

Morfología y anatomía del cefalio de *Cephalocereus senilis* (Cactaceae)

por

Monserrat Vázquez-Sánchez¹, Teresa Terrazas¹ & Salvador Arias²

¹ Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, 56230, México. monsevaz@yahoo.com.mx (M. Vázquez-Sánchez), winchi@colpos.mx (T. Terrazas)

² Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 70-614 México D.F. 04510, México. sarias@ibiologia.unam.mx

Resumen

Se estudió la morfología y anatomía de la zona florífera de *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff. con la finalidad de caracterizarla y compararla con la información disponible para otras especies. Se describen con detalle las ramas vegetativas y reproductivas. Los resultados mostraron que existen cambios en la morfología relacionados con cambios en la anatomía después de la formación de la zona florífera. La reducción de los espacios interareolares, el incremento en el tamaño de las aréolas y una densa producción de cerdas y tricomas largos en las aréolas de la zona florífera permiten reconocerla como un cefalio lateral. Tres cambios anatómicos se asocian a la presencia del cefalio lateral: el desarrollo de la peridermis cercana al meristemo apical, la ausencia de clorénquima y el retardo en la formación de fibras en el xilema secundario. El cefalio lateral de *C. senilis* presenta las modificaciones reportadas para las especies del género *Espositoa*, también con cefalio lateral, excepto por la presencia de cristales en los tricomas, la incorporación de nuevas costillas al cefalio y la dilatación del parénquima xilemático y floemático.

Palabras clave: cactáceas, cefalio lateral, *Cephalocereus*, clorénquima, hábito columnar, Hidalgo, paedomorfosis, peridermis, pseudocefalio, viejito, zona florífera.

Introducción

La mayoría de las cactáceas no muestran diferencias morfológicas entre las ramas vegetativas o juveniles y aquellas maduras que portan las estructuras reproductivas (Anderson, 2001). Sin embargo, en algunas especies de las tribus Cereae, Pachycereeae y Trichocereae, se presentan cambios en la morfología cuando la planta inicia su reproducción al llegar a la fase adulta (Terrazas & Arias, 1999). El área de las ramas o tallos asociados a la reproducción en el que se producen los cambios morfológicos recibe el nombre

Abstract

We study the morphology and anatomy of *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff. flowering zone to describe and compare it with the information available for other species. We described in detail the vegetative and reproductive branches. Results show that there are morphological changes linked to anatomical ones after the flowering zone is differentiated. The flowering zone in this species is termed *lateral cephalium* by its interareolar space reduction, areole size increment, and high production of long bristles and trichomes in the areoles. Moreover, periderm development near the apical meristem, lack of chlorenchyma and a delay in xylematic fibers differentiation are traits related with the lateral cephalium. The lateral cephalium of *C. senilis* shows modifications previously reported for the *Espositoa* species with lateral cephalium, except for the presence of crystals in the trichomes, the addition of new ribs to the cephalium, and the growth in xylem and phloem parenchyma.

Keywords: cacti, *Cephalocereus*, chlorenchyma, columnar habit, flowering zone, Hidalgo, lateral cephalium, paedomorfosis, periderm, pseudocephalium, viejito.

de zona florífera. Las zonas floríferas han sido denominadas indistintamente cefalios o pseudocefalios por diferentes autores (Buxbaum, 1964a; Rauh, 1979; Barthlott & Hunt, 1993; Anderson, 2001), a pesar de que Buxbaum (1964a,b) define a un cefalio como aquella zona donde las aréolas de la zona florífera se modifican y no continúan con su función vegetativa, y a un pseudocefalio, cuando las aréolas de la región florífera continúan con su función vegetativa después de la floración. Además las han llamado cefalio o pseudocefalio anular y semi-periférico (Bravo-Hollis, 1978; Rauh, 1979; Taylor & Zappi, 1989; Barthlott &

Hunt, 1993; Terrazas & Loza-Cornejo, 2002). Las zonas floríferas pueden desarrollarse en posición lateral o apical. En la zona florífera apical, el crecimiento de todas las costillas es interrumpido periódica o permanentemente (Barthlott & Hunt, 1993), mientras que la posición lateral está confinada a una o varias costillas debajo del ápice y también puede ser permanente o periódica. La presencia de zonas floríferas ha sido considerada una característica derivada (Taylor & Zappi, 1989) que fue adquirida independientemente en las tres tribus (Terrazas & Arias, 2002). Terrazas & Loza-Cornejo (2002) señalaron la necesidad de realizar estudios para verificar si el pseudocefalio es la situación intermedia entre la total ausencia de especialización y una muy acusada. Uno de los miembros de Pachycereae con zona florífera es *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff., especie endémica de la zona árida de los estados de Hidalgo y Veracruz, en México. La zona florífera de esta especie ha sido llamada indistintamente cefalio y pseudocefalio (Bravo-Hollis, 1978; Gibson & Nobel, 1986; Anderson, 2001), aunque no existe ningún trabajo estructural que describa los cambios asociados a su formación. En este trabajo abordamos el estudio morfológico y anatómico de la zona florífera de *C. senilis* con el fin de caracterizarla y compararla con las ramas juveniles.

Materiales y métodos

La morfología de *C. senilis* se describe a partir de la observación de ramas juveniles en estado vegetativo y ramas maduras en estado reproductivo. Los ejemplares estudiados fueron recolectados en la Reserva de la

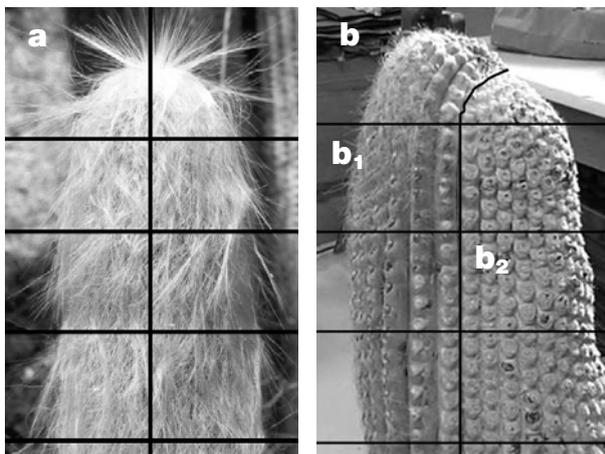


Fig. 1. Ramas de *Cephalocereus senilis* donde se indica con líneas verticales y horizontales los segmentos para el estudio anatómico. **a**, rama juvenil; **b**, rama reproductiva con cefalio (b1) al que se han eliminado tricomas y cerdas, y zona vegetativa (b2) opuesta al cefalio.

Biosfera de Metztlán (Hidalgo, México) y están depositados en CHAPA (T. Terrazas *et al.* 640, 640A). La morfología de la rama vegetativa se describió sin hacer ninguna disección (Fig. 1a), mientras que en la reproductiva se eliminaron de las aréolas cerdas y tricomas (Fig. 1b). En ambas se midieron el diámetro, número de costillas, altura y ancho de la costilla, distancia entre aréolas, largo y ancho de las aréolas, número de espinas radiales y centrales, y se documentó su forma y color. Cada rama se cortó desde el ápice hasta la base en segmentos de 10 cm de grosor (Fig. 1a,b). En las ramas adultas se tomaron segmentos de la zona florífera (Fig. 1 b1) y del lado opuesto, que corresponde a la región no florífera o vegetativa (Fig. 1 b2). Estos segmentos se dividieron en pequeñas secciones que incluían desde las aréolas hasta la médula. Los segmentos se fijaron en formalín-ácido acético-alcohol e incluyeron en parafina para su cortado (Johansen, 1940).

Resultados

Morfología

Cephalocereus senilis es una planta de hábito columnar, monopódica, de hasta 15 m de altura y 45-50 cm de diámetro en su parte más ancha, con ramas escasas que se consideran basítonas porque se originan de las aréolas de la base (Fig. 2a); cuando ocasionalmente hay ramas en la parte superior, éstas se originan como respuesta al daño del meristemo apical. Ramas verdes, con 32-34 costillas poco prominentes, de 9-12 mm de altura; aréolas de 6,5-7,0 mm de largo y 5,0-5,4 mm de ancho, de circulares a elípticas, separadas entre sí 12-14 mm (Fig. 2d); no hay espinas radiales ni centrales distinguibles, pero en cada aréola se observan 3-5 espinas y numerosas cerdas largas y flexibles de color blanco; cerdas de 3-5 cm de longitud en las aréolas jóvenes, pero de más de 40 cm de longitud en las aréolas más viejas en la base de la rama. Las ramas juveniles están cubiertas con abundantes cerdas de color blanco (Fig. 2c). Estas cerdas son muy notorias en los individuos o ramas jóvenes (Fig. 2a-c); por ello, esta especie recibe el nombre vernáculo de “viejito”.

Cuando la planta alcanza la madurez se inicia el desarrollo de una zona florífera lateral diferenciada (Fig. 2b). Esta zona florífera, que crece cada año por incorporación de nuevas aréolas a la reproducción, cubre menos de la mitad del tallo en longitud. En sus primeros estadios sólo dos o tres costillas se diferencian, pero en las fases más avanzadas ocupa cerca de la mitad del diámetro del tallo o de la rama (Figs. 2a,b, 3b). Las costillas modificadas tienen aréolas de

8,7-12,5 mm de largo y 6,9-10,3 mm de ancho, espaciadas entre sí 6-8 mm, y conservan su disposición lineal, pero con los podarios prominentes (Fig. 3b-d). Además, las costillas se cubren por una densa capa de tricomas de color beige y hasta 8 cm de longitud. En las aréolas también hay algunas cerdas largas (ca 8 cm), muy flexibles y similares en color a los tricomas (Fig. 3a). Tricomas y cerdas cubren casi completamente a las flores hasta que los botones alcanzan su tamaño máximo y se produce la antesis (Fig. 2e). Cuando los tricomas y las cerdas se eliminan (Fig. 3a,b,c), se aprecia en la región más cercana al ápice el meristemo apical hundido y ligeramente desplazado lateralmente, así como la superficie (epidermis) lisa y de color blanco (Fig. 3d). La epidermis cambia progresivamente hasta un color café claro, se engrosa y sella las aréolas (Fig. 3e), aunque se conserva lisa. La parte no reproductiva de la región apical conserva las características ya descritas para la parte vegetativa (Fig. 3a,c).

Anatomía

En la epidermis, la cutícula es gruesa ($> 7 \mu\text{m}$), lisa en ambas ramas, pero ocasionalmente se deposita entre las paredes anticlinales de células adyacentes en la parte vegetativa opuesta a la zona florífera. La epidermis es simple y está conformada por células cuadradas o rectangulares, con la pared anticlinal más larga y escasas divisiones anticlinales y periclinales. Se presenta

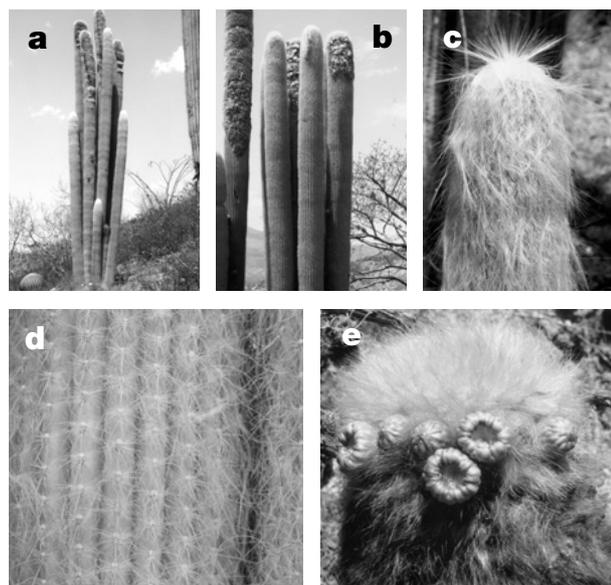


Fig. 2. *Cephalocereus senilis*: **a**, individuo con ramificación basitona; **b**, individuo con ramas juveniles, cefalio en desarrollo y cefalios maduros; **c**, individuo juvenil; **d**, detalle de costillas y aréolas con cerdas largas en el lado opuesto al cefalio; **e**, cefalio con botones y flores después de la antesis nocturna.

uno o más cristales prismáticos en todas las células epidérmicas (Fig. 4a). Los estomas son paracíticos con tres pares de células subsidiarias y las células oclusivas se localizan al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas. En la zona florífera son más abundantes los estomas en las depresiones de las costillas. La epidermis de la base de la aréola da origen exclusivamente a tricomas largos con cristales y cerdas igualmente largas en la zona florífera (Fig. 4b). La base de las cerdas está constituida por abundantes células cuadradas, nucleadas y de paredes delgadas no lignificadas, que al continuar su crecimiento se alargan y comienzan a lignificar sus paredes. Bajo cada cerda se observa el tejido vascular (Fig. 4c). Cuando son muy jóvenes, los tricomas están formados por una sola hilera de células cuadradas, sus paredes son verdes y se aprecia el núcleo celular (Fig. 4d). Conforme avanza su maduración cada célula se alarga y adquiere una forma rectangular, pierde el núcleo y sus paredes se lignifican (Fig. 4e), además de desarrollarse en su interior pequeños cristales prismáticos.

La hipodermis es colenquimatoso, con entre cuatro y seis hileras de células en las ramas vegetativas y en la zona vegetativa opuesta a la zona florífera, y de cinco a siete hileras en la zona florífera. La pared en ambas zonas es gruesa. Las células de la hipodermis solamente se ven interrumpidas por las cámaras subesto-

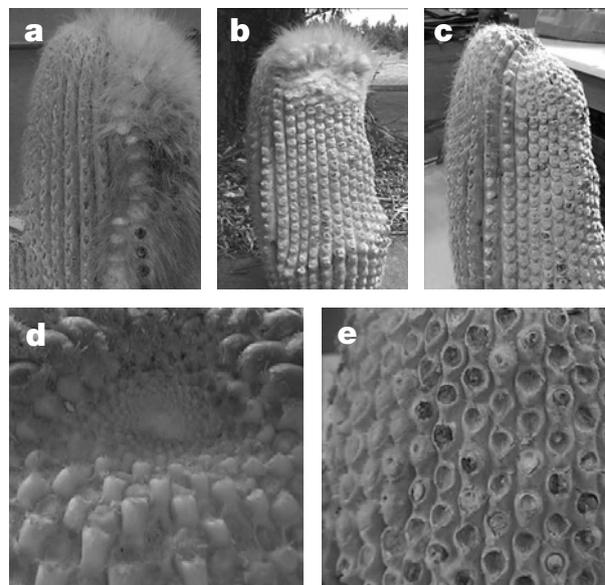


Fig. 3. Morfología del cefalio: **a**, cefalio lateral con tricomas y cerdas; **b**, vista frontal del cefalio en la que se muestra la disposición lineal de las aréolas formando costillas; **c**, vista lateral del cefalio y de la región vegetativa opuesta, cuyos espacios interareolares y aréolas son de menor tamaño; **d**, detalle del ápice, las aréolas del cefalio son de color blanco y la peridermis no se ha desarrollado aún; **e**, detalle de las aréolas selladas por el desarrollo de la peridermis.

máticas que atraviesan todos sus estratos (Fig. 4f). La corteza primaria está formada por dos regiones: clorénquima y reservante. Las células de la zona más cercana a la hipodermis tienen forma verticalmente alargada y tienden a formar hileras radiales de entre 7 y 11 estratos. Estas células tienen muchos cloroplastos, por

lo que recibe el nombre de parénquima en empalizada o clorénquima (Fig. 4g). Sin embargo, en la zona florífera no se aprecian los cloroplastos y las células tienden a ser más cortas (Fig. 4h). La región reservante se caracteriza, en ambas ramas, por la forma más o menos isodiamétrica que tienen sus células. En esta

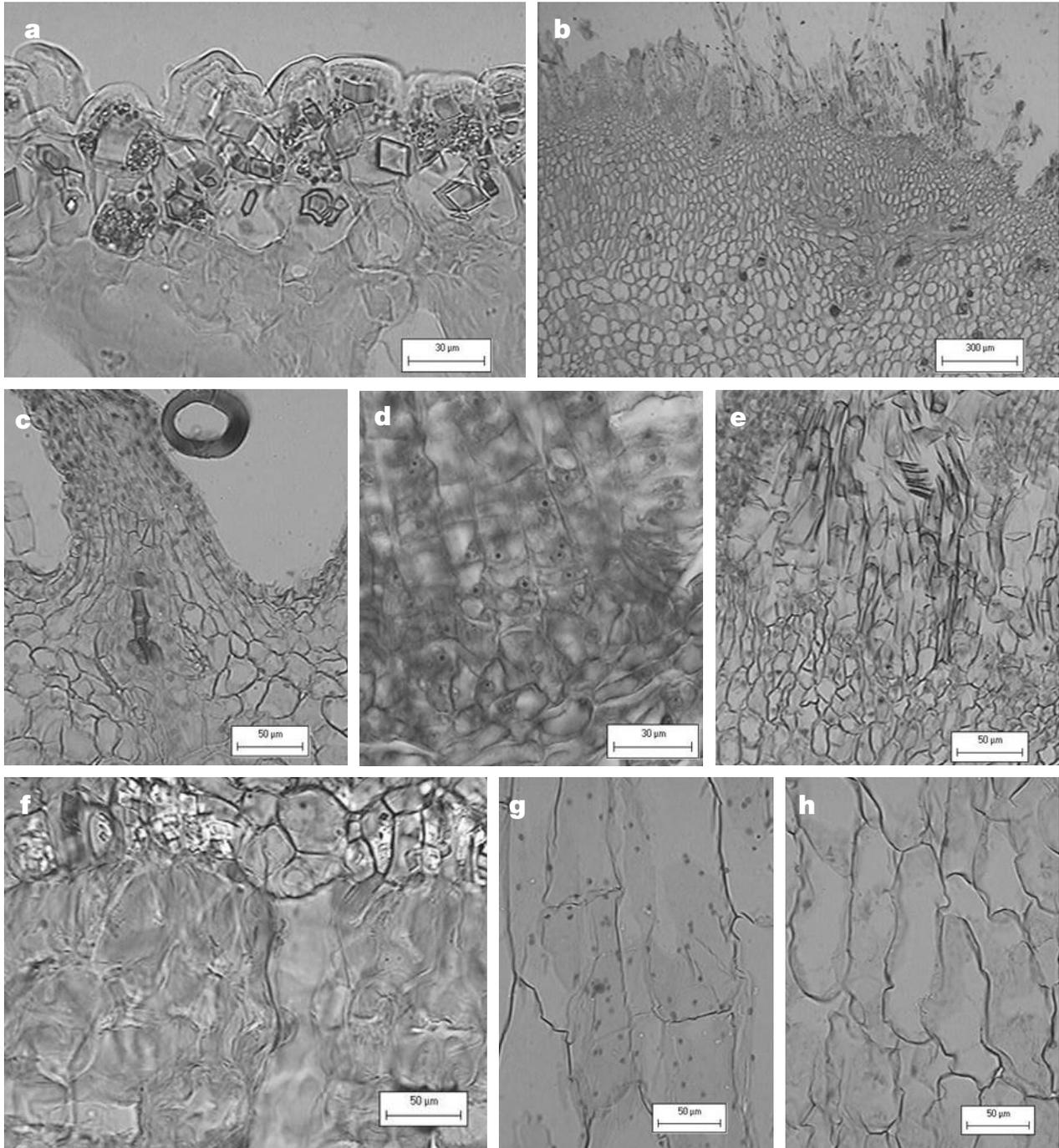


Fig. 4. Anatomía de la dermis y de la corteza primaria de la rama vegetativa y del cefalio: **a**, epidermis de la rama vegetativa formada por células con cristales y cutícula gruesa; **b**, base de aréola del cefalio; **c**, detalle de una cerda del cefalio; **d**, tricomas jóvenes del cefalio con núcleo en sus células; **e**, tricomas maduros del cefalio; **f**, hipodermis de la rama vegetativa con cámara subestomática; **g**, rama vegetativa, células en empalizada con cloroplastos; **h**, cefalio, células en empalizada sin cloroplastos. Escalas: a, d = 30 μm ; b = 300 μm ; c, e-h = 50 μm .

región, los haces corticales son colaterales, pequeños y con crecimiento secundario escaso (Fig. 5a). Ocasionalmente se observan haces vasculares corticales anfisales con escaso o nulo crecimiento secundario cerca del ápice de la zona florífera. El crecimiento secundario en estos haces corticales se distingue por la acu-

mulación de floema colapsado. Además, en la región reservante se aprecian células de mucílago que varían en tamaño y abundancia. Los esferocristales se observan sólo en la zona florífera (Fig. 5b).

La médula en ambas ramas está constituida por células de parénquima de forma isodiamétrica y además

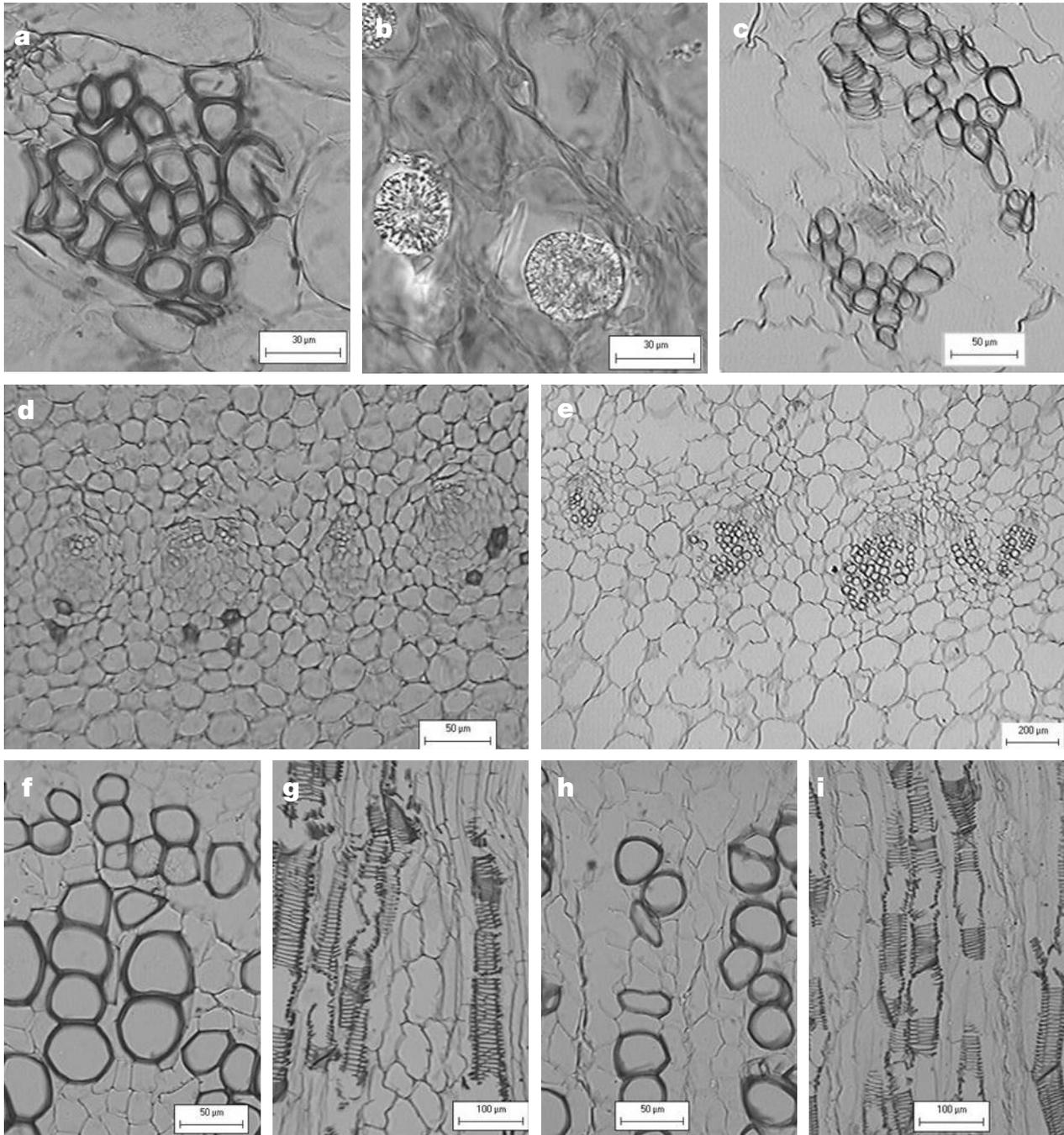


Fig. 5. Anatomía del tejido vascular de la rama vegetativa y del cefalio: **a**, haz vascular cortical colateral de una rama vegetativa; **b**, esferocristales en la corteza primaria del cefalio; **c**, haz vascular medular anfisaval del cefalio con escaso crecimiento secundario; **d**, xilema primario en el cefalio; **e**, desarrollo de xilema secundario en una rama vegetativa; **f**, vasos embebidos en la matriz de parénquima en el tejido vegetativo opuesto al cefalio (Fig. 1 b1); **g**, punteaduras intervasculares escalariformes y radios multiseriados; **h**, vasos embebidos en la matriz de parénquima del cefalio y células colapsadas; **i**, punteaduras intervasculares con los radios y algunas células de parénquima colapsadas. Escalas: a-c = 30 µm; d, f, h = 50 µm; e = 200 µm; g, i = 100 µm.

los haces medulares son escasos y principalmente colaterales, aunque pueden presentarse algunos haces medulares anfibasales con escaso crecimiento secundario (Fig. 5c). Las células de mucílago son grandes y escasas, mientras que los granos de almidón se presentan sólo en la zona florífera.

La estela consiste en un conjunto de haces colaterales dispuestos en anillo. Generalmente forman subconjuntos de dos a tres haces (Fig. 5d). Cada haz puede estar conformado en el xilema primario hasta por siete elementos de vaso con paredes helicoidales y placa de perforación simple. El floema primario está constituido por elementos de tubo criboso, células acompañantes y escasas células de parénquima floemático.

El crecimiento secundario está limitado a la región fascicular de cada haz vascular y se inicia muy cerca de la región apical en ambas ramas, aunque su acumulación es escasa en la rama vegetativa (Fig. 5e). El xilema secundario, en esta región apical, se compone por un número variable de elementos de vaso que se en-

cuentran embebidos en una matriz parenquimatoso. En la rama con zona florífera se aprecia una mayor acumulación de tejido secundario con diferencias contrastantes entre la zona florífera y la vegetativa. En ambas zonas hay un número variable de vasos embebidos en parénquima (Figs. 5f,h, 6a,b). Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple con orientación de oblicua a casi transversal y las punteaduras intervasculares son escalariformes y ocasionalmente pseudoesclariformes (Fig. 5g,i). El parénquima axial tiene comúnmente células fusiformes y el parénquima radial tiene solo radios multiseriados (> 3-series). El parénquima axial y el radial presentan células de pared delgada no lignificada (Fig. 5f-i). Sin embargo, en la zona florífera los vasos cercanos al cámbium vascular disminuyen en número y forman grupos, mientras que hacia la médula se disponen en hileras radiales (Fig. 5h) y las células de parénquima axial y radial pueden estar colapsadas por la expansión de las células contiguas (Figs. 5h,i, 6b).

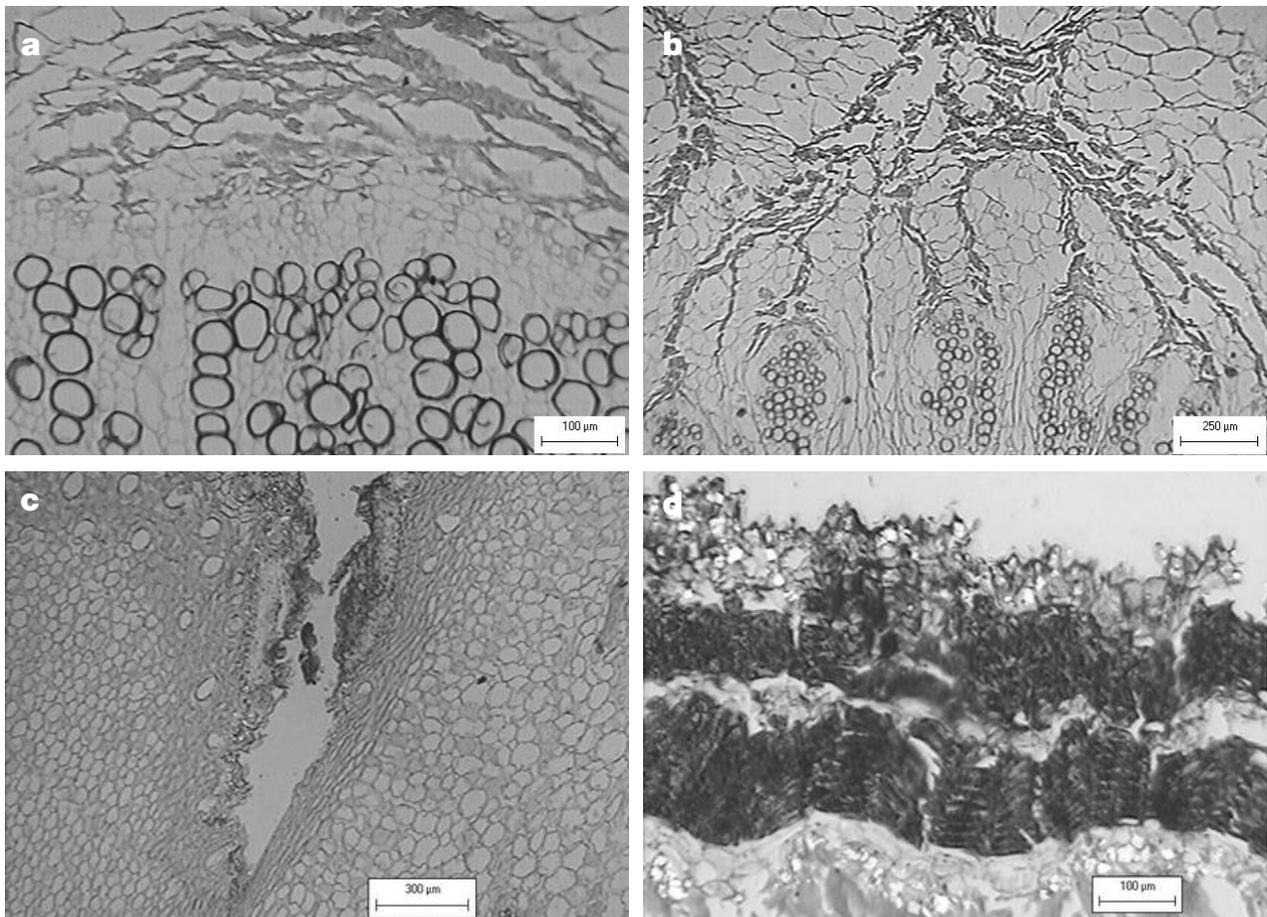


Fig. 6. Floema secundario y peridermis en rama vegetativa y cefalio: **a**, floema del tejido vegetativo opuesto al cefalio con las células de parénquima dilatadas horizontalmente; **b**, floema del cefalio en el que la dilatación de los radios provoca una disposición diferente al de la rama vegetativa; **c**, estadio inicial de la formación de peridermis en las depresiones de las costillas; **d**, peridermis, las células de felema de pared delgada alternan con estratos de células de pared gruesa. Escalas a, d = 100 µm; b = 250 µm; c = 200 µm.

El floema secundario presenta dos zonas distintivas, una región colapsada y una región sin colapsar (Fig. 6a). La región sin colapsar presenta tubos cribosos con placa cribosa simple, células acompañantes de forma angulosa vista en corte transversal y células de parénquima floemático. En la región colapsada las células de parénquima se dilatan horizontalmente y dividen a las capas de floema colapsado (Fig. 6a), observándose escasas esclereidas entremezcladas en los manchones de células colapsadas. El floema de la zona florífera difiere por la dilatación de los radios, que le dan una apariencia distintiva (Fig. 6b).

La peridermis se desarrolla cercana al meristemo apical exclusivamente en la zona florífera, pero falta en la rama vegetativa, excepto en la base del tallo donde se presenta en forma de parches. El desarrollo de la peridermis se inicia en las depresiones de las costillas (Fig. 6c) mediante divisiones periclinales de las células epidérmicas, que al diferenciarse en felógeno únicamente producen felema. El felema se compone de varios estratos de células de pared delgada alternando con estratos de células de pared gruesa (Fig. 6d).

Discusión

De acuerdo con Buxbaum (1964a,b) un cefalio puede ser apical o lateral y, en ambos casos, es una continuación del tallo o rama, producido por el mismo meristemo apical. Sin embargo, cuando se produce la transición juvenil/adulto, las aréolas de la zona florífera se modifican de tal manera que no continúan con su función vegetativa y comúnmente no pierden ni las cerdas ni los tricomas. El mismo Buxbaum (1964b) señala que un pseudocefalio también puede ser apical o lateral y las aréolas de la región florífera, después de la floración, pierden las cerdas y tricomas, persistiendo sus funciones vegetativas. A partir de estas definiciones de Buxbaum (1964b) y de las modificaciones morfológicas aquí descritas para *C. senilis*, la zona florífera de esta especie corresponde a un cefalio lateral y no a un pseudocefalio, como erróneamente señalaron Gibson & Nobel (1986) y Anderson (2001).

En *C. senilis* las aréolas del cefalio nunca retoman sus funciones vegetativas. Después del evento reproductivo las aréolas se sellan por el desarrollo de la peridermis, tal y como se ha reportado para las especies del género *Espostoa* con cefalio lateral (Mauseth, 1999), para *Backebergia militaris* (Audot) Bravo ex Sánchez-Mej. (Vázquez-Sánchez, 2002) y para *Melocactus intortus* (Mill.) Urb. (Mauseth, 1989), todas ellas especies con cefalio apical. Bravo-Hollis (1978) se refirió al cefalio de *C. senilis* como semi-periférico. Esta denominación seguramente se debió a que en la

región apical el número de aréolas que se incorporan a la zona florífera aumenta a medida que la planta crece. De hecho, en los primeros eventos reproductivos las aréolas de nueve costillas fueron reproductivas y sufrieron las modificaciones señaladas, mientras que, años después, en el área del ápice, las aréolas de 15 ó 16 costillas presentaron dichas modificaciones. Además, el tamaño de la aréola se incrementa con el paso del tiempo, por lo que parece que el cefalio ocupa casi todo el ápice del tallo. El mayor tamaño de las aréolas, unido a la reducción del espacio interareolar, provoca el desplazamiento del meristemo hacia el cefalio, que se ve hundido (Fig. 3d). Las figuras de la morfología del cefalio de *Espostoa lanata* (Kunth) Britton & Rose (Buxbaum, 1952, 1964b) y nuestra revisión de ejemplares de herbario (NY) para todo el género muestran un desplazamiento del meristemo similar al aquí descrito para *C. senilis*. Sin embargo, en *E. lanata* y otras especies de *Espostoa* el ápice permanece estrecho, a diferencia de lo que ocurre en *C. senilis*.

Asociado a los cambios morfológicos se produce una serie de modificaciones en la anatomía del cefalio de *C. senilis*, entre ellas la formación temprana de peridermis, la pérdida de cloroplastos, el colapso o expansión del parénquima xilemático y la dilatación del parénquima floemático. Algunas de estas modificaciones anatómicas ya se habían señalado para los cefalios de *Backebergia militaris*, *Leptocereus quadricostatus* (Bello) Britton & Rose, *Melocactus intortus* y las especies del género *Espostoa* (Mauseth & Ross, 1988; Mauseth, 1989, 1999; Vázquez-Sánchez, 2002).

Muy cerca del meristemo apical la epidermis es reemplazada a partir de divisiones periclinales por la peridermis, lo que da origen a un felógeno unidireccional. Estas divisiones se inician en las depresiones de las costillas y continúan hacia las elevaciones hasta sellar la base de las aréolas después de la floración y fructificación. La formación de peridermis en el cefalio posiblemente tiene la función no solo de aislar las aréolas una vez que cumplen con su función reproductiva, sino también de contribuir a dar soporte. Sin embargo, la peridermis, asociada a la persistencia de las abundantes cercas y tricomas, impediría la absorción de luz, bloqueando el proceso fotosintético. A pesar de que la epidermis es reemplazada en poco tiempo, en el cefalio de *C. senilis* se observaron estomas, algo similar a lo reportado para los cefalios de *Backebergia militaris* y *Espostoa guentheri* (Kupper) Buxb. (Mauseth, 1999; Vázquez-Sánchez, 2002), pero que difiere de lo que ocurre en *Melocactus intortus*, especie donde los estomas son escasos o nulos en el cefalio (Mauseth, 1989). Hasta la fecha no se ha encontrado ninguna diferencia entre los estomas paracíticos

del cefalio y los de las ramas o tallos de otras especies con cefalio estudiadas, ni con otras Cactoideae (Eggli, 1984; Terrazas & Mauseth, 2002). Tampoco se han encontrado referencias previas sobre cristales en las células de los tricomas en cactáceas. Si consideramos que las especies del género *Cephalocereus* tienen cristales prismáticos en las células epidérmicas (Gibson & Horak, 1978; Terrazas & Loza-Cornejo, 2002; Loza-Cornejo & Terrazas, 2003), no es sorprendente su presencia en los tricomas, cuyo origen es epidérmico.

La hipodermis actúa principalmente como tejido de protección, soporte y elasticidad. En las especies Sudamericanas con cefalio, la hipodermis falta o es muy delgada (Mauseth, 1989, 1999). Mauseth (1989) sugiere que la hipodermis no es necesaria en el cefalio porque el soporte mecánico es proporcionado por las espinas, cerdas y tricomas entrelazados. Sin embargo, en el cefalio de *C. senilis* la hipodermis está presente y no difiere en su forma de la observada en el resto del tallo, aunque sí en su abundancia debido a la reducción de los espacios interareolares. La presencia de hipodermis también se reportó para el cefalio de *Backebergia militaris* (Vázquez-Sánchez, 2002), lo que sugiere que, junto a la peridermis y las abundantes cerdas y tricomas, contribuye a dar soporte mecánico en ambas especies.

La corteza primaria del cefalio de *C. senilis* carece de cloroplastos en las células del parénquima en empalizada, aunque éstas conserven su forma y disposición. Esta condición ha sido reportada del cefalio de las especies del género *Espostoa*, *Leptocereus quadricostatus* y *Melocactus intortus*. Contrariamente, en el cefalio de *B. militaris* se han observado abundantes cloroplastos (Vázquez-Sánchez, 2002). La falta de cloroplastos debe de estar relacionada con la falta de luz, que ocasiona la formación de peridermis y la producción de abundantes cerdas y tricomas. La región reservante del cefalio, la vegetativa opuesta a éste y la rama vegetativa están formadas por células parenquimáticas isodiamétricas y haces vasculares corticales. En el cefalio de *C. senilis* los haces corticales presentan crecimiento secundario y son colaterales y anfibasales. Esta misma condición se describió para *B. militaris* (Vázquez-Sánchez, 2002). El crecimiento secundario ha sido reportado como escaso para todas las especies con cefalio descritas a la fecha (Mauseth, 1989, 1999; Mauseth & Ross, 1988). Respecto a los haces vasculares medulares, se confirma un comportamiento similar al observado para los haces vasculares corticales (Mauseth, 1989, 1999; Vázquez-Sánchez, 2002).

A nivel de tejido vascular, las especies estudiadas con cefalio apical, como *Backebergia*, o lateral, como

Espostoa, presentan madera fibrosa en el tallo o rama vegetativa (Mauseth, 1999; Vázquez-Sánchez, 2002). Cuando ocurre la transición de la fase vegetativa a la reproductiva la madera tiende a cambiar de fibrosa a parenquimatosa (Mauseth, 1999). Sin embargo, en *C. senilis* no se produce este cambio en la madera de la región apical vegetativa, porque la madera fibrosa se restringe a la región media y basal del tallo (Terrazas, datos inéditos). En la parte apical del tallo o rama el cámbium vascular únicamente produce elementos de vaso, parénquima axial y radial. Esto se interpreta como un retardo en la diferenciación de las fibras relacionado con las propiedades biomecánicas de los tejidos que conforman los tallos monopódicos de cactáceas (Bernal-Salazar & Terrazas, 2005). Posiblemente en los individuos de más de 8 m de altura con cefalios de ca 3 m de longitud se presenten fibras de xilema secundario en la región más vieja (Fig. 2a,b). Seguramente la ausencia de fibras en el xilema secundario del cefalio se prolonga porque el desarrollo de la peridermis y la formación de abundantes tricomas proporcionan la rigidez necesaria. La ausencia de fibras favorece, en el cefalio, la habilidad del parénquima axial y radial de dilatarse e incrementar el espacio para almacenar los productos de la fotosíntesis que se movilizan del clorénquima presente en el lado opuesto del cefalio y en el resto del tallo. Además propicia una mayor diferenciación de vasos en la región cercana al cámbium vascular, con lo que se mantiene el transporte de agua y nutrientes necesarios en el momento en que se presente el evento reproductivo anual. A partir de nuestros resultados no se puede afirmar que la madera del cefalio de *C. senilis* tenga un comportamiento paedomórfico (sensu Carlquist, 1962), porque a pesar de que los elementos de vaso sí conservan sus características, el parénquima axial y radial difieren del presente en el ápice de la rama vegetativa.

Concluimos que las modificaciones morfológicas del cefalio lateral de *C. senilis* (reducción de los espacios interareolares, incremento en el tamaño de la aréola y densa producción de cerdas y tricomas con cristales en las aréolas, así como el desplazamiento del meristemo apical) están asociadas a cambios anatómicos (desarrollo de peridermis, ausencia de cloroplastos, retardo en la formación de fibras en el xilema secundario asociada a la dilatación del parénquima). Estos atributos del cefalio lateral seguramente se adquirieron en conjunto como una novedad evolutiva, por lo que sería interesante estudiar el desarrollo del cefalio en *C. columna-trajani* (Karw.) K. Schum., especie muy próxima a *C. senilis* (Arias & al., 2003), para confirmar dicha hipótesis.

Agradecimientos

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (33064-V) el apoyo brindado para la realización de esta investigación y por la beca (No. 171843) otorgada a la primera autora para realizar estudios de postgrado. Nuestra gratitud a las autoridades de la Reserva de la Biosfera de Metztitlán (Hidalgo, México), por habernos permitido coleccionar el material para realizar este estudio y por su interés en la realización de esta investigación.

Referencias bibliográficas

- Anderson, E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Portland.
- Arias, S., Terrazas, T. & Cameron, K. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 28: 547-557.
- Barthlott, W. & Hunt, D.R. 1993. Cactaceae. In: Kubitzki, K. (ed.), *The families and genera of vascular plants* 2: 161-197. Springer-Verlag, Berlin.
- Bernal-Salazar, S. & Terrazas, T. 2005. Wood anatomical variation of *Neobuxbaumia tetetzo*: a columnar Cactaceae. *Journal of Arid Environments* 63: 671-685.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Buxbaum, F. 1952. Morphologie des "Spaltcephaliums" von *Espostoa sericata*. *Osterreichischen Botanischen Zeitschrift* 99: 89-99.
- Buxbaum, F. 1964a. Was ist ein Cephalium? *Kakteen und andere Sukkulente* 15: 28-31.
- Buxbaum, F. 1964b. Was ist ein Cephalium? *Kakteen und andere Sukkulente* 15: 43-48.
- Carlquist, S. 1962. A theory of paedomorphosis in dicotyledonous woods. *Phytomorphology* 12: 30-45.
- Eggl, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146: 197-214.
- Gibson, A.C. & Horak, K.E. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 999-1057.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Cambridge.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. MacGraw Hill. New York.
- Loza-Cornejo, S. & Terrazas, T. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 116: 27-35.
- Mauseth, J.D. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). *Bradleya* 7: 1-11.
- Mauseth, J.D. 1999. Comparative anatomy of *Espostoa*, *Pseudoespostoa*, *Thrixanthocereus*, and *Vatricania* (Cactaceae). *Bradleya* 17: 33-43.
- Mauseth, J.D. & Ross, R.G. 1988. Systematic anatomy of the primitive ceroid cactus *Leptocereus quadricostatus*. *Bradleya* 6: 49-64.
- Rauh, W. 1979. *Kakteen an ihren Standorten*. Verlag Paul Parey. Berlin-Hamburg.
- Taylor, N.P. & Zappi, D.C. 1989. An alternative view of generic delimitation and relationships in tribe Cereae (Cactaceae). *Bradleya* 7: 13-40.
- Terrazas, T. & Arias, S. 1999. Las ramas dimórficas de la tribu Pachycereeae (Cactaceae). In: Vásquez, M.A. (ed.), *Resúmenes del II Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y otras plantas suculentas*: 89. Sociedad Mexicana de Cactología. Oaxaca.
- Terrazas, T. & Arias, S. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* 68: 444-473.
- Terrazas, T. & Loza-Cornejo, L. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. In: Fleming, T.H. & Valiente-Banuet, A. (eds.), *Evolution, ecology and conservation of the columnar cacti and their mutualists*: 66-86. Arizona University Press. Tucson.
- Terrazas, T. & Mauseth, D.J. 2002. Shoot anatomy and morphology. In: Nobel, P. (ed.), *Cacti: Biology and uses*: 23-40. California University Press. Berkeley.
- Vázquez-Sánchez, M. 2002. *El cefalio de Pachycereus militaris*. Tesis de Licenciatura. FES-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla.

Editor asociado: C. Marticorena

Recibido: 27-IV-2005

Aceptado: 30-IX-2005