

Informe final* del Proyecto L074
Filogenia de las cactáceas columnares (Pachycereeae) con base en caracteres anatómico-morfológicos

Responsable: Dra. Teresa Terrazas Salgado
Institución: Colegio de Postgraduados
Instituto de Recursos Naturales
Especialidad en Botánica
Dirección: Carretera México-Texcoco Km 36.5 Montecillo, Texcoco, Mex, 56230 , México
Correo electrónico: winchi@colpos.colpos.mx
Teléfono/Fax: Tel/Fax: 01(595)4 2873
Fecha de inicio: Diciembre 15, 1997
Fecha de término: Marzo 7, 2000
Principales resultados: Base de datos, Informe final, Hojas de cálculo
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Terrazas Salgado, T. 2000. Filogenia de las cactáceas columnares (Pachycereeae) con base en caracteres anatómico-morfológicos. Colegio de Postgraduados. Instituto de Recursos Naturales. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L074.** México, D.F.

Resumen:

La tribu Pachycereeae sensu Barthlott y Hunt contiene 10 géneros y 60 especies. El mayor número de especies de esta tribu son endémicas a México, además de ser elementos dominantes de algunas comunidades vegetales del país. La tribu fue dividida por Gibson y Horak en dos subtribus con base en caracteres anatómicos, morfológicos y fitoquímicos, no obstante la monofilia de algunos géneros se ha cuestionado en trabajos más recientes. Por otra parte un análisis riguroso (cladístico) con base en caracteres anatómicos y morfológicos no se ha realizado y la información existente a la fecha es parcial y difícil de re-analizarse, en especial para los caracteres anatómicos. Con base en lo anterior se plantea analizar la información anatómica-morfológica de los miembros de este tribu a través del método de cladismo. Este proyecto pretende con base en colectas de campo: 1) generar información anivel anatómico para las especies de Pachycereeae y 2) generar/sintetizar información ya disponible de los caracteres morfológicos para las especies de dicha tribu y con ambos conjuntos de postular hipótesis de relaciones filogenéticas.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

FILOGENIA DE LAS CACTACEAS COLUMNARES (PACHYCEREEAE) CON BASE EN CARACTERES ANATOMICO-MORFOLOGICOS

Informe técnico final
Proyecto L074

Teresa Terrazas Salgado, Ph.D.
Programa de Botánica, Instituto de Recursos Naturales,
Colegio de Postgraduados
Km 35.5 Cam México-Texcoco,
Montecillo, Estado de México 56230
Tel (595)2-02-00, ext. 1331
FAX (595)2-02-47

Resumen

La tribu Pachycereeae sensu Barthlott y Hunt contiene diez géneros y cerca de 60 especies. El mayor número de especies de esta tribu es endémico a México, además de ser elementos dominantes de algunas comunidades vegetales del país. Se estudio la anatomía de los tejidos primarios y secundarios del tallo de los diez géneros de Pachycereeae. Algunos caracteres se reportan por primera vez para la tribu como son la peridermis bidireccional, los cuerpos de sílice en el xilema, las células perforadas de los radios y los haces anfibasales de la médula. También se presentan las descripciones anatómicas genéricas. Un análisis de parsimonia se realizó con base en caracteres anatómicos, algunos morfológicos y dos químicos. El árbol de consenso estricto recupera cuatro grupos monofiléticos. Uno de ellos es el clado *Stenocereus* formado por sus especies y las especies de *Rathbunia*, excepto por *S. eichlamii*. Sus sinapomorfias son la presencia de cuerpos de sílice en las células epidérmicas e hipodérmicas. El grupo de especies con aréolas color café-rojizo forman un grupo monofilético. Un segundo clado incluye a las especies de *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus* y *Carnegiea*. Los cuales no se recuperan como monofiléticos. El análisis de parsimonia, muestra la necesidad de incorporar un mayor número de caracteres y realizar análisis por separado para cada grupo monofilético.

Palabras clave: anatomía-sistemática, filogenia, Pachycereeae, Cactoideae, Cactaceae.

Abstract

The tribe Pachycereeae sensu Barthlott and Hunt contains ten genera and nearly 60 species. Most species of this tribe are endemic to Mexico, besides being dominant elements

of several Mexican plant communities. We study the anatomy of stem primary and secondary tissues of the ten genera of Pachycereae. Some characters are reported for the first time, such as bidirectional periderm, silica bodies in xylem, perforated rays cells, and antrivasal vascular bundles in the pith. Also anatomical generic descriptions are presented. A parsimony analysis was also carried out based on anatomical, few morphological, and two chemical characters. The strict consensus tree recovers four monophyletic groups. One of them is the *Stenocereus* Clade formed by all species of this genus and the two species de *Rathbunia*, except for *S. eichlamii*. Its synapomorphies are the presence of silica bodies in epidermal and hypodermal cells. The group of species with brown areoles conforms a monophyletic group. A second Glade includes the species of *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, and *Carnegiea*. These genera unrecover as monophyletic. The parsimony analysis shows the need to incorporate a larger number of characters and to carry out other analysis for each monophyletic group.

Key words: systematic anatomy, phylogeny, Pachycereae, Cactoideae, Cactaceae.

Introducción

Las cactáceas son uno de los grupos vegetales más exitosos en México, debido a su gran diversidad y alto número de endemismo a nivel genérico y específico. En México se presentan cerca de 900 especies de las 1,500 reconocidas para la familia (Barthlott y Hunt 1993; Bravo-Hollis 1978). Además, las cactáceas llegan a ser los componentes dominantes de la vegetación, sobresaliendo las nopaleras del centro de México y los bosques de columnares en el Valle de Tehuacán y en el Desierto Sonorense (Bravo-Hollis 1978; Valiente-Banuet *et al.* 1996). Esta familia presenta un sin número de adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas como una consecuencia a las condiciones xéricas de la vida en las zonas áridas y semiáridas (Bailey 1960; Mauseth 1993; Valiente-Banuet *et al.* 1997). Sin embargo, sin conocer las relaciones filogenéticas de las cactáceas, es difícil entender el orden en que estos cambios adaptativos se dieron.

La familia Cactaceae forma un grupo monofilético (Barthlott y Hunt 1993; Wallace *et al.* 1995) clasificado en el orden Caryophyllales (Barthlott y Hunt 1993). Desde los trabajos de Schumann (1898) se reconocen tres subfamilias, Pereskiodeae, Opuntioideae y Cactoideae

para la familia. Sin embargo, trabajos con secuencias moleculares de AND del cloroplasto, sugieren que Cactoideae es la única subfamilia monofilética (Cota y Wallace 1996). Cactoideae comprende nueve tribus y 91 géneros y sus miembros presentan formas de vida que van de las columnares de más de 20 m en altura hasta formas globulares de no más de 10 cm en altura (Barthlott y Hunt 1993; Gibson y Nobel 1986). En Cactaceae, al igual que en otras familias, la delimitación genérica es problemática y una división supragenérica definitiva, principalmente en Cactoideae no se ha logrado (Barthlott y Hunt 1993; Cota y Wallace 1996; Wallace et al. 1995).

La tribu Pachycereeae, de la subfamilia Cactoideae, ha tenido una amplia diversificación de plantas columnares y arbustivas en México. La tribu sensu Barthlott y Hunt (1993) incluye diez géneros y cerca de 60 especies; la mayoría con distribución endémica a México y pocas especies distribuidas en las Antillas, Guatemala, Colombia y Venezuela. Propuestas de clasificación previas muestran que los límites genéricos y la división supragenérica de Pachycereeae han sido inestables (Cuadro 1). Sin embargo, recientemente, evidencias moleculares preliminares sugieren que Pachycereeae es monofilética (Cota y Wallace 1997).

Cuadro 1. Clasificación genérica para la tribu Pachycereeae según diferentes autores (modificado de Gibson, 1988).

Buxbaum 1958	Buxbaum 1961	Buxbaum 1975	Gibson y Horak 1978	Barthlott y Hunt 1993
<i>Carnegiea</i>	Pterocereinae	Pterocereinae	Pachycereinae	<i>Berger cactus</i>
<i>Cephalocereus</i>	<i>Escontria</i>	<i>Escontria</i>	<i>Lophocereus</i>	<i>Pachycereus</i>
<i>Lemaireocereus</i>	<i>Pterocereus</i>	<i>Pterocereus</i>	<i>Pachycereus</i>	<i>Carnegiea</i>
<i>Mitrocereus</i>	<i>Pachycereinae</i>	Pachycereinae	<i>Backebergia</i>	<i>Neobuxbaumia</i>
<i>Neobuxbaumia</i>	<i>Heliobravoa</i>	<i>Heliobravoa</i>	<i>Cephalocereus</i>	<i>Cephalocereus</i>
<i>Pachycereus</i>	<i>Pachycereus</i>	<i>Pachycereus</i>	<i>Carnegiea</i>	<i>Stenocereus</i>
	<i>Pseudomitrocereus</i>	<i>Pseudomitrocereus</i>	<i>Mitrocereus</i>	<i>Rathbunia</i>
	Stenocereinae	Stenocereinae	<i>Neobuxbaumia</i>	<i>Polaskia</i>
	<i>Carnegiea</i>	<i>Carnegiea</i>	Stenocereinae	<i>Escontria</i>
	<i>Lophocereus</i>	<i>Cephalocereus</i>	<i>Stenocereus</i>	<i>Myrtillocactus</i>
	<i>Stenocereus</i>	<i>Lophocereus</i>	<i>Myrtillocactus</i>	
	Cephalocereinae	<i>Machaerocereus</i>	<i>Polaskia</i>	
	<i>Cephalocereus</i>	<i>Mitrocereus</i>	<i>Escontria</i>	
	<i>Mitrocereus</i>	<i>Neobuxbaumia</i>	<i>Anisocereus?</i>	
	<i>Neobuxbaumia</i>	<i>Rathbunia</i>	<i>Pterocereus?</i>	
	Myrtillocactinae	<i>Stenocereus</i>	<i>Lemainocereus?</i>	
	<i>Myrtillocactus</i>	Myrtillocactoinae		
	<i>Polaskia</i>	<i>Myrtillocactus</i>		
		<i>Polaskia</i>		

Gibson (1988a) divide Pachycereeae en dos subtribus. La subtribu Stenocereinae la define por varias sinapomorfias: presencia de triterpenos glicosídicos, células idioblásticas en el funículo y cutícula estriada en la cubierta seminal; aunque alguno de estos estados de carácter no se presentan en ciertos miembros de Stenocereus. Para Pachycereinae dicho autor no encuentra ninguna sinapomorfia y únicamente señala tendencias, como son la presencia de alcaloides en el tallo, oscurecimiento del tejido de la corteza primaria al hacer un corte en el tallo, presencia de semillas con cutícula lisa y de cristales de oxalato de calcio en epidermis e hipodermis. Esta conclusión, en parte se puede deber, a la falta de un muestreo más extenso, en especial para los caracteres anatómicos.

Con respecto a los caracteres anatómicos del xilema secundario, Gibson (1973) estudia un número reducido de especies y de individuos por especie, además algunos géneros de esta tribu no fueron incluidos. Posteriormente, Gibson y Horak (1978) incluyen uno o dos individuos por especie para su análisis de la tribu e indican la necesidad de confirmar la presencia o ausencia de algunos caracteres tanto morfológicos como anatómicos. La carencia de una matriz de datos en los trabajos de Gibson y colaboradores (1978, 1982, 1986), impide por un lado, la comparación con nuevos datos y por otro, conocer los estados de carácter para la mayoría de los caracteres anatómicos y morfológicos usados, haciendo difícil re-analizar los datos a través de métodos más rigurosos como el análisis cladístico por el método de parsimonia (Wiley 1981).

Las hipótesis sobre relaciones filogenéticas proveen un marco histórico que es necesario para formular preguntas explícitas acerca de la evolución y los caracteres sean rigurosamente analizados. Entendiendo que una filogenia es una hipótesis de las relaciones evolutivas existentes entre un determinado ancestro y sus descendientes, el estudio de un grupo tan importante como son las cactáceas columnares es prioritario para su conservación y manejo sustentable.

Hasta donde conozco, las clasificaciones infrafamiliares propuestas para cactáceas se basan en caracteres morfológicos y en algunos caracteres anatómicos y fitoquímicos, cuya información es incompleta. Además, ninguna de estas clasificaciones en uso, ha sido desarrollada y evaluada por medio de un análisis filogenético. Cabe señalar, que se comienzan a producir filogenias con base en datos moleculares para elucidar las relaciones de parentesco para grupos específicos dentro de la subfamilia Cactoideae (Cota y Wallace

1997; Wallace y Forquer 1995). Es importante señalar que las dos subtribus propuestas por Gibson y Horak (1978) son apoyadas por el cladograma presentado por Cota y Wallace (1997). Sin embargo, *Pachycereus* (3 especies) y *Stenocereus* (5 especies) son parafiléticos en dicho cladograma. Además, Gibson (1989a, 1989b, 1990a, 1990b, 1991) y Gibson y Horak (1978) señalan la necesidad de hacer colectas intensivas para algunos miembros de *Stenocereus*, *Cephalocereus* y *Pachycereus* con objeto de definir sus límites (caracteres diagnósticos y distribución geográfica).

Con base en lo anteriormente expuesto, la combinación de los datos anatómicos y morfológicos en un análisis cladístico permitirá postular la hipótesis de las relaciones filogenéticas para Pachycereeae y evaluar la monofilia de los géneros propuestos por Barthlott y Hunt (1993) para esta tribu. Este proyecto pretende con base en colectas de campo (1) generar información a nivel anatómico para las especies de Pachycereeae y (2) sintetizar información ya disponible de los caracteres morfológicos para las especies de dicha tribu con objeto de postular hipótesis de relaciones filogenéticas.

Objetivo general

- * Generar un banco de datos anatómicos y morfológicos para realizar el análisis cladístico para la tribu Pachycereeae (Cactoideae) y postular una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies clasificadas en esta tribu.

Objetivos particulares.

- * Elaborar una matriz de datos con la información anatómica y con la información morfológica generada en este trabajo y por otros autores. Este banco de datos servirá, además, como base para futuros estudios sobre la filogenia de la subfamilia Cactoideae.

- * Estudiar la anatomía del xilema secundario y otros tejidos (epidermis, corteza primaria y peridermis) para las especies de la tribu Pachycereeae y evaluar la contribución que estos caracteres pueden tener para entender sus relaciones filogenéticas.

- * Analizar los datos anatómicos y morfológicos de los miembros de Pachycereeae *sensu* Barthlott y Hunt (1993) a través del método de cladismo.

- * Evaluar la monofilia de los géneros reconocidos por Barthlott y Hunt (1993) para Pachycereeae.

Material y metodología

Recolecta

Para este estudio se recolectaron 48 especies pertenecientes a los diez géneros incluidos en Pachycereae *sensu* Barthlott y Hunt (1993) (Cuadro 2). De cada especie se recolectaron como mínimo dos individuos, con excepción de *Bergerocactus emoryi* y *Myrtillocactus cochal*. Se visitaron dos o más poblaciones para cada especie y en cada sitio se recolectaron de uno a tres individuos por población por especie con objeto de tener representada la máxima variabilidad.

Para cada individuo recolectado se tomaron los datos sobre el sitio y datos del individuo como hábito, altura total, diámetro, número de ramas, estado fenológico y características de las estructuras florales, frutos y semillas. Se tomaron muestras del: (1) tronco o tallo adulto a 10 cm del suelo para el estudio anatómico del xilema secundario y

peridermis. En el caso de los arbustos se tomó la base del tallo más grueso, debido a que en este sitio se localiza la mayor acumulación del xilema secundario; y (2) de una rama completa, la cual se dividió en región apical, media y basal. En el caso de los arbustos o individuos monopódicos se hicieron solamente tres rodajas de 15 cm de espesor, una correspondiente a la región apical, la otra a la parte media y la tercera a la base del tallo.

En todos los casos, las rodajas se utilizaron para el estudio anatómico de los tejidos dérmico, fundamental y vascular. Sin embargo, para el estudio comparativo únicamente se reportan las características observadas en la muestra de la parte media de las ramas. Las regiones apical y basal de la rama permitieron entender las modificaciones relacionadas con los procesos de maduración en la epidermis/peridermis, córtex e hipodermis. Esta metodología permitió reducir la variación debida al muestreo de partes con diferente estado de madurez y conocer la constancia de los caracteres.

Todo el material para el estudio anatómico se fijó en el campo con FAA (formaldehído-ácido acético-alcohol, Berlyn y Miksche 1976), excepto la madera (xilema secundario), la cual se fijó en GAA (glicerina-alcohol-agua, 1:1:1).

Parte del material se herborizó, incluyendo estructuras florales y los frutos, de acuerdo a los métodos convencionales para cactáceas. Los ejemplares herborizados se depositaron

Cuadro 2. Recolecta de especies en sus áreas de distribución y número de individuos recolectados.

Género	Especie	Número de individuos	Estado colectado
<i>Bergerocactus</i>	<i>B. emoryi</i>	1	B.C.
<i>Carnegiea</i>	<i>C. gigantea</i>	2	Son.
<i>Cephalocereus</i>	<i>C. apicicephalium</i>	2	Oax.
	<i>C. columna-trajani</i>	2	Pue.
	<i>C. tototalapensis</i>	2	Oax.
<i>Escontria</i>	<i>E. chiotilla</i>	6	Pue.-Oax.
<i>Myrtillocactus</i>	<i>M. cochal</i>	1	B.C.
	<i>M. geometrizzans</i>	3	Pue., Zac.
	<i>M. schenckii</i>	3	Pue.
<i>Neobuxbaumia</i>	<i>N. euphorbioides</i>	2	Tamps.
	<i>N. macrocephala</i>	2	Oax.
	<i>N. mezcalaensis</i>	2	Gro.
	<i>N. scoparia</i>	2	Oax.
	<i>N. tetetzo</i>	2	Pue., Oax.
<i>Pachycereus</i>	<i>P. fulviceps</i>	2	Pue.
	<i>P. gatesii</i>	4	B.C.S.
	<i>P. gaumeri</i>	6	Yuc.
	<i>P. grandis</i>	2	Pue.
	<i>P. hollianus</i>	3	Pue.-Oax.
	<i>P. marginatus</i>	8	Mich., Pue.
	<i>P. militaris</i>	5	Mich.
	<i>P. pecten-aboriginum</i>	13	BCS, Mich, Oax., Sin., Son., Zac.
	<i>P. pringlei</i>	5	B.C.S.
	<i>P. schottii</i>	9	B.C.S., Sin., Son.
	<i>P. tepamo</i>	6	Mich.
<i>Polaskia</i>	<i>P. chende</i>	2	Oax.
	<i>P. chichipe</i>	6	Pue.
<i>Rathbunia</i>	<i>R. alamosensis</i>	7	Sin., Son.
	<i>R. kerberi</i>	4	Sin.
<i>Stenocereus</i>	<i>S. beneckeii</i>	3	Gro.
	<i>S. chacalapensis</i>	5	Oax.
	<i>S. chrysocarpus</i>	4	Mich.
	<i>S. dumortieri</i>	2	Oax.
	<i>S. eichlamii</i>	7	Yuc.
	<i>S. eruca</i>	3	B.C.S.
	<i>S. fricii</i>	6	Mich.
	<i>S. gummosus</i>	9	B.C.S.
	<i>S. laevigatus</i>	6	Yuc.
	<i>S. martinezii</i>	6	Sin.
	<i>S. montanus</i>	5	Sin., Son.
	<i>S. pruinosis</i>	4	Gro., Pue.
	<i>S. queretaroensis</i>	3	Qro., Zac.
	<i>S. quevedonis</i>	4	Mich.
	<i>S. standleyi</i>	9	Jai., Mich., Sin.
<i>S. stellatus</i>	6	Pue., Oax.	
<i>S. thurberi</i>	5	B.C.S., Sin., Son.	
<i>S. treleasei</i>	2	Oax.	

en CHAPA y las muestras de respaldo de la madera en la xiloteca Faustino Miranda del Instituto de Biología, UNAM.

Laboratorio y Gabinete

Caracteres *anatómicos*

Las muestras de madera (xilema secundario) se cortaron a 20 µm en grosor en los planos transversal, tangencial y radial con el micrótopo de deslizamiento. Los cortes se deshidrataron, tiñeron y montaron con el método tradicional de safranina (Johansen 1940). Las preparaciones permanentes se etiquetaron incluyendo el nombre de la especie y su clave de identificación. Astillas de xilema secundario se disociaron con la solución de Jeffrey (Berlyn y Miksche 1976) en una estufa a 50°C hasta lograr la separación de los elementos celulares. Una vez disociados se deshidrataron e hicieron preparaciones temporales para cuantificar la longitud de los elementos de vaso y las fibras.

Con respecto a los tejidos primarios (epidermis, córtex y medula) del tallo se prepararon muestras de diferentes dimensiones de las partes apical, media y basal de la rama; así como de los tejidos secundarios (floema secundario y peridermis). Dichas muestras se ablandaron con etilendiamida (Carlquist 1962) por 32 á 48 h, se lavaron y procesaron con la microtecnia convencional de parafina. Una vez incluidas las muestras se cortaron a un grosor de 14 µm con un micrótopo rotatorio, se tiñeron y montaron de acuerdo a Johansen (1940). Las preparaciones permanentes, por lo menos 20 por individuo, se encuentran depositadas en el laboratorio de Botánica Estructural del Colegio de Postgraduados.

Para la descripción y análisis de los caracteres del xilema secundario se siguieron las recomendaciones del Comité de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee 1989) y para la peridermis las recomendaciones de Trokenbrodt (1990). Además de los caracteres cualitativos del xilema secundario enlistados en el Cuadro 3, especial énfasis se dio a la observación de presencia y distribución de fibras septadas, tipo de punteaduras intervasculares y presencia de contenidos minerales (cristales de oxalato de calcio y cuerpos de sílice), caracteres informativos de acuerdo a Gibson (1973) para la subfamilia Cactoideae. Con respecto a los caracteres cuantitativos del xilema secundario (Cuadro 3) se cuantificaron 25 unidades o campos por muestras por individuo. Con estos datos se calcularon el índice de Chattaway (1936), el cual expresa el grado de crecimiento

intrusivo de las fibras (IC = longitud de la fibra/longitud del elemento de vaso); el coeficiente de rigidez [CR = 2(grosor de la pared de la fibra)/diámetro de la fibra] y el coeficiente de flexibilidad [CF = diámetro del lumen de la fibra/diámetro de la fibra], ambos expresan la proporción que ocupa la pared secundaria en la fibra e indirectamente la densidad de la madera. Las mediciones se hicieron con el analizador de imágenes Image-Pro Plus versión 3.1 (Media Cybernetics 1997) conectado de un microscopio Olympus. Se obtuvieron los parámetros de la estadística descriptiva para las especies y los géneros. A los datos cuantitativos se les aplicó un análisis de correlación con objeto de conocer si los caracteres de la madera para elementos de vaso, fibras y radios se asocian significativamente; se practicó también un análisis de varianza seguido de un análisis de comparación de medias de Tukey con objeto de conocer si existen diferencias significativas para los caracteres cuantitativos analizados entre los géneros. Todos los análisis se hicieron con el paquete estadístico SAS (SAS Institute 1989). Los análisis estadísticos permitieron seleccionar aquellos caracteres cuantitativos con posible información filogenética y determinar los estados de carácter para cada carácter cuantitativo (Sosa y De Luna 1994).

Cuadro 3. Caracteres anatómicos cualitativos y cuantitativos evaluados en el tallo de las especies clasificadas en *Pachycereae sensu Barthlott v Hunt* (19931

Carácter	cualitativo	cuantitativo (micras o conteos)
xilema secundario	porosidad, agrupación de los vasos, placa de perforación, punteaduras intervasculares y radio-vaso, fibras septadas/no septadas, parénquima axial, parénquima radial (tipos celulares), distribución y contenidos	Vasos/mm ² , diámetro de vaso longitud de elemento de vaso, longitud de fibra, diámetro de fibra, diámetro del lumen de la fibra, grosor de la pared de la fibra, altura de radios, número de series del radio
peridermis	características de la pared del felema y felodermis, contenidos	número de estratos del felema y de la felodermis
cutícula	superficie, espesor	
epidermis	forma de las células, tipo de estomas, contenidos	número de estratos
hipodermis	forma de las células, características de la pared, contenidos	número de estratos
córtex	zonación, tipo de células, características de los haces vasculares, contenidos	—
floema	forma y tipo de células del floema, características del esclerénquima	—
medula	forma de las células, contenidos y características de los haces vasculares	—

Los caracteres cualitativos y cuantitativos del tejido primario observados e incluidos en las descripciones genéricas se sintetizan en el cuadro 3. La terminología empleada para

los caracteres anatómicos de estos tejidos sigue las recomendaciones propuestas por Mauseth (1989,1996).

Los resultados se presentan en las descripciones genéricas arregladas alfabéticamente en el Apéndice 1. Los caracteres se describen para el tejido primario y secundario. En ellas, solamente se reportan los valores de la media y una desviación estándar para las especies extremas dentro de cada género. Mientras que los valores de las medias y una desviación estándar para los géneros se sintetizan en cuadros. Los caracteres anatómicos para cada individuo se presentan en el Apéndice 3 y constituyen el banco de datos anatómicos de las cactáceas columnares de México (tribu Pachycereeae).

Caracteres morfológicos

La información sobre 19 caracteres morfológicos se generó, en parte, del trabajo de campo y de la información disponible en la literatura (Arias *et al.* 1997; Bravo-Hollis 1978; Gibson 1982, 1988a,b,c,d,e, 1989a,b, 1990a,b, 1991; Gibson y Horak 1978; Gibson *et al.* 1986). Los caracteres morfológicos incluyeron siete caracteres del tallo (número de costillas, presencia de hojas, características del color de las aréolas, presencia de surco interareolar, diferenciación de la rama portadora de las flores, aréolas cefaloides, número de flores por aréola), seis caracteres de la flor (presencia de flores tubulares, tamaño del tubo receptacular, característica de la cámara nectarial, apertura de la cámara nectarial, posición de los tépalos, presencia de células pigmentadas del funículo, simetría floral), dos del fruto (dehiscencia del fruto; superficie del fruto, superficie del fruto a la madurez) y tres de la semilla (presencia de rafe prominente, características de la superficie y brillo).

También se presenta la información disponible en la literatura para la capacidad de sintetizar triterpenos glicosídicos y alcaloides.

Análisis filogenético

Con la información generada se construyó una matriz de 40 caracteres (Apéndice 2) para realizar el análisis de parsimonia de Wagner (Swofford 1991). Este análisis se realizó con los programas PAUP versión 3.01 (Swofford 1991) a través de una búsqueda heurística de 100 repeticiones, con las opciones collapse, mulpars, steepest descent, acctrans y TBR-branch swapping. La selección del grupo externo se hizo siguiendo las recomendaciones de

Donoghue y Cantino (1984). Los dos grupos externos fueron *Pereskia* y *Leptocereus*. El primero por considerarse el taxon más relictual de la familia y el segundo por haberse sugerido como el grupo hermano de Pachycereeae por diferentes autores (Buxbaum 1961; Cota y Wallace 1997). Debido a que se generó más de una solución igualmente parsimoniosa, se calculó un cladograma estricto de consenso y otro de regla mayoritaria.

Resultados y discusión

Se recolectaron un total de 232 individuos (registros curatoriales), correspondientes a 48 especies de la tribu Pachycereeae. Este total corresponde al 96% de las especies reconocidas para los diez géneros de la tribu *sensu* Barthlott y Hunt (1993). Los géneros recolectados en un 100% son *Bergerocactus*, *Carnegiea*, *Escontria*, *Myrtillocactus*, *Polaskia* y *Rathbunia*. Para el género *Stenocereus* se recolectó el 94% de las especies (19 spp. reconocidas, 18 recolectadas), para *Pachycereus* el 92% (13 spp. reconocidas, 12 recolectadas), para *Neobuxbaumia* el 62% (8 spp. reconocidas, 5 recolectadas) y para *Cephalocereus* 60% (5 spp. reconocidas, 3 recolectadas). Se procesaron muestras de 188 individuos para el trabajo anatómico superando los 150 individuos propuestos. Todos los datos generados forman parte de la base de datos anatómicos con 23 campos (Apéndice 3) Los resultados del estudio anatómico que a continuación se presentan superan en un 78% a las especies estudiadas para xilema secundario por Gibson (1973) y en un 30% para el tallo de las especies de Pachycereeae estudiadas previamente (Gibson 1988b,c,d, 1989b, Gibson y Horak 1978).

Caracteres anatómicos

A continuación se sintetizan y discuten algunos de los caracteres anatómicos del tejido primario y secundario de las especies de Pachycereeae de epidermis a médula. Se ilustran con fotografías caracteres distintivos para algunas especies. Las descripciones genéricas se encuentran en el apéndice 1.

Sistema dérmico. La epidermis presenta un solo estrato de células en la mayoría de las especies (Fig. 1a, e, 2c), pero es biestratificada en algunas especies de *Pachycereus*. Sin

embargo, un número alto de especies de todos los géneros presenta divisiones secundarias, periclinales u oblicuas, una vez formada la cutícula, confiriéndoles una apariencia distintiva (Fig. 1. b-d, f; 2a, b, d-f). Patrones similares han sido reportados para otros géneros de Cactoideae como *Monvillea*, *Armatocereus* y *Neoabbottia* (Mauseth 1996; Mauseth *et al.* 1998). Todas las especies presentan estomas del tipo paracítico, ubicados al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas, excepto por *P. grandis*, *P. pecten-aborigenum* y *P. pringlei* (Fig. 2f); resultados que confirman en parte las observaciones de Egli (1984). La cutícula es delgada o gruesa, generalmente lisa (Fig. 1b-d, f; 2a-c, e) o en ocasiones ondulada (Fig. 1 b, e; 2f). Las células epidérmicas pueden presentar extractivos del tipo cuerpos de sílice (Fig. 2c) en todas las especies de *Rathbunia* y *Stenocereus* (excepto *S. eichlamii*); taninos en *Myrtillocactus cochal* (Fig. 2d) y *Stenocereus martinezii*; taninos y cristales escasos en *Bergerocactus* y abundantes cristales del tipo prismático en especies de *Cephalocereus* (Fig. 2b), *Neobuxbaumia* (Fig. 2a) y *Pachycereus fulviceps* y *P. gatesii*. Mientras que el resto de los géneros carece de extractivos en las células epidérmicas.

La hipodermis es colenquimatosa en todas las especies de Pachycereeae, excepto *Pachycereus hollianus* (Fig. 1e). Sin embargo, ésta varía en número de estratos celulares, en el grosor de la pared y presencia de contenidos. El menor número de estratos se presenta en *Bergerocactus*, *Polaskia* y algunas especies de *Cephalocereus*, *Pachycereus* y *Stenocereus eruca* (Fig. 1d-f, 2e); mientras el mayor número de estratos se observa en *Pachycereus fulviceps* y *Myrtillocactus geometrizans*. Cristales prismáticos ocluyen el lumen celular en todas las especies de *Neobuxbaumia* (Fig. 2a), *Pachycereus fulviceps* y *P. gatesii*; cuerpos de sílice en todas las especies de *Rathbunia* y *Stenocereus*, excepto por *S. eichlamii*.

Córtex. El córtex presenta dos regiones distintivas, clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de células cuadradas o rectangulares arregladas radialmente, semejantes a las células en empalizada de las hojas (Sajeva y Mauseth 1991). En esta región también pueden observarse o no haces corticales y células de mucílago (Figs. 3, 4). En algunas especies, los haces corticales y las células de mucílago se encuentran exclusivamente en la base del clorénquima y siempre son más abundantes en la región reservante. *Stenocereus thurberi* y *S. martinezii* se caracterizan por ser las únicas especies

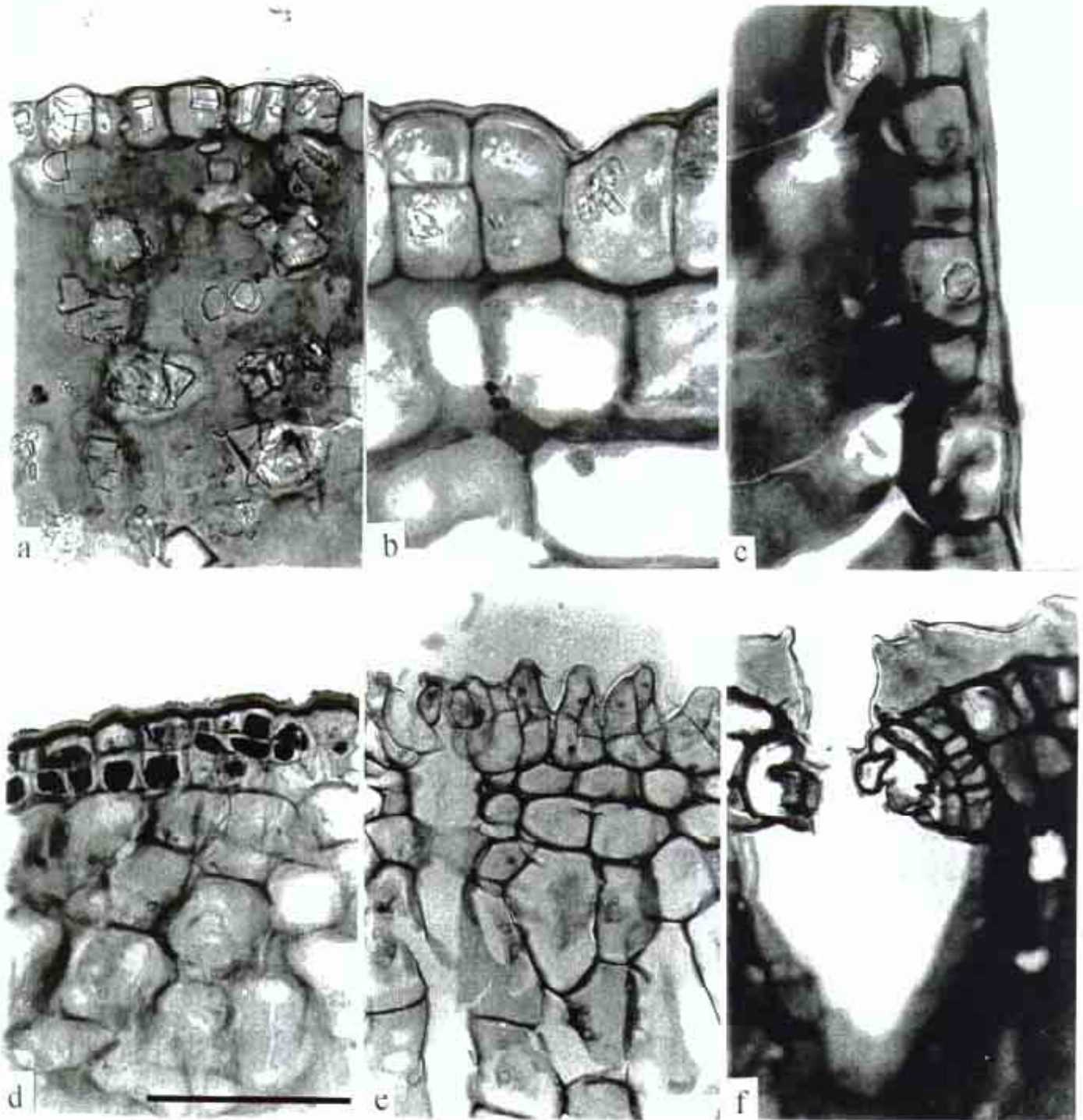


Figura 2. Sistema dérmico. Cortes transversales de la región media de las ramas maduras a) *Neobuxbaumia tetetzo* (TT317) cristales prismáticos ocluyen lumen celular de células epidérmicas e hipodérmicas. b) *Cephalocereus apicicephalum* (TT508). cristales prismáticos pequeños exclusivamente en células epidérmicas. c) *Stenocereus beneckeii* (TT468), cuerpos de sílice en células epidérmicas. d) *Myrtillocactus cochal* (SA1305). taninos en células epidérmicas. e) *Polaskia chichipe* (TT364), epidermis e hipodermis sin contenidos celulares. f) *Pachycereus tepamo* (SA1336). Estoma ligeramente hundido por engrosamiento de la cutícula. Escala = 100 μ m.

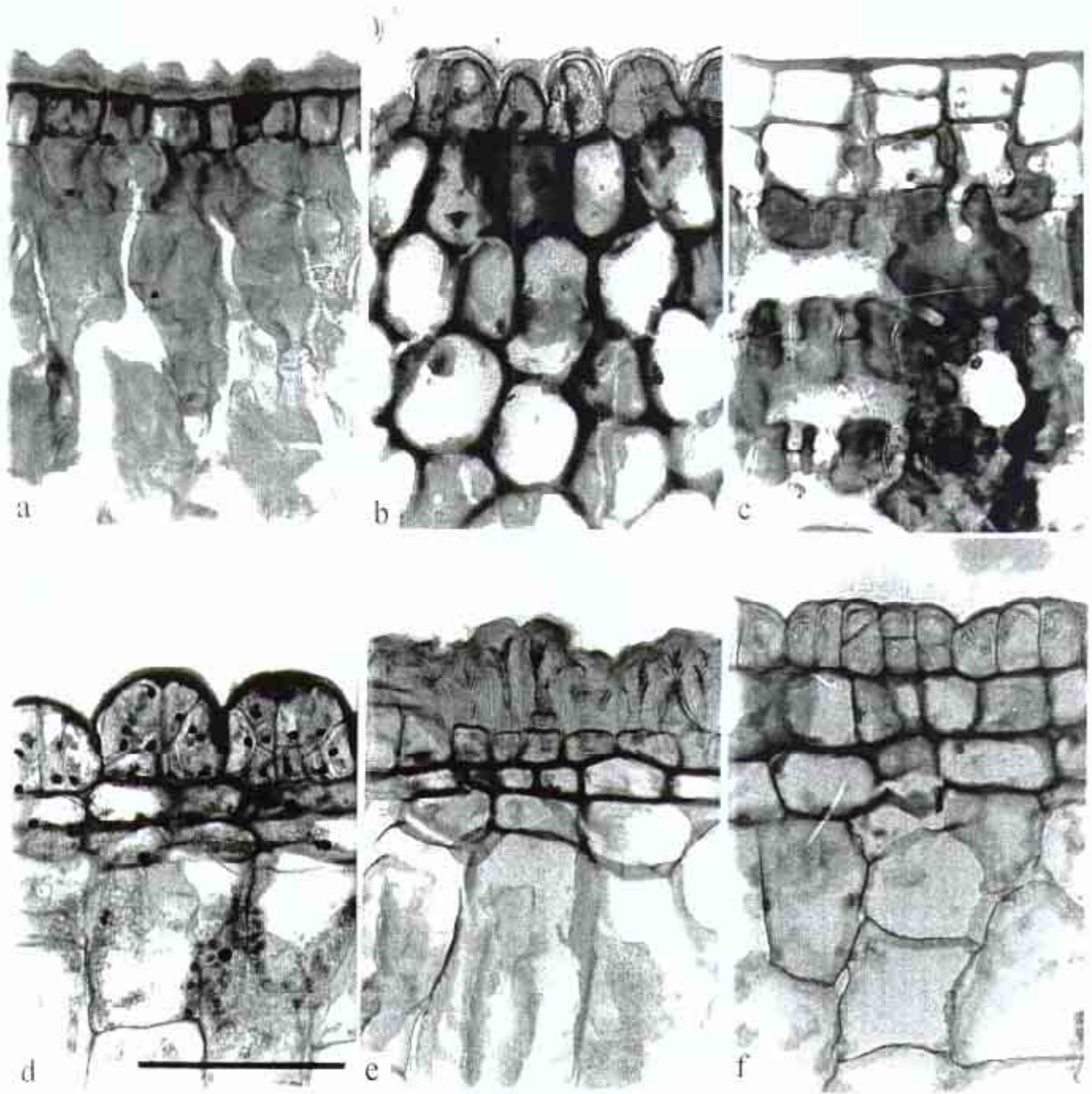


Figura 1. Sistema dérmico. Cortes transversales de la región media de las ramas maduras. a) *Pachycereus weberi* (TT377) epidermis de un estrato celular con cutícula ondulada. b) *Pachycereus schottii* (TT349), células epidérmicas con escasas divisiones oblicuas y cutícula lisa. c) *Pachycereus tepamo* (SA1334), células epidérmicas con abundantes divisiones secundarias. d) *Polaskia chende* (TT451), células epidérmicas con divisiones secundarias del tipo "bullate". e) *Pachycereus hollianus* (TT373), cutícula muy gruesa e hipodermis de un estrato celular. f) *Cephalocereus apicicephalum* (TT508). Escasas divisiones secundarias en células epidérmicas e hipodermis de dos estratos celulares. Escala = 100 μ m.

que presentan cavidades de mucílago entre la región del clorénquima y reservante. Las especies *Pachycereus grandis*, *P. pecten-aboriginum*, *P. pringlei* y *P. tepamo* se caracterizan por compartir células esclerificadas tanto en la región del clorénquima como en la reservante (Fig. 3c). Estas células son similares a las observadas en el género *Eulychnia* de la tribu Notocacteeae (Nyffeler *et al.* 1997). Su presencia en las especies de *Pachycereus* mencionadas es interesante porque no fueron observadas en ningún otro miembro de esta tribu. Dichas especies posiblemente siguieron estrategias diferentes para conservar la turgencia en ambientes xéricos. Con respecto a los haces corticales todos presentan crecimiento secundario, claramente observable por la acumulación del floema colapsado. Con excepción de *Bergerocactus emoryi* ninguna otra especie de esta tribu presenta fibras sobre el floema en los haces corticales desde cerca del ápice (Fig. 4a). Sin embargo, algunos individuos de *Stenocereus gummosus*, *S. montanus*, *S. stellatus* y *S. thurberi* presentan fibras escasas sobre el floema de los haces corticales exclusivamente en la base de las ramas, por lo que no se consideran homólogas a las de *Bergerocactus*. Pocos haces corticales de *Cephalocereus columna-trajani* presentan fibras xilemáticas. Cristales tipo drusa en el estrato de células contiguo a la hipodermis se observaron en *Pachycereus gaumeri*, esferocristales en las especies de *Escontria* y *Polaskia* y drusas exclusivamente en la región apical de la rama de las especies de *Myrtillocactus*. Para los otros géneros se observa el contenido de las células de mucílago cristalizado, especialmente en la región basal de la rama, lo cual confiere una apariencia distintiva al cortex.

Tejido vascular primario. Todas las especies forman una estela de haces colaterales. El xilema primario se constituye por vasos y parénquima, mientras que el floema por tubos cribosos, células acompañantes y parénquima. Con excepción de *Bergerocactus emoryi*, las fibras sobre el floema se desarrollan una vez diferenciado el cámbium vascular, esta observación difiere de lo reportado por Gibson y Horak (1978).

Médula. La médula para todos los miembros de la tribu se constituye de células de parénquima y haces medulares con crecimiento secundario. Algunos géneros como *Cephalocereus* y *Escontria* tienen paredes comparativamente más gruesas en esta región que el resto de los géneros, por lo que sería importante cuantificar su grosor. Los haces vasculares son anfigasales en las especies de *Rathbunia* y algunos individuos de *Escontria* y

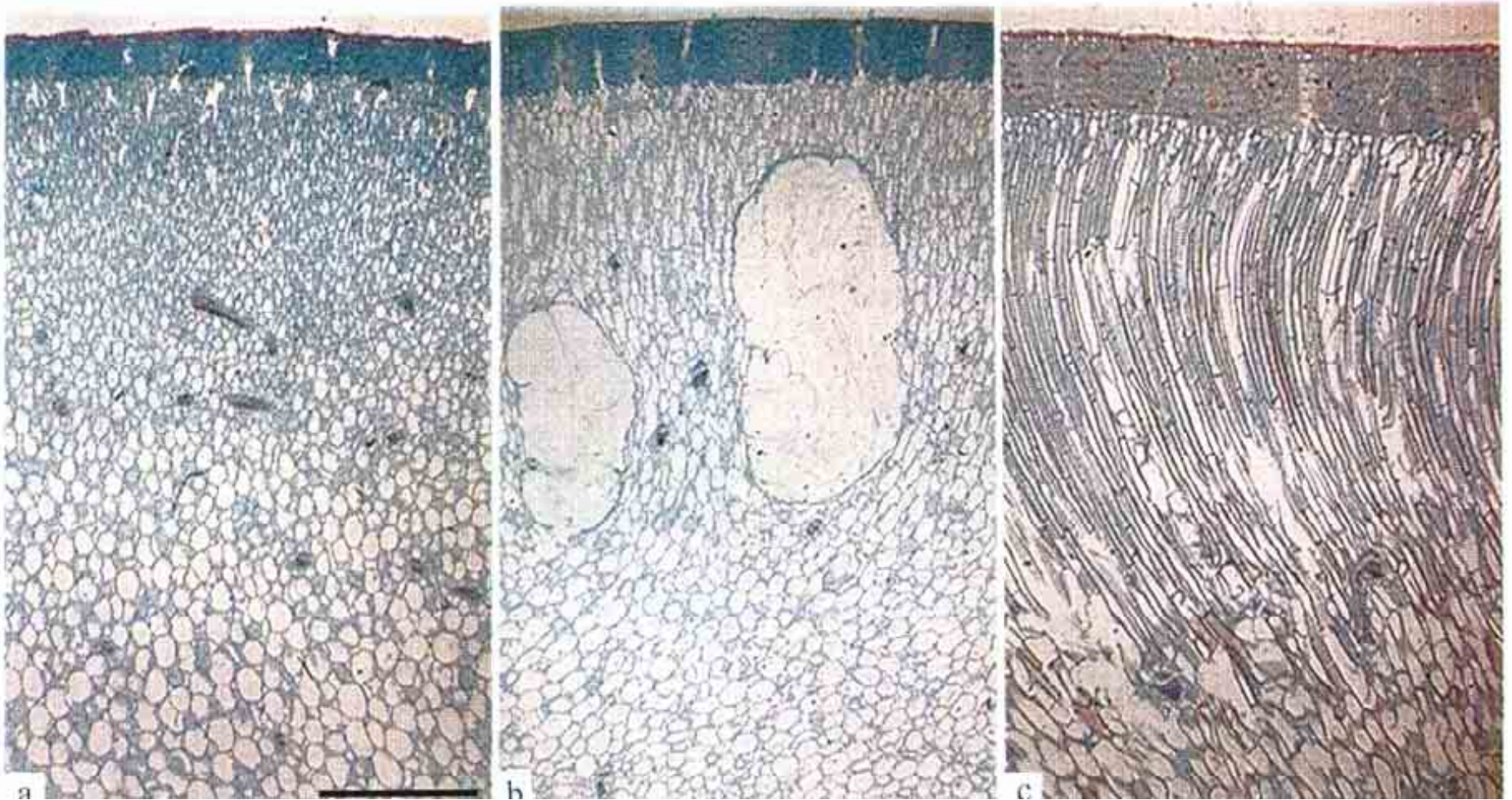


Fig. 3. CórteX. Cortes transversales de la región media de las ramas maduras. a) *Escontria chiotilla* (TT379) células de mucílago escasas. b) *Stenocereus thurberi* (HA1541), cavidades de mucílago entre la región del clorénquima y reservante. c) *Pachycereus tepamo* (SA1334), células del córtex esclerificadas. Escala = 1.65 mm.

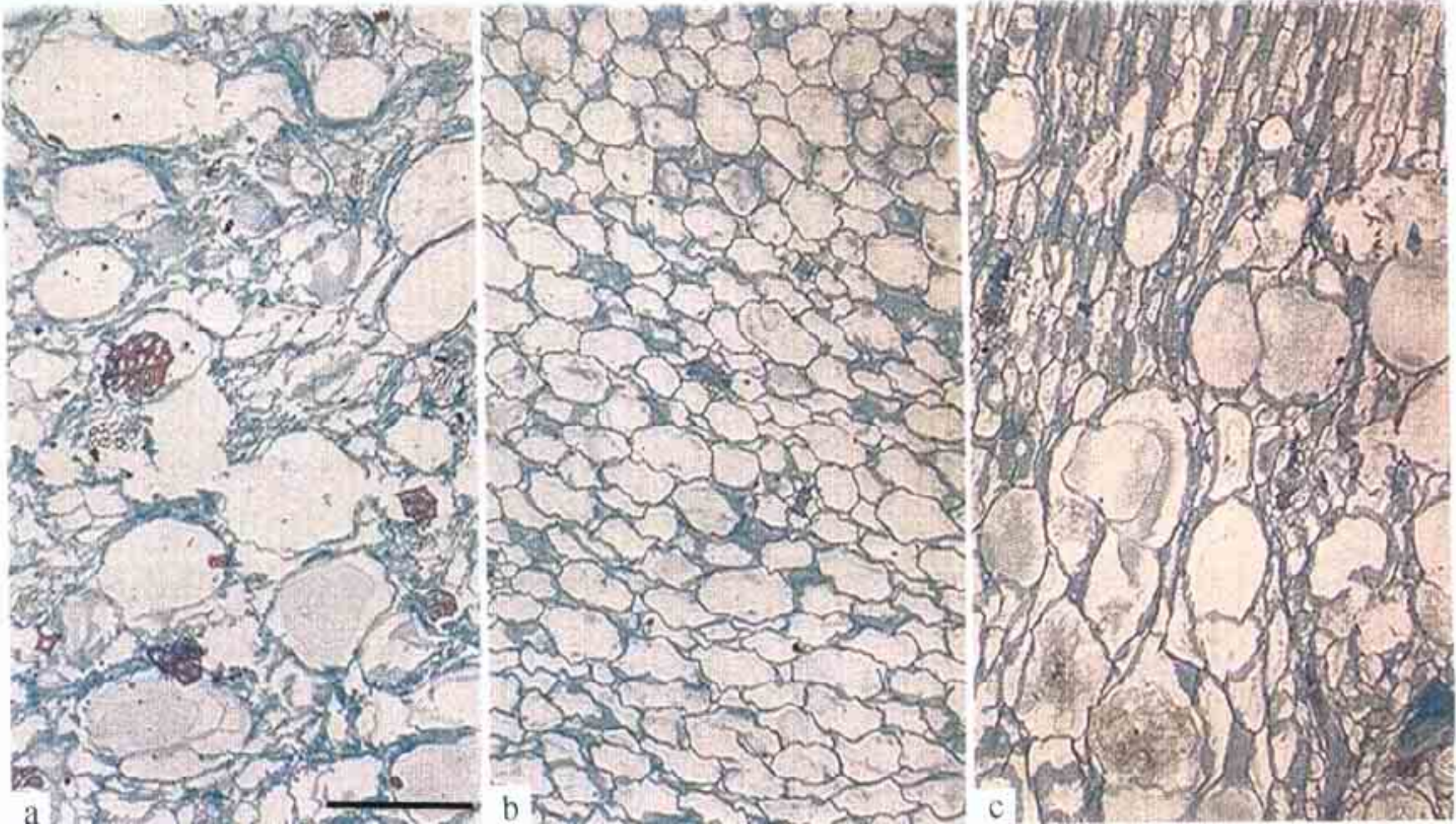


Fig. 4. Córtez. Cortes transversales de la región media de las ramas maduras. a) *Bergerocactus emoryi* (SA1307) haces corticales con fibras sobre el floema colapsado y abundantes células de mucílago. b) *Neobuxbaumia tetetzo* (TT318), haces corticales pequeños y escasas células de mucílago. c) *Myrtillocactus geometrizans* (TT454), haces corticales con abundante floema colapsado y células de mucílago, algunas con contenido cristalizado. Escala = 533 μ m.

Polaskia. Fibras sobre el floema colapsado solamente se observaron en *Bergerocactus emoryi*. La presencia de células de mucílago es variable en todos los géneros, pero tiende a ser escasa en las especies de *Cephalocereus*, *Escontria*, *Polaskia*, *Pachycereus* y algunas especies de *Stenocereus*.

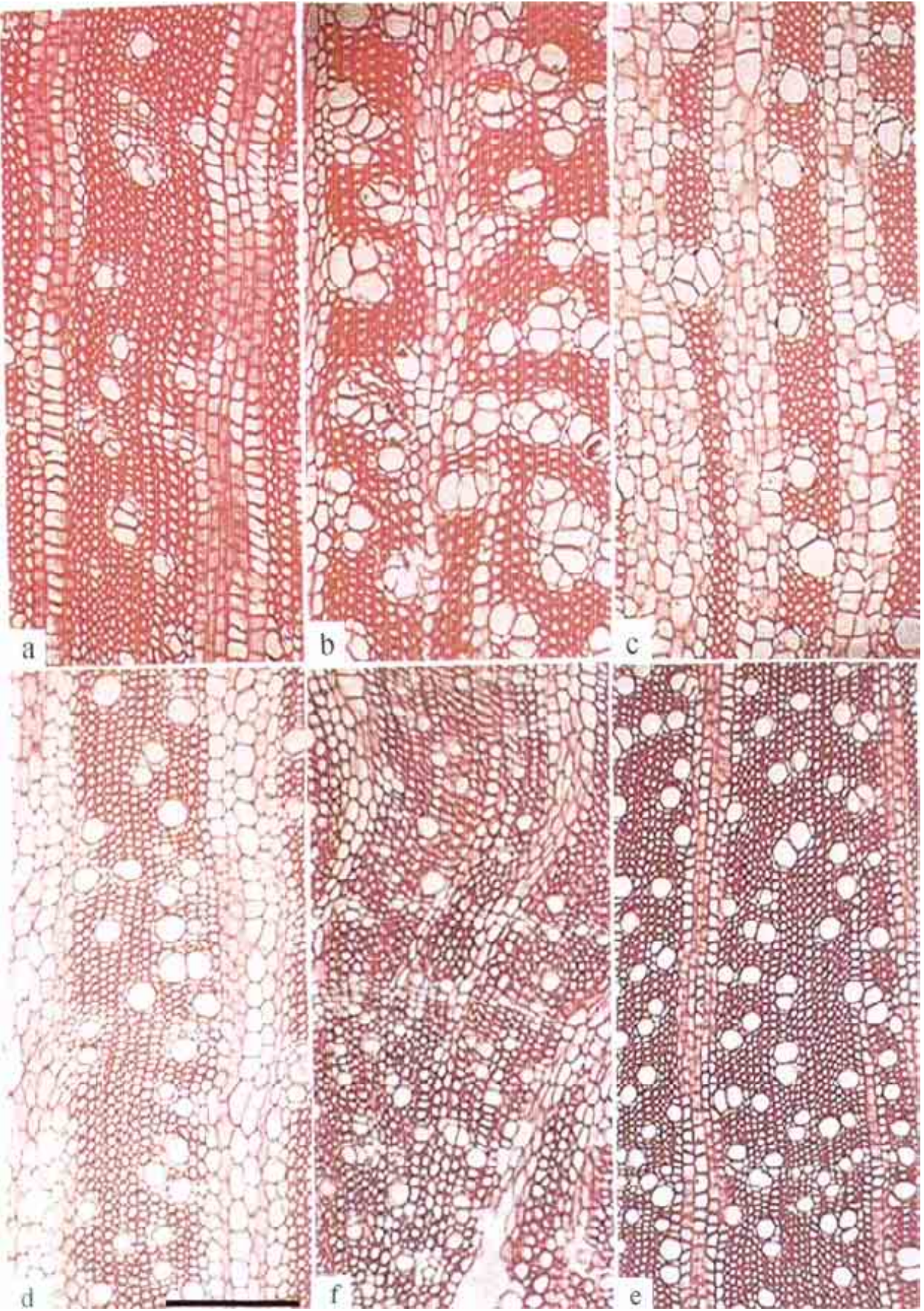
Tejido vascular secundario. El xilema secundario se caracteriza por ser de porosidad difusa en todas las especies. La frecuencia de vasos varía de 7 vasos/mm² en *Pachycereus grandis* hasta 70 vasos/mm² en *Stenocereus eruca* (Fig. 5e). Los vasos son principalmente solitarios (Figs. a, c, d-e) como *Bergerocactus emoryi*; el resto se arreglan comúnmente en hileras radiales cortas o en bandas tangenciales (Fig. 5b). Los vasos en su mayoría tienen forma circular, vistos en corte transversal (Figs. 5d, e). El diámetro tangencial de los vasos fluctúa de 32±8 µm en *Bergerocactus emoryi* hasta en 89±18 µm en *Stenocereus chrysocarpus* (valores promedio para los géneros en el cuadro 4 y se consideran angostos de acuerdo a Chalk (1989). La longitud de los elementos de vaso varía de 197±83 µm en *Stenocereus eruca* hasta 426±92 µm en *Pachycereus fulviceps*; valores promedio para los géneros se presentan en el cuadro 4 y son cortos de acuerdo a la propuesta de Chalk (1989). Las placas de perforación son simples, comúnmente transversales con punteaduras alternas, pseudoescalariformes y escalariformes. Tíldes solamente se observaron en *Pachycereus pringlei* y escasos cristales pequeños en los lúmenes celulares de *Pachycereus hollianus*, *Stenocereus chrysocarpus* y *S. stellatus*. Los valores del índice de Chattaway son mayores a 2.9 en *Escontria* y *Myrtillocactus* (Cuadro 4). Estos valores sugieren un crecimiento intrusivo

Cuadro 4. Valores de la media y una desviación estándar en micras para las características de longitud y diámetro de los elementos de vaso y la altura de los radios en los géneros de Pachycereae, así como el número de vasos promedio (el promedio mínimo y máximo para las especies del género) e índice de Chattaway.

género	longitud elemento vaso	diámetro de vaso	vasos/mm ²	índice Chattaway	altura de radio
<i>Bergerocactus</i>	215±36 ^a	32±8 ^a	19	1.58	3,430±840 ^b
<i>Carnegiea</i>	339±82 ^{bc}	63±14 ^{bc}	30	2.48	9,450±1,480 ^c
<i>Cephalocereus</i>	296±81 ^{bc}	56±15 ^b	27 (16-45)	2.53	3,960±2,270 ^b
<i>Escontria</i>	341±74 ^{bc}	71±15 ^c	19	2.93	1,610±350 ^a
<i>Myrtillocactus</i>	324±78 ^{bc}	68±20 ^{bc}	16 (15-17)	2.93	1,850±590 ^a
<i>Neobuxbaumia</i>	338±70 ^{bc}	54±9 ^b	25 (23-27)	2.51	3,200±1,160 ^b
<i>Pachycereus</i>	366±95 ^c	69±20 ^{bc}	18 (7-37)	2.70	5,020±2,510 ^c
<i>Polaskia</i>	306±76 ^{bc}	65±14 ^{bc}	17 (15-20)	2.88	1,970±590 ^a
<i>Rathbunia</i>	300±89 ^{bc}	45±8 ^{ab}	27 (27-28)	2.70	1,950±820 ^a
<i>Stenocereus</i>	325±85 ^{bc}	67±1 ^{bc}	30(15-70)	2.71	2,650±1,110 ^b

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (p< 0.05 Tukey)

Fig. 5. Xilema secundario. Cortes transversales que muestran las diferencias en abundancia y tamaño de los vasos, así como el arreglo de éstos. Los radios se notan abundantes y anchos en algunas especies, pero angostos y escasos en otras. a) *Myrtillocactus cochal* (SA1305). b) *Stenocereus martinezii* (HA1565). c) *Cephalocereus totolapensis* (TT512). d) *Carnegiea gigantea* (TT416). e) *Stenocereus eruca* (TT488). f) *Rathbunia kerberi* (TT427). Escala = 533 μm .



amplio en las fibras de estos géneros y escaso en *Bergerocactus* cuyo valor es de 1.58.

Las fibras son libriformes la mayoría septadas, pero algunas especies tienen fibras exclusivamente no septadas o presentar ambos tipos. Comúnmente las fibras tienen abundantes punteaduras simples en las paredes radiales y en el lumen celular se observan núcleos y granos de almidón (Fig. 6e, f). La longitud de la fibra varía de $270\pm 60\ \mu\text{m}$ en *Bergerocactus emoryi* a $1,180\pm 160\ \mu\text{m}$ en *Pachycereus pringlei* con un diámetro de $11\pm 2\ \mu\text{m}$ en *Stenocereus eruca* hasta $20\pm 3\ \mu\text{m}$ en *Pachycereus pringlei* y un grosor de pared de $2.75\pm 0.7\ \mu\text{m}$ en *Stenocereus eruca* hasta $7.51\pm 1.2\ \mu\text{m}$ en *Pachycereus fulviceps*. Los valores promedio para las fibras a nivel genérico se dan en el cuadro 5, donde se aprecia que la

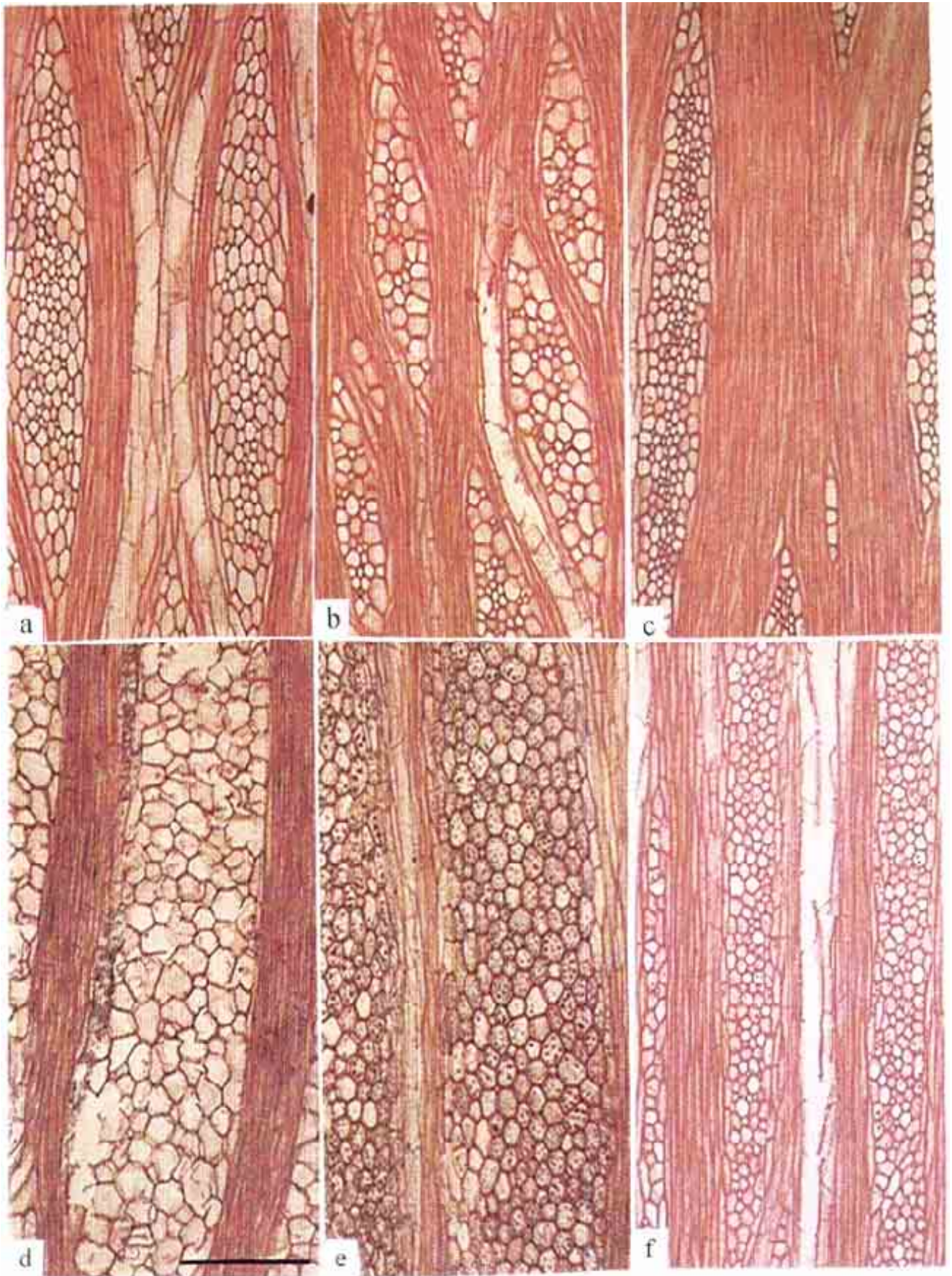
Cuadro 5. Valores de la media y una desviación estándar en micras para las características de longitud, diámetro y grosor de la pared de la fibra de los géneros de Pachycereaceae, así como los coeficientes de rigidez y flexibilidad.

género	longitud	diámetro total	diámetro lumen	grosor pared	coef. rigidez	coef. flexibilidad
<i>Bergerocactus</i>	270 ± 60^a	24 ± 2^0	15 ± 2^a	4.6 ± 0.69^d	0.38	0.62
<i>Carnegiea</i>	840 ± 90^b	26 ± 4^{ab}	17 ± 3^a	4.7 ± 9.84^b	0.36	0.65
<i>Cephalocereus</i>	750 ± 150^b	26 ± 5^{bc}	16 ± 3^a	5.0 ± 1.2^b	0.38	0.61
<i>Escontria</i>	990 ± 160^{bc}	27 ± 3^c	16 ± 2^a	6.0 ± 1.1^c	0.44	0.59
<i>Myrtillocactus</i>	950 ± 140^{bc}	27 ± 4^c	14 ± 4^a	6.4 ± 1.1^c	0.47	0.52
<i>Neobuxbaumia</i>	850 ± 140^b	26 ± 4^{bc}	14 ± 3^a	5.9 ± 1.2^{bc}	0.45	0.54
<i>Pachycereus</i>	990 ± 190^{bc}	27 ± 4^c	16 ± 3^a	5.5 ± 1.1^b	0.41	0.59
<i>Polaskia</i>	880 ± 150^{bc}	26 ± 3^{bc}	15 ± 2^a	5.5 ± 0.9^b	0.42	0.58
<i>Rathbunia</i>	810 ± 140^b	22 ± 3^a	14 ± 3^a	4.0 ± 0.63^a	0.36	0.64
<i>Stenocereus</i>	880 ± 170^{bc}	27 ± 5^c	16 ± 3^a	5.5 ± 1.4^b	0.41	0.59

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$, Tukey)

media para los géneros se considera en la clasificación de Chalk (1989) como una fibra corta para las dicotiledóneas con crecimiento secundario. Los coeficientes de rigidez y flexibilidad muestran que *Myrtillocactus* y *Neobuxbaumia* tienen la mayor proporción de pared secundaria en las fibras (cuadro 5), confiriéndoles la condición de maderas más duras. Es importante señalar que *Myrtillocactus* forma un cilindro de madera sólido, mientras que en la mayoría de las especies de *Neobuxbaumia* no se establece un cilindro completo. Con respecto al análisis de correlación para los elementos de vaso y fibras del xilema, el coeficiente de correlación entre longitud del elemento de vaso y de la fibra es de 0.360 ($p < 0.0001$) para Pachycereaceae. Este coeficiente es bajo en comparaciones con los valores

Fig. 6. Xilema secundario. Cortes tangenciales que muestran las diferencias en abundancia y tamaño de los radios. a) *Stenocereus pruinosus* (TT450). b) *Myrtillocactus cochal* (SA1305), radios uniseriados cortos. c) *Escontria chiotilla* (TT379), radios uniseriados cortos. d) *Pachycereus hollianus* (TT423), cristales en células de parénquima. e) *Bergerocactus emoryi* (SA1307), abundantes granos de almidón. f) *Rathbunia kerberi* (424). Escala = 533 μm .



reportados para otras familias de dicotiledóneas (Terrazas y Dickison en prensa). El diámetro total de la fibra y su lumen presentan una asociación alta y positiva (0.821, $p < 0.0001$), así como el diámetro de la fibra y el grosor de la pared de ésta (0.697, $p < 0.0001$), comportamiento que tampoco coincide con el patrón observado en la madera de otras familias (Terrazas y Dickison en prensa).

El parénquima axial es escaso y escaso – vasicéntrico. La hilera parenquimatosa tiene 2 ó 4 células, comúnmente sin contenidos, pero cristales prismáticos pequeños se presentan en algunas especies de *Pachycereus* y granos de almidón en *Escontria*.

Los radios son heterogéneos, los uniseriados son raros en especies de *Escontria*, *Polaskia* y *Myrtillocactus* (Figs. 6b, c), pero ausentes en el resto de los géneros. Los radios son exclusivamente multiseriados en la mayoría de las especies; tienen una altura que fluctúa de $1,480 \pm 330 \mu\text{m}$ en *Myrtillocactus schenckii* a $9,450 \pm 1,480 \mu\text{m}$ en *Carnegiea gigantea* (valores promedio para los géneros en el cuadro 4). Cabe destacar que *Stenocereus eichlamii* tiene una altura de radios ($4,510 \pm 1,300 \mu\text{m}$) más semejante a las especies de *Pachycereus*, *Cephalocereus* y *Neobuxbaumia* que a las de *Stenocereus*. El número de células, en la parte más ancha de los radios, varía de cuatro en *Escontria*, *Myrtillocactus*, *Polaskia* y *Rathbunia* hasta más de 15 en *Bergerocactus* (Fig. 6e). Las células que conforman los radios son cuabras y erectas en la mayoría de los géneros, pero se observan procumbentes cortas en *Cephalocereus columna-trajani*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Polaskia* y *Stenocereus*. Los contenidos presentes en los radios son cristales amorfos en *Pachycereus marginatus* y *P. hollianus*, *Stenocereus eichlamii*, *S. queretaroensis* y *S. stellatus*, esferocristales en *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia euphorbioides* y *Pachycereus fulviceps*, así como cristales prismáticos en *Escontria* y *Polaskia*. Cuerpos de sílice se presentan en *Carnegiea gigantea* y *Pachycereus weberi*, cavidades de mucílago en *Neobuxbaumia tetetzo*, taninos en *Stenocereus martinezii* y abundantes granos de almidón en *Bergerocactus* (Fig. 6e). Los coeficientes de correlación entre altura de radio y longitud del elemento de vaso (0.239) y de la fibra (0.137) son extremadamente bajos en comparación con los reportados para otras familias de dicotiledóneas (Terrazas y Dickison en prensa).

Floema secundario. El floema secundario presenta dos zonas distintivas, la región colapsada y la región no colapsada (Fig. 7a-c). La región no colapsada es similar en todo el material estudiado observándose tubos cribosos con placa cribosa en posición horizontal,

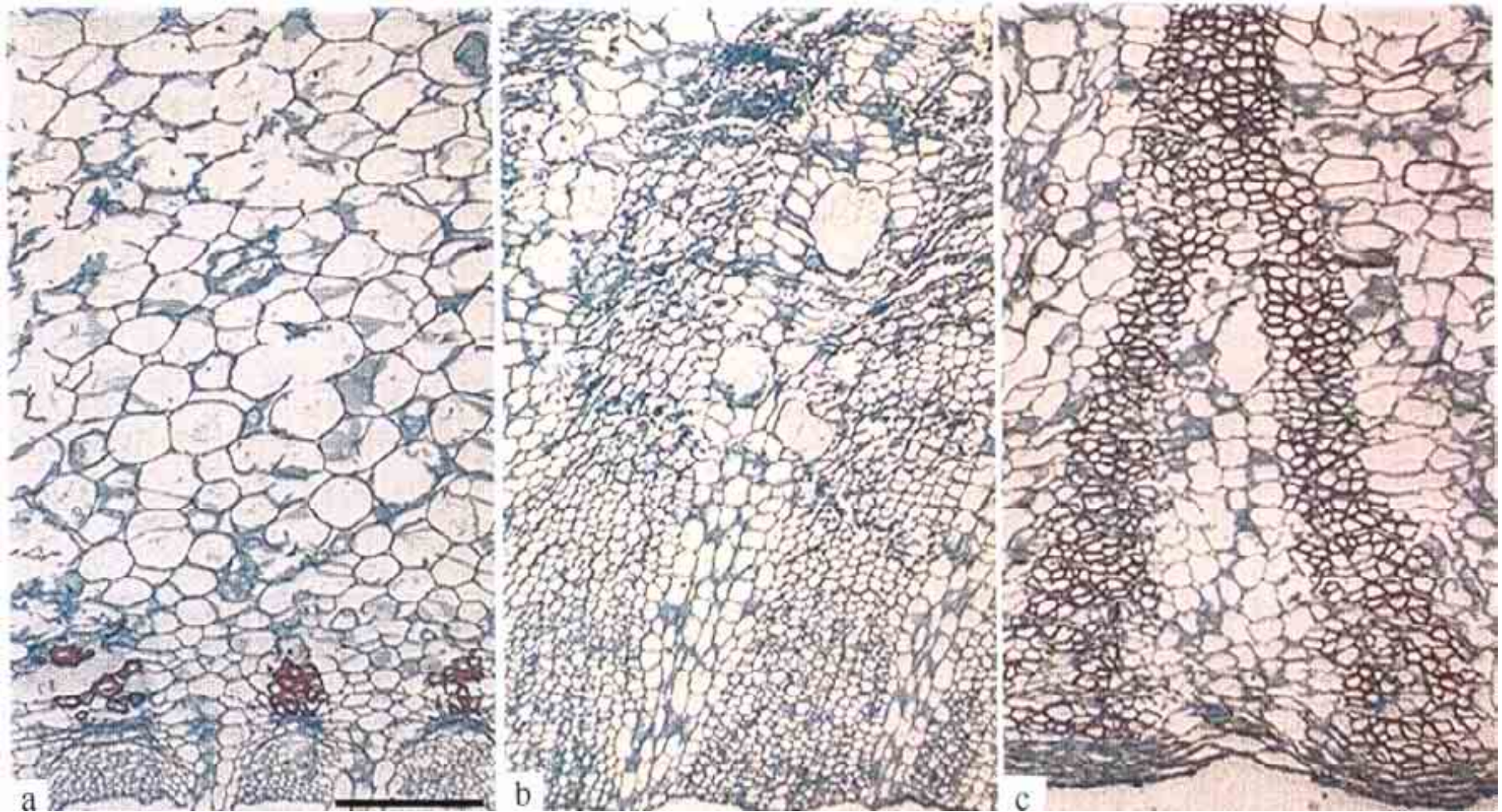


Fig. 7. Floema secundario. Cortes transversales. a) *Polaskia chichipe* (TT374), escasas fibras sobre floema colapsado. b) *Neobuxbaumia scoparia* (TT505), radios dilatados con abundantes células de mucílago, células colapsadas entre estratos de parénquima axial no colapsado sin esclerénquima. c) *Pachycereus pringlei* (SA1348), radios dilatados con células colapsadas entre estratos de esclereidas. Escala = 533 μ m.

células acompañantes y parénquima axial y radial. Las diferencias se presentan en la región colapsada (Fig. 7a-c), donde algunas especies presentan escasas fibras sobre esta zona como en *Bergerocactus*, *Myrtillocactus*, *Polaskia* (Fig. 7a) y *Rathbunia*. Los géneros *Carnegiea*, *Cephalocereus* y *Neobuxbaumia* se distinguen por la abundante dilatación del parénquima axial y radial y escasez de esclerénquima (Fig. 7b). En el resto de los géneros se observan bandas de tejido obliterado donde las células de parénquima axial y radial se esclerifican o se arreglan en bandas como en *Escontria*, *Stenocereus* y la mayoría de las especies de *Pachycereus* (Fig. 7c).

Peridermis. La peridermis tiene su origen en la epidermis: El desarrollo es unidireccional en *Bergerocactus*, *Polaskia*, *Myrtillocactus cochal*, *Pachycereus*, *Rathbunia* y siete especies de *Stenocereus* (Fig. 8a). Peridermis con desarrollo bidireccional (Fig. 8 b, c) se presenta en *Carnegiea*, *Cephalocereus*, *Escontria*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia* y cinco especies de *Pachycereus*. El felema se distingue por tener dos tipos celulares, paredes delgadas con suberina, generalmente colapsadas y células de pared gruesa lignificada, formando estratos que se alternan (Fig. 8c). La felodermis cuando se presenta puede ser angosta o amplia. Sus células pierden el arreglo radial y algunas se diferencian en haces vasculares peridermales y células de mucílago (Figs. 8b, c), en pocas especies se llegan a esclerificar algunas de las células de la felodermis. Región donde algunas células también se esclerifican. Las peridermis sucesivas se pueden establecer por debajo de la hipodermis, la cual comúnmente se fragmenta. El ritidoma se observa tanto en especies con crecimiento unidireccional como con crecimiento bidireccional. Las peridermis observadas en otros miembros de Cactoideae tienen crecimiento exclusivamente unidireccional (Mauseth 1996: Mauseth y Ross 1988), por lo que el crecimiento bidireccional de la peridermis se describe por primera vez para miembros de Pachycereeae en esta investigación.

Caracteres morfológicos y químicos

Los miembros de Pachycereeae se caracterizan por tener formas arborescentes altas, siendo éstas monopódicas o fuertemente ramificadas; sin embargo algunas especies de

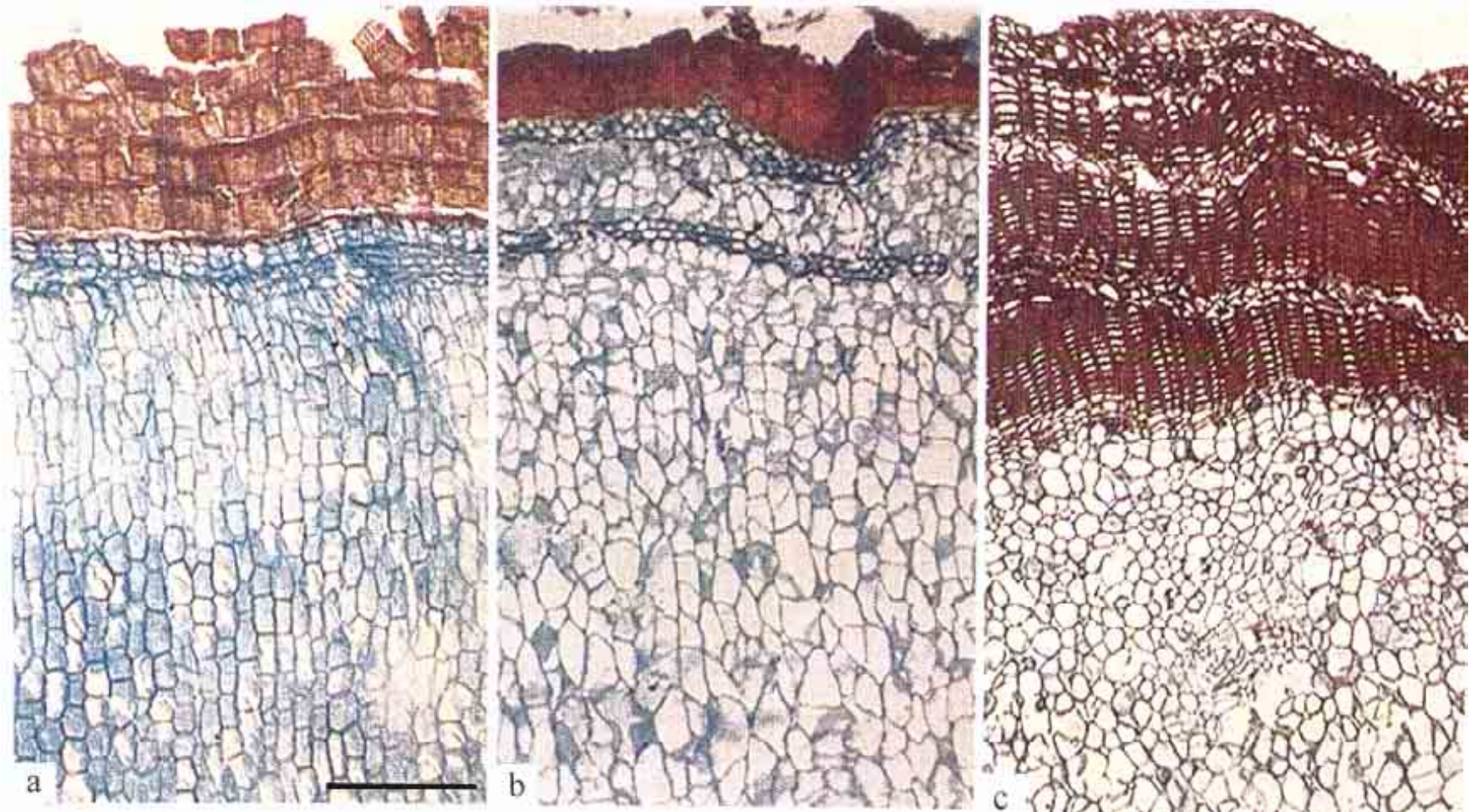


Fig. 8. Peridermis. Cortes transversales. a) *Polaskia chende* (TT451), peridermis con crecimiento unidireccional. b) *Escontria chiotilla* (TT378), peridermis con crecimiento bidireccional, felodermis poco desarrollada con hipodermis subyacente a ésta. c) *Pachycereus weberi* (TT399), peridermis con crecimiento bidireccional, felema estratificado y felodermis amplia. Escala = 533 μ m.

Cephalocereus, *Pachycereus* y *Stenocereus* muestran un hábito que varía de arbustos basítonos a árboles altos con ramas dispuestas en formas diversas. Esta diversidad hace, difícil establecer estados de carácter, por lo que el hábito no fue incluido en el análisis. El número de costillas (14)* varía en la tribu. Sin embargo *Escontria*, *Myrtillocactus* y *Rathbunia* tienen un número bajo de costillas, mientras que *Carnegiea*, *Cephalocereus* y *Neobuxbaumia* presentan un mayor número de costillas. El número de costillas no parece estar relacionado en el hábito de la planta en especial para los miembros de *Pachycereus* y *Stenocereus*. Este carácter se incluyó en el análisis. La región interareolar y la forma de la aréola requieren de un análisis más detallado. Sin embargo, el color café-rojizo de la aréola (21) es un carácter distintivo para un grupo de especies de *Stenocereus*, así como el surco horizontal (20) en otro grupo de especies también de *Stenocereus*. Las observaciones de campo permitieron corroborar de modificaciones morfológicas en la ramas que llevan las aréolas que producen flores. Dichas modificaciones cambian de la formación exclusiva de cerdas en la aréola hasta la presencia de cefalios. Este carácter se codificó como un carácter multiestado (18). Es importante señalar que también se colectaron algunos cefalios y ramas con modificaciones incipientes, los cuales se comenzarán a estudiar anatómicamente con objeto de incorporar un mayor número de caracteres al análisis cladístico. La presencia de aréolas cefaloideas (35) se reporta como un carácter presente en *Escontria*, *Myrtillocactus* y algunas especies de *Stenocereus*. y se incluyó en la matriz. El número de flores por aréola (19), comúnmente es uno, pero varias especies de *Myrtillocactus* y *Pachycereus* muestran dos o más por aréola, carácter que también se incluyó en el análisis.

Con respecto a los caracteres de la morfología floral solamente se incluyen ocho caracteres de la flor. Estos son los únicos caracteres que se pudieron extraer de la literatura para casi todas las especies de la tribu. La presencia de flores tubulares (38), el tamaño del tubo receptacular (22), la presencia de cámara nectarial (23), la apertura de la cámara nectarial (24), en términos de si ésta es abierta o cerrada, la posición de los tépalos (27), la presencia de células pigmentadas del funículo (15), nectarios extraflorales (34) y simetría floral (36) son los caracteres incluidos en la matriz (Apéndice 2). Se colectaron flores de varias especies durante el trabajo de campo, pero requieren de un análisis morfométrico

*los números entre paréntesis indican el número del carácter en la matriz empleada en el análisis cladístico.

detallado con objeto de delimitar un mayor número de caracteres e incluirse en futuros análisis para la tribu.

Con base a la literatura solamente se obtuvieron dos características del fruto que son empleadas para el análisis [superficie del fruto (25), superficie del fruto a la madurez (26)] y tres características para la semilla [presencia de rafe prominente (29), textura de la testa (17) y brillo de la testa (16)]. También se colectaron frutos y semillas de un buen número de especies durante el trabajo de campo. Para las semillas se está realizando actualmente el estudio morfométrico y la toma de fotografías en el microscopio electrónico de barrido con objeto de buscar caracteres adicionales para ser incluidos en futuros análisis de parsimonia para la tribu.

La capacidad de sintetizar los compuestos químicos alcaloides o triterpenos glicosídicos se ha considerado por Buxbaum (1961) y Gibson *et al.* (1986) como un carácter importante para distinguir grupos de especies dentro de Pachycereeae, por lo cual se sintetizó la información encontrada en la literatura (cuadro 4) y se incluyó en el análisis cladístico aquí presentado.

Cuadro 4. Número de especies para los diez géneros de Pachycereeae con la capacidad de sintetizar alcaloides y triterpenos

Géneros (especies reconocidas por Hunt, 1992)	Alcaloides	triterpenos glicosídicos	Triterpenos no glicosídicos	Sin compuestos
<i>Bergerocactus</i> (1)	-	-	1	-
<i>Carnegiea</i> (1)	1	-	-	-
<i>Cephalocereus</i> (5)	1	-	1	2
<i>Escontria</i> (1)	1	1	-	-
<i>Myrtillocactus</i> (4)	-	4	-	-
<i>Neobuxbaumia</i> (8)	1	-	-	3
<i>Pachycereus</i> (13)	10	-	1	2
<i>Polaskia</i> (2)	1	2	-	-
<i>Rathbunia</i> (2)	-	2	-	-
<i>Stenocereus</i> (21)	5	17	2	-

Análisis cladístico

Para el análisis cladístico se incluyeron 49 especies de la tribu Pachycereeae y 41 caracteres, cuyos estados de carácter se presentan en el cuadro 5.

Cuadro 5. Caracteres usados en el análisis cladístico

1. Cutícula, lisa ((0), rugosa (1), cuernos (2).
 2. Epidermis, un estrato (0), estratos múltiples (1).
 3. Epidermis con divisiones secundarias, ausentes (0), internas (1), grupos (2).
 4. Cuerpos de sílice en células epidérmicas, ausentes (0), presentes(1).
 5. Grosor hipodermis, < 150 μm (0), 151-300 μm (1), > 300 μm (2).
 6. Cuerpos de sílice en células hipodérmicas, ausentes (0), presentes (1).
 7. Células de mucílago en la región del clorénquima, (0) presentes (1) ausentes, solo en la base de esta región (2).
 8. Inclusiones corticales, cristales (0), ausentes (1), esferocristales (2).
 9. Diferenciación temprana de fibras extrafloemáticas (0), diferenciación tardía (1).
 10. Haces medulares anfrivasales, ausentes (0), presentes (1).
 11. Células de mucílago en la médula, ausentes (0), escasas y pequeñas (1), abundantes (2).
 12. Triterpenos, ausentes (0), presentes (1).
 13. Alcaloides, ausentes (0), presentes (1).
 14. Costillas, ausentes (0), ≤ 10 costillas (1), > 11 costillas (2).
 15. Células pigmentadas del funículo, ausentes (0), presentes (1).
 16. Brillo de la superficie de la semilla, presente (0), ausente (1).
 17. Relieve de la superficie de la semilla, liso (0), rugoso (1).
 18. Diferenciación de la rama reproductora, ausente (0), poco desarrollada (1), bien desarrollada (2).
 19. Número de flores por aréola, más de dos (0), una (1), dos (2).
 20. Surco horizontal en la región interareolar, ausente (0), presente (1).
 21. Aréolas café-rojizas, ausente (0), presente (1).
 22. Tamaño del tubo receptacular, < 2 cm (0), ≥ 2 cm (1).
 23. Cámara nectarífera, ausente (0), corta (1), larga (1).
 24. Apertura de la cámara nectarífera, abierta (0), cerrada (1).
 25. Superficie del fruto, sin aréolas (0), con aréolas (1).
 26. Superficie del fruto en la madurez, desnudo (0), con aréolas caducas (1), con aréolas persistentes (1).
 27. Posición de los tápalos, abierta (0), cerrada (1).
 28. Tamaño de los elementos de vaso > de 250 μm (0); < 250 μm (1).
 29. Rafe prominente en la semilla, ausente (0), presente (1).
 30. Haces medulares, ausentes (0), presentes (1).
 31. Hojas bien desarrolladas, presentes (0), ausentes (1).
 32. Cavidades de mucilago en córtex, ausentes (0), presentes (1).
 33. Células del córtex esclerificadas, ausente (0), presente (1).
 34. Nectarios extraflorales, ausente (0), presente (1).
 35. Aréolas cefaloides, ausente (0), presente (1).
 36. Simetría floral, radial (0), bilateral (1).
 37. Cristales en células epidérmicas, ausentes (0), presentes(1).
 38. Taninos en células epidérmicas, ausentes (0), presentes (1).
 39. Cristales en células hipodérmicas, ausentes (0), presentes(1).
 40. Haces medulares con fibras extrafloemáticas, ausente (0), presente (1).
-

Se obtuvieron más 800 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 116 pasos. No existe resolución en las ramas terminales como se muestra en uno de estos

árboles igualmente parsimoniosos (Fig. 9), además de ser pocos los caracteres que apoyan a las ramas internas. Los resultados encontrados se esperaban debido al alto número de taxa terminales y escaso número de caracteres incorporados al análisis. Resultados semejantes se han obtenido en otros grupos de plantas donde existe un problema similar entre la proporción de taxa terminales y caracteres (Sanderson 1991, Terrazas 1994). Por otra parte, el árbol de consenso estricto recupera grupos monofiléticos que son importantes para análisis subsecuentes. En la topología de consenso estricto se recuperan cuatro grupos monofiléticos (Fig. 10). El ciado que define al género *Stenocereus* incluyendo a las especies de *Rathbunia* se recupera en todos los casos y está definido por las sinapomorfias presencia de cuerpos de sílice tanto en las células de la epidermis como en la hipodermis. La monofilia de este ciado es congruente con otros estudios filogenéticos para algunos miembros de este grupo (Cornejo y Simpson 1997; Cota y Wallace 1997; Gibson *et al.* 1986). Dentro del ciado *Stenocereus* se definen únicamente como grupos monofiléticos el grupo de especies con aréolas color café-rojizo y el grupo de las especies de *Rathbunia*. Estos resultados confirman la hipótesis de Gibson y Horak (1978) quienes proponen a *Rathbunia* como un miembro del género *Stenocereus*. Las especies de *Rathbunia* se mantienen como taxa hermanos con base a la presencia de flores con simetría bilateral y haces medulares anfigvasales. El reconocimiento de *Isolatocereus dumortieri* como género monotípico (Gibson 1991; Cota y Wallace 1997) no es apoyada con nuestros resultados. *Stenocereus dumortieri* se incluye en el ciado *Stenocereus* como un taxon derivado al mismo nivel que otras especies como *S. chacalapensis*, *S. fricii*, *S. laevigatus*. La hipótesis de hermandad entre *Stenocereus eruca* y *S. treleasei* apoyarse con la incorporación de un mayor número de caracteres en análisis futuros. Es importante hacer notar que *Stenocereus eichlamii* es excluido del ciado *Stenocereus*. Dicha exclusión posiblemente se deba a que esta especie es la única sin cuerpos de sílice en el sistema dérmico y sus las semilla son lisas y brillantes, similares a las de varias especies de *Pachycereus*. La exclusión de *S. eichlamii* del género *Stenocereus* confirma observaciones realizadas por Bravo-Hollis y Arias (com. pers.) para las Cactáceas de Mesoamérica. Sin embargo, su ubicación dentro de cualquier otro género requiere estudios futuros.

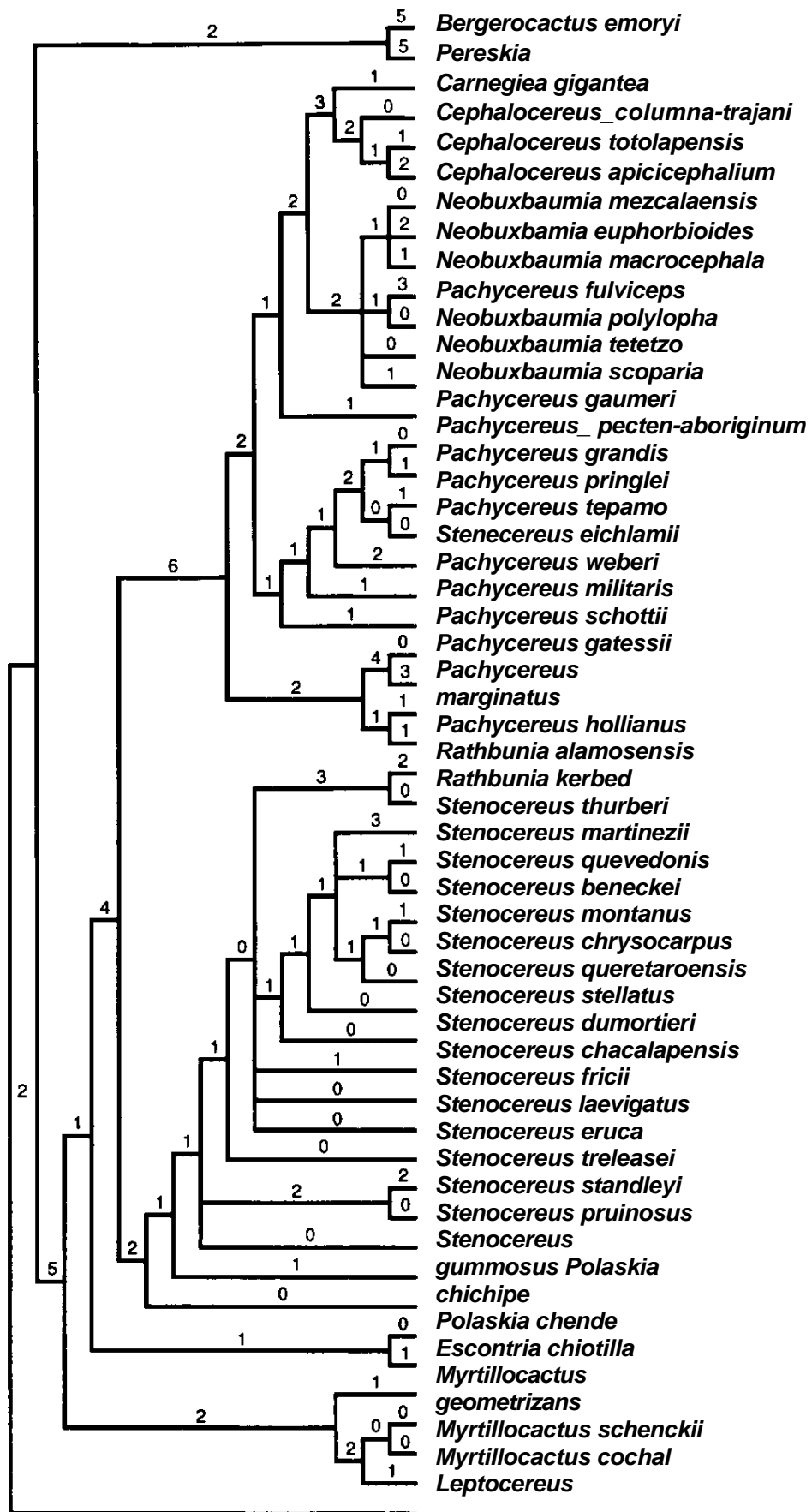


Fig. 9. Un árbol de 116 pasos, con un índice con consistencia de 0.39 y un índice de retención de 0.80

Por otra parte los géneros *Escontria*, *Myrtillocactus* y *Polaskia* se recuperan como grupos monofiléticos y deben ser reconocidos como géneros válidos contrario a la propuesta de Hunt y Taylor (1989).

La subtribu *Stenocereinae* no se constituye como un grupo monofilético, resultados que no apoyan las propuestas de Gibson y Horak (1978) y Cota y Wallace (1997). Por lo que los caracteres morfológicos propuestos por Gibson y Horak como las sinapomorfias de esta subtribu en el análisis se comportan como caracteres plesiomórficos.

El segundo gran clado incluye a los géneros incluidos en la subtribu *Pachycereinae* más *S. eichlamii* y se define por los caracteres capacidad de sintetizar alcaloides, pérdida de las células pigmentadas del funículo, presencia de rafe en la semilla y relieve de la testa de la semilla liso. Estos caracteres se comportan como homoplásicos en ramas más internas de este clado.

El género *Pachycereus* sensu Barthlott y Hunt (1993) no se recupera como monofilético (Fig. 10). El cladograma muestra dos grupos monofiléticos independientes, uno formado por *Pachycereus schottii* y *P. gatesii* y otro por *P. weberi*, *S. eichlamii*, y el grupo constituido por *Pachycereus pecten-aboriginum*, *P. grandis*, *P. pringlei* y *P. tepamo* definidos como grupo por la presencia células esclerificadas en el córtex y epidermis biestratificada en origen. Mientras que *P. fulviceps*, se agrupa con las especies de *Neobuxbaumia* y *Carnegiea* con las especies de *Cephalocereus*. En varios de estos género se presentan ramas dimórfica las cuales requieren ser estudiadas con más detalle con objeto de incorporar un mayor número de caracteres al análisis de parsimonia. De igual forma la incorporación de nuevos caracteres, permitirá apoyar o rechazar las hipótesis de parentesco aquí presentadas. Análisis futuros deberán enfocarse a la inclusión de caracteres que permitan apoyar las ramas terminales de los grupos monofiléticos aquí definidos. También es recomendable que los futuros análisis se realicen fraccionando a los miembros de la tribu con base en los grupos monofiléticos, de esta forma las topologías serán más robustas.

Conclusiones

Hay caracteres anatómicos descritos por primera vez para especies de la tribu *Pachycereae*. La colecta de muestras múltiples por especie permitió registrar y entender la variabilidad anatómica, así como evaluar los cambios estructurales ocasionados por la

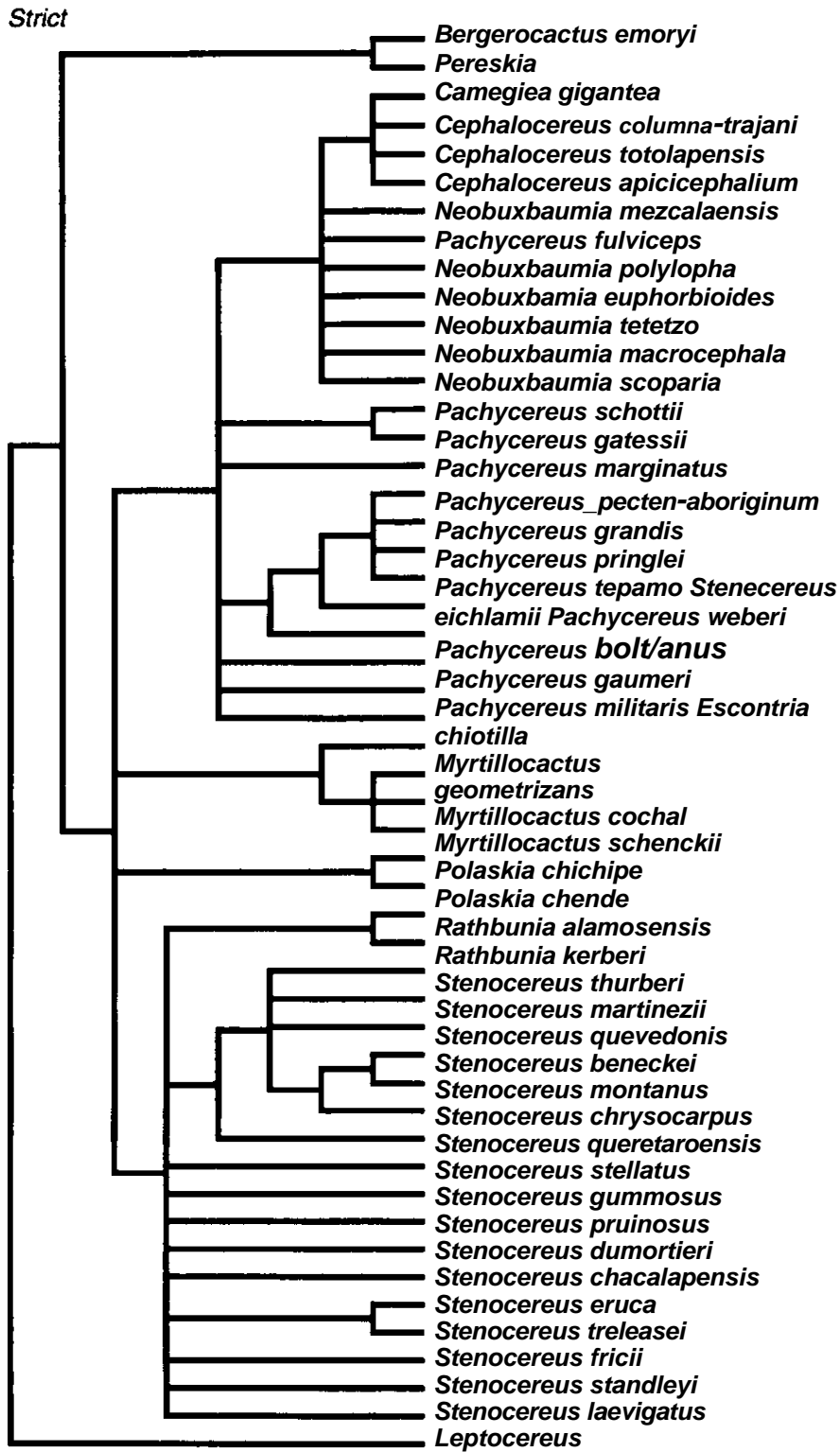


Fig. 10. Arbol de consenso estricto de más 800 árboles igualmente parsimiosos.

madurez del tallo o rama, como son la presencia de divisiones secundarias en las células epidérmicas y las fibras sobre el floema secundario. Caracteres como la presencia de cuerpos de sílice en las células epidérmicas e hipodérmicas son sinapomórficas que definen el clado *Stenocereus*. Otros caracteres anatómicos como la esclerificación de las células del córtex y los haces medulares anfibasales definen otros clados. Mientras que otros como las drusas en las células corticales adyacentes a la hipodermis y la presencia de taninos en las células epidérmicas son caracteres autapomórficos para algunas especies.

El análisis de parsimonia mostró que hay grupos monofiléticos que corresponden a los géneros propuesto por Barthlott y Hunt (1993) para la tribu; sin embargo, otros requieren redefinirse ya que se recuperan como monofiléticos. Los resultados de este análisis preliminar serán la base de estudios futuros.

Este estudio también mostró la necesidad de evaluar un mayor número de caracteres morfológicos, ya que pocos se pueden tomar de la literatura debido a su heterogeneidad. Las colectas realizadas además de ser la base para el estudio anatómico que a aquí se presenta serán la fuente de datos para estudios futuros.

Literatura citada

- Arias-Montes, S., S. Gama L. y L.U. Guzmán C. 1997. Cactaceae A.L. Juss. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Instituto de Biología, UNAM.
- Bailey, I.W. 1960. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. I. Foliar vasculature of *Pereskia*, *Pereskiaopsis* and *Quiabentia*. Journal of the Arnold Arboretum 41: 341-356.
- Barthlott, W. y D.R. Hunt. 1993. Cactaceae. 161-197. En: K. Kubitzki (ed.) The families and genera of vascular plantas. Springer-Verlag. Berlin.
- Berlyn, G.P. y J.P. Miksche. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. IOWA State University Press. Ames.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Autónoma de México. México.
- Buxbaum, F. 1961. Die entwicklungslinien der tribes Pachycereae F. Buxb. (Cactaceae-Cereoideae). Botanische studien heft 12. Verlag, Jena.
- Carquist, S. 1962. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for parafin sectioning. Stain Technology 57: 311-317.
- Chalk, L. 1989. Vessels. En: C.R.Metcalf y L. Chalk (eds), Anatomy of the dicotyledons Vol. II. 2nd. edition. Oxford Science Publications, Clarendon. United Kingdom. 3-12.

- Chalk, L. 1989. Fibers. En: C.R.Metcalf y L. Chalk (edrs), Anatomy of the dicotyledons Vol. II. 2nd. edition. Oxford Science Publications, Clarendon. United Kingdon. 28-38.
- Chattaway, M.M. 1936. Relation between fiber and cambial initial length in dicotyledoneous woods. Tropical woods 29: 20-28.
- Cota J., H. y R.S. Wallace. 1996. La citología y la sistemática molecular en la familia Cactaceae. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 41: 27-46.
- Cota J., H. y R.S. Wallace. 1997. Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its relationships to North American columnar cacti (Cactaceae: Cactoideae). Systematic Botany 22: 529-542.
- Donoghue, M.J. y P.D. Cantino. 1984. The logic and limitations of the outgroup substitution approach on cladistic analysis. Systematic Botany 9: 192-202.
- Eggli, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. Plant Systematics and Evolution 146: 197-214.
- Gibson, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). Biotropica 5: 29-65.
- Gibson, A.C. 1982. Phylogenetic relationships of Pachycereae. 3-16. En: J.S.F. Baker y W.T. Starmer (eds.), Ecological genetics and evolution. The cactus-yeast-*Drosophylla* model system. Academic Press, Sydney.
- Gibson, A.C. 1988a. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 1. Composition and definition of the subtribe. Cactus and Succulent Journal 60: 11-16.
- Gibson, A.C. 1988b. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 2. *Polaskia*. Cactus and Succulent Journal 60: 55-62.
- Gibson, A.C. 1988c. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 3. *Myrtillocactus*. Cactus and Succulent Journal 60: 109-116.
- Gibson, A.C. 1988d. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 4. *Escontria*. Cactus and Succulent Journal 60: 161-167.
- Gibson, A.C. 1988e. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 5. *Cina* and its relatives. Cactus and Succulent Journal 60: 283-288.
- Gibson, A.C. 1989a. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 6. *Stenocereus stellatus* and *Stenocereus treleasei*. Cactus and Succulent Journal 61: 26-32.
- Gibson, A.C. 1989b. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 7. The Macherocerei members of *Stenocereus*. Cactus and Succulent Journal 61: 104-112.
- Gibson, A.C. 1990a. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 8. Organ pipe cactus and its closest relatives. Cactus and Succulent Journal 62: 13-24.
- Gibson, A.C. 1990b. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 9. *Stenocereus queretaroensis* and its closest relatives. Cactus and Succulent Journal 62: 170-176. 34

- Gibson, A.C. 1991. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 11. *Stenocereus dumortieri* versus *Isolatocereus dumortieri*. Cactus and Succulent Journal 63: 184-190.
- Gibson, A.C. y K.E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. Annals of the Missouri Botanical Garden 65: 999-1057.
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge.
- Gibson, A.C., K.C. Spencer, R. Bajaj, y J.L. McLaughlin. 1986. The ever-changing landscape of cactus systematics. Annals of the Missouri Botanical Garden 73: 532-555.
- Hunt y Taylor 1989. The genera of Cactaceae: progress towards a consensus. Bradleya 8: 85-107.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bulletin new series 10: 219-332.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. MacGraw Hill, New York.
- Mauseth, J.D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. Annals of Botany 72: 8189.
- Mauseth, J.D. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). Bradleya 7: 1-11.
- Mauseth, J.D. 1996. Comparative anatomy of tribes Cereeae and Browningieae (Cactaceae). Bradleya 14: 66-81.
- Mauseth, J.D. y R.G. Ross. 1988. Systematic anatomy of the primitive ceroid cactus *Leptocereus quadricostatus*. Bradleya 6: 49-64.
- Mauseth, J.D., T. Terrazas y S. Loza-Cornejo. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS Ia (Cactaceae). Bradleya 16: 41-53.
- Media Cybernetics. 1997. Image-Pro Plus. Version 3.1 for windows. Maryland.
- Nyffeler, R., U. Eggli y B.E. Leuenberger. 1997. Noteworthy idioblastic sclereids in the stems of *Euclychnia* (Cactaceae): American Journal of Botany 84: 1192-1197.
- SAS Institute. 1989. SAS procedures guide. Release 6.03. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Sajeva, M. y J.D. Mauseth. 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. Annals of Botany 68: 405-411.
- Sanderson, M.J. 1991. Phylogenetic relationships within North American Astragalus L. (Fabaceae). Systematic Botany 16: 414-430.
- Schumann, K. 1898. Gesamtbeschreibung der Kakteen. J. Neumann. Neudamm (Suppl. 1902). [Citado en Gibson et al. 1986].
- Sosa, V. y E. DeLuna. 1994. Morphometrics and character state recognition for cladistic analyses in the *Bletia reflexa* complex (Orchidaceae). American Journal of Botany supplement 81: 188.

- Swofford, D.L. 1991. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony. Version 3.1. computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Terrazas, T. 1994. Wood anatomy of the Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation. Ph.D. Dissertation. The University of North Carolina at Chapel Hill. N.C.
- Terrazas, T. y W.C. Dickison (en prensa). Wood anatomy of the Anacardiaceae. IAWA Journal.
- Trokenbrodt, M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. IAWA Bulletin new series 11: 141-166.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martinez y L. Dominguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. Journal of Tropical Ecology 11: 1-17.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. American Journal of Botany 84: 452-455.
- Wallace, R.S., J.H. Cota y H.G. Hills. 1995. Molecular phylogenetics of the Cactaceae and infrafamilial classification: evidence for new generic and tribal alignments and recognition of a new subfamily. American Journal of Botany supplement 82: 169.
- Wallace, R.B. y E.D. Forquer. 1995. Molecular evidence for the systematic placement of *Echinocemus pensilis* (K. Brandege) J. Purpus (Cactaceae). Haseltonia 3: 71-76.
- Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics. John Wiley and Sons, New York.

Apéndice 1

Descripciones anatómicas a nivel genérico

BERGEROACTUS

Tejido primario

Cutícula. Es lisa y gruesa. Presenta una ligera acumulación de cutina en las paredes anticlinales.

Epidermis. Es uniestratificada, con células de forma cuadrada vistas en corte transversal. Raras divisiones oblicuas. Las estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas adyacentes. Los contenidos son principalmente taninos y escasos cristales prismáticos.

Hipodermis. Es colenquimatosa, con tres estratos de células de paredes gruesas que no presentan contenidos.

Córtex. Tiene dos regiones distintivas: clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de cuatro a cinco células de parénquima más o menos cuadradas en empalizada, arregladas en hileras radiales; sin haces vasculares corticales y células de mucílago. La región reservante se localiza en la parte media de las costillas y cercana a la estela; las células de parénquima tienen forma isodiamétrica y se observan haces corticales y células de mucílago en esta región. Los haces corticales presentan crecimiento secundario. El xilema es escaso, tiene únicamente elementos de vaso y parénquima y el floema presenta una región colapsada e hileras de fibras sobre éste. Las células de mucílago tienen forma redonda y son abundantes.

Tejido vascular primario. Presenta 34 haces vasculares colaterales. El xilema está constituido por vasos y parénquima y el floema se constituye por tubos cribosos, células acompañantes, parénquima y fibras sobre el floema..

Médula. Con células de parénquima y haces medulares dispersos con crecimiento secundario, además algunos presentan fibras sobre el floema colapsado. Las células de mucílago se presentan en la región periférica cercana a la estela. En la base del tallo se fusionan las fibras de dos haces medulares dando una apariencia característica.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa, con 19 vasos/mm². Los vasos son principalmente solitarios (68%), el resto en grupos de dos y tres, tienen forma circular la mayoría y su diámetro tangencial varía de 20 a 53 µm con una media de 32±8 µm. Los elementos de vaso tienen una longitud de 152 a 284 µm con una media de 215±36 µm. La placa de perforación es simple y las punteaduras intervasculares son pseudoescalariformes. Fibras libriformes septadas y nucleadas, con abundantes punteaduras simples en las paredes radiales y granos de almidón. La longitud de las fibras varía 157 a 423 µm con una media de 270± 60 µm. El diámetro es de 24±2 µm y el grosor de la pared de la fibra es de 5±0.7 µm. El parénquima axial es vasicéntrico y escaso. La hilera parenquimatosa tiene un par de células sin contenidos. Los radios son del tipo heterogéneo con una altura total de 3,430±840 µm y de 10 a 15 células de ancho. Los radios están formados por células erectas cortas y cuadradas, las cuales presentan abundantes granos de almidón su lumen celular.

Floema secundario. Presenta dos zonas claramente distintivas: colapsada y no colapsada, ésta última tiene elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima axial. Al colapsarse se conservan escasas esclereidas sobre la región colapsada.

Peridermis: Se origina de las células de la epidermis y tiene desarrollo unidireccional sin ritidoma. El felema presenta hasta ocho estratos celulares y se compone de dos tipos celulares que se estratifican en bandas de células colapsadas de pared delgada con suberina y células con pared gruesa lignificada.

CARNEGIEA

Tejido primario

Cutícula. Es ondulada y gruesa. La apariencia ondulada de la cutícula se atribuye a la acumulación de cutina, que es mayor en la pared periclinal externa y menor en las paredes anticlinales.

Epidermis. Es uniestratificada, con células de forma rectangular (la pared más larga es la anticlinal y la más corta periclinal), mientras que en la región madura del

tallo, se presentan divisiones oblicuas y periclinales en las células epidérmicas formando una epidermis biestratificada y en ocasiones triestratificada. En la parte apical de la rama, los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas; Sin embargo, en las porciones media y basal del tallo, los estomas se aprecian ligeramente hundidos. Las células de la epidermis no presentan contenidos.

Hipodermis. Es colenquimatosa, con paredes gruesas. Tiene entre nueve y diez estratos de células que únicamente se ven interrumpidas por las cámaras subestomáticas. No presenta contenidos.

Córtex. Tiene dos regiones distintivas: clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de células de parénquima en empalizada, arregladas en hileras radiales; las células son largas en las caras anticlinales. Se observan haces vasculares corticales y células de mucilago distribuidos en la base de esta región. La región reservante se localiza en la parte media de las costillas y cercana a la estela. Las células de parénquima tienen forma isodiamétrica con paredes onduladas. Se presentan haces corticales y células de mucílago dispersos en esta región. Los haces corticales tienen crecimiento secundario. El xilema es escaso, formado por elementos de vaso y parénquima; el floema tiene una abundante región colapsada. Notoriamente, el parénquima que se encuentra alrededor del floema colapsado, se divide y expande.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa, con 30 vasos/mm². Los vasos son principalmente solitarios (54%), el resto se encuentran en hileras radiales cortas o tangenciales. En su mayoría tienen forma circular. El diámetro tangencial de los vasos varía de 36 a 88 µm, con una media de 63±14 µm. Los elementos de vaso fluctúan en longitud de 203 a 524 µm con una media de 339±82 µm. La placa de perforación es simple y las punteaduras intervasculares son predominantemente alternas con amplia apertura elongada. Las fibras son libriformes, la mayoría septadas, con abundantes punteaduras simples en las paredes radiales. La longitud de las fibras varía de 670 a 1024 µm con una media de 840±90 µm; el diámetro es de 17±3 µm y 5±0.8 µm el grosor de la pared. El parénquima axial es escaso y vasicéntrico, Ocasionalmente se observan bandas irregulares de parénquima asociadas a los vasos que tienen arreglo tangencial. Los radios son del tipo heterogéneos III, con una altura total de 9,450±1,480

µm y de 8 a 12 células de ancho. Los radios están formados por células erectas cortas y cuadradas, algunas de éstas con cuerpos de sílice pequeños.

Floema secundario. Presenta dos zonas claramente distintivas: colapsada y no colapsada, ésta última tiene elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima axial. Tanto el parénquima axial como el radial, se dilatan con el colapso de los tubos cribosos. En las células de los radios floemáticos se observan abundantes cristales.

Peridermis: Se origina de las células de la epidermis y tiene desarrollo bidireccional con ritidoma. El felema presenta hasta 20 estratos celulares y se compone de dos tipos celulares que se estratifican en bandas de células colapsadas de pared delgada con suberina y células con pared gruesa lignificada. La felodermis es amplia, presenta haces vasculares peridermales y células de mucílago.

CEPHALOCEREUS

Tejido primario

Cutícula. Es lisa y gruesa en la mayoría de las especies excepto en *C. apicicephalium*.

Epidermis. Es uniestratificada. Las células son rectangulares, con la pared anticlinal más grande que la periclinal. Escasas divisiones oblicuas en *C. apicicephalium* y *C. totolapensis*. Los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas. Se observaron cristales prismáticos que ocluyen el lumen de las células. Los cristales pueden ser de varios tamaños y más de uno por célula.

Hipodermis. Es colenquimatosa, de paredes delgadas o ligeramente gruesas en *C. columna-trajani*. Tiene de dos a tres estratos de células, excepto en *C. columna-trajani* que son seis a nueve estratos. La hipodermis sólo se ve interrumpida por las cámaras subestomáticas y no presenta contenidos.

Córtex. Con dos regiones distintivas clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de parénquima en empalizada arreglado en hileras radiales de seis a ocho células de forma más o menos cuadrada, pero hasta 12 células de forma rectangular en *C. columna-trajani*. Los haces vasculares y células de mucílago se encuentran en la base de esta región. La región reservante se localiza en la parte

media de las costillas hasta cercana a la estela. Aquí las células de parénquima tienen forma isodiamétrica, con paredes onduladas. Se presentan haces vasculares y células de mucílago dispersos en esta región, pero son más abundantes y de mayor tamaño que en la base del clorénquima. Las células de mucílago también son de forma redonda y generalmente escasas en la parte media, pero más abundantes en la base. En *C. columna-trajani* las células de mucílago tienen el contenido cristalizado. Los haces corticales presentan crecimiento secundario, el xilema es escaso, únicamente tiene elementos de vaso y parénquima excepto en *C. columna-trajani* donde algunos haces en la base del tallo tienen xilema con fibras. El floema presenta una región colapsada amplia pero sin fibras. Comúnmente, los haces corticales están rodeados de células de parénquima en expansión en las cuales, también se aprecian divisiones. En la base del tallo las células de la región reservante están aplastadas radialmente.

Tejido vascular primario. Tiene más de 120 haces vasculares. En el xilema únicamente se observan elementos de vaso y parénquima. En el floema se observan tubos cribosos de forma redonda y células acompañantes en alguna de las paredes del tubo criboso del mismo largo que éste, además de parénquima floemático. No hay fibras sobre el floema primario. Una vez diferenciado el cámbium vascular, éste produce solamente vasos y parénquima axial y radial; las fibras xilemáticas y floemáticas se desarrollan tardíamente, lo cual ocasiona que los radios del xilema y floema se dilaten.

Médula. Consiste de células de parénquima de pared más gruesa que las especies de otros géneros, haces medulares y células de mucílago. Los haces medulares son abundantes, a veces pequeños, con crecimiento secundario. Las células de mucílago son escasas o ausentes en *C. apicicephalium* y *C. totolapensis*. Cuando se presentan, la mayoría de las células de mucílago con el contenido cristalizado. En la parte basal del tallo se aprecian divisiones y expansión de las células de la médula cercanas a los radios xilemáticos.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa con 16 a 21 vasos/mm² en *C. apicicephalium* y *C. totolapensis* y hasta 45 vasos/mm² en *C. columna-trajani*. Los vasos son más del 50% solitarios y el resto se arreglan en grupos de dos y tres vasos. El diámetro tangencial de los vasos varía de 40±4 µm en *C. apicicephalium* a 70±12 µm en

C. columna-trajani con una media de $56 \pm 15 \mu$. para las tres especies. Los elementos de vaso tienen una longitud que fluctúa de $211 \pm 42 \mu$ m en *C. apicicephalium* a $342 \pm 66 \mu$ m en *C. columna-trajani*. La placa de perforación es simple y las punteaduras intervasculares son alternas a pseudoescalariformes en *C. apicicephalium* y *C. tototalapensis*, pero escalariformes a pseudoescalariformes en *C. columna-trajani*. Las fibras son libriformes septadas en *C. columna-trajani* y sin septos en las otras dos especies; ambos tipos de fibras tienen abundantes punteaduras simples en la cara radial. Las fibras tienen una longitud que varía de $600 \pm 60 \mu$ m en *C. apicicephalium* a $830 \pm 120 \mu$ m en *C. columna-trajani*. El diámetro de las fibras fluctúa de $21 \pm 2 \mu$ m en *C. apicicephalium* a $28 \pm 3 \mu$ m en *C. tototalapensis*. El grosor de pared varía de $4 \pm 0.5 \mu$ m a $6 \pm 1 \mu$ m. El parénquima axial es escaso, dos células forman la serie parenquimatosa o solamente células fusiformes. En *C. tototalapensis* algunas zonas no están lignificadas. Los radios son del tipo heterogéneos III. Los uniseriados no se observaron. La altura total de los multiseriados es de $2,280 \pm 480 \mu$ m en *C. apicicephalium* a $6,230 \pm 2,540 \mu$ m en *C. columna-trajani* y de seis a nueve células de ancho. Los radios están formados por células erectas, cuadradas y pocas procumbentes cortas en *C. columna-trajani*. Sin contenidos, excepto por un individuo de *C. tototalapensis* que presenta esferocristales.

Floema secundario. Presenta dos zonas claramente distintivas En la región no colapsada se observan tubos cribosos, células acompañantes y parénquima floemático. Los elementos de tubo criboso tienen forma redonda a angulosa y placa cribosa simple con orientación horizontal. En la región de floema colapsado éste se observa en forma de 'v' invertida, con escasos paquetes de esclereidas de cinco a siete células rodeadas de las células colapsadas. Los radios floemáticos se expanden y también algunas células contienen esferocristales.

Peridermis. Se origina de las células epidérmicas y tiene un desarrollo bidireccional. El felema se compone de dos tipos celulares que se estratifican en bandas de células colapsadas de pared delgada con suberina y de tres a cuatro células de pared gruesa y lignificada. La felodermis tiene células de pared delgada orientadas radialmente y en ésta, se llegan a formar haces peridermales.

ESCONTRIA

Tejido primario

Cutícula. Es lisa y gruesa. Se deposita ampliamente en las paredes anticlinales (radiales) de las células epidérmicas. La cutícula tiene apariencia ondulada cuando es gruesa, por ejemplo la observada en el individuo 212.

Epidermis. Es uniestratificada, con células que se observan rectangulares debido a que la pared anticlinal es más larga que la periclinal. Únicamente en el individuo 214 se observaron algunas divisiones secundarias en las células epidérmicas, dichas divisiones se presentan cuando la cutícula ya está engrosada. Cuando se ha depositado la cutina en la cara periclinal de las células de la epidermis se observan estructuras semejantes a trapecios; a esta forma de la epidermis Gibson (1978) la denomina "horned epidermis" (epidermis con cuernos). Esta distintiva deposición de la cutina en las paredes anticlinales no se aprecia en la parte apical de las ramas. Los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las restantes células epidérmicas. No se presentan contenidos.

Hipodermis. Es colenquimatoso, Tiene de cinco a seis estratos de células con paredes gruesas; solamente es interrumpida por las cámaras subestomáticas. No presenta contenidos.

Córtex. Tiene dos regiones distintivas: clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de células de parénquima en empalizada, arregladas en hileras radiales. Entre estas células se observan haces vasculares corticales y células de mucílago. Los haces corticales se distribuyen generalmente en la base de esta región y células de mucílago pequeñas y poco abundantes se localizan cercanas a la hipodermis. Dichas células de mucílago comúnmente tienen el mucílago cristalizado, tipo esferocristales. La región reservante se localiza en la parte media de las costillas y cercana a la estela. Aquí, las células de parénquima tienen forma isodiamétrica con paredes onduladas. Se presentan algunos haces corticales dispersos en la región con escasas células de mucílago asociadas. Los haces corticales presentan crecimiento secundario. El xilema es escaso, tiene únicamente elementos de vaso y parénquima y el floema con abundante región colapsada.

Tejido vascular primario. Estela con más de 30 haces vasculares. En el xilema sólo se observan elementos de vaso y parénquima, aun después de haberse iniciado el desarrollo del cámbium vascular. En algunos individuos se inicia la fusión de las regiones interfascicular y fascicular, no hay lignificación y por lo tanto los radios con paredes no lignificadas se colapsan ligeramente. Se observa la presencia de fibras septadas en las regiones cercanas al cámbium. No hay fibras sobre el floema primario en la parte apical del tallo. Se presentan pocas esclereidas sobre el floema secundario colapsado y algunas quedan entre bandas de tubos cribosos y células acompañantes colapsadas. A los extremos del haz vascular, donde termina el floema, se encuentran abundantes células de mucílago, también con el mucílago cristalizado.

Médula. Consiste de células de parénquima, haces medulares y células de mucílago. Los haces medulares tienen crecimiento secundario y aparentemente son anfibasales. Las células de mucílago son pequeñas, escasas y están asociadas a los haces medulares. El mucílago también está cristalizado en todas las muestras. Únicamente un individuo (212) sin células de mucílago.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa, con 19 vasos/mm². Los vasos son 48 % solitarios y el resto en grupos de dos y tres vasos. El diámetro tangencial de los vasos varía de 38 a 102 µm con una media de 71±15 µm. Los elementos de vaso tienen una longitud de 165 a 490 µm con una media de 341±74 µm. La placa de perforación es simple y las punteaduras son predominantemente escalariformes. Ocasionalmente se presentan tílides. Las fibras son libriformes, la mayoría no septadas, con abundantes punteaduras simples en las caras radiales. La longitud de las fibras varía de 621 a 1,351 µm con una media de 990±160 µm. El diámetro es de 16±2 µm y de 6±1 µm el grosor de la pared. El parénquima axial es escaso y ocasionalmente se observa vasicéntrico; de dos a cuatro células forman la hilera parenquimatosa, la cual presenta cristales prismáticos pequeños, excepto en el individuo 214. Algunas células del parénquima axial también presentan granos de almidón. Los radios son del tipo heterogéneos III. Se puede distinguir fácilmente los radios primarios y secundarios, son raros los uniseriados de cuatro a seis células de altura. La altura total de los radios es de 1,610 ± 350 µm y están formados por células erectas cortas y cuadradas. Algunas

células de los radios contienen pocos cristales prismáticos, excepto en el individuo 214 que son ausentes.

Floema secundario. Presenta dos regiones claramente distintivas. En la región no colapsada se observan elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima floemático. Los elementos de tubo criboso tienen placa cribosa simple con orientación horizontal. En la región de floema colapsado se observan bandas de tejido obliterado donde las células de parénquima axial y radial se esclerifican progresivamente. Se observa un anillo casi completo de floema secundario.

Peridermis. Se origina de las células epidérmicas y tiene desarrollo unidireccional. El felema se compone de dos tipos celulares que se estratifican en bandas de células colapsadas de pared delgada con suberina y de cuatro a seis células de pared gruesa y lignificada.

MYRTILLOCACTUS

Tejido primario

Cutícula. Es ligeramente ondulada y muy gruesa. Dicho engrosamiento ocasiona la apariencia de cutícula ligeramente ondulada. En *M. geometrizzans* es más gruesa que en las otras especies.

Epidermis. Es uniestratificada en origen, sin embargo, con la acumulación de cutina sus células se dividen periclinalmente. Estas divisiones son escasas en *M. geometrizzans*. En *M. schenckii* se forma una epidermis comúnmente biestratificada y en *M. cochal* se presentan hasta tres estratos epidérmicos formados por divisiones oblicuas. Las células son cuadradas en *M. geometrizzans* y en *M. cochal* pero rectangulares alargadas radialmente en *M. schenckii*, siendo la célula externa la más larga. Los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas, las oclusivas presentan también cutícula gruesa. No se observaron contenidos, excepto en *M. cochal* donde los taninos ocluyen el lumen celular.

Hipodermis. Es colenquimatoso, de paredes gruesas. Tiene entre de cinco a seis estratos celulares en *M. cochal* y hasta 16 ó 18 en *M. geometrizzans*. La hipodermis únicamente se ve interrumpida por las cámaras subestomáticas y no presenta

contenidos, excepto en *M. cocha!* donde el estrato más cercano a la epidermis tiene taninos.

Córtex. Presenta dos regiones distintivas clorénquima y reservante. La región de clorénquima consiste de células de parénquima en empalizada, arregladas en hileras radiales de 12 o más células. En la región apical de las tres especies, el clorénquima se distingue por la presencia de drusas, las cuales no se observaron en otras regiones del tallo. Entre estas células se observan haces vasculares corticales y células de mucílago. Los haces corticales son pequeños, con crecimiento secundario y se distribuyen generalmente en la parte media de esta región, al igual que las células de mucílago. Las células de mucílago son abundantes y de forma redonda u ovalada. La región reservante se localiza en la parte media de las costillas, cercana a la estela. Aquí las células de parénquima tienen forma isodiamétrica, con paredes onduladas, haces corticales y células de mucílago dispersas. Las células de mucílago también son de forma redonda y abundantes. En los haces corticales el xilema es escaso, únicamente tiene elementos de vaso y parénquima y el floema con región colapsada. En la base de la región reservante las células tienen divisiones anticlinales y las células de mucílago tienen el contenido cristalizado.

Tejido vascular primario. Presenta más de 100 haces vasculares. En el xilema únicamente se observan elementos de vaso y parénquima alrededor de éstos. En el floema primario los tubos cribosos tienen forma angulosa y células acompañantes en alguna de las paredes laterales del tubo criboso del mismo largo que éste. No hay fibras sobre el floema primario y aun después de haberse diferenciado el cámbium vascular en el ápice.

Médula. Tiene células de parénquima, haces medulares y células de mucílago. Los haces medulares son pequeños, con crecimiento secundario. Las células de mucílago son pequeñas y escasas en *M. cochal* y *M. geometrizers*, pero más grandes en *M. schenckii*.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa, con 15 a 17 vasos/mm². Los vasos son más del 75% solitarios y el resto se arreglan en bandas tangenciales en *M. schenckii*, pero en las otras especies los solitarios son menos del 35% y el resto en

grupos de tres a cuatro vasos. Los vasos son la mayoría circulares con diámetro tangencial que varía de $54\pm 14\ \mu\text{m}$ en *M. cochal* hasta $83\pm 19\ \mu\text{m}$ en *M. geometrizzans*. Los elementos de vaso tienen una longitud de $282\pm 62\ \mu\text{m}$ en *M. schenckii* a $361\pm 77\ \mu\text{m}$ en *M. geometrizzans*. La placa de perforación es simple y las punteaduras intervasculares predominantemente escalariformes en *M. schenckii*, alternas, con apertura amplia en *M. cochal* y alternas a pseudoescalariformes en *M. geometrizzans*. Las fibras son libriformes septadas, con abundantes punteaduras simples en las caras radiales. La longitud de las fibras varía de $880\pm 110\ \mu\text{m}$ en *M. schenckii* a $1,030\pm 120\ \mu\text{m}$ en *M. geometrizzans*. El diámetro de las fibras fluctúa de $12\pm 3\ \mu\text{m}$ en *M. schenckii* a $16\pm 3\ \mu\text{m}$ en *M. geometrizzans* y el grosor de pared de las fibras de $6\pm 0.9\ \mu\text{m}$ en *M. cochal* a $7\pm 0.9\ \mu\text{m}$ en *M. geometrizzans*. El parénquima axial es escaso, dos células forman la serie parenquimatosa, pero hasta cuatro en *M. cochal* y *M. geometrizzans*. Los radios son del tipo heterogéneos III. Los uniseriados de 4 a 8 células son raros. La altura total de los multiseriados varía de $1,480\pm 330\ \mu\text{m}$ en *M. schenckii* a $2,250\pm 590\ \mu\text{m}$ en *M. geometrizzans*; con cinco a diez células de ancho. Los radios están formados por células erectas, cuadradas y algunas procumbentes cortas. Algunas células de los radios contienen pocos esferocristales en las tres especies.

Floema secundario. Presenta dos zonas claramente distintivas, en la región no colapsada se observan tubos cribosos, células acompañantes y parénquima floemático. Los elementos de tubo criboso tiene placa cribosa simple de orientación horizontal. En la región de floema colapsado se observan bandas de tejido obliterado y paquetes de 8 a 12 esclereidas sobre éste. Los radios se expanden.

Peridermis. Se origina de las células epidérmicas y tiene desarrollo bidireccional, excepto en *M. cochal* donde es unidireccional. El felema se compone de dos tipos celulares que se estratifican en bandas de células colapsadas de pared delgada con suberina y bandas de 5 células de pared muy gruesa y lignificada. La felodermis con células de pared delgada orientadas radialmente en donde se llegan a desarrollar haces peridermales. Se presenta ritidoma, excepto en *M. cochal*. Las peridermis sucesivas llegan a veces a desarrollarse en las células de córtex contiguas a la hipodermis.

NEOBUXBAUMIA

Tejido primario

Cúticula. Es lisa, delgada en *N. mezcalaensis*, pero gruesa en las otras especies.

Epidermis. Es uniestratificada. Las células son grandes rectangulares con la pared periclinal más grande que la anticlinal, escasas divisiones periclinales y oblicuas en *N. scoparia* y *N. tefetzo*, pero más abundantes en *N. macrocephala*, confiriendo la apariencia de epidermis papilosa. Los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas. Se observaron abundantes cristales prismáticos ocluyendo el lumen celular. Los cristales varían en tamaño y se presentan más de uno por célula.

Hipodermis. Es colenquimatoso de paredes gruesas, tiene entre seis y ocho estratos, pero de 10 a 12 en *N. macrocephala*, con abundantes cristales prismáticos que ocluyen en el lumen celular. Únicamente se ve interrumpida por las cámaras subestomáticas.

Córtex. Dos regiones distintivas clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de células de parénquima en empalizada, arregladas en hileras radiales de seis a ocho de forma más o menos cuadrada, pero hasta 14 células de forma rectangular en *N. macrocephala*. Los haces vasculares se encuentran en la base de esta región. La región reservante se localiza en la parte media de las costillas hasta cercana a la estela. Aquí las células de parénquima tienen forma isodiamétrica, con paredes onduladas, con abundantes haces corticales y células de mucílago dispersos en la región. Las células de mucílago también son de forma redonda, pero con los contenidos cristalizados en la base. Los haces corticales presentan crecimiento secundario, el xilema es escaso, únicamente con elementos de vaso y parénquima. El floema presenta una región amplia de floema colapsado, pero sin fibras. Comúnmente estos haces corticales están rodeados de células de parénquima en expansión en las cuales también se aprecian divisiones. En la base del tallo las células de la región reservante aplastadas radialmente.

Tejido vascular primario. Tiene más de 90 haces vasculares. En el xilema únicamente se observan elementos de vaso y parénquima. En el floema primario tubos

cribosos de forma redonda y células acompañantes en alguna de las paredes laterales del tubo criboso del mismo largo que ésta y parénquima floemático. No hay fibras sobre el floema primario. Una vez diferenciado el cámbium vascular, éste produce solamente vasos y parénquima axial y radial, las fibras tanto xilemáticas como floemáticas se desarrollan tardíamente.

Médula. Consiste de células de parénquima de pared más gruesa que las especies de otros géneros, haces medulares y células de mucílago. Los haces medulares abundantes, con crecimiento secundario. Las células de mucílago son abundantes, en la mayoría con el contenido cristalizado.

Tejido secundario

Xilema secundario. Anillos de crecimiento no perceptibles. Porosidad es difusa con 23 vasos/mm² en *N. mezcalaensis* y 28 vasos/mm² en *N. scoparia*. Los vasos son mas del 50% solitarios y el resto se arregla en grupos de dos a tres en *N. euphorbioides* o bandas tangenciales cortas en *N. scoparia*. Los vasos son la mayoría circulares con un diámetro tangencial que varía de 49±7 µm en *N. euphorbioides* a 63±9 µm en *N. scoparia*. Los elementos de vasos tienen una longitud de 309±58 µm en *N. euphorbioides* a 380±90 µm en *N. macrocephala*. La placa de perforación es simple y punteaduras intervasculares alterna a pseudoescalariformes. Las fibras son libriformes septadas con abundantes punteaduras simples en la cara radial. La fibra tiene una longitud de 720±90 µm en *N. tetetzo* a 970±120 µm en *N. mezcalaensis*, con un diámetro de 23±2.5 µm en *N. euphorbioides* a 29±3.2 µm en *N. scoparia* y grosor de pared de 4.6±0.8 µm en *N. euphorbioides* a 7.3±1.0 µm en *N. macrocephala*. Parénquima axial es predominantemente escaso, pero ocasionalmente vasicéntrico. La serie parenquimatosa de dos células sin contenidos. Radios son del tipo heterogéneos III. Los uniseriados no se observaron. La altura total de los multiseriados es de 2,680±650 µm en *N. euphorbioides* a 4,500±1,020 µm en *N. macrocephala* y de cinco a ocho células de ancho. Los radios están formados por células erectas, cuadas y pocas procumbentes cortas en *N. euphorbioides*, *N. scoparia* y *N. macrocephala*. Sin contenidos, excepto en *N. euphorbioides* con esferocristales y *N. tetetzo* con cavidades posiblemente de mucílago.

Floema secundario. Presenta dos zonas claramente distintivas, la región no colapsada donde se observan tubos cribosos, células acompañantes y parénquima floemático. Los elementos de tubo criboso tienen forma redonda a angulosa y placa cribosa simple de orientación horizontal, las células acompañantes se ubican en las caras radiales de los tubos cribosos. En la región del floema colapsado, éste se observa en forma de v invertida con escasos paquetes de esclereidas (fibras septadas y esclereidas) de menos de 20 células o ausentes como en *N. scoparia*. Los radios floemáticos se expanden, algunas células contienen esferocristales y pocas se esclerifican.

Peridermis. Se origina de las células epidérmicas y tiene un desarrollo primero unidireccional en *N. euphorbioides* y *N. scoparia*, pero la segunda o tercera peridermis es bidireccional en el resto de las especies estudiadas. El felema se compone de dos tipos celulares. Dichos tipos celulares se estratifican en bandas de células colapsadas de pared delgada con suberina y de hasta 20 estratos de células de pared muy gruesa y lignificada. La felodermis con células de pared delgada orientadas radialmente en donde se llegan a desarrollar haces peridermales y células de mucílago, restos de hipodermis en machones se aprecian en *N. macrocephala*.

PACHYCEREUS

Tejido primario

Cutícula. Es lisa en la mayoría de las especies, pero presenta proyecciones en *P. militaris* y *P. tepamo*. Varía en grosor: delgada en *P. gatesii* y *P. schottii* a moderadamente gruesa en *P. gaumeri* y *P. marginatus* y muy gruesa en las otras especies. Debido a su grosor la cutícula tiene apariencia ondulada.

Epidermis. Es uniestratificada en todas las especies, excepto en *P. pectenaboriginum* y *P. grandis* que es biestratificada desde su origen. Las especies *P. marginatus*, *P. hollianus*, *P. weberi*, *P. militaris*, *P. gaumeri*, *P. schottii* y *P. gatesii* conservan la epidermis uniestratificada aun en la madurez; sin embargo, en el resto de las especies se observan divisiones periclinales de las células epidérmicas una vez acumulada la cutícula, por lo que se presentan epidermis de dos o tres estratos. La

forma de las células epidérmicas varía de rectangular (con la pared periclinal más larga que la anticlinal) y viceversa como se observa en *P. fulviceps*. Esta especie también se caracteriza porque la célula más externa es papilosa. Los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas excepto por *P. grandis*, *P. pringlei* y *P. pecten-aboriginum*. Sin contenidos en la mayoría de las especies, únicamente se observaron taninos en *P. weberi*, cristales prismáticos, uno por célula en *P. fulviceps* o varios muy pequeños en *P. gatesii*.

Hipodermis. Es colenquimatosa, de paredes gruesas en la mayoría de las especies, pero relativamente delgadas en *P. schottii*, *P. gatesii*, *P. hollianus* y *P. gaumeri*. El número de estratos también varía entre especies; en *P. hollianus* tiene un solo estrato, tres o cuatro en *P. schottii* y *P. gatesii* y hasta 20 en *P. fulviceps*. La hipodermis se ve interrumpida solamente por las cámaras subestomáticas. *Pachycereus fulviceps* se caracteriza tener abundantes cristales prismáticos en el lumen celular y *P. gatesii* por presentar escasos cristales pequeños en el lumen celular.

Cortex. Tiene dos regiones distintivas clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de células de parénquima rectangulares en empalizada, las cuales se arreglan en hileras radiales de 5-6 estratos en *P. hollianus* de 18 estratos en *P. marginatus* y hasta 20 estratos en *P. fulviceps*. Notoriamente, las células del córtex se alargan radialmente y se lignifican a medida que se alejan del ápice en *P. tepamo*, *P. grandis*, *P. pringlei* y *P. pecten-aboriginum*. Entre estas células se observan células de mucílago que son escasas o ausentes en *P. tepamo*, *P. grandis*, *P. pringlei* y *P. pecten-aboriginum*. Los haces corticales también se presentan en la base del córtex. *Pachycereus gaumeri* se distingue por presentar cristales tipo drusa en la célula adyacente a la hipodermis y haces corticales y células de mucílago con contenido cristalizado en toda la región en empalizada. La región reservante tiene células de parénquima de forma más o menos redondeada, células de mucílago y haces corticales. En la base de la rama, las células de esta región están colapsadas radialmente y el contenido de las células de mucílago está cristalizado. Los haces corticales son colaterales, pequeños, con crecimiento secundario y más abundantes en la región reservante. Las células de mucílago son de forma ovoide en *P. marginatus* o

redondas y del mismo tamaño que las células de parénquima que forman la región reservante en *P. hollianus*.

Tejido vascular primario. Presenta de 80 a 90 haces colaterales. El xilema está constituido por 3 a 10 vasos y células de parénquima; el floema primario tiene tubos cribosos y células acompañantes.

Médula. Tiene células de parénquima de forma isodiamétrica, abundantes haces medulares con crecimiento secundario y escasas células de mucílago de forma redonda en *P. marginatus*, *P. hollianus*, *P. fulviceps*, *P. grandis* y *P. pringlei*. La mayoría de las células de mucílago tienen el contenido cristalizado y son de tamaño variable, únicamente ausentes en *P. weberi* y *P. tepamo*.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa con 7 vasos/mm² en *P. grandis* hasta 37 vasos/mm² en *P. schottii*. Los vasos solitarios en más del 50% en *P. gaumeri*, *P. grandis* y *P. pringlei*, el resto en grupos cortos en *P. marginatus*, *P. weberi*, *P. fulviceps*, *P. grandis* o la mayoría en grupos en *P. hollianus*. (59%) y *P. tepamo* (80%). Los vasos son la mayoría circulares. El diámetro tangencial fluctúa de 51±19 µm en *P. gaumeri* a 88±19 µm en *P. weberi*. Los elementos de vaso tienen una longitud que varía en la media de 303±87 µm en *P. gatesii* a 417±93 µm en *P. pringlei*. La placa de perforación es simple, las punteaduras intervasculares varían de alternas en *P. gaumeri*, *P. gatesii* y *P. schottii* a alternas-pseudoescalariformes en *P. weberi* y *P. fulviceps* a escalariformes en *P. marginatus*, *P. hollianus* y *P. grandis*. Solamente en *P. pringlei* y *P. weberi* se observaron tílides escasas. Cristales prismáticos pequeños se presentan en las aperturas de las punteaduras en *P. marginatus*, *P. weberi* y *P. hollianus*; en esta última especie también se observaron cristales de mayor tamaño en el lumen del vaso. Las punteaduras radio-vaso son iguales a las punteaduras intervasculares. Las fibras son libriformes, septadas con núcleo y con abundantes punteaduras simples en la mayoría de las especies, pero semiareoladas en *P. marginatus*. Las fibras tienen una longitud que varía de 840±140 µm en *P. hollianus* a 1180±160 µm en *P. pringlei*. El diámetro varía de 25±3 µm en *P. hollianus* y *P. tepamo* a 31±3 a 4 µm en *P. fulviceps* y *P. pringlei* y un grosor de pared de 5 µm en promedio en la mayoría de las especies hasta 7±1 µm en *P. fulviceps*. El parénquima axial es paratraqueal escaso en la mayoría de

las especies, pero escaso-vasicéntrico en *P. weberi*, *P. grandis* y vasicéntrico en *P. fulviceps*) con dos células por serie parenquimatosa en *P. hollianus*, *P. weberi* y hasta cuatro en *P. gaumeri*, *P. marginatus* y *P. fulviceps*. En *P. marginatus*, *P. militaris*, *P. hollianus* y *P. weberi* se observan pequeños cristales que ocluyen el lumen de las células de parénquima. Los radios son heterogéneos. Sin radios uniseriados. La altura total varía en promedio de $1,730 \pm 1,020 \mu\text{m}$ en *P. gatesii* a $6,970 + 2,340 \mu\text{m}$ en *P. pringlei* y tienen de 5-10 células de ancho. Los radios están formados por células erectas cortas y cuadradas y escasas procumbentes en *P. fulviceps* y *P. grandis*. Se observan también escasos cristales tipo conglomerado en *P. marginatus*, *P. hollianus*; esferocristales en *P. fulviceps*, cuerpos de sílice en *P. weberi*. Células perforadas de los radios en *P. grandis* y *P. pringlei*.

Floema secundario. Presenta dos zonas distintivas. El floema no colapsado con tubos cribosos de forma redonda (*P. gaumeri*, *P. marginatus*, *P. hollianus*), angulosa (*P. weberi*, *P. grandis*, *P. pringlei*, *P. tepamo*) arregladas en bandas (*P. grandis*), placa cribosa simple en posición horizontal; células acompañantes de forma angulosa (*P. marginatus*, *P. hollianus*), a lo largo de las paredes del tubo criboso (*P. gaumeri*, *P. marginatus*, *P. hollianus*, *P. grandis*, *P. pringlei*), triangular (*P. weberi*) o ambas (*P. pringlei*, *P. tepamo*). El parénquima floemático puede tener más de dos células por serie parenquimatosa o solamente células fusiformes (*P. weberi*, *P. pringlei*). El esclerénquima se desarrolla tardíamente sobre el floema colapsado en algunas especies y forma manchones hasta de 15 células (*P. hollianus*, *P. weberi*, *P. tepamo*) o se acumula extensivamente como en *P. militaris*, mientras que en otras especies, las esclereidas son escasas (*P. gaumeri*, *P. gatesii*, *P. schottii*) o están entremezcladas en el floema colapsado (*P. fulviceps*, *P. marginatus*). En esta región, en ocasiones el parénquima floemático se expande, alternándose con el tejido colapsado y forma bandas (*P. weberi*, *P. pringlei*, *P. tepamo*), dichas bandas se lignifican en *P. hollianus*, *P. pringlei* y *P. tepamo*. Los radios floemáticos sin lignificar aun cerca de la peridermis en *P. marginatus* y *P. weberi*. Algunos presentan dilatación (*P. weberi*, *P. grandis*) pero en otras especies sus células comienzan a lignificarse (*P. hollianus*, *P. grandis*, *P. pringlei*), con abundantes células de mucílago cristalizado.

Apéndice 2

Matriz de datos para el análisis cladístico
el número de caracteres corresponde a los presentados en el
Cuadro 5

especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Bergerocactus emoryi	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1
Carnegiea gigantea	1	0	1	0	2	0	2	1	1	0	2	0	1	2	0	0	1
Cephalocereus columna.trajani	0	0	1	0	2	0	2	1	1	0	2	0	1	2	0	0	1
Escontria chiotilla	2	0	0	0	2	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Polaskia chichipe	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Myrtillocactus geometrizans	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Neobuxbaumia mezcalaensis	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	0	0	1
Rathbunia alamosensis	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1
Pachycereus schottii	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	0
Pachycereus marginatus	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Pachycerepus pecten-aboriginum	1	1	-	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Pachycereus weberi	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Stenocereus thurberi	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	1	1	0	2	1	0	1
Stenocereus stellatus	0	0	1	1	2	1	0	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1
Stenocereus gummosus	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1
Stenocereus pruinosus	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	2	1	0	1	1	0	1
Pachycereus fulviceps	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	2	0	0	2	0	0	1
Polaskia chende	0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Myrtillocactus cochal	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Stenocereus dumortieri	0	0	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	?	1
Neobuxbaumia polylopha	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	2	0	0	1
Stenocereus martinezii	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Pachycereus hollianus	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Stenocereus queretaroensis	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Cephalocereus totolapensis	0	0	1	0	2	0	2	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1
Leptocereus	0	0	1	0	0	0	0/1	0	0	0	1	?	?	1	0	0	1
Pachycereus grandis	1	1	-	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Pachycereus pringlei	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Stenocereus quevedonis	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1
Myrtillocactus schenckii	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1
Rathbunia kerberi	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	0	1	1
Cephalocereus apicicephalum	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1
Neobuxbaumia euphorbioides	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	0	0	1
Neobuxbaumia tetetzo	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	0	0	1
Neobuxbaumia macrocephala	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	0	0	1
Neobuxbaumia scoparia	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	2	0	0	1
Pachycereus gaumeri	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Pachycereus gatessii	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	0
Pachycereus militaris	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Pachycereus tepamo	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Stenocereus beneckeii	0	0	0	1	2	1	2	1	1	0	2	1	0	1	1	0	1
Stenocereus chacalapensis	0	0	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Stenocereus chrysocarpus	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1
Stenocereus eichlamii	1	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Stenocereus eruca	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1
Stenocereus fricii	0	0	1	1	2	1	0	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1
Stenocereus montanus	0	0	0	1	2	1	2	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1
Stenocereus standleyi	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1
Stenocereus treleasei	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	2	1	0	2	1	1	1
Stenocereus laevigatus	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
Pereskia	0	0	-	0	-	-	0	?	0	-	0	0	0	-	0	0	0

Peridermis. Se diferencia de las células de la epidermis. Comúnmente es unidireccional aunque en *P. fulviceps*, *P. grandis*, *P. militaris*, *P. pringlei* y *P. tepamo* es bidireccional. El felema tiene dos tipos de células que se alternan, las más cercanas al felógeno constituyen dos a cinco estratos de células rectangulares de pared delgada, suberificada, alternando también con un número variable de estratos de células de pared gruesa, lignificada (dos a tres estratos en *P. gaumeri*, *P. hollianus*), tres a seis en *P. marginatus* y *P. tepamo* y hasta más de 15 en *P. grandis*). La felodermis con células arregladas radialmente, no esclerificadas (*P. grandis*, *P. pringlei*) pero algunas llegan a esclerificarse (*P. militaris*, *P. tepamo*). Pueden presentarse esferocristales, haces peridermales y células de mucílago. Se forma ritidoma, las peridermis sucesivas se desarrollan por debajo de la hipodermis en *P. marginatus*, *P. militaris*, *P. hollianus*, *P. weberi*, *P. grandis* y *P. pringlei*. En ocasiones, las zonas de la hipodermis que permanecen aisladas se lignifican y quedan embebidas entre dos peridermis sucesivas (*P. pringlei*). En algunas especies (*P. hollianus*, *P. weberi*) las células de clorénquima se dividen en diferentes planos perdiendo el arreglo de hileras radiales.

POLASKIA

Tejido primario

Cutícula. Es lisa y gruesa. Tiene apariencia ondulada como consecuencia de las divisiones secundarias de algunas células epidérmicas.

Epidermis. Es uniestratificada, con células rectangulares que llevan a cabo divisiones oblicuas secundarias, de tal manera que la epidermis tiene apariencia ondulada. En la parte apical de las ramas no se aprecia la distintiva ondulación de la epidermis. Los estomas son parasíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas. No se presentan contenidos.

Hipodermis. Es colenquimatosa, tiene dos estratos de células con paredes ligeramente engrosadas. Únicamente es interrumpida por las cámaras subestomáticas que son relativamente poco profundas. sin contenidos

Córtex. Con dos regiones distintivas: clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de 14 a 16 células de parénquima en empalizada de forma rectangular, arregladas en hileras radiales. Entre estas células se observan células de

mucílago del mismo tamaño que las anteriores pero con el contenido cristalizado, tipo esferocristales. Los haces corticales se distribuyen generalmente en la base de esta región. La región reservante se localiza en la parte media de las costillas y cercana a la estela. Aquí las células de parénquima tienen forma isodiamétrica (ligeramente redondeadas), con paredes onduladas. Hay haces corticales dispersos en la región. Las células de mucílago son abundantes y tienen contenido cristalizado. Los haces corticales presentan crecimiento secundario y son pequeños, con xilema escaso que únicamente tiene elementos de vaso y parénquima y el floema con abundante región colapsada.

Tejido vascular primario. Tiene más 70 haces vasculares en *P. chichipe* y 74 haces vasculares en *P. chende*. En el xilema únicamente se observan elementos de vaso y parénquima. En el floema se observan elementos de tubo criboso de forma redondeada y células acompañantes. Una vez diferenciado el cámbium vascular, sobre el floema colapsado se observan fibras en paquetes de diez células de pared gruesa y con células de mucílago sobre éstas.

Médula. Consiste de células de parénquima con paredes relativamente gruesas pero no lignificadas, haces medulares y células de mucílago. Los haces medulares son pequeños, con crecimiento secundario y son anfibasales en la parte media del tallo de *Polaskia chende*. Las células de mucílago son del mismo tamaño que las de parénquima que las rodean. El mucílago también se observa cristalizado en todas las muestras, pero más abundante en *P. chichipe*.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa con 15 vasos/mm² en *P. chichipe* y 20 vasos/mm² en *P. chende*. Los vasos son menos del 20% solitarios y el resto en grupos de tres o cuatro vasos tanto en bandas tangenciales entre dos radios como en grupos dispersos. Los vasos son en su mayoría circulares y tienen un diámetro tangencial que varía de 62 ±13µm en *P. chichipe* a 75 ±14 µm en *P. chende*. Los elementos de vaso tienen una de 291±74 µm en *P. chichipe* a 353±64 µm en *P. chende*. La placa de perforación es simple y las punteaduras intervasculares predominantemente escalariformes, en ocasiones también son pseudoescalariformes con borde bien desarrollado. La fibras son libriformes, septadas, con abundantes

punteaduras simples en la cara radial. La longitud de las fibras varia de $850\pm 140\ \mu\text{m}$ en *P. chichipe* a $960\pm 140\ \mu\text{m}$ en *P. chende*. El diámetro de las fibras de $14\pm 2\ \mu\text{m}$ en *P. chichipe* a $17\pm 2\ \mu\text{m}$ en *P. chende*. El grosor de pared de las fibras es de $5\pm 1\ \mu\text{m}$ para las dos especies. El parénquima axial es escaso, de dos a cuatro células forman la hilera parenquimatosa. Los radios son del tipo heterogéneos III. Son raros los uniseriados de tres a siete células de altura. La altura total de los multiseriados varia de $1,840\pm 650\ \mu\text{m}$ en *P. chende* a $2,020\pm 570\ \mu\text{m}$ en *P. chichipe* y con cuatro a ocho células de ancho. Los radios están formados por células erectas cortas y cuadradas y escasas células procumbentes en el centro del radio. Se observan masas de cristales en la mayoría de los individuos, excepto en el individuo 311 de *P. chende* y el 323 de *P. chichipe*.

Floema secundario. Al iniciarse el cámbium vascular sobre el floema colapsado se observan fibras en paquetes de diez células con pared gruesa. Se forman bandas donde se alternan floema colapsado entre células de parénquima expandidas y esclereidas. Hay proliferación de células corticales alrededor de las células de mucílago, las cuales tienen el contenido cristalizado. Tardíamente se forman esclereidas de radio.

Peridermis. Se origina de las células epidérmicas y tiene desarrollo unidireccional. El felema se compone de dos tipos celulares que se estratifican en bandas de células colapsadas de pared delgada y células de pared gruesa y lignificada, formando de este modo, un ritidoma con abundantes células de pared delgada.

RATHBUNIA

Tejido primario

Cutícula. Es lisa y delgada. Se observa ligeramente ondulada debido a la deposición de cutina en algunas paredes anticlinales de las células epidérmicas.

Epidermis. Es uniestratificada, esporádicamente se presentan algunas divisiones periclinales en las células epidérmicas excepto en un individuo de *R. alamosensis* (412) y en *R. kerberi*. Las células de la epidermis son de forma rectangular, donde la pared más larga es la periclinal y la cara más corta la anticlinal.

Los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas. Los contenidos son cuerpos de sílice, uno por célula epidérmica.

Hipodermis. Es colenquimatosa de paredes gruesas. Tiene de cuatro a cinco estratos de células en *R. alamosensis* y de cinco a seis en *R. kerberi*. Únicamente se ve interrumpida por las cámaras subestomáticas. Se presentan cuerpos de sílice en las células de la hipodermis.

Córtex. Presenta dos regiones distintivas que son clorénquima y reservante. La región del cicrénquima consiste de parénquima en empalizada, con células más o menos cortas de forma cuadrada arregladas en hileras radiales de hasta ocho estratos en *R. alamosensis* y de 10 a 12 en *R. kerberi*. Entre estas células del clorénquima se observan haces vasculares corticales y células de mucílago. Los haces corticales presentan crecimiento secundario; las células de mucilago son abundantes y de mayor tamaño que las del clorénquima. La región reservante se localiza en la parte media de las costillas y cercana a la estela. Aquí, las células de parénquima tienen forma irregular con paredes onduladas. Hay abundantes haces corticales y células de mucílago dispersos en esta región. Son notorios los esferocristales en las células de mucílago que están próximas al floema secundario. Los haces corticales también presentan crecimiento secundario. El xilema es escaso, únicamente tiene elementos de vaso y parénquima; el floema tiene una región colapsada distintiva. Solamente se observaron fibras sobre el floema de algunos haces vasculares de la región basal del tallo.

Tejido vascular primario. Tiene más de 25 haces vasculares. En el xilema primario se observan únicamente elementos de vaso y parénquima; estos tipos celulares también son los únicos después de haberse iniciado el desarrollo del cámbium vascular. No hay fibras sobre el floema primario en la parte apical del tallo; en el tallo adulto sin embargo, cuando se fusionan las regiones fascicular e interfascicular del cámbium vascular, se observan pocas esclereidas sobre el floema colapsado.

Médula. Consiste de células de parénquima, haces medulares y células de mucilago. Las células de parénquima tienen forma isodiamétrica y contienen abundantes granos de almidón. Los haces medulares son anfibasales y tienen crecimiento secundario desde el ápice; comúnmente se acumulan en el centro de la

médula. En *R. kerberi* son más pequeños. Las células de mucílago presentes en la médula son grandes y abundantes.

Tejido secundario

Xilema secundario. La porosidad es difusa, con 28 vasos/mm² en ambas especies. Los vasos son 64% solitarios en *R. kerberi* y el resto se arreglan en grupos de dos a tres, pero en *R. alamosensis* más del 65% forman grupos de dos o tres vasos. Los vasos son la mayoría circulares con un diámetro tangencial que varía de 43±8 µm en *R. alamosensis* a 48±8 µm en *R. kerberi*. Los elementos de vaso tienen una longitud de 280±46 µm en *R. kerberi* y de 312±105 µm en *R. alamosensis*. La placa de perforación es simple y las punteaduras intervasculares alternas con apertura amplia en *Rathbunia kerberi*. Las fibras son libriformes septadas, con escasas punteaduras simples en las caras radiales. La longitud de las fibras varía de 760±110 µm en *R. kerberi* a 830±150 µm en *R. alamosensis*. El grosor de la pared de las fibras es de 4±0.6 µ en las dos especies. El parénquima axial es escaso y forma hileras de dos a cuatro células. Los radios son del tipo heterogéneos III. Sin radios uniseriados sin embargo, se distingue claramente los radios primarios y secundarios. La altura total de los radios varía de 1,610±70 µm en *R. alamosensis* a 2,500±640 µm en *R. kerberi*, con cuatro a seis células de ancho en *R. alamosensis* y de cuatro a ocho células en *R. kerberi*, la mayoría son de cinco series. Los radios están formados por células erectas cortas y cuadradas y escasas procumbentes en *R. kerberi*. Se observaron cristales de forma irregular (agregados) en algunas células de radio de *R. kerberi*.

Floema secundario. Presenta dos zonas claramente distintivas, región colapsada y no colapsada. En ésta última se observan elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima floemático. Los elementos de tubo criboso tienen placa cribosa simple de orientación horizontal. En la región de floema colapsado se observan paquetes de diez esclereidas de pared más o menos delgada y sobre esta región se observan células de mucílago grandes que presentan contenido cristalizado en la base del tallo.

Peridermis. Se origina de las células epidérmicas y tiene desarrollo unidireccional, sin ritidoma. Las células epidérmicas con inclusiones celulares (cuerpos

de sílice) quedan por debajo del felógeno. El felema está formado por células colapsadas de pared delgada con suberina.

STENOCEREUS

Tejido primario

Cutícula. Es lisa, pero varía en grosor de delgada en siete especies (*S. beneckeii*, *S. chacalapensis*, *S. eruca*, *S. gummosus*, *S. laevigatus*, *S. stellatus*, *S. standleyi*, *S. treleasei*) a gruesa en *S. martinezii*, *S. chrysocarpus*. Debido a su acumulación en las paredes anticlinales da la impresión de ser ondulada en *S. dumortieri*. En *S. eichlamii* también se acumula fuertemente en las caras anticlinales pero se conserva lisa.

Epidermis. Es uniestratificada en todas las especies. Sin embargo la célula epidérmica sufre divisiones periclinales y oblicuas una vez acumulada la cutícula, por lo que se presentan dos o tres estratos generando una epidermis bi o tri-estratificada en *S. chacalapensis*, *S. martinezii*, *S. thurberi*, *S. dumortieri*, *S. quevedonis*, *S. fricii*, *S. chrysocarpus*, *S. queretaroensis* y *S. stellatus*. En esta última especie la célula más externa da la apariencia de tener una papila. Células epidérmicas sin divisiones secundarias se encuentran en ocho especies (*S. beneckeii*, *S. eichlamii*, *S. gummosus*, *S. laevigatus*, *S. montanus*, *S. pruinusus*, *S. standleyi*, *S. treleasei*), o son escasas en *S. eruca*. La forma de las células varía de rectangular con la pared periclinal más larga que la anticlinal a rectangular con la pared anticlinal más larga que la periclinal como en *S. eichlamii*. Los estomas son paracíticos y se localizan al mismo nivel que las células epidérmicas. Uno o más cuerpos de sílice de ocluyen el lumen de la célula epidérmica en todas las especies excepto por *S. stellatus* y *S. eruca* donde son raros, pero siempre ausentes en *S. eichlamii*. Además se presentan taninos en *S. martinezii*.

Hipodermis. Es colenquimatosa de paredes gruesas. El número de estratos varía de tres estratos en *S. eruca* hasta diez en *S. martinezii*, *S. stellatus* y *S. treleasei*. Cuerpos de sílice se presentan en todas las especies, excepto en pocos individuos de *S. standleyi* y *S. eruca* donde son raros, pero siempre ausentes en *S. eichlamii*. La hipodermis se ve interrumpida solamente por las cámaras subestomáticas.

Córtex: Dos regiones distintivas clorénquima y reservante. La región del clorénquima consiste de células de parénquima en empalizada, Dichas células son rectangulares, con la pared anticlinal más larga, arregladas en hileras radiales de cinco hasta ocho estratos. Las células de mucílago generalmente de mayor tamaño que las circundantes de parénquima se pueden distribuir en toda la región de empalizada como en *S. chacalapensis*, *S. dumortieri*, *S. fricii*, *S. laevigatus*, *S. pruinosus*, *S. standleyi*, *S. stellatus*, *S. treleasei*; en la base de esta región *S. beneckeii*, *S. eichlamii*, *S. quevedonis*, *S. martinezii* (tipo cavidades), *S. thurberi* (tipo cavidades), *S. montanus* *S. chrysocarpus*, *S. queretaroensis*, o estar ausentes en *S. gummosus*, *S. eruca*. También se observan haces vasculares corticales La región reservante tiene células de parénquima más o menos de forma redondeada, con células de mucílago, excepto en *S. eruca*, escasos en *S. martinezii* y *S. thurberi* ; además de haces corticales. Los haces corticales son colaterales, muy pequeños, pero con crecimiento secundario y más abundantes en la región reservante. En la base de la rama las células de esta región están colapsadas radialmente y el contenido de las células de mucílago cristalizado. Escasas fibras sobre el floema secundario de algunos haces corticales en *S. gummosus*, *S. thurberi*, *S. stellatus*, *S. montanus*.

Tejido vascular primario. Presenta más de más de 50 haces colaterales, donde el xilema primario está constituido por 2 a 13 vasos y células de parénquima; el floema primario por tubos cribosos, células acompañantes, parénquima floemático, sin fibras.

Médula. Tiene células de parénquima de forma isodiamétrica, haces medulares y células de mucílago. Las células de mucílago la mayoría de forma redonda, escasas, en *S. chacalapensis*, *S. laevigatus*, *S. martinezii*, *S. thurberi*, *S. quevedonis*, abundantes en el resto de las especies, pero ausentes en *S. eichlamii*, *S. eruca*. Los haces medulares colaterales variables en número y tamaño, pero siempre con crecimiento secundario. Fibras sobre floema en *S. gummosus* y *S. standleyi*.

Tejido secundario

Xilema secundario. Anillos de crecimiento inconspicuos. Porosidad difusa con 15 vasos/mm² en *S. chrysocarpus* a 70 vasos/mm² en *S. eruca*. Los vasos son más del 50% solitarios en la mayoría de las especies excepto por *S. beneckeii*, *S. chrysocarpus*, *S. eichlamii*, *S. fricii*, *S. quevedonis*, *S. thurberi* y *S. treleasei*. Vasos arreglados en

grupos cortos se observaron en *S. gummosus*, *S. standleyi*, *S. martinezii* y *S. queretaroensis* o, la mayoría en grupos de tres o más vasos como en *S. quevedonis* y *S. thurberi*. Los vasos son comúnmente circulares. El diámetro tangencial fluctúa de 43 ± 8 μm en *S. eruca* a 89 ± 18 μm en *S. chrysocarpus*. Elementos de vasos tienen una longitud que varía 197 ± 83 μm *S. eruca* a 416 ± 80 μm en *S. chrysocarpus*. La placa de perforación es simple, las punteaduras intervasculares varían de alternas en *S. gummosus*, alternas-pseudoescalariforme en *S. chacalapensis*, *S. chrysocarpus*, *S. eichlamii*, *S. fricii*, *S. martinezii*, *S. queretaroensis*, *S. standleyi*, *S. stellatus* *S. thurberi*, a escalariformes en *S. quevedonis*. Pequeños cristales prismáticos se observan en la apertura de la punteadura en *S. stellatus*, *S. chrysocarpus*; punteaduras radio-vaso son iguales a las intervasculares. Las fibras son libriformes septadas con núcleo en la mayoría de las especies, no septadas en *S. chrysocarpus*, *S. fricii*, *S. martinezii*, *S. thurberi*, o ambas en *S. quevedonis*, pero todas tienen abundantes punteaduras simples en las caras radiales. La fibra tiene una longitud que varía en la media de 620 ± 100 μm *S. eruca* a $1,060\pm 180$ μm en *S. chrysocarpus*, con un diámetro medio de 17 ± 3 μm en *S. eruca* a 31 ± 3 μm *S. queretaroensis* ó 30 ± 3 μm en *S. chrysocarpus*, *S. laevigatus*, *S. montanus* y *S. pruinus*, un grosor de pared de 2.7 ± 0.7 en *S. eruca* a 6.4 ± 1.0 μm en *S. queretaroensis* 7.1 ± 1.0 μm y en *S. chrysocarpus*. Parénquima axial paratraqueal escaso en la mayoría de las especies, pero escaso-vasicéntrico en *S. gummosus* *S. standleyi*, *S. stellatus*, *S. queretaroensis* y vasicéntrico en *S. thurberi*, con dos células por serie parenquimatosa en la mayoría de las especies y hasta cuatro en *S. stellatus*. Radios heterogéneos del tipo III. Sin radios uniseriados. La altura total varía en promedio de $1,500\pm 490$ μm en *S. treleasei* a $4,100\pm 2,000$ μm en *S. eichlamii* y tienen de tres a diez células de ancho. Los radios están formados por células erectas cortas, cuadradas y procumbentes cortas en algunas especies. Cristales tipo conglomerado se observan en algunos individuos de *S. eichlamii*, *S. queretaroensis* y *S. stellatus*; taninos en *S. martinezii*.

Floema secundario. Presenta dos zonas distintivas. El floema no colapsado con tubos cribosos de forma redonda o angulosa arreglados en bandas, placa cribosa simple en posición horizontal; células acompañantes de forma angulosa y parénquima floemático, que puede tener más de dos células por serie parenquimatosa. El

esclerénquima se desarrolla tardíamente sobre el floema colapsado. En algunas especies, las esclereidas son escasas entremezcladas en el floema colapsado (*S. eichlamii*, *S. eruca*), en esta región a veces el parénquima radial floemático se expande por lo que el parénquima axial se alterna con el tejido colapsado, formando bandas que se lignifican en la mayoría de las especies.

Peridermis. Se diferencia de las células de la epidermis. Comúnmente con crecimiento unidireccional en siete especies (*S. beneckeii*, *S. eruca*, *S. montanus*, *S. queretaroensis*, *S. standleyi*, *S. stellatus*, *S. treleasei*), pero bidireccional en el resto de las especies. Feloma con dos tipos de células que se alternan, las más cercanas al felógeno constituyen dos o cinco estratos de células de forma rectangular de paredes delgadas, suberificadas alternando con una o dos (*S. dumortien*), dos a tres (*S. montanus*, *S. eruca*), u ocho (*S. standleyi*) estratos de células pared gruesa, lignificada. La felodermis con células arregladas radialmente, no esclerificadas, donde pueden presentarse esferocristales y haces peridermales y células de mucílago. Se forma ritidoma, las peridermis sucesivas pueden desarrollarse por debajo de la hipodermis, la hipodermis queda aislada en forma de manchones, embebida entre peridermis sucesivas. En algunas especies las células de clorénquima se dividen en diferentes planos perdiendo su arreglo de hileras radiales.

Apéndice 3

Acrónimos para cada uno de los estados de carácter encontrados en los individuos estudiados para cada carácter

Poro	difu =difusa, anul =anular
Diva	Numérico
Lova	Numérico
lofi	Numérico
difi	Numérico
gpfi	Numérico
alra	numérico
anra	numérico
puva	alte =alterna, alcr =alterna con cristales pequeños, esca =esclariforme, escr =escalariforme con cristales pequeños, seud =pseudoesca lariforme, secr =pseudoescaliforme con cristales pequeños.
tifi	sept =septada, nose =no septada.
paax	esca =escaso, escr =escaso con cristales, vasi =vasicéntrico, vacr =vasicéntrico con cristales, esva =ambos en la misma proporción, esvc =ambos misma proporción con cristales, evpc =mayor abundancia de escaso, vasicéntrico y cristales poco, vaes =mayor abundancia de vasicéntrico con poco escaso, espv =mayor abundancia de escaso y vasicéntrico raro.
para	hete =heterogéneos, hecr =heterogéneos con cristales, hesi =heterogéneos con cuerpos de sílice; heca =heterogéneos con areniscas, hecp =heterogéneos con pocos cristales de forma irregular, heta =heterogéneos con taninos.
peri	unie =una peridermis, pefe =peridermis con felodermis, riti =más de una peridermis, rife =ritidoma con felodermis.
cuti	lisa =lisa, anti =lisa y acumulada en las paredes anticlinales, ondu =ondulada, ones =ondulada escasa, papi =papilosa.
epicon	cris =cristales de oxalato de calcio, sili =cuerpos de sílice en célula epidérmica, sita =cuerpos de sílice y taninos en la misma célula, sies =cuerpos de sílice escasos, tani =taninos, ause =ausentes.

hipo	numérico (número de estratos).
hico	cris =cristales de oxalato de calcio, cdci =cristales tipo drusa en la capa mas interna, sili =cuerpos de sílice en célula de hipodermis, ause =ausentes.
copr	pali =células en empalizada, pamu =células en empalizada y células de mucílago, pamb =células en empalizada y células de mucílago sólo en la base de las primeras, pava = células en empalizada y haces corticales, pamv = células en empalizada, células de mucílago y haces corticales, phbc =empalizada haces corticales, base con células de mucílago, pecb =empalizada con escasas células de mucílago en la base, pmbc =empalizada con células de mucílago y en base haces corticales, pehv =empalizada esclerificada con haces en la base de las primeras, phcb =empalizada con solo haces corticales en la base, pchm =empalizada mas células con cristales y haces vasculares con células de mucílago en la base.
coco	muci =células de mucílago, mues = células de mucílago escasas, mucr =células de mucílago con cristales, muec =células de mucílago con escasos contenidos cristalizados, ause =ausentes.
coha	secu =secundarios; sees =secundarios con esclerénquima, scdp =secundarios con dilatación del parénquima, seta =secundarios con taninos.
floe	prim =esclerénquima asociado al crecimiento primario, secu =esclerénquima asociado al crecimiento secundario, seba =esclerénquima asociado al crecimiento secundario arreglado en bandas, sece =esclerénquima escaso, seec =abundante floema colapsado con escaso esclerénquima
medu	pres =haces medulares presentes, phma =haces medulares anfibasales, phce =haces medulares con esclerénquima escaso, prdp =haces medulares con dilatación de parénquima,
meco	muci =células de mucílago presente en la médula, mues = células de mucílago escasas, muec =células de mucílago escasas con contenido cristalizado, mucr = células de mucílago la mayoría con contenido cristalizado, muoc =células de mucílago más células con cristales, ause =células de mucílago ausentes.

Apéndice 3. Clave de identificación para los individuos estudiados anatómicamente

Número de individuo base de datos	Número de colecta	Especie
711	1307	<i>Bergerocactus emoryi</i>
111, 112	416, 417	<i>Carnegiea gigantea</i>
211, 212, 213, 214, 215, 216	369, 370, 371, 378, 379, 380	<i>Escontria chiotilla</i>
311, 312	451, 452	<i>Polaskia chende</i>
321, 322, 323, 324, 325, 326	359, 360, 361, 363, 364, 365	<i>Polaskia chichipe</i>
411, 412, 414, 415, 416	418, 421, 422, 1539, 1540	<i>Rathbunia alamosensis</i>
421, 422, 423	338, 339, 427	<i>Rathbunia kerberi</i>
511, 512	405, 404	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>
521, 522	441, 442	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>
531, 532	332, 333	<i>Neobuxbaumia euphorbioides</i>
541, 542	317, 318	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>
551, 552	497, 504	<i>Neobuxbaumia scoparia</i>
611, 612, 613	366, 367, 368	<i>Myrtillocactus schenckü</i>
521	1305	<i>M. cochal</i>
631, 632, 633	454, 459, 490	<i>M. geometrizzans</i>
1111, 1112	443, 444	<i>Cephalocereus columna-trajani</i>
1121, 1122	508, 509	<i>Cephalocereus apicicephalium</i>
1131, 1132	511, 512	<i>Cephalocereus totolapensis</i>
811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819	349, 350, 423, 469, 1349, 474, 1345, 1347, 1319	<i>Pachycereus schottii</i>
821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 8290,	457, 466, 415, 419, 1321, 1322, 456, 478, 477, 1353	<i>P. pecten-aboriginum</i>
831, 832, 833, 834, 835, 836, 837	362, 386, 397, 398, 383, 492, 493	<i>P. marginatus</i>
841, 842, 843	372, 373, 374	<i>P. hollianus</i>
851, 852, 853, 854, 855, 856	375, 376, 377, 399, 401, 406	<i>P. weberi</i>
861, 862, 863, 864, 865	385, 390, 1333, 1334, 1335	<i>P. tepamo</i>
871, 872, 873, 874, 876	391, 389, 1336, 1332, 1338	<i>P. militaris</i>
881, 882	438, 439	<i>P. fulviceps</i>
891, 892	447, 448	<i>P. grandis</i>
8010, 8011, 8012	1344, 1343, 1342	<i>P. gatesii</i>
8111, 8112, 8113, 8114, 8115	1350, 1348, 1346, 481, 471	<i>P. pringlei</i>
8211, 8212, 8213, 8214	1360, 1359, 1374, 1373	<i>P. gaumeri</i>

911, 913, 916, 917, 918	351, 472, 482, 480, 483	<i>Stenocereus gummosus</i>
991, 992, 994, 995, 996, 997	392, 1520, 430, 465, 1580, 429	<i>Stenocereus standleyi</i>
932, 933, 934, 935, 938, 939	1567, 1560, 1563, 1561, 1665, 1566	<i>Stenocereus martinezii</i>
941, 942, 944, 946, 947	345, 1293, 1553, 1559, 1545	<i>Stenocereus thurberi</i>
951, 952, 953, 955, 956, 957	1497, 1499, 1502, 1507, 440, 1508	<i>Stenocereus stellatus</i>
961, 962, 963, 965	1513, 1514, 1515, 1573	<i>Stenocereus quevedonis</i>
971, 972, 973, 974, 975, 976	387, 384, 388, 1569, 1570, 1577	<i>Stenocereus fricii</i>
981, 982, 983, 985	1524, 1522, 1529, 1568	<i>Stenocereus chrysocarpus</i>
9102, 9103, 9104	1531, 1532, 458	<i>Stenocereus queretaroensis</i>
9112, 9114, 9115, 9116	409, 450, 1583, 1590	<i>S. pruinosus</i>
9132, 9134, 9135, 9136, 9137	1547, 1550, 1556, 1557, 1558	<i>S. montanus</i>
9141, 9142	446, 445	<i>S. dumortieri</i>
9151, 9152, 9153	467, 468, 489	<i>S. beneckeii</i>
9161, 9162, 9166	484, 485, 488	<i>S. eruca</i>
9173, 9174, 9175, 9177	1354, 1355, 1370, 1369	<i>S. eichlamii</i>
9181, 9182, 9183, 9184, 9185	1585, 1584, 1586, 1588, 1587	<i>S. chacalapensis</i>
9191, 9192	494, 495	<i>S. treleasei</i>
9221, 9222, 9223, 9224, 9225, 9226	1358, 1371, 1372, 1367, 1368, 1357	<i>S. laevigatus</i>