50 |
| <i>Glandulicactus</i> | 2/2 | 100 | <i>Turbinicus</i> | 12/14 | 85 |
| <i>Kadenicarpus</i> | 2/2 | 100 | | | |

5.3 Microscopia electrónica de barrido (MEB) y espectroscopia de energía dispersiva de rayos X (EDS)

El análisis de las preparaciones permanentes permitió identificar a las especies y géneros con biominerales. Con base en estos resultados se realizó un muestreo de representantes de cada género grupos de la tribu Cacteeae de acuerdo a la filogenia de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013). De 34 especies se tomaron secciones del tallo, tubérculos o costillas, que fueron removidas tanto del material preservado en glicerina-alcohol como de la colección de plantas vivas del Jardín Botánico del Instituto de Biología (IB-UNAM). La muestra de

tubérculo o tallo de cada especie fue de cerca de 1 cm² incluyendo epidermis, hipodermis y la región cortical. Todas las muestras se deshidrataron en una serie de alcoholes del 50 % al 100 % y fueron llevadas a punto crítico. En seguida las muestras se montaron en un portamuestras de aluminio con cinta conductiva a base de carbón, fueron recubiertas con una capa de oro y se visualizaron en el microscopio electrónico de barrido de emisión de campo de ultra-alta resolución (FESEM-JEOL JSM-7800F) y la energía dispersiva de rayos X (EDS; Oxford instruments) y el software Aztec 2.2 con los parámetros de EDS ajustados a 20 kV y probe current de 13 que se encuentra en el Laboratorio Central de Microscopia en el Instituto de Física de la UNAM. Para cada muestra analizada, se realizaron más de 5000 conteos (counts), para determinar que los valores de porcentajes fueran significativos. Con los datos se elaboraron mapas de calor para los biominerales hipodérmicos y corticales en RStudio (R studio Team, 2015) con la función “Heatmap”.

5.4 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales para la tribu Cacteeae

Los caracteres a evaluar son los biominerales y su composición elemental para comprender la evolución de estos biominerales en la tribu (Apéndice 4). Se añadieron los datos observados en trabajos anatómicos de los biominerales de *Pereskia lychnidiflora* (Mauseth y Landrum, 1997), *Opuntia auberi* (Mauseth, 2005, 1980), *O. decumbens* (Fuentes-Pérez *et al.*, 2009), *Blossfeldia liliputana* (Mauseth, 2006) y *Cochemia* (Vázquez-Sánchez, 2012) sobre la filogenia de 5 marcadores de cloroplasto de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013). Los caracteres numéricos, fueron tratados como caracteres continuos. En total se codificaron 19 caracteres, 12 categóricos y 7 continuos (ver Apéndice 4). La reconstrucción ancestral de caracteres se llevó a cabo sobre la filogenia de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013), en Mesquite v.3.61 (Maddison y Maddison, 2019) por el método de reconstrucción de parsimonia.

6. RESULTADOS

Se estudiaron 198 individuos, corresponden a 149 especies y subespecies (Apéndice 1), de ellos dos individuos, uno de *Mammillaria* sp. y otro de *M. heyderi*, no contienen ningún biomineral en todo el tallo. El resto de las especies depositan biominerales en al menos un tejido.

6.1 Hábito de los biominerales

Se encontraron 6 tipos de biominerales. I) Los agregados cristalinos, II) las areniscas, III) los cuerpos de sílice, IV) las drusas, V) los esferulitos y VI) los prismas y agregados de prismas que a continuación se describen:

I) Los agregados cristalinos (AGC) tienen birrefringencia en luz polarizada. Únicamente se observaron en el tejido cortical y en pocas ocasiones en el tejido medular. En microscopía de luz se observan figuras irregulares, con terminaciones agudas (Fig. 2A) o agregados cuadrangulares o trapezoidales (Fig. 2B). En MEB se observan como agregados de cristales con terminaciones muy agudas (Fig. 2C) o sin ellas (Fig. 2D). Su tamaño en las especies estudiadas en promedio es de 129 μm en las células corticales.

II) Las areniscas extracelulares (ARE; Fig. 3 A-G) y las intracelulares (AR; Fig. 3 H-I), se encuentran en la región epidérmica, cortical y medular, tienen birrefringencia con luz polarizada. En secciones transversales se observan como rombos o paralelogramos y generalmente son menores a 5 μm en su cara de mayor longitud. En MEB se observan como estructuras romboédricas (Fig. 3 E, I).

III) Los cuerpos de sílice (CS) solo se encuentran en el tejido hipodérmico, en secciones transversales son ovalados y en ocasiones redondos, el tamaño promedio es de 11 μm , son exclusivos del tejido hipodérmico (Fig. 4A-D). Distintivamente no tienen birrefringencia con luz polarizada. En MEB se aprecian como estructuras agregadas, de pequeñas unidades esféricas (Fig. 4E-H). De acuerdo al código internacional de nomenclatura de fitolitos (Neumann *et al.*, 2019) son estructuras esferoides ornamentadas (Fig. 4 E-G) o esferoides equinadas (Fig. 4 H).

IV) Las drusas (DR) son redondas u ovaladas, compuestas de un núcleo de areniscas rodeadas de cristales con terminaciones agudas (Fig. 5A-D). En la región cortical el promedio

ronda los 65 μm y en la región medular el promedio los 64 μm . En MEB se observan constituidas de subunidades de romboedros (Fig. 5C-D).

V) Los esferulitos (ES) en secciones transversales son redondos (Fig. 6A, B) u ovalados (Fig. 6C, D) en ocasiones con bandas concéntricas (Fig. 6C), compuestos de un núcleo pequeño circular o elíptico de “areniscas” (Fig. 6A-B), con subunidades de cristales perpendiculares al núcleo. Cada subunidad tiene formas trapezoidales o rectangulares, muy juntas entre sí o con pequeños espacios entre ellas. La región distal de cada subunidad termina en forma plana o en forma de punta. Los esferulitos tienen el menor tamaño en la hipodermis con 30 μm en promedio, son de mayor tamaño en el tejido cortical con 146 μm y ligeramente menor en el tejido de medular con 141 μm . En MEB los esferulitos son estructuras esféricas (Fig. 6E, G, H) o esferoides (Fig. 6F), constituidas de subunidades prismáticas con terminaciones piramidales (Fig. 6 E, F, H) o poliedros irregulares (Fig. 6G).

VI) Los prismas y agregados de prismas (PR) en secciones trasversales tienen formas hexagonales (Fig. 7A) o cuadrangulares (rombos, paralelogramos o rectangulares; Fig. 7B-F). Comúnmente hay un prisma por célula pero pueden observarse varios prismas por célula (Fig. 7C). En la hipodermis el promedio ronda los 36 μm , pero son más grandes en las células corticales, donde el promedio aumenta a los 132 μm y en las células de la médula ligeramente mayor con 141 μm . En ocasiones, estas estructuras se agregan de otras subunidades de cristales cuadrangulares, algunos de ellos con aparentes bandas concéntricas (Fig. 7E). En MEB se aprecian como prismas hexagonales (Fig. 7G), romboedros (Fig. 7H), cuadrangulares con terminaciones bipiramidales (Fig. 7I-L) o prismas rectangulares (Fig. 7J, K). También se pueden encontrar varios prismas dentro de una misma célula, con prismas rectangulares y se diferencian de las areniscas porque el tamaño es superior a los 10 μm (Fig.7I).

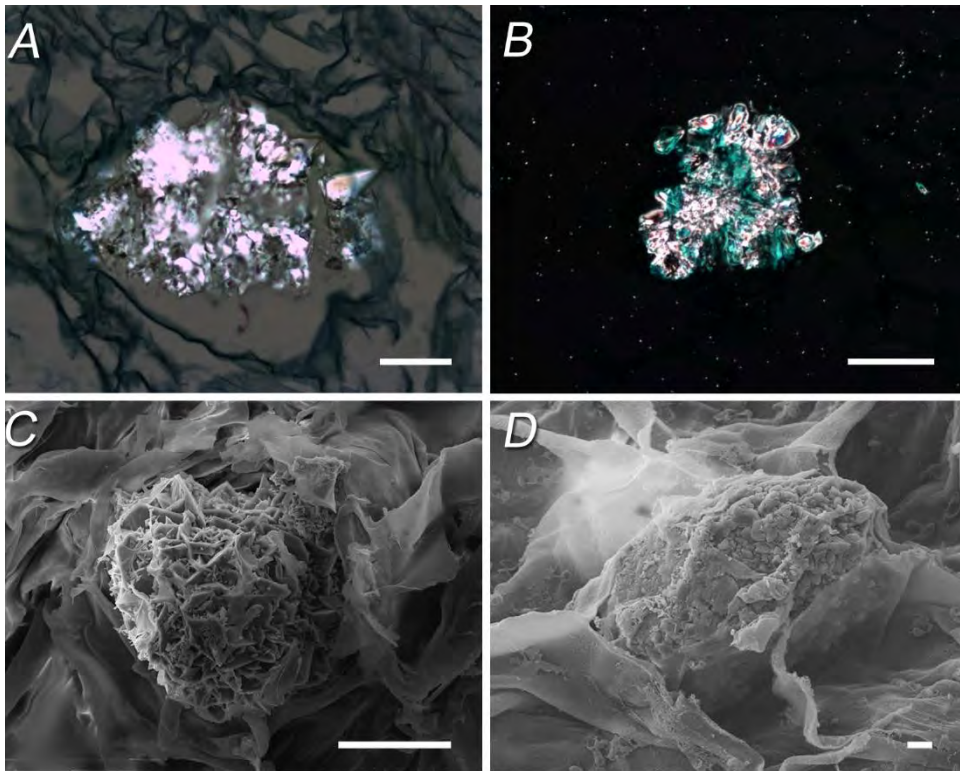


Figura 2. Agregados cristalinos A-B) Luz polarizada, C-D) MEB. A, C) *Lophophora williamsii*, córtex (SA1849). B) *Glandulicactus uncinatus*, médula (SA1899). D) *G. uncinatus*, córtex (SA1899). Barra es 50 μm en A; 300 μm en B; 100 μm en C; 10 μm en D.

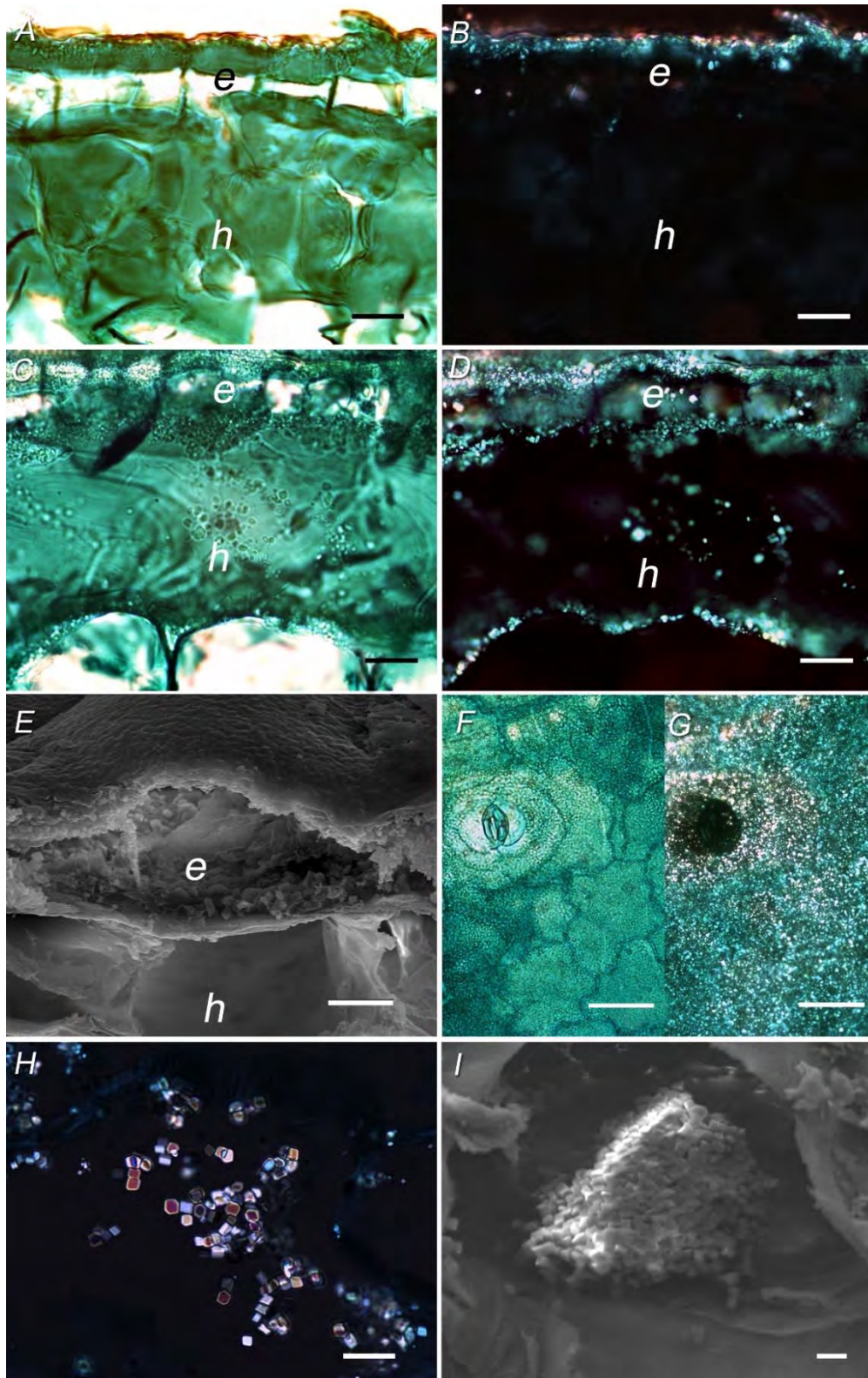


Figura 3. Areniscas en diferentes especies de *Mammillaria*. A, C, F) Campo claro; B, D, G, H) Luz polarizada. E, I) MEB. A-D, H) Secciones transversales. F, G) Secciones paradermales. A, B) *M. geminispinga*, epidermis e hipodermis (SA1703); C, D) *M. tegelbergiana*, epidermis e hipodermis (SA1641); F, G) *M. tegelbergiana*, epidermis (SA1641); E) *M. albilanata*, epidermis e hipodermis (TT816); H, I) *M. candida* (TT885). e: epidermis; h: hipodermis. Barra es 20 μm en A-D, H; 100 μm en E; 50 μm en F, G; 10 μm en I.

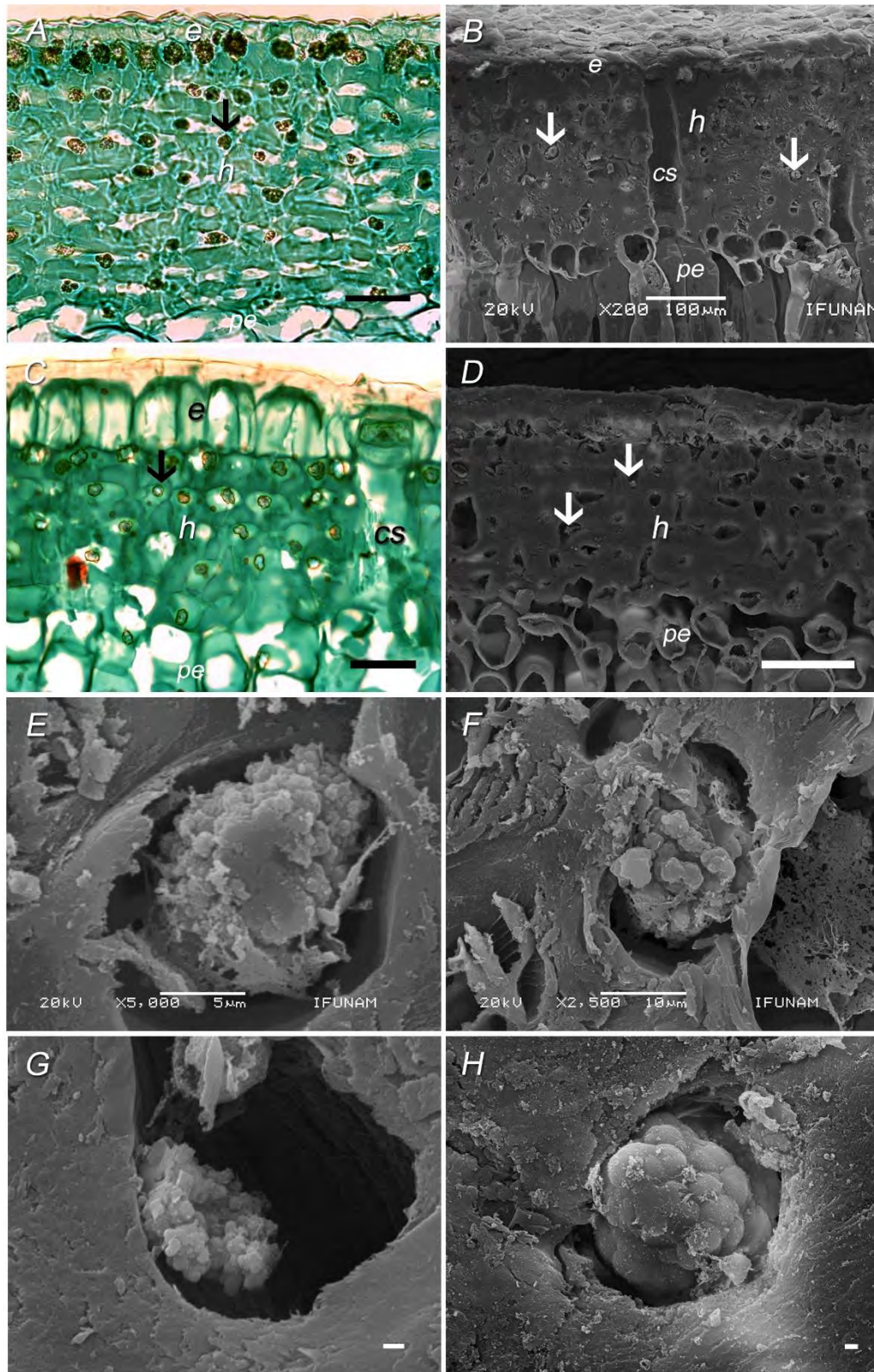


Figura 4. Cuerpos de sílice en hipodermis. A, C) Campo claro. B, D, E- H) MEB. A) *Echinocactus horzonthalonius* (SA1691). B) *E. platyacanthus* (TT880). C) *Ferocactus histrix* (SA1671). D) *F. rectispinus* SA1822). E) *E.platyacanthus* (880). F) *F. macrodiscus* (SA1798) G) *F. rectispinus* (1822). H) *F. gracilis* (SA1810), e: epidermis; h: hipodermis; cs: cámara subestomática, pe: parénquima en empalizada, fechas blancas y negras: ubicación de algunos cuerpos de sílice. Barra es 50 μm en A, C; 100 μm en B, D; 5 μm en E; 10 μm en F; 1 μm en G, H.

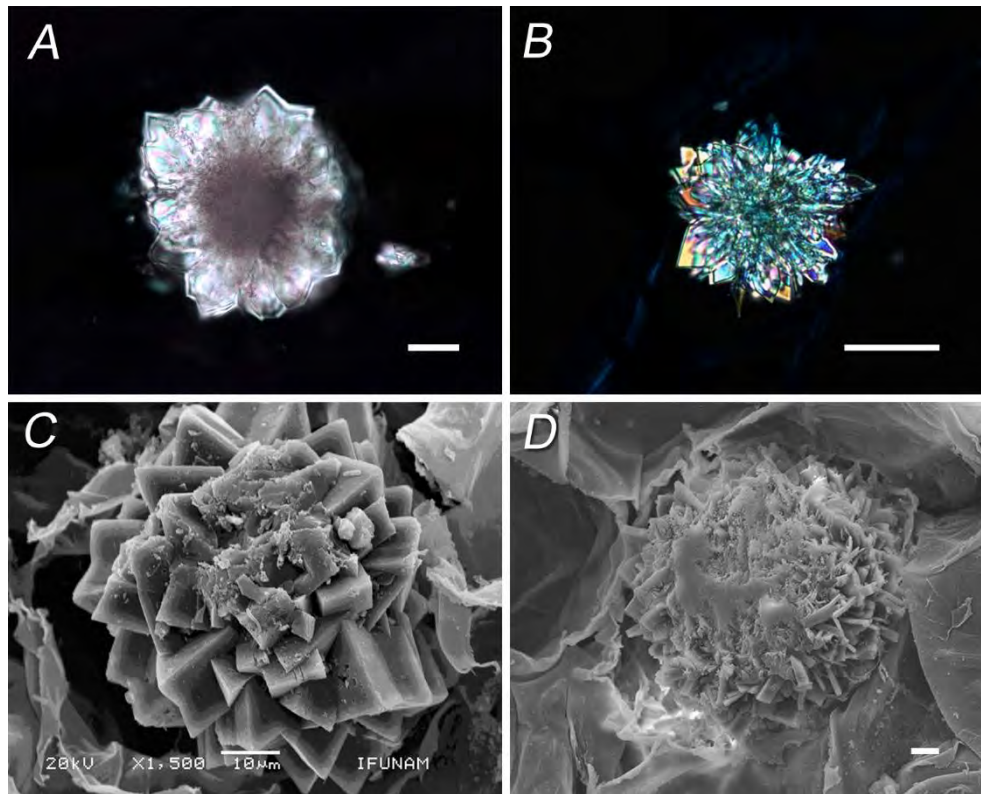


Figura 5. Drusas. A-B) Luz polarizada. C-D) MEB. A) *Turbincarpus valdezianus*, cortical (SA1853); B) *Echinocactus grusonii*, córtex (Ortega s.n.); C) *T. alonsoi*, córtex (AGL24); D) *E. grusonii*, córtex (Ortega s.n.). Barra es 20 µm en A-B; 10 µm en C-D.

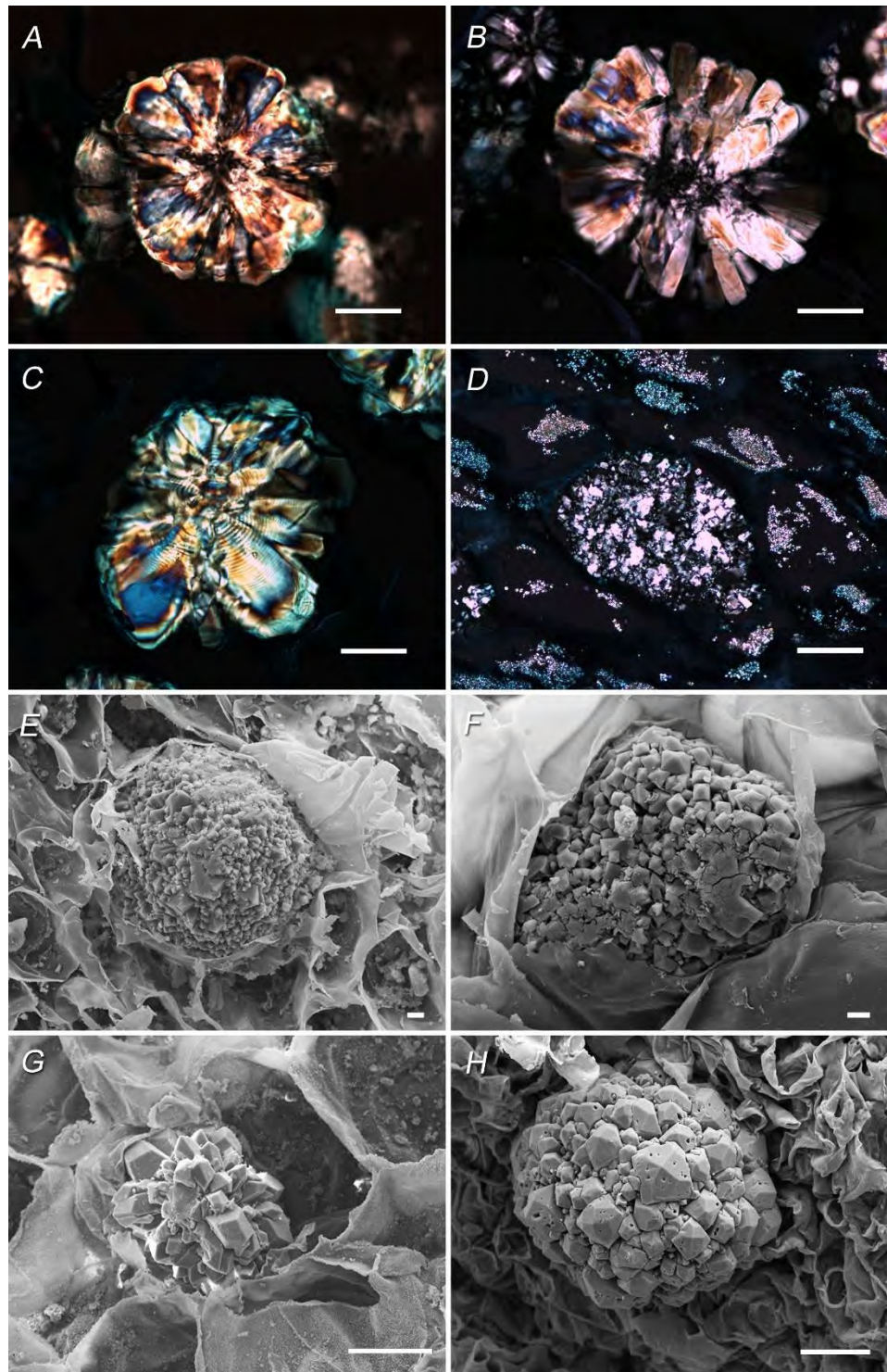


Figura 6. Esferulitos. A-D) Luz polarizada. E-H) MEB. A) *Astrophytum myriostigma*, médula (SA1730); B) *Echinocactus texensis*, médula (TT851); C) *Ferocactus glaucescens*, médula (1701); D) *Mammillaria candida*, médula (TT885). E) *M. formosa* subsp. *formosa*, córtex (TT878); F) *Leuchtenbergia principis*, córtex (HSM3826); G) *Thelocactus heterochromus*, córtex (SA2037); H) *F. hystrix*, córtex (JB-IBUNAM). Barra es 50 μm en A-D; 10 μm en E, F; 100 μm en G, H.

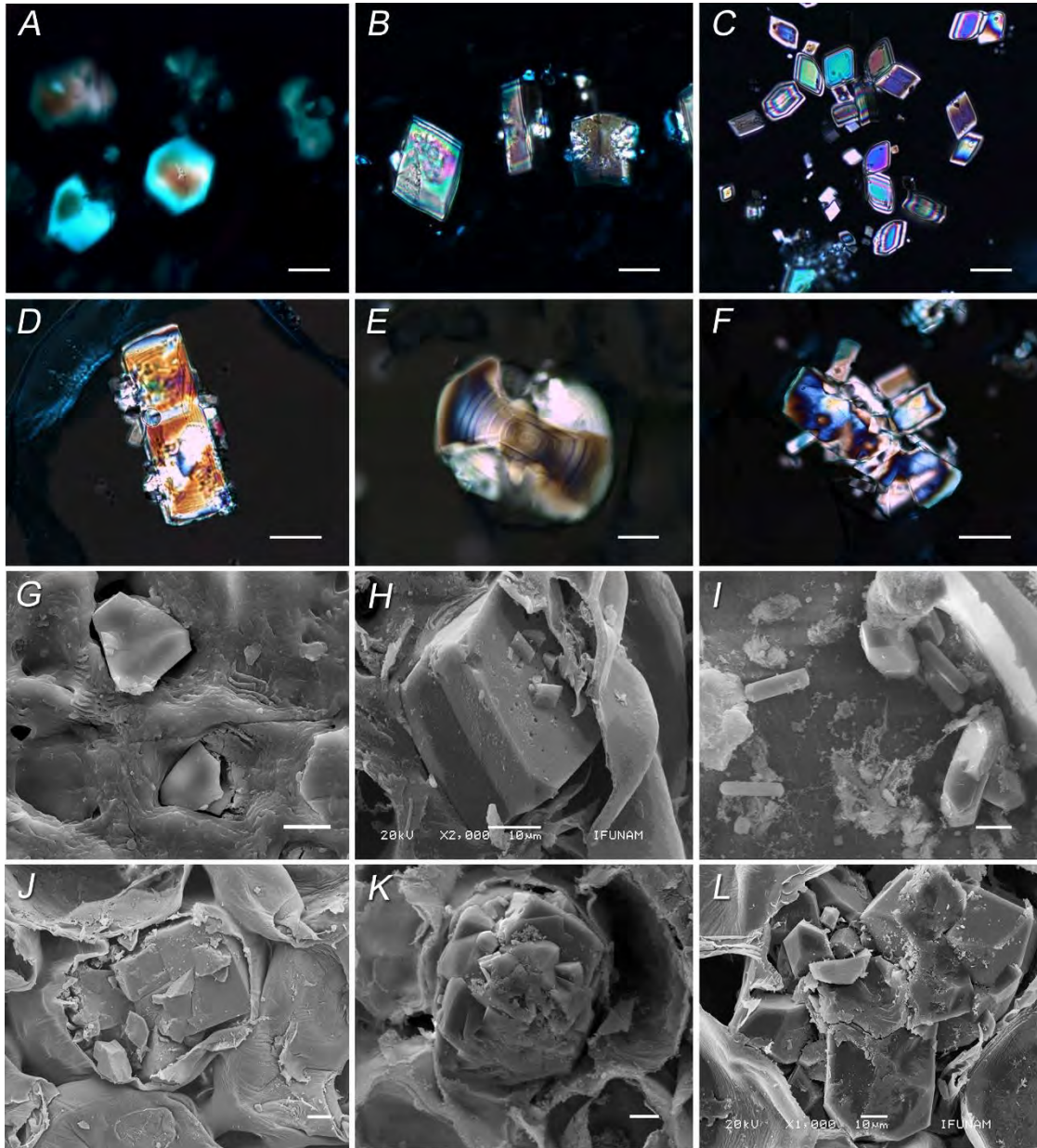


Figura 7. Prismas y agregados de prismas. A-F) Luz polarizada. G-L) MEB. A) *Coryphantha clavata*, hipodermis (SA1705); B) *Turbinicarpus schmidickeanus* subsp. *klinkerianus*, hipodermis (HSM3621); C) *Mammillaria candida*, médula (TT885); D) *M. polythele*, córtex (SA1760); E) *Stenocactus pentacanthus*, córtex (TT858). F) *Ferocactus pilosus*, córtex (TT890); G) *C. erecta*, hipodermis (SA1684); H) *T. alonsoi*, hipodermis (AGL24); I) *Epithelantha micromeris*, córtex (TT898); J) *S. pentacanthus*, córtex (TT817). K) *F. echidne*; córtex (SA1694); L) *Echinocactus platyacanthus*, córtex (TT880). Barra es 20 μm en A-C, E; 50 μm en D, F; 10 μm en G, H, I, J, K, L.

6.2 Distribución de los biominerales en los diferentes tejidos

Los biominerales se encontraron intracelular y extracelularmente. Los cuerpos de sílice son intracelulares; así como los biominerales cristalinos que se presentaron en todos los géneros estudiados, en el tejido hipodérmico o en tejido fundamental del tallo. Los biominerales extracelulares se observaron en la pared periclinal de las células epidérmicas y entre la cutícula o rodeando a la célula epidérmica en algunas especies de *Mammillaria*. Se encontraron biominerales en tres tejidos analizados excepto en el tejido vascular. Del total de especies estudiadas (149), 91 especies presentaron biominerales hipodérmicos (61.07 %), 141 en la región cortical (94.6 %) y 94 en la región medular (63.94 %; Fig. 8). El apéndice 2 sintetiza la información de los géneros y especies con biominerales. En la epidermis se encuentran areniscas extracelulares en especies de *Mammillaria*, como *M. albilanata* Backeb., *M. tegelbergiana* H.E. Gates ex G.E. Linds., *Mammillaria voburnensis* subsp. *collinsii*, *M. compressa* DC., *M. karwinskiana* Mart. y *M. polythele* Mart.

Los géneros que presentan biominerales en la región hipodérmica son *Astrophytum*, *Aztekium*, *Cochemiea*, *Coryphantha* (excepto *C. macromeris*), *Echinocactus* (excepto *E. grusonii*), *Echinomastus* (sólo *E. unguispinus* (Engelm.) Britton & Rose), *Ferocactus* (excepto *F. alamosanus*, *F. flavovirens* (Scheidw.) Britton & Rose, *F. glaucescens*, *F. hamatacanthus*, *F. haematacanthus* y *F. robustus*), *Leuchtenbergia*, *Kadenicarpus*, *Neolloydia*, *Obregonia*, *Pelecyphora*, *Rapicactus*, *Stenocactus*, *Strombocactus* y *Turbinicarpus* y cuyas estructuras pueden ser prismas o agregados de prismas, esferulitos o cuerpos de sílice (exclusivos de este tejido).

Todos los géneros estudiados presentan biominerales en la región cortical y se pueden hallar como esferulitos, prismas, areniscas, agregados cristalinos o drusas. Incluso más de dos estructuras como esferulitos y prismas, o areniscas y esferulitos, agregados cristalinos o varios prismas dentro de una misma célula. La región medular presenta hábitos como esferulitos, prismas, drusas y en menor cantidad especies con agregados cristalinos o areniscas. Especies de *Ariocarpus*, *Geohintonia*, *Glandulicactus*, *Lophophora*, *Turbinicarpus* y algunas especies de *Coryphantha*, *Ferocactus* y *Mammillaria* carecen de biominerales medulares.

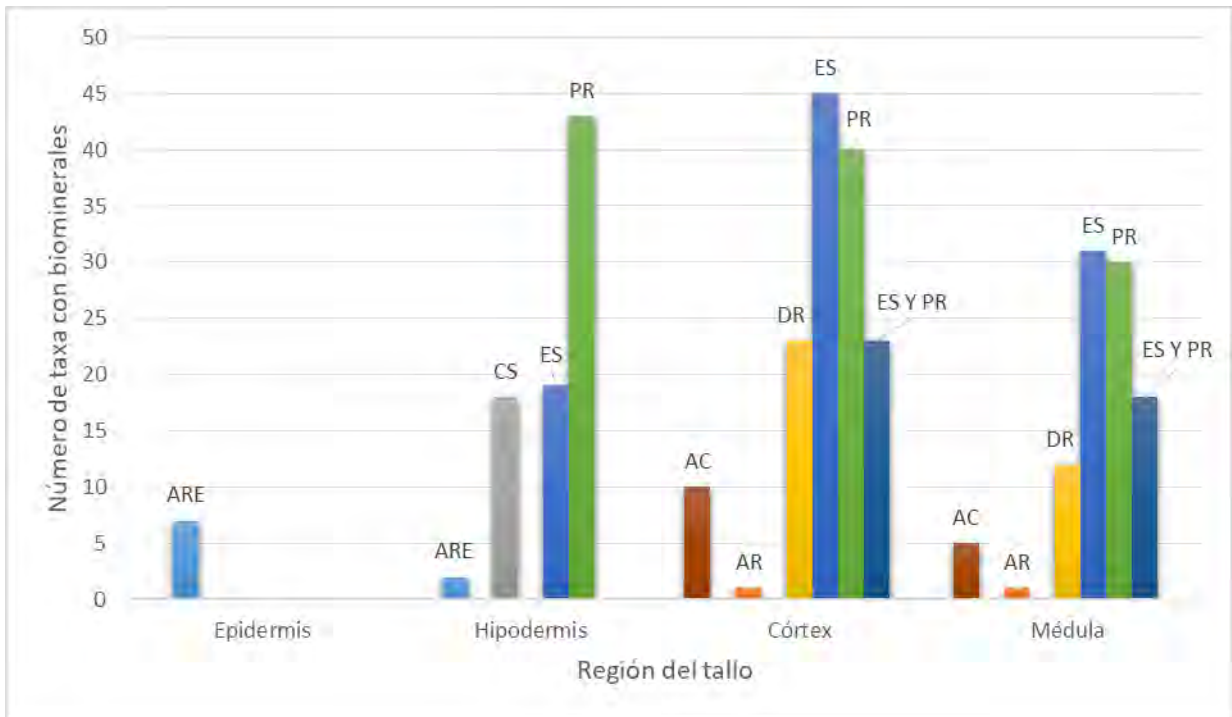


Figura 8. Histograma que muestra la presencia de biominerales en cada tejido de los tallos de Cactaceae. AR: Areniscas; ARE: Areniscas extracelulares; CS: Cuerpos de sílice; DR: Drusas; ES: Esferulitos; PR: prismas y agregados de prismas. AC: Agregados cristalinos.

6.3 Tamaño y densidad de los biominerales

Los análisis de varianza mostraron diferencias significativas entre algunos géneros para los biominerales en cada una de las tres tejidos evaluados (hipodermis, córtex y médula; Fig. 9, Apéndice 3). Los biominerales de menor tamaño se encuentran en la hipodermis, pero son los que tienen mayor coeficiente de variación. Los más grandes se encuentran en la médula y el córtex (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores de la media, cuartiles mínimos, máximos y coeficiente de variación para el tamaño de los biominerales en Cacteeae.

| Estadísticos | Hipodermis | Córtex | Médula |
|--|-------------------|--------------------|-----------------|
| Media (μm) \pm desviación estándar | 25.04 \pm 16.83 | 120.63 \pm 66.20 | 134 \pm 68.85 |
| Mediana (μm) | 18.53 | 108.06 | 123.96 |
| Valores del primero y tercer cuartil (μm) | 11.66-36.23 | 74.91-153.93 | 82.84-171.21 |
| Coeficiente de variación | 67.18 | 54.88 | 51.15 |
| Mínimo-máximo (μm) | 2.60 - 137 | 13 - 468 | 17.54 - 473.52 |

Se encontraron diferencias significativas entre algunos géneros para longitud máxima de los biominerales en la hipodermis ($F=940.49$, g.l.=15, $P<0.0001$), el córtex ($F=59.00$, g.l.=26, $P<0.0001$) y la médula ($F=38.88$, g.l.=18, $P<0.0001$) (Fig. 9). Los biominerales en la hipodermis de mayor tamaño los tiene *Aztekium* (62 μm) y los más pequeños ($< 15 \mu\text{m}$), *Echinocactus* y *Ferocactus*, excepto *F. echidne* quien tiene biominerales de tamaño superior a (50 μm) como los de *Neolloydia*, *Strombocactus* y *Pelecyphora*. Los biominerales en la región cortical tienen valores extremos (Fig. 9B), el valor promedio mínimo se presentan para algunas especies de *Kadenicarpus* (32 μm) y el valor promedio más alto en *Epithelantha* (208 μm) seguido de *Strombocactus* (189 μm). Para la región medular los biominerales con el valor promedio más bajo también es para *Kadenicarpus* (31 μm) y el más alto corresponde a *Astrophytum* (212 μm , Fig. 9C).

En la región cortical los biominerales (Fig. 10A) pueden ser abundantes como sucede en *Kadenicarpus pseudomacroechele* subsp. *minimus* con 22 biominerales/ mm^2 , los valores más bajos de densidad los presentan *Acharagma* y *Leuchtenbergia* con 1 y 2 biominerales/ mm^2 respectivamente. En cuanto los biominerales de la región medular (Fig. 10B) no fueron cuantificados en *Aztekium*, *Echinomastus*, *Leuchtenbergia*, *Turbinicarpus*, *Sclerocactus* y *Stenocactus* porque eran muy escasos. En *Escobaria*, *Echinocactus* y *Rapicactus* son más abundantes con un promedio entre los 6 y los 6.5 biominerales/ mm^2 . Los menos abundantes son los de *Cochemiea*, *Mammillaria* y *Thelocactus*, los cuales se reducen en promedio hasta 1 biomineral/ mm^2 .

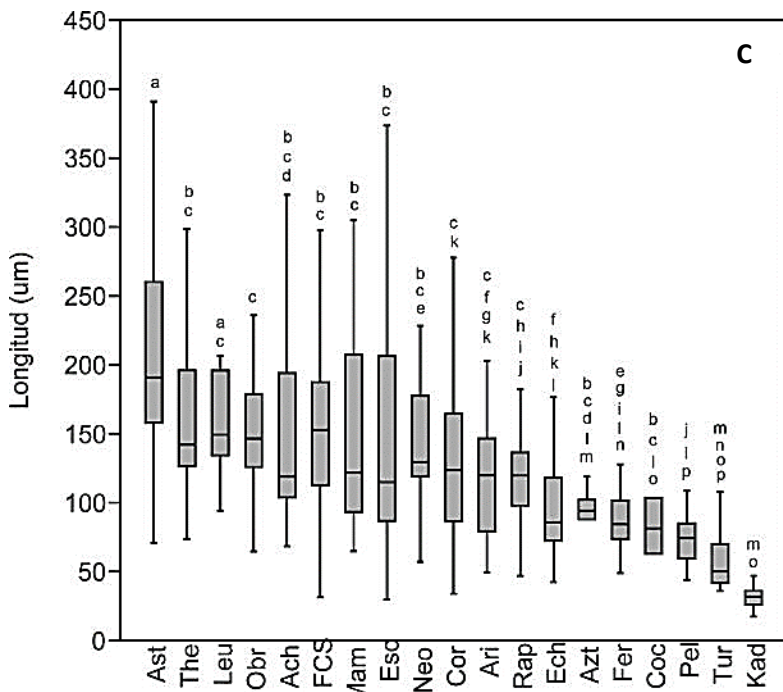
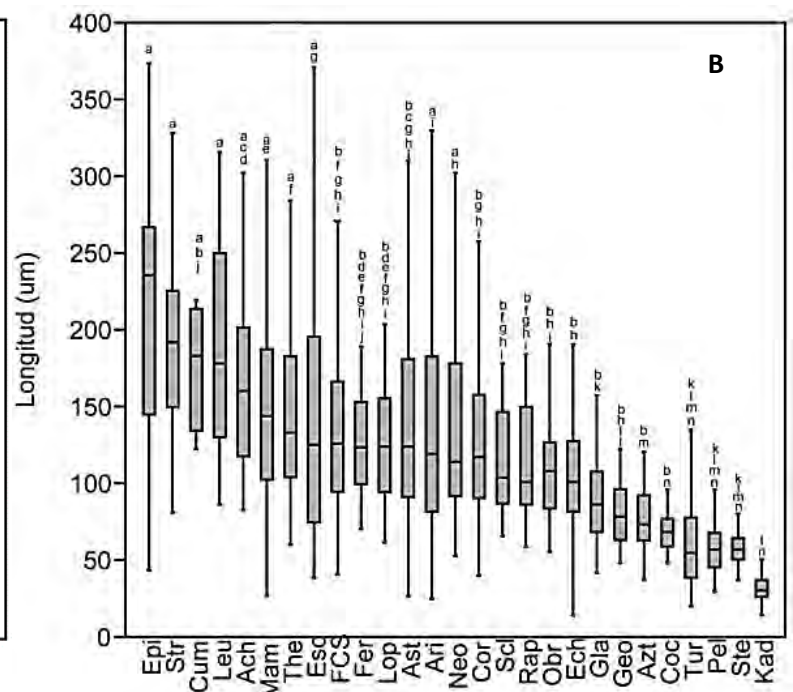
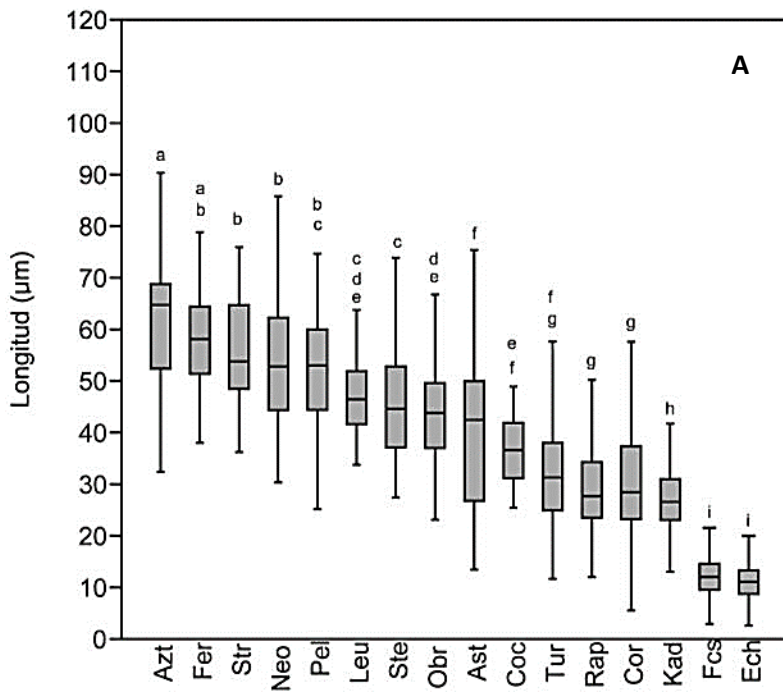


Figura 9. Longitud máxima de los biominerales en el tejido A) hipodérmico, B) cortical y C) medular del tallo. Ach: *Acharagma*; Ari: *Ariocarpus*; Ast: *Astrophytum*; Azt: *Aztekiium*; Coc: *Cochemiea*; Cor: *Coryphantha*; Cum: *Cumarinia*; Ech: *Echinocactus*; Epi: *Epithelantha*; Esc: *Escobaria*; Fer: *Ferocactus* con prismas de oxalato de calcio; Fcs: *Ferocactus* con cuerpos de sílice y oxalato de calcio; Geo: *Geohintonia*; Gla: *Glandulicactus*; Kad: *Kadenicarpus*; Leu: *Leuchtenbergia*; Lop: *Lophophora*; Mam: *Mammillaria*; Neo: *Neolloydia*; Obr: *Obregonia*; Pel: *Pelecypora*; Rap: *Rapicactus*; Scl: *Sclerocactus*; Ste: *Stenocactus*; Str: *Strombocactus*; The: *Thelocactus*; Tur: *Turbinicarpus*. Los valores extremos fueron omitidos. Las letras distintas indican diferencias significativas ($P < 0.05$, Tukey).

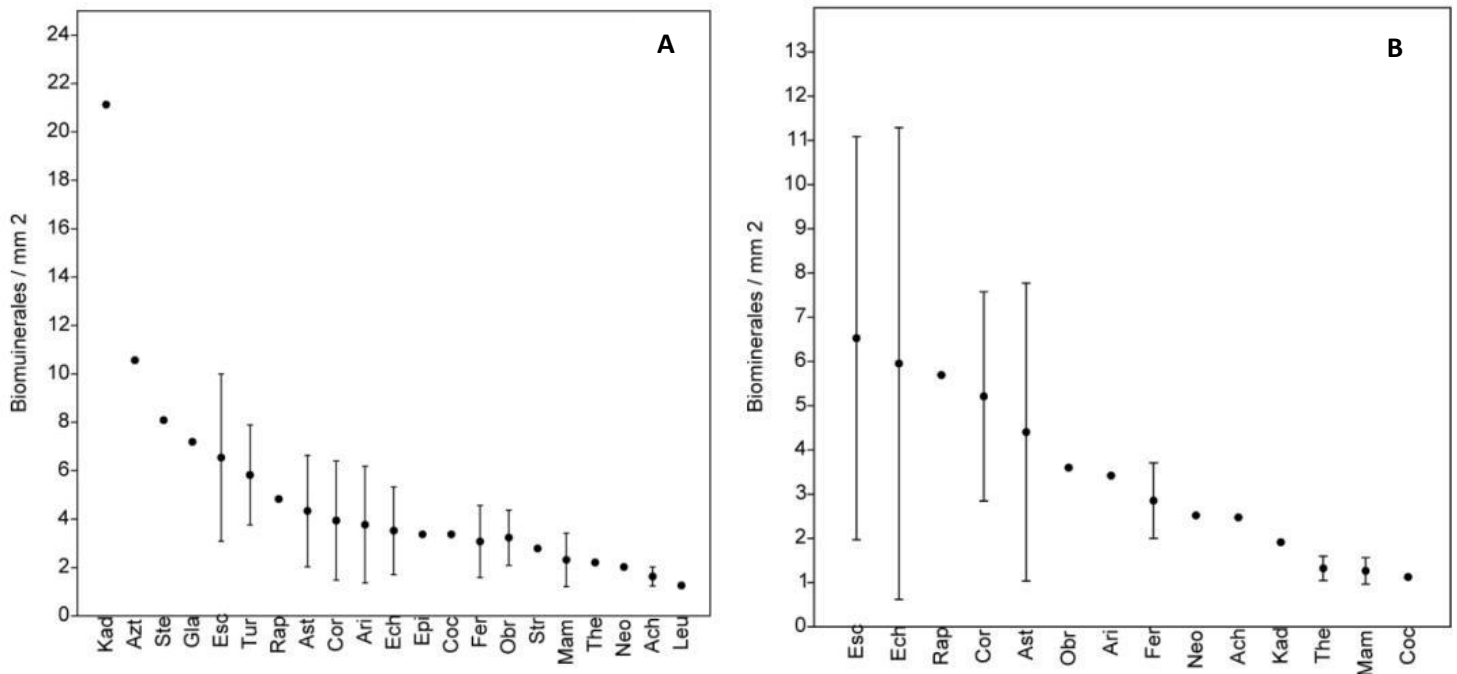


Figura 10. Densidad de los biominerales A) corticales y B) medulares del tallo por milímetro cuadrado. Ac: *Acharagma*; Ari: *Ariocarpus*; Ast: *Astrophytum*; Azt: *Aztekium*; Coc: *Cochemiea*; Cor: *Coryphantha*; Ech: *Echinocactus*; Esc: *Escobaria*; Fer: *Ferocactus*; Gla: *Glandulicactus*; Kad: *Kadenicarpus*; Leu: *Leuchtenbergia*; Lop: *Lophophora*; Mam: *Mammillaria*; Neo: *Neolloydia*; Obr: *Obregonia*; Pel: *Pelecyphora*; Rap: *Rapicactus*; Scl: *Sclerocactus*; Ste: *Stenocactus*. The: *Thelocactus*; Tur: *Turbinicarpus*; Las barras indican la desviación estándar.

6.4 Composición de los biominerales

De las 34 especies analizadas con EDS, una presentó biominerales en la región epidérmica, 22 presentaron biominerales en la hipodermis y 31 especies en el tejido cortical, los del tejido medular fueron excluidos debido a la poca diferencia estructural entre este tejido y el cortical.

Los biominerales extracelulares de *Mammillaria albilanata* se componían de los siguientes elementos, carbono (19-21 %), oxígeno (60-63 %) y calcio (15-19 %), trazas de aluminio (0.1 %) y magnesio (0.24-0.54 %).

En los biominerales cristalinos de la hipodermis (Fig. 11) se registró la presencia de carbono (4-54 %), oxígeno (9-65 %) y calcio (11-83 %). Las proporciones de calcio son superiores al 60 % en *Aztekium ritteri*, *Kadenicarpus horripilus* y *Ferocactus echidne*. Los

elementos traza encontrados son aluminio (0.02-8.4 %), magnesio (0.04–0.88 %), sodio (0.06-1.11 %), cloro (0.01–0.38 %), potasio (0.05–0.75 %) y níquel (0.62-0.9 %). En los biominerales amorfos que corresponden a los cuerpos de sílice de *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus gracilis*, *F. cylindraceus* var. *tortulispinus*, *F. macrodiscus*, *F. resctispinus* (Fig. 11) se encontró carbono (11.75– 35 %), oxígeno (32–61 %), silicio (15-29 %) y calcio (0.31-6 %); así como trazas de aluminio (0.06–0.2 %), magnesio (0.04–0.5 %), sodio (0.06-1.11 %) y potasio (0.09-0.75 %).

Los biominerales del tejido cortical (Fig. 12) contienen carbono (7–25 %), oxígeno (23-69 %) y calcio (5-68 %). Las especies que registran más alto contenido en calcio (> 45 %) son *Echinocactus platyacanthus*, *Escobaria dasyacantha*, *Stenocactus pentacanthus* y *Astrophytum ornatum*. Las especies con menor proporción de calcio (< 15 %) son *Ferocactus cylindraceus* var. *tortulispinus*, *Epithelantha micromeris* y *Ortegocactus macdougallii*. En algunas especies se identificaron otros elementos traza como aluminio (0.05-3 %), silicio (0.06-2.02 %), magnesio (0.02-0.29 %), potasio (0.06-0.6 %), titanio (0.05-1.23 %), hierro (0.05-1 %), manganeso (0.06-0.37 %), sodio (0.05–0.39 %) y estroncio (0.81-0.94 %).

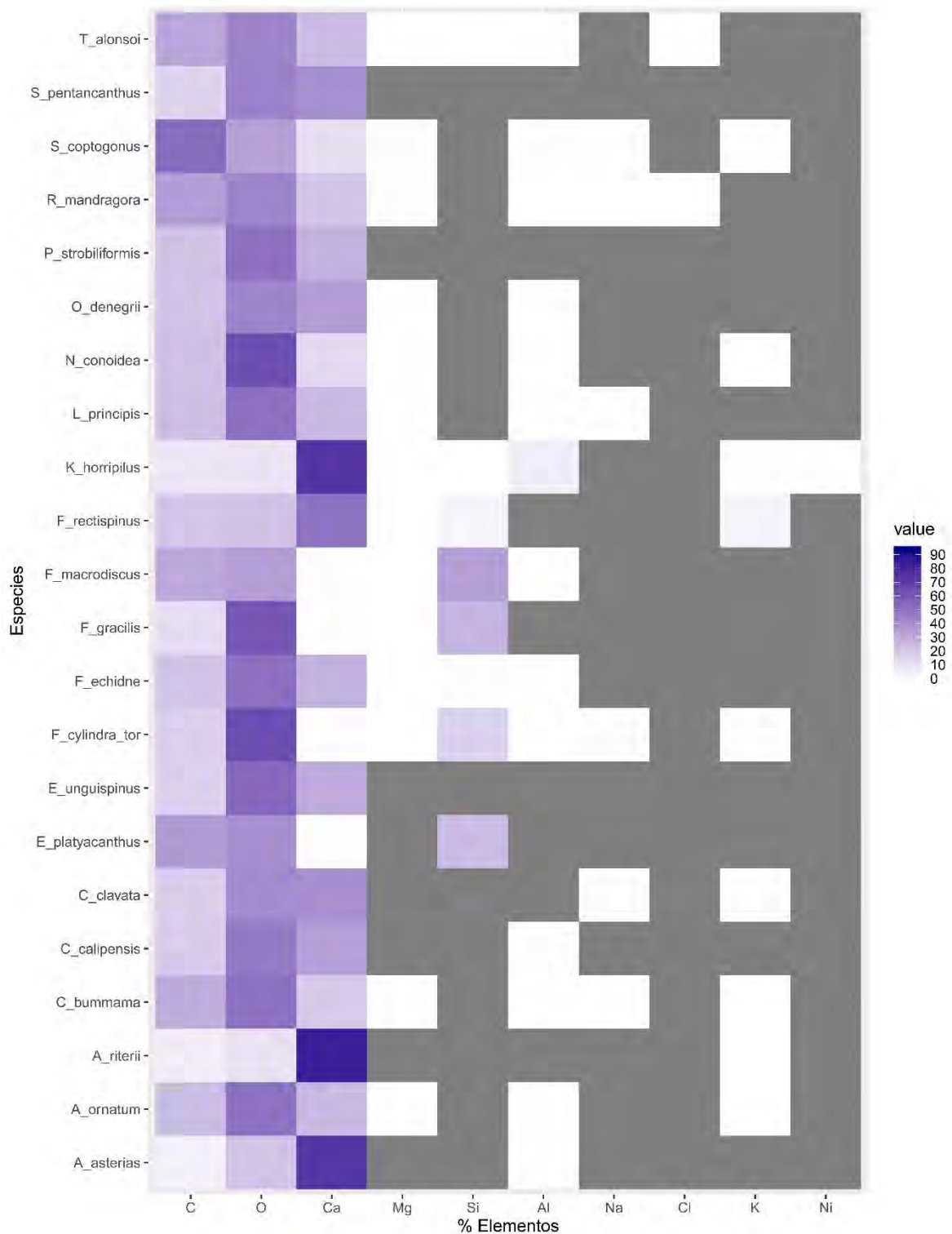


Figura 11. Mapa de calor con el porcentaje de composición elemental de los biominerales del tejido hipodérmico por especie. El color azul indica porcentajes altos, el blanco indica porcentajes bajos y el gris indica que no se detectó el elemento.

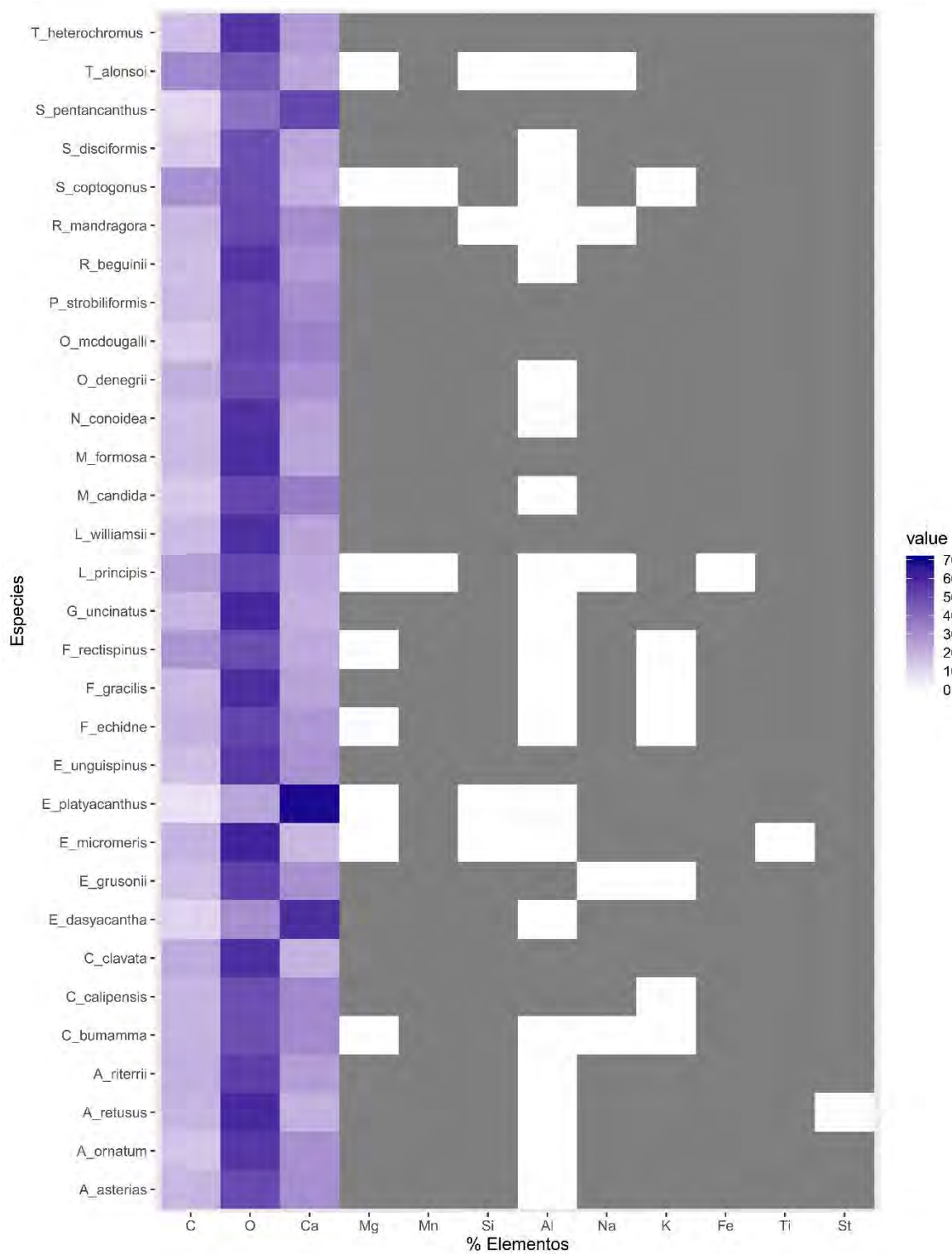


Figura 12. Mapa de calor con el porcentaje de composición elemental del tejido cortical por especie. El color azul indica porcentajes altos, el blanco indica porcentajes bajos y el gris indica que no se detectó el elemento

6.5 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales

Sobre el árbol de consenso estricto de la filogenia de cinco marcadores moleculares para la tribu Cacteeae de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) se presenta la reconstrucción de estados ancestrales de los 19 caracteres (Figs. 13-22).

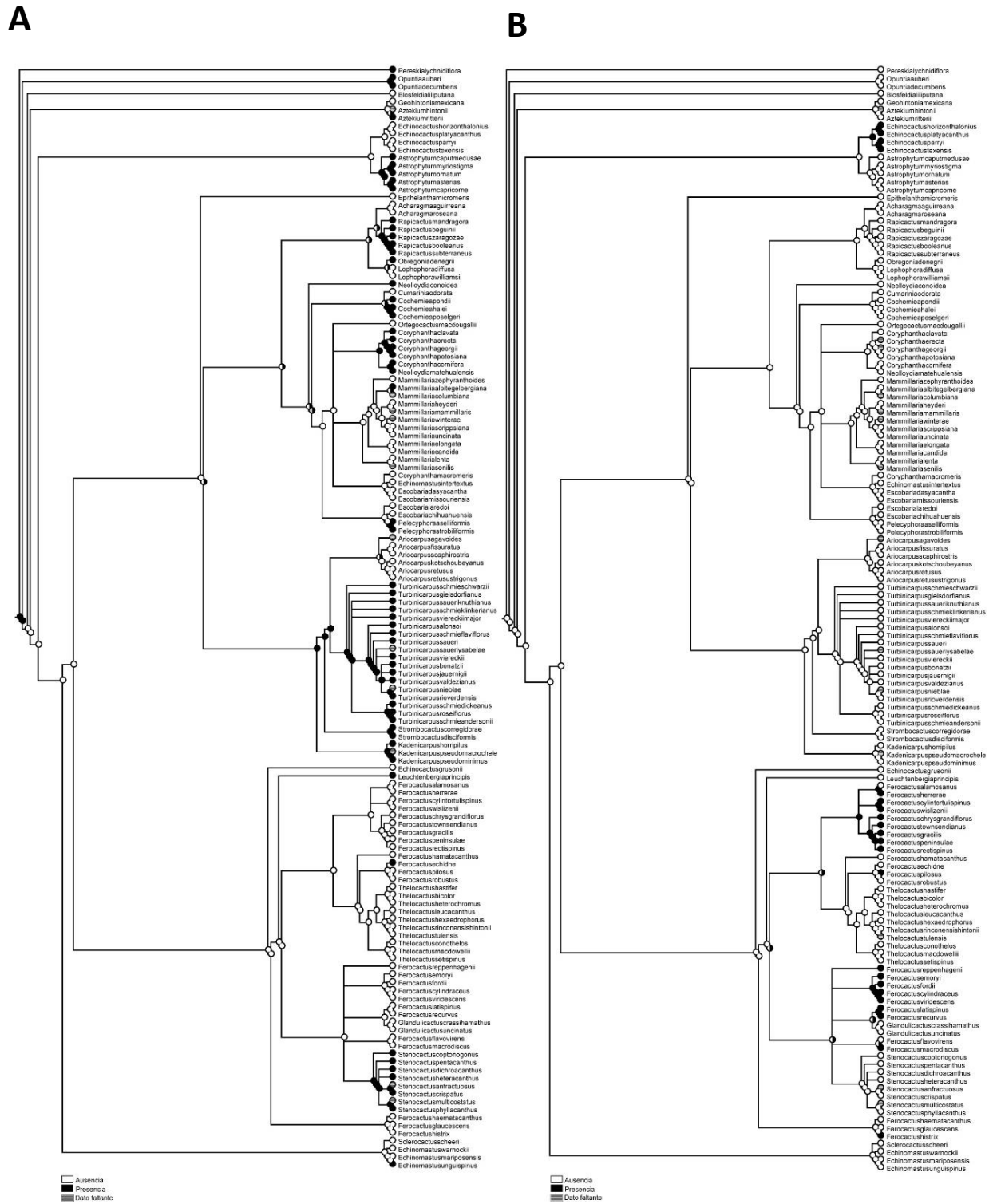


Figura 13. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia de biominerales A) cristalinos y B) amorfos ambos del tejido hipodérmico.

A



Figura 14. A) Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia del hábito de los biominerales del tejido hipodérmico.

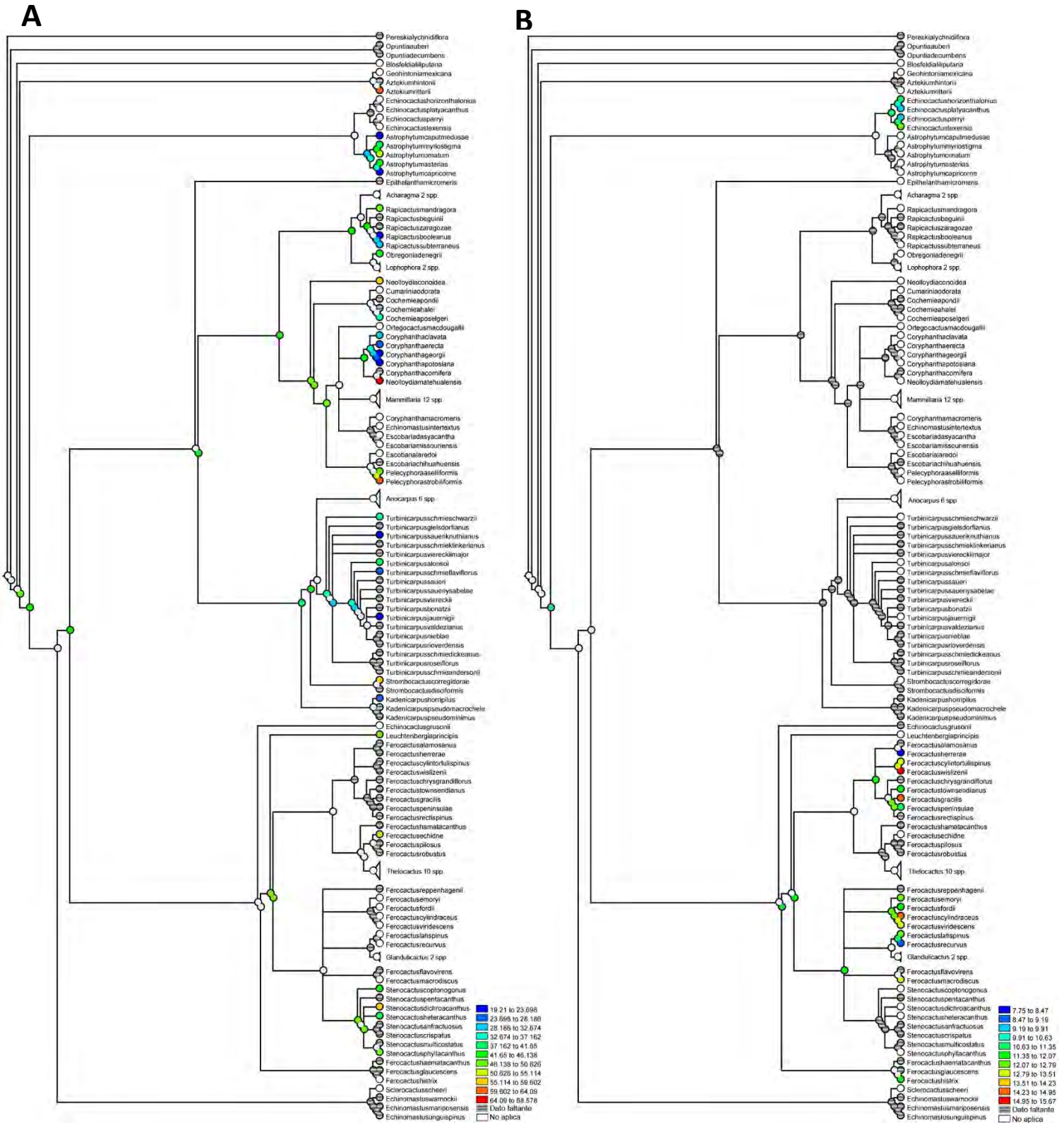


Figura 15. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia del A) tamaño de los biominerales cristalinos y B) amorfos, ambos del tejido hipodérmico.

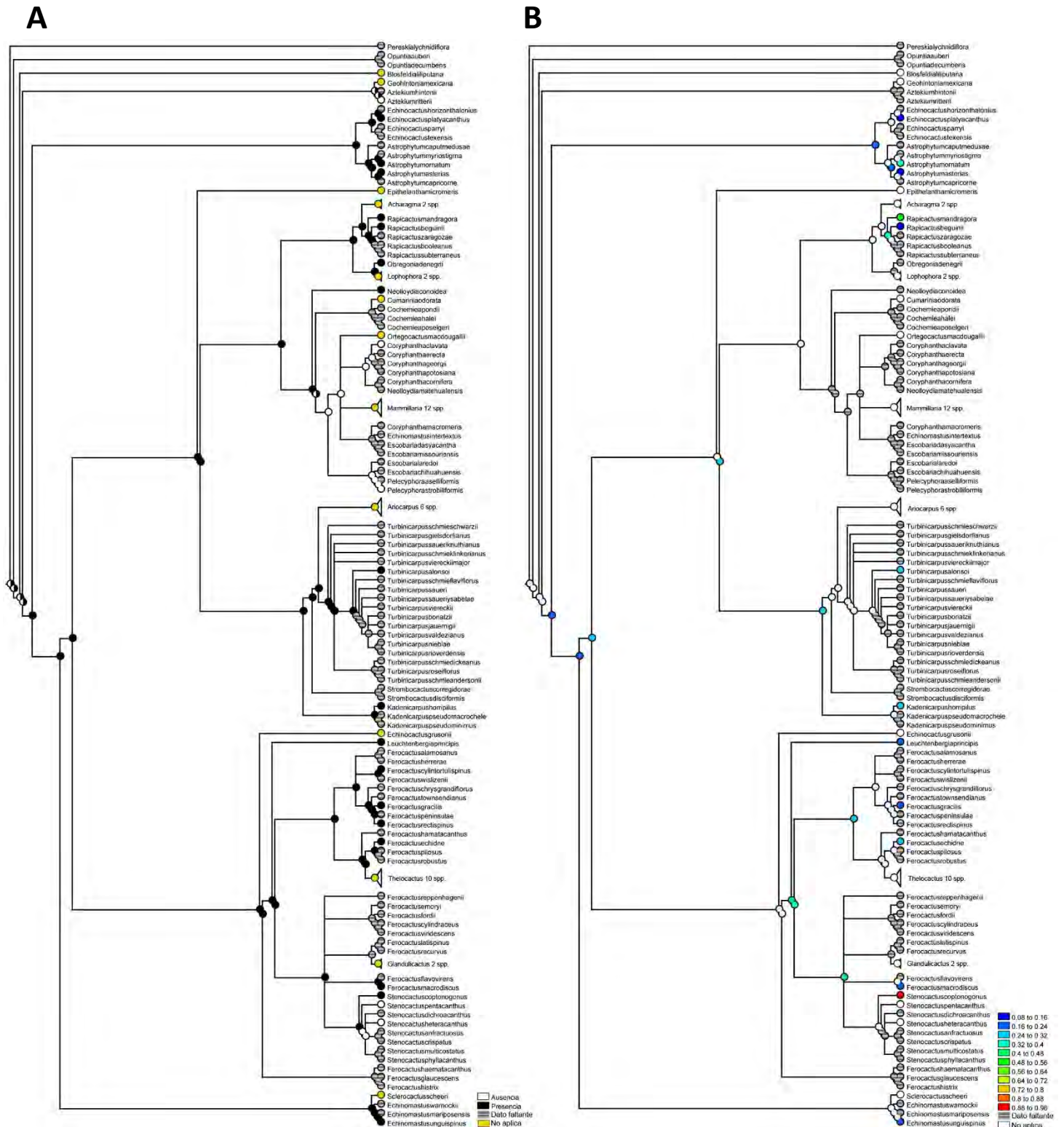


Figura 16. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia de A) magnesio en los biominerales y del B) porcentaje de magnesio, ambos del tejido hipodérmico.

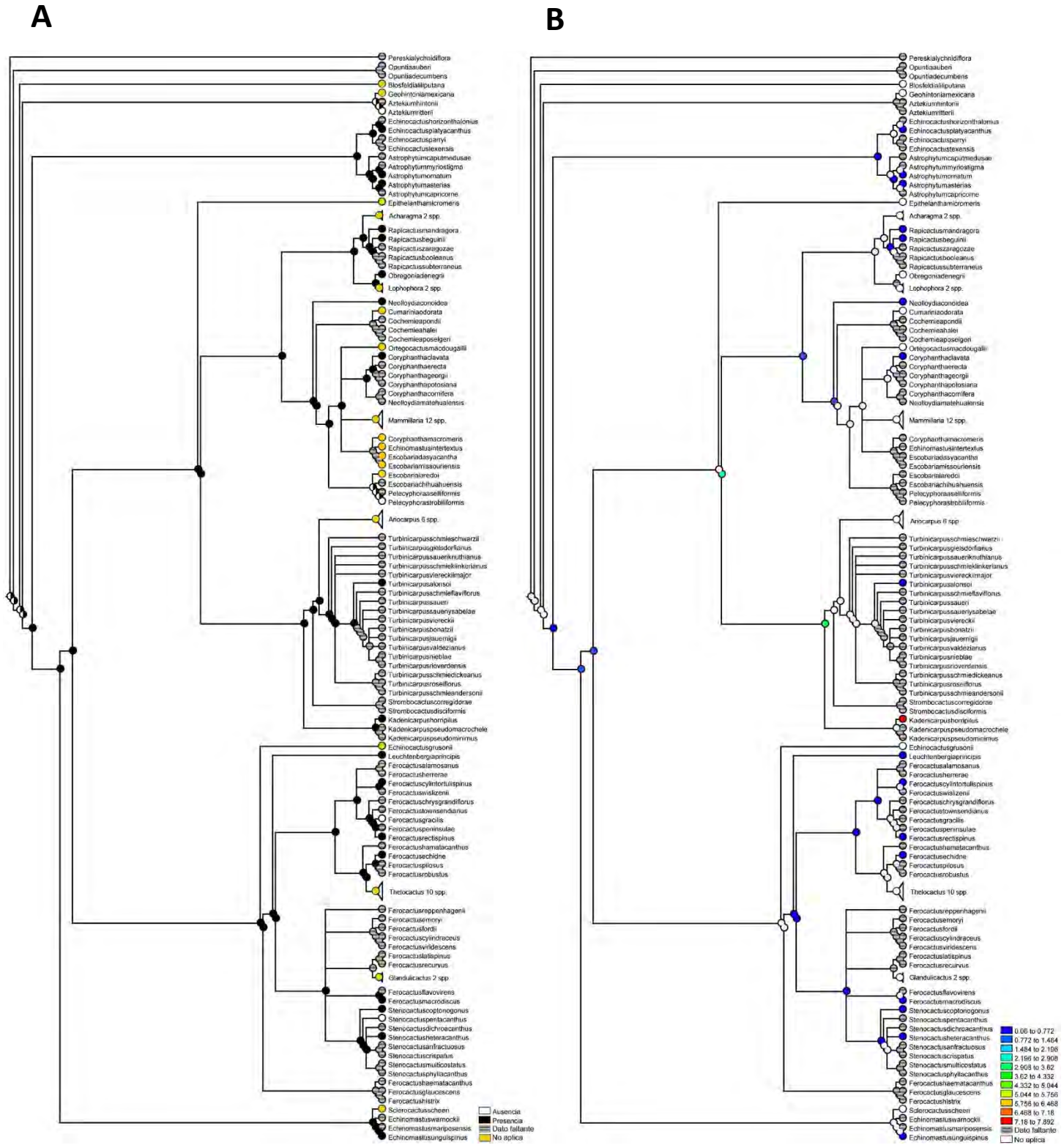


Figura 17. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia de A) aluminio en los biominerales y del B) porcentaje de aluminio, ambos del tejido hipodérmico.

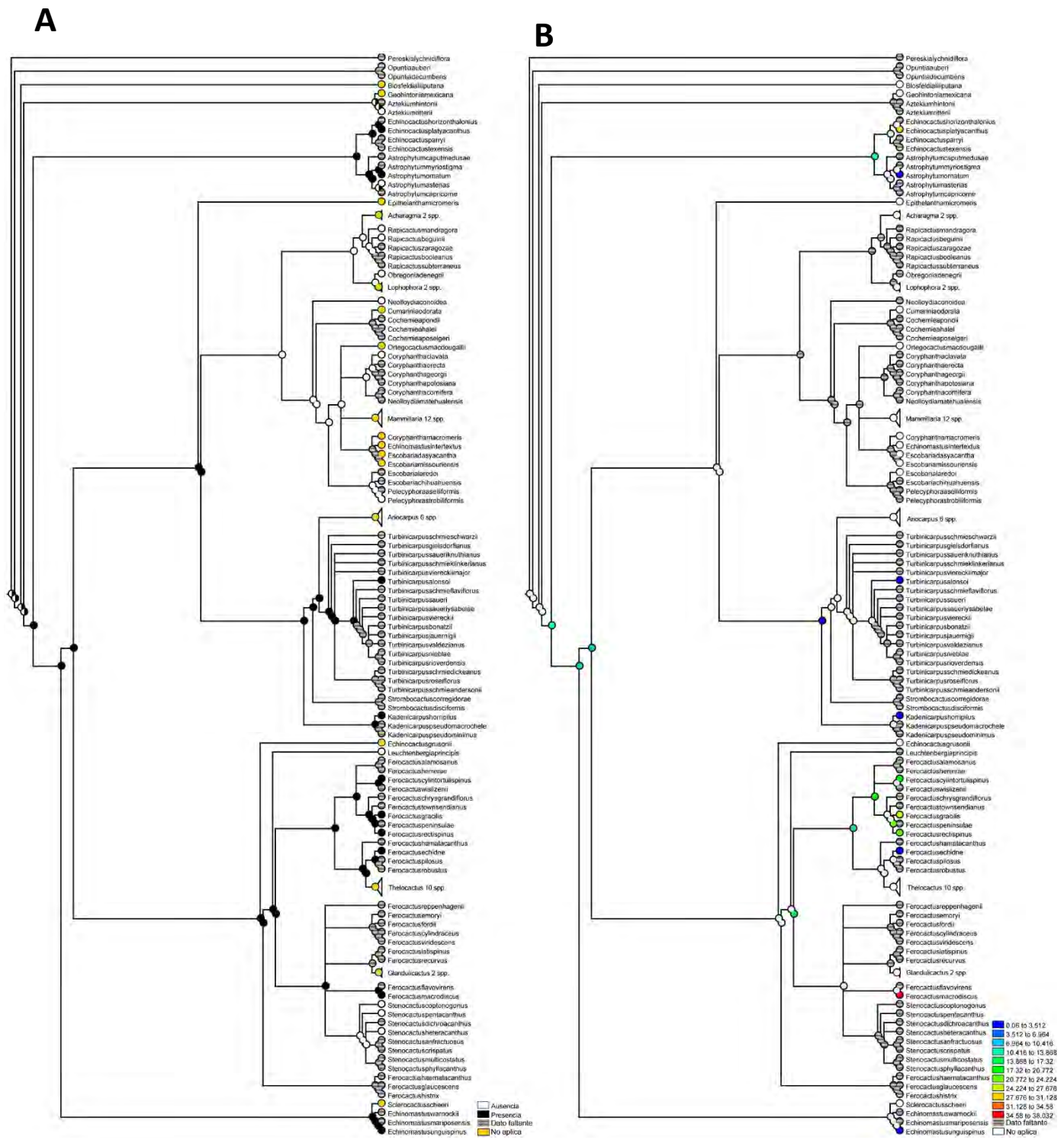


Figura 18. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia de A) potasio en los biominerales y del B) porcentaje de potasio, ambos del tejido hipodérmico.

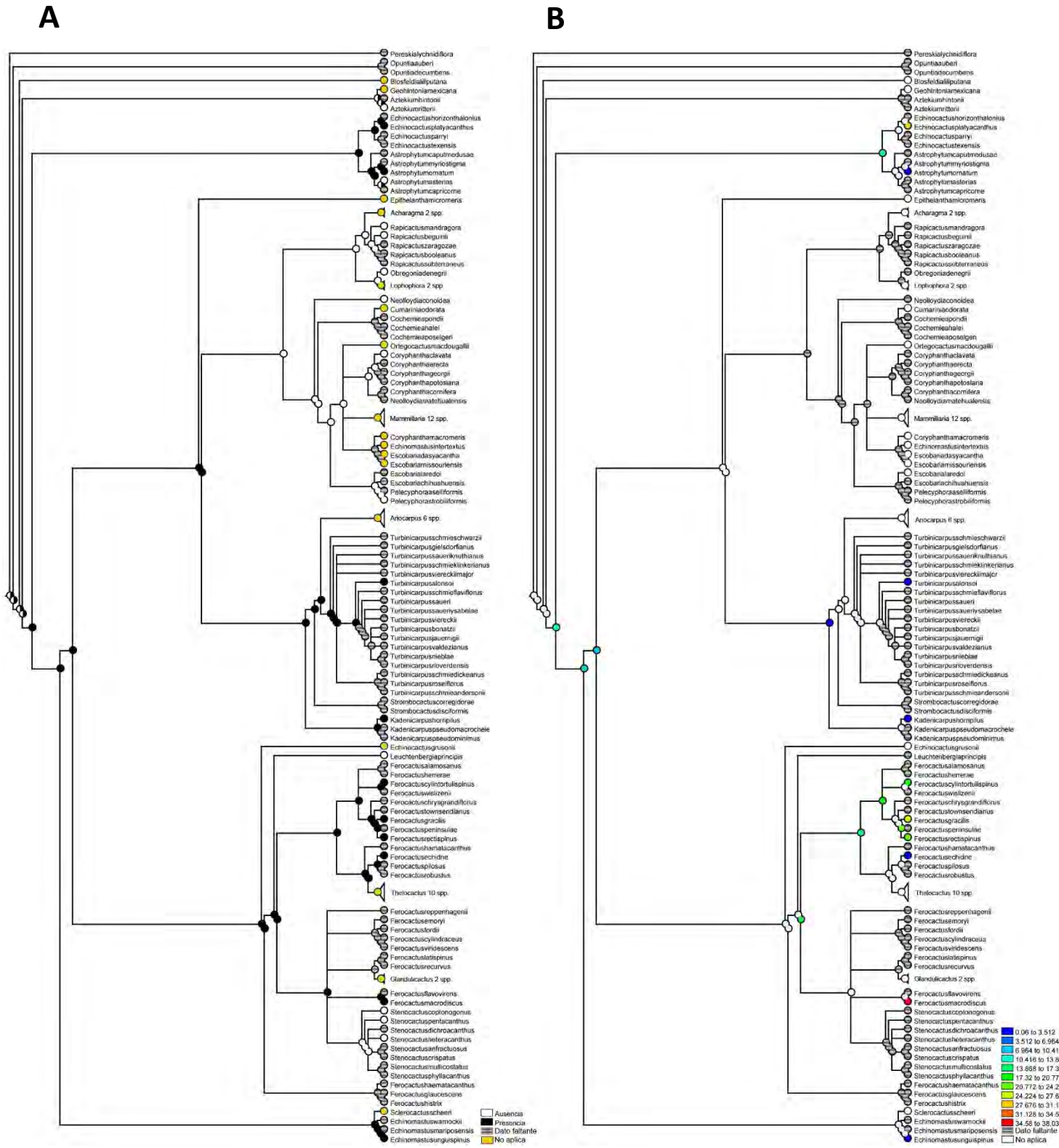


Figura 19. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia de A) silicio en los biominerales y del B) porcentaje de silicio, ambos del tejido hipodérmico.

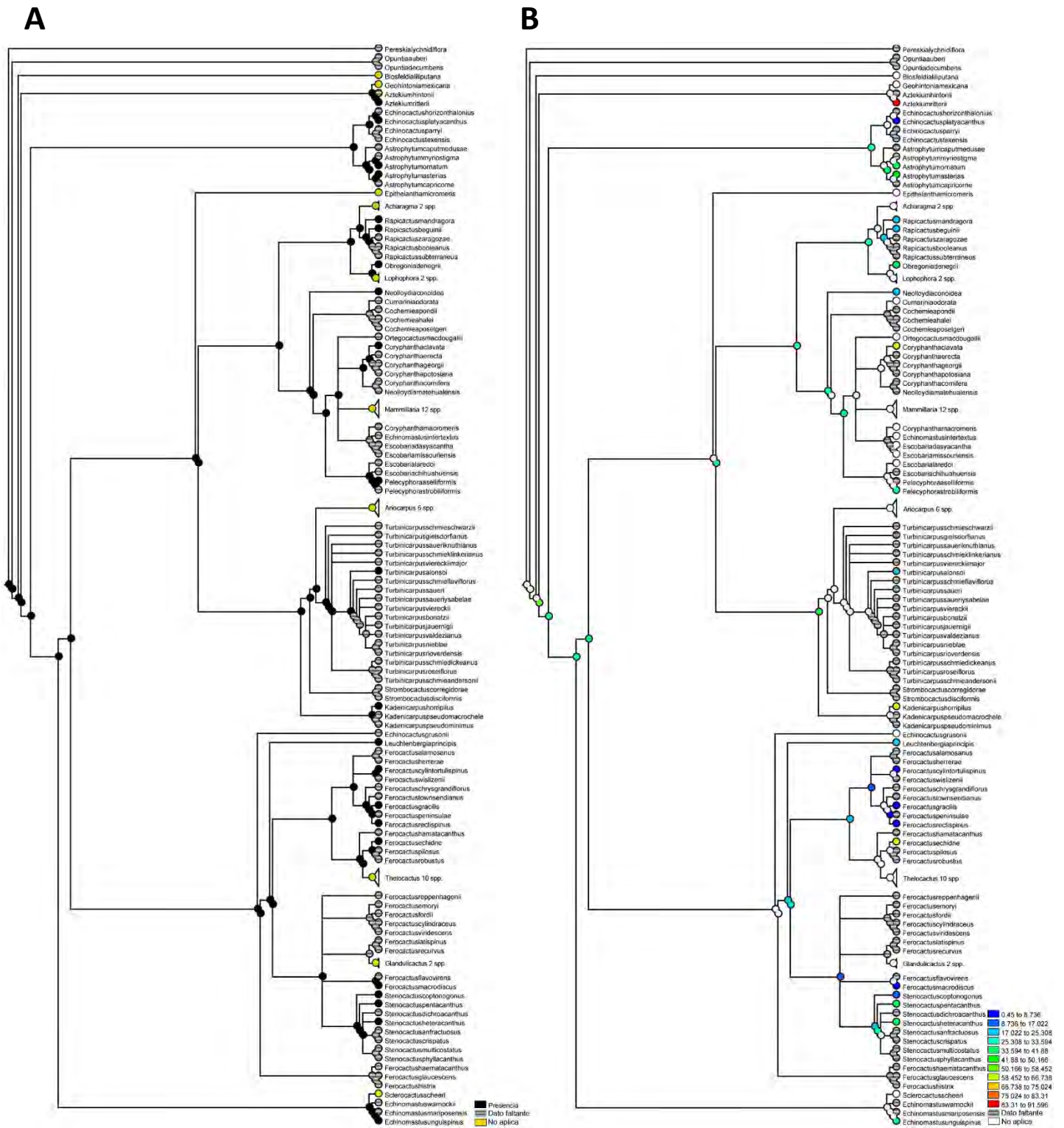


Figura 20. Reconstrucción de estados de carácter ancestral por parsimonia de A) calcio en los biominerales y B) del porcentaje de calcio ambos del tejido hipodérmico.

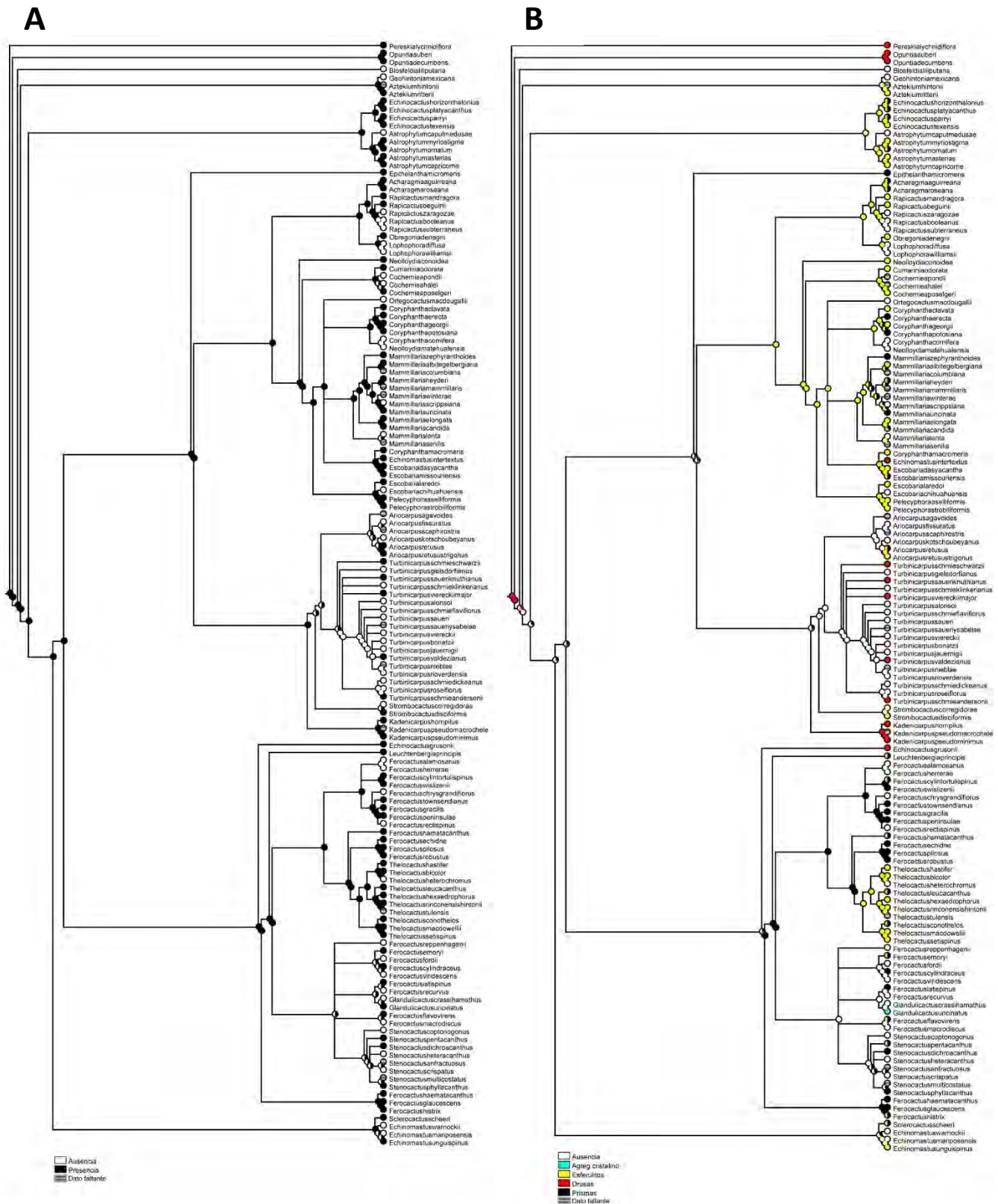


Figura 22. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales por parsimonia de A) biominerales medulares y B) del hábito de los biominerales medulares.

7. DISCUSION

Un biomineral es cualquier mineral que se precipita por medio de la acción biológica, sea intracelular o extracelular (Lowenstam, 1981; Skinner, 2005; Skinner y Jahren, 2007). De acuerdo a Lowenstam (1981) debe considerarse la biomineralización biológicamente inducida a las precipitaciones intracelulares que involucra la precipitación adventicia de minerales inorgánicos por reacciones de iones extraños con productos metabólicos extruidos a lo largo o en las paredes celulares. Los productos obtenidos están adheridos a la pared celular y son cristaloquímicamente heterogéneos, como sucede en estromatolitos. Por otro lado, la biomineralización biológicamente controlada involucra el depósito especializado de minerales y estos, en conjunto con biomoléculas, presentan propiedades cristaloquímicas especie-específica tales como sucede en vertebrados para formar huesos, conchas y dientes. En plantas y en específico, los biominerales de la tribu Cacteeae los productos de biomineralización son biológicamente controlados, debido a que se producen en células y tejidos específicos dentro de los distintos géneros y especies de Cacteeae.

En cuanto a la terminología Metcalfe y Chalk (1950) y Carlquist (2001) han nombrado a los biominerales como contenidos o inclusiones minerales; sin embargo, considero que nombrarlos así no es adecuado, debido que no solo se depositan en la vacuola celular (intracelulares), también pueden depositarse en las pared celulares (extracelulares) como en las hojas de la conífera del género *Tsuga* (Horner y Wagner, 1995) y como se observó para algunas especies de *Mammillaria*, por esta razón contenido o inclusión no sería un término correctamente utilizado, biomineral es un término ampliamente utilizado para la precipitación de cualquier mineral intra o extracelularmente mediante la acción biológica.

En este trabajo se reconocieron seis categorías, para agrupar a los biominerales con respecto a lo observado en microscopia de luz, microscopia electrónica de barrido y EDS.

Los agregados cristalinos se componen de tres elementos principalmente, el carbono, oxígeno y calcio, con birrefringencia en luz polarizada, por lo tanto estarían formadas por estructuras de oxalato de calcio. En los biominerales corticales de *Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult., también se detectó la presencia de silicio y hierro, lo que pudiera modificar el hábito y estructura molecular del biomineral. Sin embargo, en otra especie que presenta estos agregados cristalinos no presentan otros elementos distintos a

los ya reconocidos para el oxalato de calcio. El estado de hidratación que describen Hartl *et al.* (2007) para *L. williamsii* es dihidrato de oxalato de calcio.

Las areniscas se componen de carbono, oxígeno, calcio y trazas de magnesio para los biominerales extracelulares de *Mammillaria albilanata* y para los biominerales intracelulares de *M. candida* trazas de sodio y aluminio. En ambas especies los biominerales con luz polarizada presentan birrefringencia. Los registros conocidos de areniscas intracelulares para Cactaceae, son los de Hartl *et al.* (2007), quienes mencionan cristales de monohidrato de oxalato de calcio en la región cortical de *M. candida* y *M. geminispina* y para la región cortical de *Oreocereus celsianus* (Lem. ex Salm-Dyck) Riccob. por Kalashnyk *et al.* (2016). La formación de estos cristales no ha sido documentada en Cactaceae; sin embargo, estudios en *Beta vulgaris* de microscopia electrónica de transmisión (Franceschi, 1984) consideran que las areniscas se precipitan en la vacuola celular en numerosas cámaras cristalinas. Estas cámaras cristalinas también han sido observadas en los rafidios de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Arnott y Pautard, 1970). En el caso de las areniscas extracelulares habían sido descritas previamente para algunas especies de *Mammillaria* como cristales cuticulares (Hunt *et al.*, 2006; Lüthy, 1995). Las observaciones en MEB, me permitieron reconocer que las areniscas se depositan entre la pared celular y la cutícula y en ocasiones, no solo se depositan en las paredes periclinales sino también en las paredes anticlinales (Fig. 3). Por esta razón, considero que se les nombre como areniscas extracelulares. Franceschi y Horner (1980) consideraban que la formación de cristales extracelulares se produce dentro de la célula y durante el desarrollo de ésta, los cristales se desplazan del protoplasma celular hacia la pared celular. Sin embargo, no hay estudios que avalen este proceso, así que podría en un futuro estudiarse la formación de los biominerales extracelulares en *Mammillaria* y en específico la serie *Supertextae* donde son comunes.

En la literatura botánica y en específico en los trabajos anatómicos se utiliza comúnmente el termino genérico “cuerpo de sílice” (Carlquist, 2001; Metcalfe and Chalk, 1950) para los sólidos amorfos (no cristalinos) que no producen birrefringencia en luz polarizada y que están compuestos principalmente dióxido de silicio (Bauer *et al.*, 2011). Aunque, en estudios arqueológicos y de ciencias de la tierra se prefiere utilizar el término “fitolito”. El número de cuerpos de sílice o fitolitos, como lo mencionan Neumann *et al.*

(2019) asciende a 19 morfotipos por lo que proponen un código que permite diferenciar estos cuerpos de sílice en las diferentes familias de plantas. En *Echinocactus* y *Ferocactus* se pueden determinar cómo esferoidales equinados a esferoidales ornados. La revisión de este carácter a profundidad pudiera ayudar a resolver diferencias estructurales entre los fitolitos de los géneros antes mencionados. En cuanto a su composición presentan carbón, oxígeno y silicio, además de trazas de calcio. La presencia de carbón, calcio y silicio también ha sido detectada en otros cuerpos de sílice registrados en *Morus alba* (Tsutsui *et al.*, 2016). Es interesante mencionar que estas estructuras pudieran ser la unión de dos biominerales como el ópalo y el oxalato de calcio. La unión de dos biominerales en plantas se ha descrito en los cistolitos de *Ficus microcarpa*, donde se deposita primero silicio y magnesio y la región externa de carbonato de calcio amorfo (Gal *et al.*, 2012b). Cabe destacar que los cuerpos de sílice no son exclusivos de la tribu Cacteeae, han sido descritos para la tribu Echinocereae en la epidermis e hipodermis de 25 especies de *Stenocereus* (Gibson y Horak, 1978; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Terrazas *et al.*, 2005) y *Echinocereus pensilis* (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003); así como en *Wigginsia tephrocantha*, tribu Notocacteeae, en una forma cristalina denominada alfa-cuarzo (Monje y Baran, 2000).

El término esferulito podría definirse como un agregado policristalino con subunidades cristalinas perpendiculares al núcleo, se caracteriza por tener bandas concéntricas y en luz polarizada se identifica la cruz de extinción (Shtukenberg *et al.*, 2012). En el caso de los esferulitos de oxalato de calcio han sido descritos con el nombre de esferocristales (Möbius, 1885; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Vázquez-Sánchez, 2012) o de drusas concéntricas (De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2019). Su composición es carbono, oxígeno y calcio, las modificaciones a su estructura de los cristallitos podría darse por los diferentes elementos que llegan a encontrarse en las distintas especies estudiadas, como el aluminio o el magnesio. La mayoría de las especies que presentan esferulitos y comparando las especies con los datos reportados por Hartl *et al.* (2007) se corresponderían estructuralmente a cristales con moléculas de dihidrato de oxalato de calcio (ver Cuadro 4).

Las drusas son estructuras con un núcleo de areniscas y a diferencia de los esferulitos, las proyecciones de sus cristallitos tienen terminaciones muy agudas. Las especies analizadas con EDS, muestran la dominancia de carbono, oxígeno y calcio y de la

birrefringencia en luz polarizada sería atribuible al oxalato de calcio. En estas estructuras presentes en *Echinocactus grusonii* Hildm. y *Turbinicarpus alonsoi* se encontraron en común elementos como el sodio y en esta última especie además trazas de silicio, aluminio, magnesio y potasio. Algunos autores las nombraron como “star crystals” (Metcalf y Chalk, 1950); en Cactaceae Bailey (1961) las nombró como “druse conspicuously stellate” para *Pereskia*. Hartl *et al.* (2007; ver cuadro 4) encontraron monohidrato de oxalato de calcio con trazas de dihidrato de oxalato de calcio en *E. grusonii* y *T. valdezianus*. En *T. gielsdorfianus* (Werderm.) John & Riha, *T. schmiedickeanus* subsp. *flaviflorus* (G. Frank & A.B. Lau) Glass & R.A. Foster, *T. schmiedickeanus* subsp. *schwarzii* (Shurly) N.P. Taylor y *Kadenicarpus pseudomacrochele*, estas estructuras se conforman de monohidrato de oxalato de calcio, por lo tanto la evidencia apunta a que las drusas estructuralmente se conforman principalmente de este estado de hidratación, como también se ha reportado para las drusas de especies de *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Maihueniopsis*, *Opuntia*, *Pereskia*, *Pereskiopsis*, *Tacinga*, *Tephrocactus* y *Quiabentia* (Hartl *et al.*, 2007; Monje y Baran, 2002, 1997).

Los prismas y agregados de prismas de las especies analizadas con EDS, muestran la presencia de carbono, oxígeno y calcio y la birrefringencia en luz polarizada sería atribuible al oxalato de calcio. Los biominerales de estructuras cuadrangulares o rectangulares pueden estar conformadas de dihidrato de oxalato de calcio (Hartl *et al.*, 2007; ver Cuadro 4) como se observan en algunas especies de *Coryphantha*, *Epithelantha Ferocactus* y *Stenocactus*. Las estructuras hexagonales, rombos y paralelogramos serían más afines a la estructura del monohidrato de oxalato de calcio (Hartl *et al.*, 2007; ver Cuadro 4), como las que se encuentran en especies de *Coryphantha*, *Kadenicarpus* y *Turbinicarpus*.

Cuadro 4. Estado de hidratación (eh) de los biominerales [(1) Hartl *et al.* (2007), (2) Frausto-Reyes *et al.* (2014), (3) López-Macías *et al.* (2019) y (4) De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2020] y la estructura registrada en los tallos (epid.= epidermis, hipo.=hipodermis, córt=córtex, med.=médula). DOC=dihidrato de oxalato de calcio, doc=trazas de dihidrato de oxalato de calcio, MOC= monohidrato de oxalato de calcio, moc= trazas de monohidrato de oxalato de calcio. AR: Areniscas, AGC: Agregados cristalinos, DR: Drusas, ES: Esferulitos, PR= prismas y agregados de prismas.

| Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | Este trabajo | | | |
|--|-----------|-----|-----|-----|--------------|------|--------|--------|
| | eh | eh | eh | eh | Epid. | Hipo | Córt. | Méd. |
| <i>Acharagma roseanum</i> | DOC | | | | - | - | ES | ES |
| <i>Ariocarpus retusus</i> | DOC | | | | - | - | ES | - |
| <i>A. retusus</i> subsp. <i>trigonus</i> | | | | DOC | - | - | PR, ES | ES |
| <i>Astrophytum asterias</i> | | | | DOC | - | PR | ES | ES |
| <i>A. myriostigma</i> | DOC | | | | - | PR | ES | ES |
| <i>Aztekium ritteri</i> | DOC + MOC | | | | - | ES | ES | ES |
| <i>Coryphanta calipensis</i> | DOC | | | | - | ES | AGC | - |
| <i>C. clavata</i> | | DOC | | | - | PR | ES | ES |
| <i>Echinocactus grusonii</i> | MOC + doc | | | | - | - | DR | DR |
| <i>E. plathyacanthus</i> | DOC | | | | - | CS | ES | ES |
| <i>E. texensis</i> | | | | DOC | - | CS | ES | ES |
| <i>Epithelantha micromeris</i> | MOC + DOC | | | | - | - | PR, ES | PR |
| <i>Ferocactus cylindraceus</i> | DOC | | | | - | CS | PR | PR |
| <i>F. latispinus</i> | | DOC | | | - | CS | ES | ES |
| <i>F. robustus</i> | DOC | | | | - | - | PR | PR |
| <i>Geohintonia mexicana</i> | DOC | | | | - | - | ES | - |
| <i>Kadenicarpus pseudomacroechele</i> | MOC | | | | - | PR | - | - |
| <i>Leuchtenbergia principis</i> | DOC | | | | - | ES | PR, ES | PR, ES |
| <i>Lophophora williamsii</i> | DOC | | | | - | - | AGC | - |
| <i>Mammillaria candida</i> | MOC + doc | | | | - | - | AR | AR, ES |
| <i>M. geminisipina</i> | MOC + doc | | | | AR | - | ES | - |
| <i>M. uncinata</i> | | | DOC | | - | - | PR | PR |
| <i>Neolloydia conoidea</i> | MOC | | | | - | ES | ES | ES |
| <i>Obregonia denegrii</i> | DOC | | | | - | ES | ES | ES |
| <i>Ortegocactus macdougalli</i> | DOC + moc | | | | - | - | ES | - |
| <i>Pelecypora aselliformis</i> | DOC | | | | - | ES | ES | ES |
| <i>Stenocactus crispatus</i> | DOC | | | | - | PR | PR | - |
| <i>Strombocactus disciformis</i> | doc | | | | - | ES | ES | ES |
| <i>Turbincarpus gielsdorfianus</i> | MOC + doc | | | | - | PR | - | - |
| <i>T. schmidickeanus</i> subsp. <i>flaviflorus</i> | MOC | | | | - | PR | DR | - |
| <i>T. schmidickeanus</i> subsp. <i>schwarzii</i> | MOC | | | | - | PR | DR | DR |
| <i>T. valdezius</i> | MOC + doc | | | | - | PR | DR | DR |

7.1 Estados de hidratación del oxalato de calcio

Si las estructuras se correlacionan con los estados de hidratación entonces de acuerdo a Hartl *et al.* (2007; Cuadro 4) los biominerales más dominantes son los esferulitos y los prismas cuadrangulares y rectangulares, estos últimos de acuerdo a las especies estudiadas por Hartl *et al.* (2007), parecen estar más relacionados con el dihidrato de oxalato de calcio. Las especies de *Turbincarpus*, *Kadenicarpus* y *Echinocactus grusonii* tienen las formas de monohidrato de oxalato de calcio como sucede en los linajes tempranamente divergentes como *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Maihueiniopsis*, *Opuntia*, *Pereskia*, *Pereskiopsis*, *Tacinga*, *Tephrocactus* y *Quiabentia* (Hartl *et al.*, 2007; Monje y Baran, 2002).

Como mencionan Hartl *et al.* (2003, 2007), la presencia de varias estructuras de cristales dentro de los tallo de una misma especie; por ejemplo, prismas cuadrangulares y esferulitos podría estar relacionados con la “maduración” del cristal, en la región cortical se pueden producir estructuras solitarias y después como maclas (agrupación simétrica de cristales idénticos) y posteriormente agregados esféricos por lo que pudiéramos estar observando estados transicionales en un cristal del mismo estado de hidratación del oxalato de calcio, aunque la pregunta relevante sería ¿Por qué en algunos tejidos se limita el crecimiento de los cristales?

7.2 Biominerales por género.

Acharagma

Las especies de *Acharagma* carecen de biominerales en la región epidérmica e hipodérmica. Se encontraron en la región cortical biominerales cristalinos con estructuras de esferulitos y prismas en *A. aguirreanum* (Glass & R.A.Foster) Glass y *A. roseanum* (Boed.) E. F. Anderson. No hay registros previos para algún tipo de biomineral, excepto el estudio Hartl *et al.* (2007), donde se reporta en *A. roseanum* estructuras de dihidrato de oxalato de calcio.

Ariocarpus

Las especies de *Ariocarpus* carecen de biominerales en la región epidérmica e hipodérmica, pero están presentes en córtex y médula. Jones y Bryant (1992) mencionan que en la sección epidérmica-hipodérmica de *A. fissuratus* presentaba algún tipo de

biomineral. En este trabajo no se observó ningún biomineral en dichas secciones anatómicas. Para la región cortical y medular de la misma especie, estos autores describieron masas ovals de cristales con terminaciones de pequeños cristales cuadrados, estos biominerales corresponde a los esferulitos que observé en la región cortical y medular del tallo de las 5 especies de *Ariocarpus*. Hartl *et al.* (2007) caracterizan estructuras de dihidrato de oxalato de calcio en *A. retusus*. De la Rosa-Tilapa *et al.* (2020) detectaron la presencia de esferulitos de dihidrato de oxalato de calcio en tejidos del tallo y solo en la región medular se detectó carbonato de calcio en *A. retusus* subsp. *trigonus*.

Astrophytum

Las especies de *Astrophytum* carecen de biominerales epidérmicos, no así en la hipodermis donde son abundantes los prismas. En este género los cristales hipodérmicos habían sido descritos por Loza-Cornejo y Terrazas (2003) como esferocristales, mientras que Kalashnyk *et al.* (2016), los describen con prismas y drusas en plántulas de *A. myriostigma*. Vázquez-Sánchez (2012), considera que las especies de *Astrophytum* tienen esferocristales de tipo A. Nuestras observaciones confirman que únicamente se encuentran prismas en la hipodermis. Además en la región cortical y medular abundan los esferulitos, siendo en la región medular de los biominerales de mayor talla para la tribu. Hartl *et al.* (2007) describen cristales de dihidrato de oxalato de calcio para *A. myriostigma*, lo que probablemente corresponda a los esferulitos corticales o medulares por lo abundantes que son. De la Rosa-Tilapa *et al.* (2020) encontraron que el dihidrato de oxalato de calcio estaba presente en los biominerales de los tejidos hipodérmico, cortical y medular del tallo. Sin embargo, notaron que la presencia de silicio y aluminio podría estar relacionada con la presencia de biominerales con aluminosilicatos u óxidos de aluminio. Cabe señalar que el aluminio también se encontró en los biominerales de *A. ornatum*. La forma prismática que adquieren los biominerales en la hipodermis es muy característica por lo que sugiero se revise a profundidad.

Aztekium

No se observaron biominerales en la epidermis pero si en las otras regiones estudiadas y en todas se distinguen por tener la misma estructura, esferulitos. Gibson (1973) describe drusas con cruz de extinción en la hipodermis de *A. ritteri*. Considero que son similares a los

esferulitos hallados en este trabajo. Los esferulitos hipodérmicos distinguen a *Aztekium* de todos los otros géneros por su tamaño (62 μm), excepto con *Ferocactus echidne* con quien comparte el tamaño (57 μm). Por su parte, Anderson y Skillman (1984) y Porembsky (1996), reportaron para *A. ritteri* cristales esféricos similares a las imágenes obtenidas en para este estudio.

Coryphantha

El género *Coryphantha* no presenta biominerales en la región epidérmica. En la región hipodérmica están presentes como prismas o esferulitos, excepto en *C. macromeris* donde están ausentes. *C. macromeris* en la filogenia de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) se agrupa con *Echinomastus intertextus* y tres especies de *Escobaria* que tampoco tienen cristales hipodérmicos. De acuerdo a Vázquez-Benítez *et al.* (2016), *C. macromeris* se separa del resto de las especies de *Coryphantha* por presentar surcos incompletos en los tubérculos y tépalos fimbriados. La evidencia de ambos trabajos apoyaría la hipótesis de que *Coryphantha* no tiene un ancestro en común. En otras especies de *Coryphantha* se han registrado cristales hipodérmicos como los registros aportados por Lauterbach (1889) quien reporta la presencia de cristales debajo de la región epidérmica de *C. octacantha*. Boke (1961b) describe drusas y prismas en *C. erecta* y *C. octacantha* y en este trabajo se corroboran las formas prismáticas en la región hipodérmica en *C. erecta*, añadiendo que los biominerales hipodérmicos son prismas hexagonales y algunos agregados de prismas. Loza-Cornejo y Terrazas (2003) describieron con el nombre de esferocristales a los biominerales en *C. pallida* y *C. retusa*. Consideramos que el término hace referencia a los esferulitos hipodérmicos hallados en *Coryphantha* sp., *C. glanduligera* y *C. radians*.

En la región cortical, Lauterbach (1889) describe cristales como drusas en *C. macromeris* y posteriormente los registros de Metcalfe y Chalk (1950) consideran que las especies de *Coryphantha* (sin especificar las especies) tienen células cristalíferas y esferocristales. Frausto-Reyes *et al.* (2014) mencionan que *C. clavata* tiene agregados cristalinos de dihidrato de oxalato de calcio. En este trabajo se observaron en la región cortical y medular de *Coryphantha* sp. y *C. bumamma* agregados cristalinos y en *C. clavata*, *C. georgii*, *C. glanduligera*, *C. macromeris* y *C. radians* esferulitos, mientras que los prismas son frecuentes en *C. erecta* y *C. potosiana*. Este género muestra una alta diversidad de

estructuras, por lo que estudiar las especies restantes podría contribuir a apoyar la delimitación de sus especies.

Cumarinia

Cumarinia odorata no presenta biominerales en la región epidérmica e hipodérmica. En la región cortical y medular presenta esferulitos. No hay registros previos de biominerales en esta especie.

Echinocactus

La epidermis de las especies de *Echinocactus* carece de biominerales. De las cinco especies cuatro de ellas presentan cuerpo de sílice en la región hipodérmica. Jones y Bryant (1992) describieron para la región epidermis-hipodermis pequeños fitolitos (cuerpos de sílice) en *E. horizonthalonius*, los cuales consideran que tienen formas irregulares o como masas redondeadas. De acuerdo a sus observaciones, mencionan que estaban compuestos de sílice sin realizar ningún tipo de análisis. Los resultados tanto con luz polarizada como con EDS confirman que los biominerales son cuerpos de sílice que se presentan exclusivamente en la región hipodérmica de 4 de las 5 especies de *Echinocactus*. La excepción es *E. grusonii* que no presenta ningún tipo de biomineral en la hipodermis. Cabe resaltar que *E. grusonii* no pertenece a *Echinocactus* como evidencian las filogenias moleculares más recientes (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2013; Vargas-Luna *et al.*, 2018).

Jones y Bryant (1992) describieron biominerales en la región cortical, drusas de terminaciones cuadradas y débilmente agudas en *E. horizonthalonius*. Los esferulitos son comunes en las regiones cortical y medular del tallo de las especies de *Echinocactus*. En *E. texensis* y *E. horizonthalonius* la estructura cristalina es de dihidrato de oxalato de calcio (Hartl *et al.*, 2007; De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2020), los esferulitos no contienen terminaciones agudas en los cristalitos como sucede en las drusas. La región cortical y medular de *E. grusonii* presenta drusas y difiere del resto de los *Echinocactus*. Hartl *et al.* (2007) también identificaron diferencias de *E. grusonii* con el resto de los *Echinocactus*, en sus drusas domina el monohidrato de oxalato de calcio. Los resultados apoyan la exclusión de *E. grusonii* de *Echinocactus* por carecer de cuerpos de sílice en la región hipodérmica y esferulitos en córtex y médula.

Echinomastus

Las especies que conforman a *Echinomastus* no presentan biominerales epidérmicos. Solo *E. unguispinus* presenta esferulitos hipodérmicos, *E. intertextus* carece de biominerales. En la región cortical *E. unguispinus* presenta esferulitos mientras *E. intertextus* presenta drusas. La región medular de *E. intertextus* también presenta drusas. La filogenia de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) sugiere que *Echinomastus* no es monofilético, debido a que *E. warnockii*, *E. mariposensis* y *E. unguispinus* se encuentran más relacionados con *Sclerocactus scheeri* y *E. intertextus* se encuentra más relacionado con *Escobaria dasyacantha* y *Coryphantha macromeris*. No hay registros publicados previos de biominerales para este género. El estudio de otras especies asignadas a la fecha en *Echinomastus* permitirá apoyar una nueva circunscripción de este género.

Epithelantha

Epithelantha micromeris no presenta ningún tipo de biomineral en la región epidérmica, ni hipodérmica del tallo. En la región cortical presenta numerosos prismas por célula y en otras células de la misma región del tallo esferulitos. En la médula solo presenta varios prismas en cada una de sus células. En las muestras de biominerales estudiadas con EDS presentan silicio y titanio, una característica hasta ahora única en *Epithelantha* con respecto a otros géneros de Cacteeae. Hartl *et al.* (2007) consideran que ambos estados de hidratación están presentes en los tallos de *E. micromeris* y podrían corresponder a los dos tipos encontrados. Por lo que sugiero el uso de la microespectroscopia Raman que sería útil para identificar biominerales debido a que se puede realizar análisis en muestras muy pequeñas hasta de un micrómetro (Horiba, 2020).

Escobaria

Las especies de estudiadas de *Escobaria* no presentaron ningún tipo de biomineral en la región epidérmica e hipodérmica. En la región cortical y medular son comunes los esferulitos en *E. dasyacantha* y *E. laredoi* mientras que en *E. missouriensis* los esferulitos y prismas. No hay registros previos de biominerales para este género.

Ferocactus

En la región epidérmica ninguna especie de *Ferocactus* tiene biominerales. En la región hipodérmica de *F. flavovirens*, *F. glaucescens*, *F. haematacanthus*, *F. hamatacanthus* y *F. robustus*, no se observaron biominerales. *F. echidne* presenta prismas en la región hipodérmica y el resto de las especies y subespecies estudiadas cuerpos de sílice. Grego-Valencia *et al.* (2014) reportaron cuerpos de sílice en la hipodermis del 90 % de las especies estudiadas de *Ferocactus*, lo cual se corrobora en este estudio.

Gibson (1973) registro cristales poliédricos en la región cortical de *F. cylindraceus* (Engelm.) Orcutt y Frausto-Reyes *et al.* (2014) describen prismas en *F. latispinus*. Las observaciones realizadas en 25 especies de *Ferocactus* para la región cortical y medular muestran que los prismas y agregados de prismas son comunes; aunque en algunas especies se pueden encontrar ambas estructuras como esferulitos y prismas, pero con una dominancia de los últimos. Hartl *et al.* (2007) describen dihidratos de oxalato de calcio en *F. cylindraceus* y *F. robustus*. Frausto-Reyes *et al.* (2014) detectaron prismas y agregados de prismas de dihidrato de oxalato de calcio en la región cortical de *F. latispinus*.

Geohintonia

No presenta biominerales epidérmicos, ni hipodérmicos. Los esferulitos se encuentran únicamente en la región cortical del tallo. No hay biominerales en la región medular. No se tienen registros previos de la estructura de biominerales para el género. Hartl *et al.* (2007) caracterizan dihidratos de oxalato de calcio en los biominerales de *G. mexicana*.

Kadenicarpus

Las especies de *Kadenicarpus* no presentan biominerales en la región epidérmica. En la región hipodérmica se encuentran prismas y se confirman los registros de De la Rosa-Tilapa *et al.* (2019), quienes describieron cristales prismáticos en *K. horripilus* y *K. pseudomacrochele*. La presencia cercana al 6 % de aluminio en los biominerales de la hipodermis de *K. horripilus* sería una posible carácter que pudiera diferenciar a *Kadenicarpus* con respecto a las especies de *Turbinicarpus*, aunque se requieren estudios en un mayor número de especies para apoyar esta hipótesis. Las regiones cortical y medular

no presentan drusas. Hartl *et al.* (2007) describen monohidratos de oxalato de calcio en *K. pseudomacrochele* (Backeb.) Doweld.

Leuchtenbergia

Leuchtenbergia principis no contiene ningún biomineral en las células epidérmicas, pero en la región hipodérmica contiene esferulitos como ya había sido descrito por Lauterbach (1889) como esferocristales en *L. principis*, Vázquez-Sánchez (2012) también reportó esferocristales en la hipodermis. En la región cortical y medular se presentan esferulitos en esta especie. Hartl *et al.* (2007) caracterizan dihidrato de oxalato de calcio en *L. principis*.

Lophophora

Las especies de *Lophophora* no presentan ningún tipo de biomineral en la región epidérmica e hipodérmica. Boke y Anderson (1970) registraron células corticales con drusas. Sin embargo, en este estudio fue difícil establecer el hábito en los biominerales observados, los considere como agregados cristalinos y se presentan en la región cortical del tallo de ambas especies de *Lophophora*. Hartl *et al.* (2007) describen dihidrato de oxalato de calcio en los biominerales de *L. williamsii*.

Mammillaria

Mammillaria no tiene biominerales intracelulares en los tejidos epidérmicos, ni hipodérmicos. Se presentan cristales extracelulares en algunas especies. Este carácter había sido descrito previamente por Lüthy (1995) en *M. geminispina* como cristales cuticulares. Considero que cristales extracelulares sería el término más adecuado como lo describen Loza-Cornejo y Terrazas (2003), debido a que los biominerales se depositan en las paredes periclinales de las células epidérmicas y la cutícula y, en algunos casos, en las paredes anticlinales, como sucede en *M. tegelbergiana* y en esta última especie extracelularmente en la hipodermis.

Boke (1961a) describe agregados cristalinos como drusas para *M. longimamma* y para *M. sphaerica*. Jones y Bryant (1992) describen para *M. lasiacantha* Engelm. y *M. heyderi* masas de cristales con terminaciones cuadradas y masas alargadas de cristales con terminaciones cuadradas. Kalashnyk *et al.* (2016) reportaron para plántulas de *M. columbiana* prismas y drusas en la región cortical. Las descripciones anteriores coinciden

con los prismas encontrados en la región cortical, cabe señalar que en las especies estudiadas no se encontraron drusas, pero sí esferulitos. Hartl *et al.* (2007) describen areniscas en el córtex de *M. geminispina*, pero la muestra estudiada aquí de *M. geminispina* solo tenía esferulitos en la región cortical. En *M. albilanata*, *M. tegelbergiana* y *M. elongata* se presentan varios prismas en cada una de las células del tejido medular. *Mammillaria* tiene el mayor número de especies y deberán estudiarse un mayor número para confirmar la presencia de cristales extracelulares, así como prismas y esferulitos en las regiones cortical y medular. *M. candida* en el tejido cortical presenta células con areniscas y esferulitos. Las areniscas ya habían sido previamente reportadas por Hartl *et al.* (2007) pero no los esferulitos. En la región medular se presentan prismas de uno o más por célula, areniscas y esferulitos. Hartl *et al.* (2007) detectaron que en *M. elegans*, *M. geminispina* y *M. candida* se presentan areniscas cristalinas de monohidrato de oxalato de calcio; en *M. moelleriana* y *M. magnimamma* solo se hace mención al estado de hidratación, monohidrato y trazas de dihidrato de oxalato de calcio para la primera y dihidrato de oxalato de calcio para la segunda especie antes mencionada. López-Macías *et al.* (2019) detectaron cristales de dihidrato de oxalato de calcio en los tallos de *M. uncinata*. De la Rosa-Tilapa *et al.* (2020) detectaron también la presencia de cristales de dihidrato de oxalato de calcio en *M. melanocentra* subsp. *rubrograndis* (Repp. & A.B. Lau) D.R. Hunt y *M. sphaerica* A. Dietr. Además abren la posibilidad de estudiar la presencia de silicatos debido a que fueron identificados en el tejido hipodérmico, cortical, del cilindro vascular y medular del tallo de las especies antes mencionadas.

Neolloydia

Las especies de *Neolloydia* carecen de biominerales en la epidermis. Los biominerales se pueden encontrar o no en la región hipodérmica. Cabe destacar que de los cuatro individuos estudiados de *N. conoidea*, dos no presentan biominerales en la hipodermis, los otros dos de *N. conoidea* y *N. matehualensis* si los presentan. En la región cortical se presentan esferulitos. La región medular de las especies estudiadas son escasos los esferulitos. Hartl *et al.* (2007) identificaron monohidratos de oxalato de calcio en *N. conoidea* y dihidrato de oxalato de calcio en *N. conoidea* var. *grandiflora*.

Obregonia

Obregonia denegrii no presenta biominerales en la región epidérmica. En la región hipodérmica presenta esferulitos. En la región cortical y medular también se presentan los esferulitos. No hay registros previos de biominerales.

Ortegocactus

No se presentan biominerales en la región epidérmica, hipodérmica y medular de *Ortegocactus macdougallii*, pero si hay esferulitos presentes en la región cortical. No hay registros previos de biominerales.

Pelecyphora

Las especies de *Pelecyphora* no presentan biominerales en la región epidérmica, pero en la región hipodérmica presentan esferulitos, como los describió Boke (1959) utilizando el término “drusas esféricas” en *P. aselliformis* y *P. strobiliformis*. En la región cortical y medular en ambas especies se presentan esferulitos. Hartl *et al.* (2007) registraron dihidrato de oxalato de calcio en *P. aselliformis*.

Rapicactus

Las especies de *Rapicactus* no presentan biominerales en el tejido epidérmico. En la región hipodérmica son abundantes los esferulitos. Los biominerales habían sido descritos previamente por De la Rosa-Tilapa *et al.* (2019) como drusas concéntricas. Los esferulitos también abundan en el tejido cortical y medular de algunas especies.

Sclerocactus

Sclerocactus scheeri no presenta biominerales en el tejido epidérmico ni en el hipodérmico. El tejido cortical y medular presenta abundantes esferulitos y prismas. No hay registros previos de la presencia de biominerales en este género.

Stenocactus

En las especies de *Stenocactus* no se observaron biominerales en las células epidérmicas. En el tejido hipodérmico abundan los prismas. Los prismas también son abundantes en el tejido cortical y medular. En *S. pentacanthus* se presentan esferulitos y prismas. No hay

registros previos de la estructura de los biominerales para el género. Hartl *et al.* (2007) describen dihidrato de oxalato de calcio en *S. crispatus*.

Strombocactus

Las especies de *Strombocactus* no contienen biominerales en el tejido epidérmico. El tejido hipodérmico contiene esferulitos. Anderson y Skillman (1984) ya habían registrado biominerales en la hipodermis de *S. disciformis*, a los cuales nombraron como cristales esféricos. El tejido cortical contiene esferulitos en ambas especies. *S. disciformis* presenta esferulitos en el tejido medular, pero *S. corregidora* carece de ellos. Hartl *et al.* (2007) describen dihidrato de oxalato de calcio en *S. disciformis*.

Thelocactus

Las especies estudiadas de *Thelocactus* no presentan ningún tipo de biomineral en los tejidos epidérmico e hipodérmico. En el tejido cortical y medular del tallo se observaron esferulitos. En *T. conothelos* y *T. leucanthus* se encuentran esferulitos y prismas. Mosco y Zanovello (2000) mencionan que en los tallos de *Thelocactus* hay cristales de oxalato sin especificar la estructura ni el tejido.

Turbinicarpus

Las especies de *Turbinicarpus* no presentan biominerales en los tejidos epidérmicos. Los prismas se presentan en el tejido hipodérmico. Boke (1959) y Loza-Cornejo y Terrazas (2003) observaron prismas en la hipodermis de *T. valdezianus* y *T. schmiedickeanus*, respectivamente. De la Rosa-Tilapa *et al.* (2019) consideraron que los prismas son característicos del tejido hipodérmico de *Turbinicarpus* y en la región cortical y medular se observaron drusas, como se confirma en este trabajo. Hartl *et al.* (2007) obtienen lecturas en los biominerales con monohidrato de oxalato de calcio en *T. gielsdorfianus*, *T. schmiedickeanus* subsp. *flaviflorus* y *T. schmiedickeanus* subsp. *schwarzii* y *T. valdezianus*.

7.3 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales

El ancestro común de las especies de Cactaceae de acuerdo a la filogenia de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) parece haber tenido drusas en la región hipodérmica (Fig. 14). Carácter 3) como los linajes tempranamente divergentes de Cactaceae como *Pereskia* y el 64 % de las especies Opuntioideae (Mauseth, 2005; Mauseth y Landrum, 1997). Hartl *et al.*

(2007) consideran que en su mayoría los biominerales hipodérmicos de Opuntioideae son de monohidrato de oxalato de calcio.

En *Blossfeldia liliputana*, el grupo hermano de Cactaceae (Bárceñas *et al.*, 2011), ha perdido los biominerales hipodérmicos (Mauseth, 2006) y los ancestros de Cactaceae parece también perdieron los biominerales hipodérmicos. Dentro de Cactaceae los linajes tempranamente divergentes como *Geohintonia* carecen de biominerales hipodérmicos. En *Aztekium* se adquirió la presencia de los biominerales hipodérmicos y cabe destacar que en *A. ritteri* se presentan como esferulitos, siendo los de mayor tamaño y con la proporción más alta de calcio detectada en la tribu.

En *Astrophytum* los prismas cristalinos se caracterizan por tener proporciones bajas de magnesio, aluminio, potasio y silicio y proporción mediana de calcio. En su grupo hermano *Echinocactus* surgen como una novedad los cuerpos de sílice amorfo de tamaños medianos, con proporciones bajas de aluminio, magnesio, potasio, calcio y de una alta proporción de sílice (ver Figs. 9, 11, 13, 14, 16, 17, 19). Los biominerales hipodérmicos amorfos son un carácter que en Cactaceae que se han adquirido en dos eventos independientes en *Echinocactus* y en algunos taxa del clado *Ferocactus* como *F. cylindraceus*, *F. emoryi*, *F. fordii*, *F. gracilis*, *F. herrerae*, *F. latispinus*, *F. macrodiscus*, *F. pilosus*, *F. peninsulae*, *F. townsendianus*, *F. recurvus*, *F. viridescens* y *F. wislizenii*. En estas especies, los biominerales amorfos varían en su tamaño y en cuanto a la composición tienen proporciones bajas de aluminio, magnesio, bajas y medianas de calcio, medianas a altas de potasio y altas de sílice. Los cuerpos de sílice amorfos no se reconocen como sinapomorfia para *Ferocactus*, con base en el análisis de evolución de caracteres realizado, porque hay 6 especies de *Ferocactus* (*F. alamosanus*, *F. hamatacanthus*, *F. haematacanthus*, *F. glaucescens*, *F. robustus* y *F. flavovirens*) que no los presentan. Los taxa que se encuentran más cercanamente emparentados con *Ferocactus* como *Echinocactus grusonii*, *Leuchtenbergia*, *Glandulicactus*, *Thelocactus* y *Stenocactus* no tienen estos biominerales. Es importante resaltar que *F. echidne* es la única especie que presenta prismas cristalinos de gran tamaño en la región hipodérmica; sin embargo, los estudios de EDS muestran que contienen silicio en trazas como el resto de los *Ferocactus* con cuerpos de sílice amorfo. *Leuchtenbergia* tiene esferulitos cristalinos de tamaño promedio en la región hipodérmica, con proporciones

bajas de aluminio y magnesio y medianas de calcio. *Stenocactus* presenta prismas cristalinos de tamaño mediano a alto, los análisis de EDS indican bajas proporciones de aluminio y potasio, calcio de baja a mediana intensidad y en *S. coptogonus* únicamente presenta magnesio en alta proporción. *Glandulicactus* y *Thelocactus* carecen de biominerales hipodérmicos y *Echinomastus unguispinus* presenta esferulitos con proporciones bajas de magnesio, aluminio, potasio, y silicio.

El tamaño de los biominerales hipodérmicos se reduce en los clados más derivados como *Cochemiea*, *Coryphantha*, *Kadenicarpus*, *Obregonia*, *Turbinicarpus* y *Rapicactus*; sin embargo, en otros géneros como *Neolloydia*, *Pelecyphora* y *Strombocactus* los esferulitos tienen mayor diámetro. Las proporciones de aluminio en los esferulitos de *Rapicactus* y *Neolloydia*, los esferulitos y prismas de *Coryphantha* y los prismas de *Turbinicarpus* son bajas, mientras que en los prismas de *Kadenicarpus* se presentan con mayor intensidad. Los esferulitos de *Obregonia* y *Neolloydia* tienen valores bajos de potasio, medianos en *Kadenicarpus* y altos en *Coryphantha*. *Turbinicarpus* y *Kadenicarpus* poseen valores bajos de silicio y medianos de magnesio. Cabe destacar que en *Ariocarpus*, *Epithelantha*, *Escobaria*, *Mammillaria*, *Lophophora*, *Ortegocactus* y *Sclerocactus* los biominerales hipodérmicos se han perdido.

El ancestro común de las especies de Cactaceae de acuerdo a la filogenia de Vázquez-Sánchez *et al.* (2013) parece haber tenido drusas en la región cortical y medular. Estas drusas son un carácter plesiomórfico en la familia Cactaceae, como ocurren en *Pereskia* y *Opuntioideae* (Mauseth, 2005; Mauseth y Landrum, 1997). Hartl *et al.* (2007) encontraron que en el tallo de Pereskioideae, Maihuenioideae y Opuntioideae hay un patrón a depositar en mayor proporción los monohidratos de oxalato de calcio y en trazas estructuras de dihidrato de oxalato de calcio. *Blossfeldia*, taxón hermano de Cactaceae, carece de biominerales corticales y medulares (Mauseth, 2006). Cabe destacar que en Cactaceae las drusas no son dominantes en la región cortical, se presentan cuatro veces en forma independiente en *Echinocactus grusonii*, *Echinomastus intertextus*, *Kadenicarpus* y *Turbinicarpus*. Los esferulitos son la forma más común dentro de la tribu y se presentan *Geohintonia* y *Aztekium*, taxa tempranamente diversificados en la tribu. Es decir, los esferulitos es la forma ancestral de biominerales cristalinos de la tribu Cactaceae. De acuerdo

a Hartl *et al.* (2007) se depositan los esferulitos con la estructura de dihidrato de oxalato de calcio. Los prismas y agregados de prismas aparecen cuatro veces en forma independiente, siendo comunes en algunas especies de *Coryphantha*, en *Ferocactus*, *Mammillaria* y *Stenocactus*. La evidencia apunta a que se depositen como prismas de dihidrato de oxalato de calcio (Hartl *et al.*, 2007). Los agregados cristalinos se presentan exclusivamente en la región cortical en *Lophophora*, *Glandulicactus* y algunas especies de *Coryphantha* y *Mammillaria*.

7.4 Composición de los biominerales en Cacteeae

Con base en las observaciones en microscopia de luz, el oxalato de calcio se encuentra en la mayoría de los individuos de la tribu Cacteeae. La presencia de otros elementos distintos al carbono, oxígeno y calcio, como el aluminio, el estroncio, el níquel, el magnesio, el manganeso, el hierro y el potasio pudiera ser explicado por la propiedad que tiene la molécula de oxalato para unirse con una gran variedad de iones metálicos (Piro y Baran, 2018). Al-Rais *et al.* (1971) demostraron en sus experimentos con *Beta vulgaris* que la molécula de oxalato se puede unir a otros metales alcalinotérreos como el bario, el estroncio y el magnesio. Así se forman sales de oxalato de estroncio, oxalato de magnesio u oxalato de bario, probablemente con el fin de eliminar el ácido oxálico y el exceso de metales, los cuales serían tóxicos para las células vegetales (Al-Rais *et al.*, 1971). Las especies de la tribu Cacteeae requieren ser evaluadas con difracción de rayos X, para conocer la estructura cristalográfica de los biominerales tanto del tejido hipodérmico como del tejido cortical; un caso específico sería *Kadenicarpus horripilus*. En esta especie, los porcentajes de aluminio se elevan hasta el 6 % en promedio en la composición, por lo que es relevante ya que tiene una capacidad distinta (con respecto del resto de las especies estudiadas) de almacenar este elemento en sus biominerales hipodérmicos. En el ámbito de la cristalografía sería más preciso determinar la estructura cristalina de estos biominerales para conocer si se deposita como un óxido de aluminio o como un oxalato de aluminio.

Ma y Takahashi (2002) caracterizando el contenido de silicio en distintas especies que crecían dentro de jardines botánicos notaron que había plantas acumuladoras de este elemento, plantas con menos acumulación o las que simplemente no lo acumulaban y

consideraron que el caso del silicio no dependía del suelo donde crecieran sino de la capacidad de las plantas para retener ese elemento. Se ha demostrado que las plantas acumulan ácido silícico del agua del suelo a través de proteínas transmembrana con poros selectivos, que pertenecen a una subfamilia específica de plantas de las acuaporinas llamadas proteínas intrínsecas de membrana similares a la nodulina 26 (NIPs; Grégoire *et al.*, 2012; Trembath-Reichert *et al.*, 2015). El ácido silícico se mueve a través del xilema y se deposita en diferentes órganos vegetales, en linajes tempranamente divergentes de plantas como Selaginellaceae, Equisetaceae, Marattiaceae, y Osmundaceae, coníferas, monocotiledóneas y en menor medida en Eudicotiledóneas, en forma de cuerpos de sílice. La presencia de silicio es una característica que ha perdurado por al menos 400 millones de años y se ha desarrollado en eventos independientes (Trembath-Reichert *et al.*, 2015). En el caso de las especies de *Echinocactus* y *Ferocactus* la acumulación de cuerpos de sílice pudiera ser explicada porque ambos géneros tienen alguna de estas acuaporinas, que permitieran la entrada de ácido silícico y posterior acumulación de cuerpos de sílice en la hipodermis. Se requieren más estudios para evaluar los procesos de acumulación de sílice en las especies de *Echinocactus* y *Ferocactus*.

7.5 Función de los biominerales epidérmicos e hipodérmicos

Los biominerales que se encuentran en la epidermis e hipodermis de Cactaceae pudieran tener una relación entre la forma en como incide la radiación solar en los tallos de las especies, debido a la gran abundancia. Las especies de *Mammillaria* que tienen biominerales extracelulares pudieran acumularlos para reflejar la luz. Porembski (1996) consideró que los cristales de oxalato de calcio que presenta *Aztekium ritteri*, tienen funciones como regulación de la temperatura y protegen los tejidos fotosintéticos de la radiación solar que incide en tallos, aunque esta característica no ha sido demostrada experimentalmente. Kuo-Huang *et al.* (2007) encontraron que la posición de las drusas en las células se altera en respuesta al crecimiento de *Peperomia* bajo distintas condiciones de luz. De acuerdo a estos autores, las drusas actúan como estructuras que dispersan la radiación en bajas condiciones de luz y cuando la luz es alta, las drusas dentro de las células se mueven para proteger de fotodaño al parénquima en empalizada. Gal *et al.* (2012a) encontraron que los oxalatos de calcio presentes en las células epidérmicas pueden

funcionar como dispersores de luz hacia el tejido fotosintético e igual que el estudio anterior proteger a los tejidos fotosintéticos de daño por el calor excesivo y la radiación solar.

Korth *et al.* (2006) muestran micrografías electrónicas de las piezas bucales de la larva de *Spodoptera exigua* que indican que los cristales prismáticos de las hojas de *Medicago truncatula* actúan como abrasivos físicos durante la alimentación. Los prismas y agregados prismas de los géneros en Cactaceae podrían servir también como una defensa mecánica contra la herbivoría, sin embargo no hay estudios que avalen esta hipótesis.

En el caso de los cuerpos de sílice y debido a su abundancia en las especies estudiadas pudieran ser estructuras que prevengan el daño causado por la radiación UV y de esta manera evitar la fotoinhibición como lo demostraron (Pierantoni *et al.*, 2017) para las hojas de Okra (*Abelmoschus esculentus*). En Cactaceae los cuerpos de sílice fueron propuestos como un mecanismo de defensa contra larvas de insectos (Gibson y Nobel, 1986). En ambos casos no se han probado estas hipótesis.

Si los biominerales actúan como un mecanismo para dispersar la luz, la explicación que se le atribuiría a la pérdida de biominerales sería la presencia de otros mecanismos para evitar la radiación solar, como la presencia de una cutícula gruesa (225 μm) como ocurre en *Ariocarpus fissuratus* (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003) o las de 30 μm de grosor de *F. flavovirens*, *F. hamatacanthus* (Grego-Valencia *et al.*, 2014) en comparación con las cutículas de *Turbinicarpus* miden 3-5 μm en promedio en espesor (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003) y todas las especies del género presentan biominerales hipodérmicos (De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2019). Otro mecanismo puede ser la acumulación de pectina en forma de papilas como sucede en las especies de *Lophophora* (Boke y Anderson, 1970; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003) o la presencia de paredes primarias periclinales y anticlinales muy engrosadas tanto en la región epidérmica e hipodérmica en algunas especies de *Mammillaria* (observación personal).

7.6 Función de los biominerales corticales y medulares

La presencia de biominerales en ambos tejidos pudiera ser producto de la acumulación y el deshecho celular en las vacuolas producto del metabolismo (Franceschi y Horner, 1980) debido a su abundancia en las regiones más maduras de las plantas en las especies de Cactaceae. Otra hipótesis de la presencia de abundantes biominerales en ambas regiones,

sería la acumulación de calcio y carbono para los periodos de “inanición de las células” por ausencia de difusión de CO₂ debido al estrés hídrico en Cactaceae, como fue propuesto por Tooulakou *et al.* (2016), sin embargo se requieren estudios que corroboren esta explicación.

La dominancia de estructuras de dihidrato de oxalato de calcio en la tribu Cactaceae (Hartl *et al.*, 2007) se podría deber a que esta estructura permite el flujo de moléculas de agua a través de los “canales zeolíticos” (Petit *et al.*, 2018), es decir en la estructura cristalina habría moléculas de agua almacenada, que en conjunto al agua ya almacenada en la vacuola sería un reservorio extra de agua en los tejidos para los periodos de mayor sequía.

8. CONCLUSIONES

Los biominerales en la tribu Cactaceae son abundantes, pero hay especificidad entre biominerales y las células que los acumulan, de acuerdo con los registros de biominerales previos y los generados en este trabajo. Se considera que el desarrollo de los biominerales no es un evento aleatorio, existe suficiente evidencia en la literatura acerca de que su formación está regulada genéticamente, por lo que no dudo que en las especies de Cactaceae suceda el mismo evento ya que la estructura cristalina y el hábito se conserva en la mayoría de las especies de algunos géneros como en *Kadenicarpus*, *Leuchtenbergia*, *Pelecypora*, *Rapicactus*, *Stenocactus*, *Strombocactus* y *Turbinicarpus* y en otros géneros como *Coryphantha* aunque faltan especies por muestrear para verificarla presencia de estos biominerales. Por esta razón considero que los biominerales tienen valor en la sistemática dependiendo del tejido donde se depositen. En cuanto a la composición, los biominerales dominantes son los oxalatos de calcio, seguidos de los cuerpos de sílice. Los hábitos cristalinos dominantes en el oxalato de calcio son los esferulitos, los prismas y los agregados de prismas, siendo los menos dominantes las drusas, los agregados cristalinos, las areniscas extracelulares y las areniscas intracelulares. La condición ancestral dentro de los biominerales hipodérmicos en Cactaceae parece haber sido las drusas de monohidrato de oxalato de calcio. De acuerdo con los datos de trabajos previamente publicados y la estructura de los biominerales observados en este trabajo, el dihidrato de oxalato de calcio es dominante en la mayoría de los géneros de Cactaceae. La condición ancestral dentro de Cactaceae son esferulitos de dihidrato de oxalato de calcio, la más derivada sería la disminución del tamaño de los biominerales o su pérdida en el tejido hipodérmico.

LITERATURA CITADA

- Al-Rais, A.H., Myers, A., Watson, L., 1971. The isolation and properties of oxalate crystals from plants. *Ann. Bot.* 35, 1213–1218. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084555>
- Anderson, E.F., 1986. A revision of the genus *Neolloydia* B. & R. (Cactaceae). *Bradleya* 4, 1–28. <https://doi.org/10.25223/brad.n4.1986.a1>
- Anderson, E.F., Boke, N.H., 1969. The genus *Pelecyphora* (Cactaceae): resolution of a controversy. *Am. J. Bot.* 56, 314–326. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1969.tb07538.x>
- Anderson, E.F., Skillman, S.M., 1984. A Comparison of *Aztekium* and *Strombocactus* (Cactaceae). *Syst. Bot.* 9, 42. <https://doi.org/10.2307/2418405>
- Arias, S., Terrazas, T., 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia* 58, 197–216. [https://doi.org/10.1663/0007-196X\(2006\)58\[197:ACDGPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0007-196X(2006)58[197:ACDGPC]2.0.CO;2)
- Arias, S., Terrazas, T., Cameron, K., 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Syst. Bot.* 28, 547–557. <https://doi.org/10.1043/02-17.1>
- Arnott, H.J., 1982. Three systems of biomineralization in plants with comments on the associated organic matrix, en: *Biological Mineralization and Demineralization*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 199–218. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68574-3_10
- Arnott, H.J., 1966. Studies of calcification in plants, en: Fleisch, H., Blackwood, H.J.J., Owen, M. (Eds.), *Calcified Tissues 1965: Proceedings of the Third European Symposium on Calcified Tissues*. Springer Berlin Heidelberg: Germany, Berlin Heidelberg, pp. 152–157. https://doi.org/10.1007/978-3-642-49802-2_29
- Arnott, H.J., Pautard, F.G.E., 1970. Calcification in plants, en: *Biological Calcification: Cellular and Molecular Aspects*. Springer US, Boston, MA, pp. 375–446. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8485-4_8
- Bailey, I.W., 1961. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae III. Form and distribution of crystals in *Pereskia*, *Pereskopsis*, and *Quiabentia*. *J. Arnold Arbor.* 42, 334–340.
- Bárcenas-Argüello, M.L., del Carmen Gutiérrez-Castorena, M., Terrazas, T., López-Mata, L., 2010. Rock-soil preferences of three *Cephalocereus* (Cactaceae) species of tropical dry forests. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 74, 1374–1382. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0310>
- Bárcenas-Argüello, M.L., Gutiérrez-Castorena, M.C. de. C., Terrazas, T., 2015. The polymorphic weddellite crystals in three species of *Cephalocereus* (Cactaceae). *Micron* 77, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2015.05.014>
- Bárcenas, R.T., Yesson, C., Hawkins, J.A., 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27, 470–489. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00350.x>
- Bauer, P., Elbaum, R., Weiss, I.M., 2011. Calcium and silicon mineralization in land plants: Transport, structure and function. *Plant Sci.* 180, 746–756. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.01.019>

- Boke, N.H., 1961a. Structure and development of the shoot in *Dolicothele*. *Am. J. Bot.* 48, 316–321. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1961.tb11644.x>
- Boke, N.H., 1961b. Areole dimorphism in *Coryphantha*. *Am. J. Bot.* 48, 593–603. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1961.tb11686.x>
- Boke, N.H., 1960. Anatomy and development in *Solisia*. *Am. J. Bot.* 47, 59–65. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1960.tb07095.x>
- Boke, N.H., 1959. Endomorphic and ectomorphic characters in *Pelecyphora* and *Encephalocarpus*. *Am. J. Bot.* 46, 197–209. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1959.tb07004.x>
- Boke, N.H., Anderson, E.F., 1970. Structure, Development, and Taxonomy in the Genus *Lophophora*. *Am. J. Bot.* 57, 569. <https://doi.org/10.2307/2441055>
- Butterworth, C.A., Cota-Sanchez, J.H., Wallace, R.S., 2002. Molecular systematics of tribe cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): A phylogeny based on rpl16 intron sequence variation. *Syst. Bot.* 27, 257–270. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.2.257>
- Carlquist, S., 2001. Comparative Wood Anatomy, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04578-7>
- Cheavin, W.H.S., 1938. The crystals and cystolites found in plant cells. Part 1: crystals. *Microscope* 2, 155–158.
- Cheng, B.T., 1982. Some significant functions of silicon to higher plants. *J. Plant Nutr.* 5, 1345–1353. <https://doi.org/10.1080/01904168209363068>
- Conde, L.F., 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62, 425–473.
- De la Rosa-Tilapa, A., Maceda, A., Terrazas, T., 2020. Characterization of Biominerals in Cacteeae Species by FTIR. *Crystals* 10, 432. <https://doi.org/10.3390/cryst10060432>
- De la Rosa-Tilapa, A., Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., 2019. Stem anatomy of *Turbinicarpus s.l.* (Cacteeae, Cactaceae) and its contribution to systematics. *Plant Biosyst. - An Int. J. Deal. with all Asp. Plant Biol.* 153, 600–609. <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1527791>
- Dutton, M. V., Evans, C.S., 1996. Oxalate production by fungi: its role in pathogenicity and ecology in the soil environment. *Can. J. Microbiol.* 42, 881–895. <https://doi.org/10.1139/m96-114>
- Franceschi, V.R., 1989. Calcium oxalate formation is a rapid and reversible process in *Lemna minor* L. *Protoplasma* 148, 130–137. <https://doi.org/10.1007/BF02079332>
- Franceschi, V.R., 1984. Developmental features of calcium oxalate crystal sand deposition in *Beta vulgaris* L. leaves. *Protoplasma* 120, 216–223. <https://doi.org/10.1007/BF01282602>
- Franceschi, V.R., Horner, H.T., 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* 46, 361–427. <https://doi.org/10.1007/BF02860532>
- Franceschi, V.R., Nakata, P.A., 2005. Calcium oxalate in plants: Formation and Function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56, 41–71. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144106>
- Frausto-Reyes, C., Loza-Cornejo, S., Terrazas, T., de la Luz Miranda-Beltrán, M., Aparicio-Fernández, X., López-Macías, B.M., Morales-Martínez, S.E., Ortiz-Morales, M., 2014. Raman

- spectroscopy study of calcium oxalate extracted from cacti stems. *Appl. Spectrosc.* 68, 1260–1265. <https://doi.org/10.1366/14-07485>
- Frey-Wyssling, A., 1981. Crystallography of the two hydrates of crystalline calcium oxalate in plants. *Am. J. Bot.* 68, 130. <https://doi.org/10.2307/2443000>
- Fuentes-Pérez, M., Terrazas, T., Arias, S., 2009. Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae) de México. *Polibotánica* 89–102.
- Gal, A., Brumfeld, V., Weiner, S., Addadi, L., Oron, D., 2012a. Certain biominerals in leaves function as light scatterers. *Adv. Mater.* 24, OP77–OP83. <https://doi.org/10.1002/adma.201104548>
- Gal, A., Hirsch, A., Siegel, S., Li, C., Aichmayer, B., Politi, Y., Fratzl, P., Weiner, S., Addadi, L., 2012b. Plant cystoliths: A complex functional biocomposite of four distinct silica and amorphous calcium carbonate phases. *Chem. - A Eur. J.* 18, 10262–10270. <https://doi.org/10.1002/chem.201201111>
- Gibson, A.C., 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5, 29. <https://doi.org/10.2307/2989678>
- Gibson, A.C., Horak, K.E., 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65, 999. <https://doi.org/10.2307/2398781>
- Gibson, A.C., Nobel, P.S., 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press.
- Grego-Valencia, D., Terrazas, T., Vázquez-Sánchez, M., Arias, S., 2014. Ferocactus (Cactaceae) epidermis: its systematic value. *J. Torrey Bot. Soc.* 141, 313–325. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-1-00023.1>
- Grégoire, C., Rémus-Borel, W., Vivancos, J., Labbé, C., Belzile, F., Bélanger, R.R., 2012. Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive plant *Equisetum arvense*. *Plant J.* 72, 320–330. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05082.x>
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis Palaeontologia Electronica. *Palaeontol. Electron.* 4, 1–9.
- Hartl, W.P., Barbier, B., Klapper, H.M., Barthlott, W., 2003. Dimorphism of calcium oxalate crystals in stem tissues of Rhipsalideae (Cactaceae) - a contribution to the systematics and taxonomy of the tribe. *Bot. Jahrbücher für Syst. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 124, 287–302. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2003/0124-0287>
- Hartl, W.P., Klapper, H., Barbier, B., Ensikat, H.J., Dronskowski, R., Müller, P., Ostendorp, G., Tye, A., Bauer, R., Barthlott, W., 2007. Diversity of calcium oxalate crystals in Cactaceae. *Can. J. Bot.* 85, 501–517. <https://doi.org/10.1139/B07-046>
- Hernandez-Hernandez, T., Hernandez, H.M., De-Nova, J.A., Puente, R., Eguiarte, L.E., Magallon, S., 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *Am. J. Bot.* 98, 44–61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000129>
- Horiba, 2020. Raman is used for microscopic analysis [WWW Document]. What is Raman Spectrosc. URL https://www.horiba.com/en_en/raman-imaging-and-spectroscopy/ (acceso 9.11.20).
- Horner, H.T.J., Wagner, B.L., 1995. Calcium oxalate formation in higher plants, en: Khan, S.R. (Ed.),

Calcium Oxalate in Biological Systems. CRC Press, Boca Ratón, FLA, pp. 53–72.

- Hunt, D.R., Taylor, N.P., Charles, G., 2006. The New Cactus Lexicon. DH Books, UK.
- Hunt, J.W., Dean, A.P., Webster, R.E., Johnson, G.N., Ennos, A.R., 2008. A novel mechanism by which silica defends grasses against herbivory. *Ann. Bot.* 102, 653–656. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn130>
- Ilarslan, H., 2001. Calcium oxalate crystals in developing seeds of soybean. *Ann. Bot.* 88, 243–257. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1453>
- Jáuregui Zúñiga, D., 2005. Estudios de las biomineralización del oxalato de calcio en plantas superiores. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Jones, J.G., Bryant, V.M., 1992. Phytolith taxonomy in selected species of texas cacti, en: *Phytolith Systematics*. Springer US, Boston, MA, pp. 215–238. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1155-1_11
- Kalashnyk, H., Nuzhyna, N., Gaidarzhly, M., 2016. Anatomical and morphological features of seedlings of some Cactoideae Eaton (Cactaceae Juss.) species. *Acta Agrobot.* 69. <https://doi.org/10.5586/aa.1697>
- Korth, K.L., Doege, S.J., Park, S.-H., Goggin, F.L., Wang, Q., Gomez, S.K., Liu, G., Jia, L., Nakata, P.A., 2006. *Medicago truncatula* mutants demonstrate the role of plant calcium oxalate crystals as an effective defense against chewing insects. *Plant Physiol.* 141, 188–195. <https://doi.org/10.1104/pp.106.076737>
- Kumar, V., Irfan, M., Datta, A., 2019. Manipulation of oxalate metabolism in plants for improving food quality and productivity. *Phytochemistry* 158, 103–109. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2018.10.029>
- Kuo-Huang, L.-L., Ku, M., Franceschi, V., 2007. Correlations between calcium oxalate crystals and photosynthetic activities in palisade cells of shade-adapted *Peperomia glabella*. *Bot. Stud.* 48, 155–164.
- Lauterbach, C., 1889. Untersuchungen über bau und entwicklung der sekretbehälter bei den cacteen, unter berücksichtigung der allgemeinen anatomischen verhältnisse der letzteren. Druck v. Gebr. Gotthelft.
- López-Macías, B.M., Morales-Martínez, S.E., Loza-Cornejo, S., Reyes, C.F., Terrazas, T., Patakfalvi, R.J., Ortiz-Morales, M., Miranda-Beltrán, M. de la L., 2019. Variability and composition of calcium oxalate crystals in embryos-seedlings-adult plants of the globose cacti *Mammillaria uncinata*. *Micron* 125, 102731. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2019.102731>
- Lowenstam, H., 1981. Minerals formed by organisms. *Science* (80-). 211, 1126–1131. <https://doi.org/10.1126/science.7008198>
- Loza-Cornejo, S., Aparicio-Fernández, X., Patakfalvi, R.J., Rosas-Saito, G.H., 2017. Caracteres anatómicos y fitoquímicos del tallo y raíz de *Mammillaria uncinata* (Cactaceae). *Acta Bot. Mex.* 21–38. <https://doi.org/10.21829/abm120.2017.1159>
- Loza-Cornejo, S., Terrazas, T., 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *J. Plant Res.* 116, 27–35. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0066-2>

- Loza-Cornejo, S., Terrazas, T., 1996. Stem and root anatomy of two species of *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) of northeast Mexico. *Bot. Sci.* 59, 13–23. <https://doi.org/10.17129/botsci.1502>
- Lüthy, J.M., 1995. Taxonomische untersuchung der gattung *Mammillaria* Haw. Universität Bern. Bern, Suiza.
- Ma, J.F., Takahashi, E., 2002. Silicon-accumulating plants in the plant kingdom, en: *Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan*. Elsevier, pp. 63–71. <https://doi.org/10.1016/B978-044451166-9/50005-1>
- Maddison, W.P., Maddison, D.R., 2019. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61.
- Mauseth, J.D., 2006. *Blossfeldia* lacks cortical bundles and persistent epidermis; is it basal within Cactoideae?. *Bradleya* 24, 73–82. <https://doi.org/10.25223/brad.n24.2006.a7>
- Mauseth, J.D., 2005. Anatomical features, other than wood, in subfamily opuntioideae (cactaceae). *Haseltonia* 2005, 113–125. [https://doi.org/10.2985/1070-0048\(2005\)11\[113:AFOTWI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2985/1070-0048(2005)11[113:AFOTWI]2.0.CO;2)
- Mauseth, J.D., 1980. Release of whole cells of *Nopalea* (Cactaceae) into secretory canals. *Bot. Gaz.* 141, 15–18. <https://doi.org/10.1086/337116>
- Mauseth, J.D., Landrum, J. V., 1997. Relictual vegetative anatomical characters in Cactaceae: the genus *Pereskia*. *J. Plant Res.* 110, 55–64. <https://doi.org/10.1007/BF02506843>
- Mauseth, J.D., Terrazas, T., Loza-Cornejo, S., 1998. Anatomy of relictual members of Subfamily Cactoideae, IOS Group 1a (Cactaceae). *Bradleya* 16, 31–43. <https://doi.org/10.25223/brad.n16.1998.a5>
- McNair, J.B., 1932. The interrelation between substances in plants: essential oils and resins, cyanogen and oxalate. *Am. J. Bot.* 19, 255–272. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1932.tb09649.x>
- Metcalfe, C.R., Chalk, L., 1950. Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy, with notes on economic uses. Oxford: Clarendon Press.
- Möbius, M., 1885. Sphärokrystalle von kalkoxalat bei cacteen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 3, 178–182. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1885.tb04247.x>
- Monje, P. V., Baran, E.J., 2004. Complex biomineralization pattern in cactaceae. *J. Plant Physiol.* 161, 121–123. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01049>
- Monje, P. V., Baran, E.J., 2002. Characterization of calcium oxalates generated as biominerals in cacti. *Plant Physiol.* 128, 707–713. <https://doi.org/10.1104/pp.010630>
- Monje, P. V., Baran, E.J., 2000. First evidences of the bioaccumulation of α -quartz in cactaceae. *J. Plant Physiol.* 157, 457–460. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(00\)80032-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80032-2)
- Monje, P. V., Baran, E.J., 1997. On the formation of whewellite in the cactaceae species *Opuntia microdasys*. *Zeitschrift fur Naturforsch. Sect. C - J. Biosci.* 52, 267–269. <https://doi.org/10.1515/znc-1997-3-421>
- Mosco, A., Zanovello, C., 2000. A phenetic analysis of the genus *Thelocactus*. *Bradleya* 18, 45–70.

<https://doi.org/10.25223/brad.n18.2000.a6>

- Nawaz, M.A., Zakharenko, A.M., Zemchenko, I.V., Haider, M.S., Ali, M.A., Imtiaz, M., Chung, G., Tsatsakis, A., Sun, S., Golokhvast, K.S., 2019. Phytolith formation in plants: from soil to cell. *Plants* 8, 249. <https://doi.org/10.3390/plants8080249>
- Neumann, K., Strömberg, C.A.E., Ball, T., Albert, R.M., Vrydaghs, L., Cummings, L.S., 2019. International code for phytolith nomenclature (ICPN) 2.0. *Ann. Bot.* 124, 189–199. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz064>
- Pentecost, A., 1980. Calcification in plants, en: Bourne, G.H., Danielli, J.F. (Eds.), *International Review of Cytology*. Academic Press, pp. 1–27. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)61897-5](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)61897-5)
- Petit, I., Belletti, G.D., Debroise, T., Llansola-Portoles, M.J., Lucas, I.T., Leroy, C., Bonhomme, C., Bonhomme-Coury, L., Bazin, D., Daudon, M., Letavernier, E., Haymann, J.P., Frochot, V., Babonneau, F., Quaino, P., Tielens, F., 2018. Vibrational signatures of calcium oxalate polyhydrates. *ChemistrySelect* 3, 8801–8812. <https://doi.org/10.1002/slct.201801611>
- Pierantoni, M., Tenne, R., Brumfeld, V., Kiss, V., Oron, D., Addadi, L., Weiner, S., 2017. Plants and light manipulation: the integrated mineral system in okra leaves. *Adv. Sci.* 4, 1600416. <https://doi.org/10.1002/advs.201600416>
- Piro, O.E., Baran, E.J., 2018. Crystal chemistry of organic minerals – salts of organic acids: the synthetic approach. *Crystallogr. Rev.* 24, 149–175. <https://doi.org/10.1080/0889311X.2018.1445239>
- Porembski, S., 1996. Functional morphology of *Aztekium ritteri* (Cactaceae). *Bot. Acta* 109, 167–171. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00557.x>
- R studio Team, 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc.
- Sahebi, M., Hanafi, M.M., Siti Nor Akmar, A., Rafii, M.Y., Azizi, P., Tengoua, F.F., Nurul Mayzaitul Azwa, J., Shabanimofrad, M., 2015. Importance of silicon and mechanisms of biosilica Formation in Plants. *Biomed Res. Int.* 2015, 1–16. <https://doi.org/10.1155/2015/396010>
- Sanders, D., Pelloux, J., Brownlee, C., Harper, J.F., 2002. Calcium at the crossroads of signaling. *Plant Cell* 14, S401–S417. <https://doi.org/10.1105/tpc.002899>
- Sangster, A.G., Hodson, M.J., Tubb, H.J., 2001. Chapter 5 Silicon deposition in higher plants. pp. 85–113. [https://doi.org/10.1016/S0928-3420\(01\)80009-4](https://doi.org/10.1016/S0928-3420(01)80009-4)
- SAS Institute, 2004. SAS user's guide: statistics.
- Setoguchi, H., Okazaki, M., Suga, S., 1989. Calcification in higher plants with special reference to cystoliths, en: *Origin, Evolution, and Modern Aspects of Biomineralization in Plants and Animals*. Springer US, Boston, MA, pp. 409–418. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-6114-6_32
- Sharma, R., Kumar, V., Kumar, R., 2019. Distribution of phytoliths in plants: a review. *Geol. Ecol. Landscapes* 3, 123–148. <https://doi.org/10.1080/24749508.2018.1522838>
- Shtukenberg, A.G., Punin, Y.O., Gunn, E., Kahr, B., 2012. Spherulites. *Chem. Rev.* 112, 1805–1838. <https://doi.org/10.1021/cr200297f>

- Skinner, H.C.W., 2005. Biominerals. *Mineral. Mag.* 69, 621–641.
<https://doi.org/10.1180/0026461056950275>
- Skinner, H.C.W., Jahren, A.H., 2007. Biomineralization, en: Holland, H.D., Turekian, K.K.B.T.-T. on G. (Eds.), *Treatise on Geochemistry*. Elsevier, Pergamon: Netherlands, pp. 1–69.
<https://doi.org/10.1016/B0-08-043751-6/08128-7>
- Terrazas, T., Arias, S., 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot. Rev.* 68, 444–473. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0444:CSAITS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0444:CSAITS]2.0.CO;2)
- Terrazas, T., Loza-Cornejo, S., Arreola-Nava, H.J., 2005. Anatomía caulinar de las especies del género *Stenocereus* (Cactaceae). *Acta Botánica Venez.* 28, 321–336.
- Thomas, A., 2009. Biomimetic growth and morphology control of calcium oxalates. Technische Universität Dresden.
- Tooulakou, G., Giannopoulos, A., Nikolopoulos, D., Bresta, P., Dotsika, E., Orkoula, M.G., Kontoyiannis, C.G., Fasseas, C., Liakopoulos, G., Klapa, M.I., Karabourniotis, G., 2016. “Alarm photosynthesis”: calcium oxalate crystals as an internal CO₂ source in plants. *Plant Physiol.* pp.00111.2016. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00111>
- Trembath-Reichert, E., Wilson, J.P., McGlynn, S.E., Fischer, W.W., 2015. Four hundred million years of silica biomineralization in land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 5449–5454.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1500289112>
- Tsutsui, O., Sakamoto, R., Obayashi, M., Yamakawa, S., Handa, T., Nishio-Hamane, D., Matsuda, I., 2016. Light and SEM observation of opal phytoliths in the mulberry leaf. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 218, 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.11.006>
- Vargas-Luna, M.D., Hernández-Ledesma, P., Majure, L.C., Puente-Martínez, R., Hernández Macías, H.M., Bárcenas Luna, R.T., 2018. Splitting *Echinocactus*: morphological and molecular evidence support the recognition of *Homalocephala* as a distinct genus in the Cactaceae. *PhytoKeys* 111, 31–59.
- Vázquez-Benítez, B., Arias, S., Cervantes-Sandoval, A., 2016. Variación morfológica de *Coryphantha* (Cactaceae): un enfoque multivariado. *Acta botánica Mex.* 116, 21–47.
- Vázquez-Sánchez, M., 2012. Evolución del xilema secundario y de la forma de crecimiento en Cactaceae (Cactaceae). Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Vázquez-Sánchez, M., Sánchez, D., Terrazas, T., De La Rosa-Tilapa, A., Arias, S., 2019. Polyphyly of the iconic cactus genus *Turbinicarpus* (Cactaceae) and its generic circumscription. *Bot. J. Linn. Soc.* 190, 405–420. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz027>
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., Arias, S., 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cactaceae (Cactaceae, Cactoideae). *Bot. Sci.* 90, 97. <https://doi.org/10.17129/botsoci.477>
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., Arias, S., Ochoterena, H., 2013. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe Cactaceae (Cactaceae). *Syst. Biodivers.* 11, 103–116.
<https://doi.org/10.1080/14772000.2013.775191>
- Volk, G.M., Lynch-Holm, V.J., Kostman, T.A., Goss, L.J., Franceschi, V.R., 2002. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant*

Biol. 4, 34–45. <https://doi.org/10.1055/s-2002-20434>

Walter, W.G., Khanna, P.N., 1972. Chemistry of the aroids I. *Dieffenbachia seguine*, *amoena* and *picta*. *Econ. Bot.* 26, 364–372. <https://doi.org/10.1007/BF02860707>

Webb, M.A., 1999. Cell-mediated crystallization of calcium oxalate in plants. *Plant Cell* 11, 751–761. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.4.751>

Wedepohl, H.K., 1995. The composition of the continental crust. *Geochim. Cosmochim. Acta* 59, 1217–1232. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(95\)00038-2](https://doi.org/10.1016/0016-7037(95)00038-2)

Yoshida, S., Ohnishi, Y., Kitagishi, K., 1962. Histochemistry of silicon in rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* 8, 1–5. <https://doi.org/10.1080/00380768.1962.10430982>

Apéndice 1. Especies estudiadas de la tribu Cacteeae. CG = Charles Glass, TT = Teresa Terrazas, SA = Salvador Arias, UG = Ulises Guzmán, JE = Jerónimo Reyes, OZ= Omar Zorzano, HSM = Hernando Sánchez Mejorada, HJ = Hilda Julieta Arreola-Nava, JMC= Jean Marc Chalet, SL = Sofía Loza-Cornejo, JB-UNAM: Muestra del jardín botánico del instituto de biología. ; ES: Esferulitos; AGC: Agregados cristalinos; CS: Cuerpos de sílice; PR: Prismas y agregados de prismas; - : Sin biominerales.

| N COLECTA | Genero | Especie | Epidermis | Hipodermis | Córtex | Médula |
|-----------------------|---------------------|--|-----------|------------|---------|---------|
| TT902 | <i>Acharagma</i> | <i>Acharagma aguirreanum</i> (Glass & R.A.Foster) Glass | - | - | PR-ES | PR-ES |
| CG6443 | | <i>Acharagma roseanum</i> (Boed.) E. F. Anderson | - | - | PR-ES | PR-ES |
| TT857, TT879, TT836 | <i>Ariocarpus</i> | <i>Ariocarpus fissuratus</i> (Engelm.) K.Schum. | - | - | ES | - |
| SA1704 | | <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> (Lem.) K.Schum. | - | - | ES | - |
| SA1976, TT847 | | <i>Ariocarpus retusus</i> Scheidw. | - | - | PR-ES | PR-ES |
| SA1867 | | <i>Ariocarpus scaphirostris</i> Boed. | - | - | ES | - |
| SA1993 | | <i>Ariocarpus retusus</i> subsp. <i>trigonus</i> (F.A.C.Weber) E.F.Anderson & W.A.Fitz Maur. | - | - | PR-ES | ES |
| TT825, TT852, TT846 | <i>Astrophytum</i> | <i>Astrophytum asterias</i> (Zucc.) Lem. | - | PR | ES | - |
| TT892 | | <i>Astrophytum capricorne</i> (A.Dietr.) Britton & Rose | - | PR | ES | ES |
| SA1862 | | <i>Astrophytum caput-medusae</i> D.R.Hunt | - | PR | PR | - |
| SA1730 | | <i>Astrophytum myriostigma</i> Lem. | - | PR | ES | ES |
| SA1699 | | <i>Astrophytum ornatum</i> (DC.) Britton & Rose | - | PR | PR-ES | PR-ES |
| TT915 | | <i>Astrophytum sp.</i> | - | PR | ES | ES |
| SA1868 | <i>Aztekium</i> | <i>Aztekium ritteri</i> (Boed.) Boed. | - | ES | ES | ES |
| SA1287 | <i>Cochemia</i> | <i>Cochemia halei</i> (Brandege) Walton | - | ES | ES | - |
| SA1862 | | <i>Cochemia pondii</i> Walton | - | ES | ES | - |
| SA1824 | | <i>Cochemia posegeri</i> Britton & Rose | - | ES | ES | ES |
| SL01, TT801 | <i>Coryphantha</i> | <i>Coryphantha bumamma</i> (Ehrenb.) Britton & Rose | - | PR | AGC | AGC |
| JB-UNAM | | <i>Coryphantha calipensis</i> Bravo ex Arias, U.Guzmán & S.Gama | | ES | AGC | - |
| SA1705, SA1690 | | <i>Coryphantha clavata</i> (Scheidw.) Backeb. | - | PR | ES | ES |
| SL04 | | <i>Coryphantha cornifera</i> (DC.) Lem. | - | PR | - | - |
| SA1684 | | <i>Coryphantha erecta</i> (Lem. ex Pfeiff.) Lem. | - | PR | PR | PR |
| TT886 | | <i>Coryphantha georgii</i> Boed. | - | PR | ES | ES |
| TT834, TT824 | | <i>Coryphantha glanduligera</i> (Otto & A.Dietr.) Lem. | - | ES | ES | - |
| SA1775, SA1788 | | <i>Coryphantha macromeris</i> (Engelm.) Britton & Rose | - | - | ES | ES |
| UG2771 | | <i>Coryphantha potosiana</i> (Jacobi) Glass & R.A.Foster ex Rowley | - | PR | PR | PR |
| TT877, TT841B, TT819 | | <i>Coryphantha radians</i> Kuntze | - | ES | ES | - |
| TT891 | | <i>Coryphantha sp.</i> | - | ES | AGC | AGC |
| JE5940 | <i>Cumarinia</i> | <i>Cumarinia odorata</i> (Boed.) Buxb. | - | - | ES | ES |
| JZ Ortega s.n. | <i>Echinocactus</i> | <i>Echinocactus grusonii</i> Hildm. | - | - | DR | DR |
| SA1691, SA1872, TT859 | | <i>Echinocactus horizonthalonium</i> Lem. | - | CS | PR - ES | PR - ES |
| SA1791 | | <i>Echinocactus parryi</i> Engelm. | - | CS | PR - ES | PR-ES |
| SA1679, SA1973, TT880 | | <i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto | - | CS | ES | ES |
| SA1866, TT851 | | <i>Echinocactus texensis</i> Hopffer | - | CS | ES | - |

| | | | | | | |
|---------------------|-----------------------|--|---|----|--------|--------|
| SA2032 | <i>Echinomastus</i> | <i>Echinomastus intertextus</i> (Engelm.) Britton & Rose | - | - | DR | DR |
| TT905 | | <i>Echinomastus mariposensis</i> Hester | - | - | ES | - |
| SA1902 | | <i>Echinomastus unguispinus</i> (Engelm.) Britton & Rose | - | ES | ES | - |
| SA2089 | | <i>Echinomastus warnockii</i> (Benson) Glass & R.A.Foster | - | - | ES | - |
| TT896, TT898 | <i>Epithelantha</i> | <i>Epithelantha micromeris</i> (Engelm.) F.A.C.Weber ex Britton & Rose | - | - | ES, PR | PR, - |
| SA1955 | <i>Escobaria</i> | <i>Escobaria dasyacantha</i> (Engelm.) Britton & Rose | - | - | ES | ES |
| SA1951 | | <i>Escobaria laredoi</i> (Glass & R.A.Foster) N.P.Taylor | - | - | ES | ES |
| SA1945 | | <i>Escobaria missouriensis</i> (Sweet) D.R.Hunt | - | - | PR-ES | PR-ES |
| SA1846 | <i>Ferocactus</i> | <i>Ferocactus alamosanus</i> (Britton & Rose) Britton & Rose | - | - | PR | - |
| SA1816 | | <i>Ferocactus chrysacanthus</i> subsp. <i>grandiflorus</i> (G.E.Linds.) N.P.Taylor | - | CS | PR | - |
| SA1808 | | <i>Ferocactus cylindraceus</i> (Engelm.) Orcutt | - | CS | PR | PR |
| SA1812 | | <i>Ferocactus cylindraceus</i> subsp. <i>tortulispinus</i> (H.E.Gates) N.P.Taylor | - | CS | PR | PR |
| SA1694, SA1682 | | <i>Ferocactus echidne</i> (DC.) Britton & Rose | - | PR | PR | PR |
| SA2022, SA2013 | | <i>Ferocactus emoryi</i> (Engelm.) Orcutt | - | CS | PR, ES | PR, ES |
| SA1920 | | <i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton & Rose | - | - | PR, ES | PR, ES |
| SA1809 | | <i>Ferocactus fordii</i> (Orcutt) Britton & Rose | - | CS | PR | - |
| SA1701 | | <i>Ferocactus glaucescens</i> (DC.) Britton & Rose | - | - | PR | PR |
| SA1810 | | <i>Ferocactus gracilis</i> H.E.Gates | - | CS | PR | PR |
| SA1796 | | <i>Ferocactus haematacanthus</i> (Monv. ex Salm-Dyck) Bravo ex Backeb. & F.M.Knuth | - | - | PR | PR |
| TT839, TT828, TT821 | | <i>Ferocactus hamatacanthus</i> (Muehlenpf.) Britton & Rose | - | - | PR, ES | PR, ES |
| SA1671, SA1675 | | <i>Ferocactus hystrix</i> (DC.) G.E.Linds. | - | CS | PR, ES | PR, ES |
| SA1673 | | <i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose | - | CS | PR | PR |
| SA1798 | | <i>Ferocactus macrodiscus</i> (Mart.) Britton & Rose | - | CS | - | - |
| SA1817, SA1821 | | <i>Ferocactus peninsulæ</i> (A.A.Weber) Britton & Rose | - | CS | PR | PR |
| TT827, TT890 | | <i>Ferocactus pilosus</i> (Galeotti ex Salm-Dyck) Werderm. | - | CS | PR, ES | PR |
| SA1822 | | <i>Ferocactus emoryi</i> subsp. <i>rectispinus</i> (Engelm.) N.P.Taylor | - | CS | PR | - |
| SA1797, SA1794 | | <i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Borg | - | CS | PR, ES | PR |
| HJ1179 | | <i>Ferocactus alamosanus</i> subsp. <i>reppenhagenii</i> (G.Unger) N.P.Taylor | - | CS | PR | - |
| SA1795 | | <i>Ferocactus robustus</i> (Karw. ex Pfeiff.) Britton & Rose | - | - | PR | - |
| SA1825, SA1826 | | <i>Ferocactus peninsulæ</i> var. <i>townsendianus</i> (Britton & Rose) N.P.Taylor | - | CS | PR | - PR |
| SA1801, SA1802 | | <i>Ferocactus viridescens</i> (Nutt. ex Torr. & A.Gray) Britton & Rose | - | CS | PR | - |
| SA1833 | | <i>Ferocactus herrerae</i> J.G.Ortega | - | CS | PR | - |
| SA2027 | | <i>Ferocactus wislizeni</i> (Engelm.) Britton & Rose | - | CS | PR | PR |
| JE6215 | <i>Geohintonia</i> | <i>Geohintonia mexicana</i> Glass & W.A.Fitz Maur. | - | - | ES | - |
| SA1688 | <i>Glandulicactus</i> | <i>Glandulicactus crassihamatus</i> (A.A.Weber) Backeb. | - | - | AGC | - |

| | | | | | | |
|--------------------------------------|-----------------------|---|-----|--------|-----------------|-----------------|
| SA1899 | | <i>Glandulicactus uncinatus</i> (Galeotti ex Pfeiff.) Backeb. | - | - | AGC | AGC |
| JMC204 | <i>Kadenicarpus</i> | <i>Kadenicarpus horripilus</i> (Lem.) Vázquez-Sánchez | - | PR | DR | DR |
| OZ239 | | <i>Kadenicarpus pseudomacrolele</i> subsp. <i>minimus</i> (Gerhart Frank) Vázquez-Sánchez | - | PR | DR | DR |
| HSM3826 | <i>Leuchtenbergia</i> | <i>Leuchtenbergia principis</i> Hook. | - | ES | PR-ES | PR-ES |
| SA1698 | <i>Lophophora</i> | <i>Lophophora diffussa</i> (Croizat) Bravo | - | - | AGC | - |
| SA1849 | | <i>Lophophora williamsii</i> (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult. | - | - | AGC | - |
| TT816 | <i>Mammillaria</i> | <i>Mammillaria albilanata</i> Backeb. | ARE | ARE | ES, PR | ES |
| SA1641 | | <i>Mammillaria tegelbergiana</i> H.E. Gates ex G.E. Linds. | ARE | ARE | ES, PR | ES, PR |
| SA1759 | | <i>Mammillaria bombycina</i> Quehl | - | - | PR | - |
| SA1612 | | <i>Mammillaria voburnensis</i> subsp. <i>collinsii</i> (Britton & Rose) U. Guzmán | ARE | - | PR | - |
| TT885 | | <i>Mammillaria candida</i> Scheidw. | - | - | AR, ES | PR, AR, ES |
| SA1676 | | <i>Mammillaria compressa</i> DC. | ARE | - | PR-ES | ES |
| SA1756 | | <i>Mammillaria densispina</i> (J.M. Coult.) Orcutt | - | - | PR | PR |
| SA1697 | | <i>Mammillaria elongata</i> DC. | - | - | ES, PR | ES |
| TT840, TT878 | | <i>Mammillaria formosa</i> Galeotti ex Scheidw. | - | - | ES | ES |
| SA1703 | | <i>Mammillaria geminispina</i> Haw. | - | - | ES | - |
| TT911, TT897, TT849, TT829, SA1764 | | <i>Mammillaria heyderi</i> Muehlenp. | - | - | - , AGC, PR, ES | - , AGC, PR, ES |
| TT809, TT788, TT812 | | <i>Mammillaria karwinskiana</i> Mart. | ARE | - | PR | PR |
| TT907 | | <i>Mammillaria lenta</i> K. Brandegees | - | - | AGC | - |
| SA1693 | | <i>Mammillaria magnimamma</i> Haw. | - | - | PR-ES | ES |
| SA1979 | | <i>Mammillaria picta</i> Meinsh. | - | - | AGC | AGC |
| SA1670 | | <i>Mammillaria polythele</i> Mart. | ARE | - | PR | PR |
| TT825 | | <i>Mammillaria pseudocrucigera</i> R.T. Craig | - | - | PR | PR |
| SA1886 | | <i>Mammillaria scrippsiana</i> (Britton & Rose) Orcutt | - | - | AGC | - |
| SA1692 | | <i>Mammillaria sp.</i> | - | - | - | - |
| SA1687 | | <i>Mammillaria uncinata</i> Zucc. ex Pfeiff. | - | - | PR | PR |
| TT887 | | <i>Mammillaria zephyranthoides</i> Scheidw. | - | - | PR | PR |
| SA1702, SA1974, SA1695, TT875, TT901 | <i>Neolloydia</i> | <i>Neolloydia conoidea</i> (DC.) Britton & Rose | - | - , ES | ES | - , ES |
| TT826 | | <i>Neolloydia matehualensis</i> Backeb. | - | ES | ES | - |
| HSM3670, SA1989 | <i>Obregonia</i> | <i>Obregonia denegrii</i> Frič | - | ES | ES | ES |
| SA492 | <i>Ortegocactus</i> | <i>Ortegocactus mcdougalli</i> Alexander | - | - | ES | - |
| SA2907 | <i>Pelecypora</i> | <i>Pelecypora asselliformis</i> Ehrenb. | - | ES | ES | ES |
| UG837 | | <i>Pelecypora strobiliformis</i> Frič & Schelle | - | ES | ES | ES |
| SA1852, SA1854 | <i>Rapicactus</i> | <i>Rapicactus beguinii</i> (N.P.Taylor) Lüthy | - | ES | ES | ES |
| OZ143 | | <i>Rapicactus beguinii</i> subsp. <i>hintoniorum</i> (A.Hofer) Lüthy | - | ES | ES | ES |
| JE6226 | | <i>Rapicactus booleanus</i> (G.S.Hinton) | - | ES | ES | - |
| UG1445, OZ333 | | <i>Rapicactus mandrágora</i> (Frič ex A.Berger) Buxb. & Oehme | - | ES | ES | ES |
| JE4670 | | <i>Rapicactus subterraneus</i> (Backeb.) Buxb. & Oehme | - | ES | - | - |

| | | | | | | |
|------------------------|----------------------|--|---|----|-----------|-----------|
| OZ90 | | <i>Rapicactus zaragosae</i> (Glass & R.A.Foster) D.Donati | - | ES | - | - |
| TT848, TT903, TT1863 | <i>Sclerocactus</i> | <i>Sclerocactus scheeri</i> (Salm-Dyck) N.P. Taylor | - | - | PR-ES | - , PR-ES |
| TT930 | <i>Stenocactus</i> | <i>Stenocactus crispatus</i> (DC.) A. Berger ex A.W. Hill | - | PR | PR | - |
| SA1758 | | <i>Stenocactus dichroacanthus</i> (Mart.) A. Berger ex Backeb. & F.M. Knuth | - | PR | PR | PR |
| SA1760 | | <i>Stenocactus heteracanthus</i> (Muehlenpf.) A. Berger ex A.W. Hill | - | PR | - | - |
| TT858, TT817 | | <i>Stenocactus pentacanthus</i> (Lem.) A. Berger ex A.W. Hill | - | PR | PR, PR-ES | PR, PR-ES |
| TT835 | | <i>Stenocactus phyllacanthus</i> (Mart.) A. Berger ex A.W. Hill | - | PR | PR | PR |
| SA1630, ES338 | <i>Strombocactus</i> | <i>Strombocactus corregidarae</i> S.Arias & E.Sánchez | - | ES | ES | - |
| SA1738 | | <i>Strombocactus disciformis</i> (DC.) Britton & Rose | - | ES | ES | ES |
| SA1851, TT895 | <i>Thelocactus</i> | <i>Thelocactus bicolor</i> (Galeotti) Britton & Rose | - | - | ES | ES |
| TT844, 833 | | <i>Thelocactus conothenos</i> (Regel & L. Klein) F.M. Knuth | - | - | PR, ES | PR, ES |
| SA81 | | <i>Thelocactus hastifer</i> (Werderm. & Boed.) F.M. Knuth | - | - | ES | - |
| SA1898 | | <i>Thelocactus heterochromus</i> (F.A.C. Weber) Oosten | - | - | ES | - |
| SA1940, TT883 | | <i>Thelocactus hexaedrophorus</i> (Lem.) Britton & Rose | - | - | ES | ES |
| SA1681 | | <i>Thelocactus leucacanthus</i> (Zucc. ex Pfeiff.) Britton & Rose | - | - | PR-ES | PR-ES |
| JMC243 | | <i>Thelocactus macdowellii</i> (Rebut ex Quehl) W.T. Marshall | - | - | PR-ES | PR-ES |
| SA1948 | | <i>Thelocactus rinconensis</i> subsp. <i>hintonii</i> Lüthy | - | - | ES | ES |
| SA1856 | | <i>helocactus setispinus</i> (Engelm.) E.F. Anderson | - | - | ES | ES |
| TT842 | | <i>Thelocactus tulensis</i> (Poselger) Britton & Rose | - | - | ES | - |
| AGL24 | <i>Turbinacarpus</i> | <i>Turbinacarpus alonsoi</i> Glass & S. Arias | - | PR | DR | - |
| JE6168 | | <i>Turbinacarpus gielsdorfianus</i> (Werderm.) John & Riha | - | PR | - | - |
| OZ199 | | <i>Turbinacarpus graminispinus</i> Matusz., Myšák & Jiruše | - | PR | - | - |
| JE4280 | | <i>Turbinacarpus hoferi</i> Lüthy & A.B. Lau | - | PR | DR | - |
| OZ120 | | <i>Turbinacarpus jauernigii</i> G. Frank | - | PR | DR | - |
| RTC17392, TT888, TT882 | | <i>Turbinacarpus knuthianus</i> (Boed.) John & Riha | - | PR | DR | - , DR |
| TCG4003 | | <i>Turbinacarpus lophophoroides</i> (Werderm.) Buxb. & Backeb | - | PR | DR | - |
| JE6172 | | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>macrochele</i> (Werderm.) N.P. Taylor | - | PR | DR | DR |
| OZ15 | | <i>Turbinacarpus macrochele</i> subsp. <i>frailensis</i> Lechner & Jantschgi | - | PR | - | - |
| JB-UNAM | | <i>Turbinacarpus pseudopectinatus</i> (Backeb.) Glass & R.A. Foster | - | PR | - | - |
| JE6056 | | <i>Turbinacarpus rioverdensis</i> G. Frank | - | PR | DR | - |
| JE5934 | | <i>Turbinacarpus roseiflorus</i> Backeb. | - | PR | - | - |
| OZ262 | | <i>Turbinacarpus saueri</i> (Boed.) John & Riha | - | PR | DR | - |
| TCG01001 | | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> (Boed.) Buxb. & Backeb. | - | PR | DR | - |
| TCG1101 | | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>andersonii</i> Mosco | - | PR | DR | DR |
| OZ30 | | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>bonatzii</i> (G. Frank) Panar. | - | PR | - | - |

| | | | | | |
|----------------|--|---|----|----|----|
| JE5910 | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>flaviflorus</i> (G. Frank & A.B. Lau) Glass & R.A. Foster | - | PR | DR | - |
| OZ80 | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>gracilis</i> (Glass & R.A. Foster) Glass | - | PR | - | - |
| HSM3621 | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>klinkerianus</i> (Backeb. & W. Jacobsen) Glass & R.A. Foster | - | PR | DR | - |
| TT820 | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>schwarzii</i> | - | PR | DR | DR |
| TT832 | <i>Turbinacarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>schwarzii</i> (Shurly) N.P. Taylor | - | PR | DR | DR |
| SA1853 | <i>Turbinacarpus valdezianus</i> (Møller) Glass & R.A. Foster | - | PR | DR | DR |
| JE5462 | <i>Turbinacarpus viereckii</i> (Werderm.) John & Riha | - | PR | DR | - |
| JE4263 | <i>Turbinacarpus viereckii</i> subsp. <i>major</i> (Glass & R.A. Foster) Glass | - | PR | DR | DR |

Apéndice 2. Hábito de los biominerales por géneros estudiados

| Hábito | Epidermis | | Hipodermis | | Córtex | | Médula | |
|---|--------------------|-------------|---|---|--|--|---|--|
| | Genero | No. De taxa | Género | No. De taxa | Género | No. De taxa | Género | No. De taxa |
| Areniscas extracelulares | <i>Mammillaria</i> | 6/18 | <i>Mammillaria</i> | 1/18 | - | - | - | - |
| Areniscas intracelulares | - | - | - | - | <i>Mammillaria</i> | 1/19 | <i>Mammillaria</i> | 1/19 |
| Cuerpos de sílice | - | - | <i>Echinocactus</i> <i>Ferocactus</i> | 4/5 19/25 | - | - | - | - |
| Esferulitos | - | - | <i>Aztekium</i> <i>Cochemiea</i> <i>Coryphantha</i> <i>Echinomastus</i> <i>Leuchtembergia</i> <i>Neolloydia</i> <i>Obregonia</i> <i>Peleciphora</i> <i>Rapicactus</i> <i>Obregonia</i> <i>Peleciphora</i> <i>Strombocactus</i> | 1/1 3/3 3/10 1/2 1/1 2/2 1/1 2/2 6/6 1/1 2/2 1/1 | <i>Ariocarpus</i> <i>Astrophytum</i> <i>Aztekium</i> <i>Cochemiea</i> <i>Coryphantha</i> <i>Cumarinia</i> <i>Echinocactus</i> <i>Echinomastus</i> <i>Epithelantha</i> <i>Escobaria</i> <i>Ferocactus</i> <i>Geohintonia</i> <i>Mammillaria</i> <i>Neolloydia</i> <i>Obregonia</i> <i>Peleciphora</i> <i>Rapicactus</i> <i>Stenocactus</i> <i>Strombocactus</i> <i>Thelocactus</i> | 5/5 4/5 1/1 3/3 5/11 1/1 3/5 1/2 1/1 2/3 1/21 1/1 4/19 2/2 1/1 2/2 4/6 1/5 1/1 7/10 | <i>Astrophytum</i> <i>Ariocarpus</i> <i>Cochemiea</i> <i>Coryphantha</i> <i>Cumarinia</i> <i>Echinocactus</i> <i>Epithelantha</i> <i>Escobaria</i> <i>Mammillaria</i> <i>Neolloydia</i> <i>Obregonia</i> <i>Peleciphora</i> <i>Rapicactus</i> <i>Strombocactus</i> <i>Thelocactus</i> | 2/5 1/5 1/3 3/11 1/1 1/5 1/1 2/3 9/19 1/2 1/1 2/2 3/6 1/2 4/10 |
| Drusas | - | - | - | - | <i>Echinocactus</i> <i>Echinomastus</i> <i>Kadenicarpus</i> <i>Turbinicarpus</i> | 1/5 1/2 2/2 17/24 | <i>Echinocactus</i> <i>Echinomastus</i> <i>Kadenicarpus</i> <i>Turbinicarpus</i> | 1/5 1/2 2/2 7/24 |
| Prismas y agregados de prismas | - | - | <i>Astrophytum</i> <i>Coryphantha</i> <i>Ferocactus</i> <i>Kadenicarpus</i> <i>Stenocactus</i> <i>Turbinicarpus</i> | 5/5 6/11 1/21 2/2 5/5 24/24 | <i>Astrophytum</i> <i>Coryphantha</i> <i>Epithelantha</i> <i>Ferocactus</i> <i>Mammillaria</i> <i>Stenocactus</i> | 1/4 3/11 1/1 18/25 10/19 1/1 4/6 | <i>Coryphantha</i> <i>Epithelantha</i> <i>Ferocactus</i> <i>Mammillaria</i> <i>Stenocactus</i> | 3/11 1/1 12/25 7/19 3/5 |
| Esferulitos y prismas | | | | | <i>Achargama</i> <i>Ariocarpus</i> <i>Echinocactus</i> <i>Escobaria</i> <i>Ferocactus</i> <i>Leuchtembergia</i> <i>Mammillaria</i> <i>Sclerocactus</i> <i>Thelocactus</i> | 2/2 2/5 3/5 1/3 6/25 1/1 3/19 1/2 3/10 | <i>Achargama</i> <i>Ariocarpus</i> <i>Echinocactus</i> <i>Escobaria</i> <i>Ferocactus</i> <i>Mammillaria</i> <i>Sclerocactus</i> <i>Thelocactus</i> | 2/2 1/5 3/5 1/3 4/25 1/19 1/1 3/10 |
| Numerosos prismas intracelulares | | | | | <i>Mammillaria</i> <i>Epithelantha</i> | 3/19 1/1 | <i>Mammillaria</i> <i>Epithelantha</i> | 2/19 1/1 |
| Agregados cristalinos | | | | | <i>Coryphantha</i> <i>Glandulicactus</i> <i>Lophophora</i> <i>Mammillaria</i> | 2/11 2/2 2/2 4/19 | <i>Coryphantha</i> <i>Glandulicactus</i> <i>Mammillaria</i> | 2/11 1/2 2/19 |
| Total | 6 <i>taxa</i> | | | 91 <i>taxa</i> | | 141 <i>taxa</i> | | 94 <i>taxa</i> |

Apéndice 3. Mediciones de los biominerales por tejido de estudiado.

| GÉNERO | Hipodermis | | | | Córtex | | | | Médula | | | |
|---|------------|-------------------------------------|-----------------|---------------|--------|-------------------------------------|-----------------|-----------------|--------|-------------------------------------|-----------------|-----------------|
| | n | Promedio y desviación estándar (µm) | Valor mín. (µm) | Val máx. (µm) | n | Promedio y desviación estándar (µm) | Valor mín. (µm) | Valor máx. (µm) | n | Promedio y desviación estándar (µm) | Valor mín. (µm) | Valor máx. (µm) |
| <i>Acharagma</i> | | - | | | 44 | 167.66 ± 59.74 | 82.09 | 302.3 | 34 | 151.10 ± 65.81 | 68.44 | 323.27 |
| <i>Ariocarpus</i> | | - | | | 132 | 140.63 ± 78.48 | 24.59 | 441.418 | 38 | 117.70 ± 44.09 | 49.54 | 70.83 |
| <i>Astrophytum</i> | 338 | 40.53 ± 14.25 | 13.43 | 75.36 | 247 | 137.36 ± 69.39 | 26.36 | 373.89 | 132 | 212.78 ± 79.65 | 70.83 | 473.52 |
| <i>Aztekium</i> | 48 | 62 ± 15.04 | 32.38 | 110.69 | 47 | 77.45 ± 21.15 | 36.89 | 137.64 | 6 | 91.26 ± 21.72 | 53.26 | 119.03 |
| <i>Cochemiea</i> | 39 | 36.48 ± 6.18 | 25.43 | 48.9 | 34 | 67.81 ± 18.53 | 20.86 | 106.94 | 3 | 82.62 ± 20.21 | 63.01 | 103.4 |
| <i>Coryphantha</i> | 519 | 30.59 ± 10.5 | 5.53 | 72.41 | 530 | 129.57 ± 52.82 | 39.8 | 351.31 | 299 | 130.92 ± 58.28 | 33.99 | 418.19 |
| <i>Cumarinia</i> | - | - | - | - | 4 | 176.93 ± 41.61 | 122.44 | 219.48 | - | - | - | - |
| <i>Echinocactus</i> | 797 | 11.13 ± 3.39 | 2.60 | 24.56 | 372 | 111.2 ± 49.72 | 13.85 | 347.15 | 172 | 97.51 ± 38.26 | 42.44 | 250.49 |
| <i>Epithelantha</i> | - | - | - | - | 9 | 208.40 ± 95.84 | 43.33 | 373.61 | - | - | - | - |
| <i>Escobaria</i> | | | | | 146 | 149.04 ± 96.76 | 38.5 | 455.69 | 184 | 144.75 ± 79.06 | 29.73 | 373.61 |
| <i>Ferocactus</i> (oxalato de calcio) | 47 | 56.66 ± 9.95 | 38.01 | 78.8 | 34 | 126.75 ± 33.64 | 70.21 | 189.04 | 28 | 89.1 ± 20.02 | 49 | 127.79 |
| <i>Ferocactus</i> (cuerpos de sílice y oxalato de calcio) | 1547 | 12.34 ± 3.67 | 2.91 | 27.71 | 845 | 135.28 ± 54.22 | 40.60 | 341.26 | 330 | 150.03 ± 55.36 | 31.56 | 315 |
| <i>Geohintonia</i> | | - | | | 15 | 83.42 ± 22.76 | 48.68 | 122.19 | | - | | |
| <i>Glandulicactus</i> | | - | | | 56 | 88.71 ± 25.26 | 41.63 | 157.23 | | - | | |
| <i>Kadenicarpus</i> | 162 | 26.88 ± 6.05 | 13.03 | 49.28 | 166 | 32.22 ± 9.47 | 14.04 | 58.59 | 51 | 31.47 ± 7.01 | 17.54 | 52.94 |
| <i>Leuchtembergia</i> | 92 | 47.7 ± 9.1 | 33.73 | 78.49 | 22 | 186.89 ± 68.76 | 86.04 | 315.78 | | - | | |
| <i>Lophophora</i> | | - | | | 53 | 129.53 ± 47.76 | 61.52 | 302.41 | | - | | |
| <i>Mammillaria</i> | | - | | | 446 | 154.59 ± 74.52 | 26.75 | 468.69 | 23 | 146.21 ± 66.84 | 64.95 | 304.82 |
| <i>Neolloydia</i> | 125 | 54.13 ± 12.8 | 30.32 | 85.77 | 42 | 141.19 ± 71.56 | 52.79 | 338.63 | 29 | 142.54 ± 44.2 | 57.18 | 228.30 |
| <i>Obregonia</i> | 126 | 43.92 ± 9.69 | 23.1 | 71.75 | 63 | 113.37 ± 38.04 | 55.36 | 215.02 | 33 | 152.51 ± 47.14 | 64.73 | 279.29 |
| <i>Pelecyphora</i> | 45 | 52.33 ± 10.76 | 25.17 | 74.64 | 80 | 58.84 ± 18.94 | 29.28 | 123.39 | 56 | 74.01 ± 16.66 | 44.07 | 108.69 |
| <i>Rapicactus</i> | 152 | 31.1 ± 11.69 | 12.02 | 71.17 | 43 | 115.65 ± 35.50 | 58.3 | 184.1 | 37 | 116.35 ± 31.87 | 46.93 | 198.32 |
| <i>Sclerocactus</i> | | - | | | 39 | 116.05 ± 35.01 | 65.56 | 177.98 | | - | | |
| <i>Stenocactus</i> | 147 | 46.99 ± 13.97 | 27.41 | 110.83 | 38 | 58.29 ± 11.32 | 36.87 | 91.22 | | - | | |
| <i>Strombocactus</i> | 52 | 55.15 ± 10.33 | 36.22 | 75.94 | 33 | 189.58 ± 48.78 | 80.87 | 328.23 | | - | | |
| <i>Thelocactus</i> | | - | | | 101 | 152.78 ± 76.82 | 59.98 | 422.43 | 76 | 168.63 ± 69.10 | 73.61 | 365.29 |
| <i>Turbincarpus</i> | 485 | 32.22 ± 9.96 | 11.61 | 77.02 | 381 | 62.17 ± 30.92 | 19.9 | 197.98 | 35 | 59.54 ± 24.75 | 35.96 | 134.23 |

Apéndice 4. Caracteres y estados de carácter

| Caracteres | Estados de carácter |
|---|---|
| 1. Biomineral cristalino en células hipodérmicas | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 2. Biomineral amorfo en células hipodérmicas | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 3. Hábito de los biominerales hipodérmicos | (0) Ausencia (1) Agregados cristalinos (2) Areniscas (3) Cuerpos (4) Esferulitos (5) Drusas (6) Prismas |
| 4. Tamaño de los biominerales hipodérmicos cristalinos | Continuos |
| 5. Tamaño de los biominerales hipodérmicos amorfos | Continuos |
| 6. Magnesio en los biominerales hipodérmicos | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 7. Porcentaje de magnesio en los biominerales hipodérmicos | Continuos |
| 8. Aluminio en los biominerales hipodérmicos | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 9. Porcentaje de aluminio en los biominerales hipodérmicos | Continuos |
| 10. Silicio en los biominerales hipodérmicos | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 11. Porcentaje de silicio en los biominerales hipodérmicos | Continuos |
| 12. Potasio en los biominerales hipodérmicos | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 13. Porcentaje de potasio en los biominerales hipodérmicos | Continuos |
| 14. Calcio en los biominerales hipodérmicos | (0) Ausencia (1) Presencia |

| | |
|--|---|
| 15. Porcentaje de calcio en los biominales hipodérmicos | Continuos |
| 16. Biominales en las células corticales | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 17. Hábito de los biominales en las células del tejido cortical | (0) Ausencia (1) Agregados cristalinos (2) Areniscas (3) Cuerpos (4) Esferulitos (5) Drusas (6) Prismas |
| 18. Biominales en las células de la médula | (0) Ausencia (1) Presencia |
| 19. Hábito de los biominales en las células del tejido medular | (0) Ausencia (1) Agregados cristalinos (2) Areniscas (3) Cuerpos (4) Esferulitos (5) Drusas (6) Prismas |