

Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae)

SALVADOR ARIAS*
TERESA TERRAZAS**

Resumen. Se estudiaron 17 muestras de *Pachycereus pecten-aboriginum* procedentes del occidente de México con el objetivo de describir la madera y evaluar su variación con relación a la latitud, altitud y altura del individuo. Se encontró que la madera de *P. pecten-aboriginum* corresponde a una madera fibrosa mesomórfica típica de la subfamilia Cactoideae. La longitud de la fibra, el número y diámetro de los vasos tuvieron una asociación significativa con la latitud, mientras que la altura de los radios se correlacionó con la altura del individuo significativamente. La altura del individuo no mostró correlación con los elementos traqueales (fibras y elementos de vaso). La variación anatómica de algunos caracteres de la madera de *P. pecten-aboriginum* evaluados confirman el comportamiento registrado para otras especies de amplia distribución geográfica.

Palabras clave: madera, variación latitudinal, *Pachycereus*, Cactaceae.

Abstract. Seventeen samples of *Pachycereus pecten-aboriginum* wood from western Mexico were studied with the main purpose to describe its wood and to evaluate its variation in relation to latitude, altitude and tree height. We found that *P. pecten-aboriginum* has the typical fibrous and mesomorphic wood of Cactoideae subfamily. Fiber length, vessel number and diameter correlated significantly to latitude, whereas ray height showed a significant correlation with altitude. However, tree height did not show any correlation with tracheary elements (fibers and vessel elements). Moreover, some of the anatomical characters of *P. pecten-aboriginum* wood variation are similar to those found in other species with a wide geographical distribution.

Key words: wood, latitudinal variation, *Pachycereus*, Cactaceae.

*Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-614, 04510 México, D.F.

**Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados, Carretera México-Texcoco, Km.35.5, 56230 Montecillo, Estado de México.

Introducción

La variación en los caracteres anatómicos de la madera es uno de los aspectos mejor estudiados en especies de importancia económica que tienen amplia distribución geográfica (Panshin y de Zeeuw, 1980). Sin embargo, solamente se ha estudiado dicha variación en cerca de 15 familias, reportándose correlación entre latitud, altitud y gradientes climáticos y algunos caracteres del xilema secundario (Chalk, 1983; Noshiro y Baas, 2000). A nivel de especie, la variación en estructuras de la madera ha sido estudiada principalmente en gradientes de latitud y altitud, con respuestas diferentes, desde ausencia de correlación (van der Graaff y Baas, 1974) hasta casos de correlación estadísticamente significativa entre algunos caracteres de la madera y la latitud o altitud. Por ejemplo, Noshiro *et al.* (1994) encuentran que en *Alnus nepalensis* (Betulaceae) hay una correlación entre seis caracteres de la madera con la altitud y el diámetro de los tallos. Baas (1973) reporta que las especies de *Ilex* (Aquifoliaceae) con distribución en altas latitudes presentan madera con mayor número de vasos pero menor diámetro, longitud y número de barras por placa de perforación para los elementos de vaso. Por su parte, van den Oever *et al.* (1981) encuentran para el género *Symplocos* (Symplocaceae) correlación negativa entre el diámetro de vasos, longitud de elementos de vaso, grosor de la pared de la fibra y altura de radios con la latitud. Noshiro y Baas (1998) reportan que en los géneros *Cornus*, *Alangium* y *Garrya* (Cornales) también existe una correlación negativa entre latitud y la longitud de los elementos de vaso y fibras, mientras que la correlación es positiva con el número de vasos.

La madera de la familia Cactaceae se ha caracterizado en por lo menos nueve líneas independientes de evolución donde se sugiere que las maderas fibrosas son las menos derivadas (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998). La succulencia de los tallos se ha interpretado como factor que amortigua la pérdida de agua y por ello la madera es poco variable y con características mesomórficas (Gibson, 1973). Para la subfamilia Cactoideae, Gibson (1973) indica que dentro de cada tribu y género, las especies más altas y erectas tienden a presentar elementos de vaso más largos y anchos, mientras que en especies de talla corta los elementos de vasos tienden a ser más cortos y angostos.

Entre los taxa más altos y erectos se encuentra el género *Pachycereus*, el cual comprende doce especies arbóreas o arbustivas (Hunt, 1999), que habitan en lugares secos y semihúmedos del noroeste, centro y sur de México, principalmente en los bosques tropicales caducifolios, bosques espinosos y matorrales xerófilos. *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelmann) Britton et Rose tiene la más amplia distribución geográfica abarcando un gradiente latitudinal desde Sonora y Chihuahua (28° N) hasta Chiapas (15° N), por toda la vertiente occidental de México, con diferencias en altitud, precipitación y temperaturas. Además la especie se caracteriza por ser una de las más altas y masivas.

Los estudios sobre madera en *Pachycereus* son escasos (Gibson 1973, Terrazas y Loza-Cornejo, 2001) y los patrones de variación para especies de amplia distribución

de este género se desconocen. Tal es el caso de *Pachycereus pecten-aboriginum*, por lo que la presente contribución describe las características anatómicas de la madera de esta especie y evalúa la variación de sus caracteres cuantitativos de la madera en relación con latitud, altitud y altura de la planta.

Material y métodos

Se colectaron muestras de madera de 17 individuos de *P. pecten-aboriginum* en varios estados del occidente de México: Sonora, Sinaloa, Baja California Sur, Zacatecas, Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca, abarcando una amplitud de aproximadamente 12° de latitud y una diferencia altitudinal de 1410 m (Cuadro 1). Los parámetros latitud, longitud y altitud se obtuvieron con un GPS. Las muestras se obtuvieron del tronco, aproximadamente a 40 cm del suelo, en plantas que habían alcanzado su etapa reproductiva (presencia de ramas fértiles modificadas). La muestra se removió con ayuda de serrote, martillo y cincel, separando la región de la peridermis, córtex, floema y xilema secundario de 3 a 5 cm de ancho. Todos los tejidos se fijaron en el campo en formaldehído-ácido acético-alcohol (Johansen, 1940). Una vez en el laboratorio las porciones correspondientes a la madera se almacenaron en alcohol-glicerina-agua (1:1:1). Se obtuvieron cortes 20 mm de grosor en los planos transversal, tangencial y radial de la madera con un micrótopo de deslizamiento, se tiñeron con safranina y montaron con resina sintética. Para la obtención de material disocia-

Cuadro 1. Datos de procedencia de las muestras estudiadas

Procedencia y número de colecta	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Altura del individuo (m)
Sonora, Guaymas, <i>Terrazas 415</i>	27°53'29"	110°34'40"	0	5
Sonora, Alamos, <i>Terrazas 419</i>	27°05'34"	108°57'44"	350	5
Sinaloa, Huatabampo, <i>Arias 1321</i>	26°50'15"	109°22'46"	115	2
Sinaloa, El Fuerte, <i>Arias 1322</i>	26°23'33"	108°42'42"	115	8
Sinaloa, Culiacán, <i>Terrazas 522</i>	24°48'15"	107°24'35"	69	4
Baja California Sur, Los Cabos, <i>Terrazas 477</i>	23°02'57"	110°05'36"	30	3
Zacatecas, Juchipila, <i>Terrazas 457</i>	21°21'19"	104°10'37"	1332	5
Zacatecas, Juchipila, <i>Terrazas 456</i>	21°21'18"	104°10'39"	1332	4
Jalisco, Zacoalco, <i>Arias 1394</i>	20°08'16"	103°32'27"	1410	7
Jalisco, Cuautitlán, <i>Arias 1397</i>	19°18'48"	104°37'53"	250	10
Michoacán, Buenavista, <i>Terrazas 466</i>	19°15'33"	102°34'32"	633	3
Jalisco, Cihuatlán, <i>Arias 1396</i>	19°13'36"	104°42'52"	20	5
Guerrero, Tierra Colorada, <i>Terrazas 538</i>	17°10'20"	99°32'12"	700	7
Guerrero, Presa La Venta, <i>Terrazas 540</i>	17°11'15"	99°33'11"	270	8
Guerrero, Presa La Venta, <i>Terrazas 541</i>	17°11'16"	99°32'12"	270	8
Oaxaca, Tehuantepec, <i>Arias 1353</i>	16°21'53"	95°19'37"	80	6
Oaxaca, Sn P. Pochutla, <i>Arias 1351</i>	15°13'47"	96°21'08"	204	5

do se colocaron pequeñas astillas de madera de la región adyacente al cámbium vascular en frascos con solución Jeffrey en una estufa a 50° C hasta lograr la separación de los elementos traqueales (Johansen, 1940). Se describe la madera de la especie siguiendo las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989). Para cada muestra se realizaron 50 mediciones de los caracteres: longitud de elemento de vaso, diámetro tangencial de vaso sin incluir la pared celular, longitud de fibra, diámetro del lumen de la fibra, grosor de la pared de la fibra, altura de radio y anchura de radio en número de células. También se contaron todos los vasos presentes en 50 campos de un mm² siguiendo las recomendaciones de Wheeler (1986). Las mediciones se realizaron usando un analizador de imágenes (Media Cybernetics, 1997) conectado a un microscopio Olympus BX50 y para la longitud de fibras y altura de radios se empleó un microscopio estereoscópico Olympus CO11.

Se obtuvieron los parámetros de la estadística descriptiva (media, error estándar y valores mínimo y máximo) y se presentan en la descripción de la madera. Todas las variables se ajustan a la normal y por ello no se transformaron para realizar los siguientes análisis estadísticos. La posible asociación entre las variables dependientes caracteres anatómicos y las variables ambientales latitud y altitud, así como altura de la planta se detectó a través de un análisis de correlación de Pearson. También se practicaron análisis de regresión lineal múltiple por pasos (stepwise) para examinar la relación entre cuatro caracteres de la madera y las variables independientes al ser incluidas en el modelo con fines de predicción. Todos los análisis se ejecutaron con el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1989).

Resultados

Descripción de la madera

Anillos de crecimiento inconspicuos (Fig. 1A). Porosidad difusa con 17 a 24 vasos/mm²; vasos solitarios en más del 50% y el resto en hileras radiales de 2 ó 3 vasos o en grupos cortos; los vasos generalmente de forma circular; el diámetro tangencial de 63 a 102 μm con una media de $80 \pm 14 \mu\text{m}$; longitud de los elementos de vaso de 250 a 546 μm con una media de $396 \pm 73 \mu\text{m}$; placa de perforación simple, punteaduras intervasculares escalariformes y pseudoescalariformes (Fig. 1D), punteaduras radiovaso similares a las intervasculares. Fibras del tipo libriforme, septadas y con abundantes punteaduras simples en vista radial (Fig. 1E); longitud de las fibras de 697 a 1302 μm con una media de $1016 \pm 179 \mu\text{m}$, diámetro medio de $29 \pm 3 \mu\text{m}$ y $5.8 \pm 0.80 \mu\text{m}$ de grosor de pared. Parénquima axial paratraqueal escaso con dos células por serie parenquimatosa. Radios heterogéneos, sin radios uniseriados (Fig. 1B); los multiseriados de 5 a 10 células de anchura y altura de 3 a 9 mm con una media de

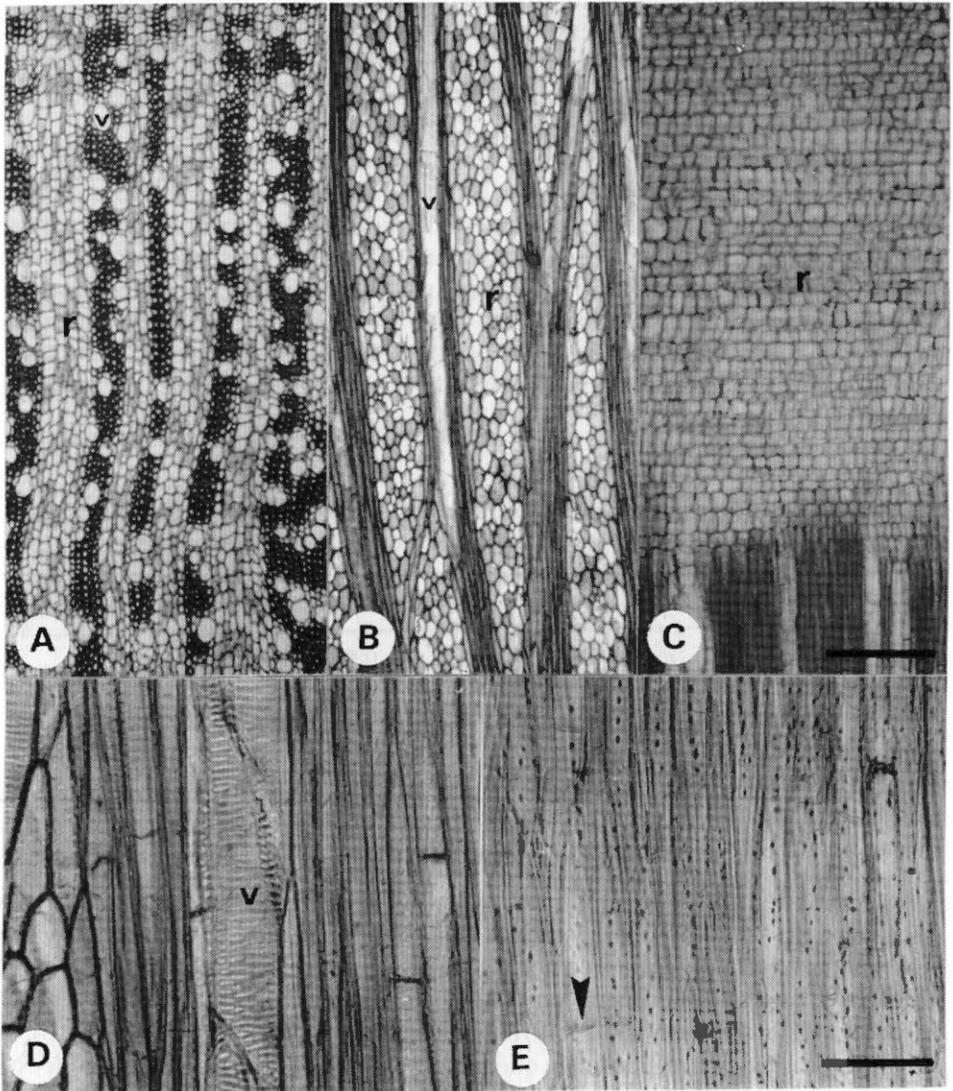


Fig. 1. Madera de *Pachycereus pecten-aboriginum*. A. Porosidad difusa, vasos solitarios y radios abundantes. Corte transversal. B. Radios multiseriados. Corte tangencial. C. Células erectas cortas y cuadradas en radio. Corte radial. D. Elemento de vaso con punteaduras intervasculares escalariiformes y fibras septadas. Corte tangencial. E. Fibras septadas con abundantes punteaduras simples. Corte radial. Escala: A, B, C = 500 μm , D, E = 100 μm

5.33 ± 1.37 mm. Radios formados por células erectas cortas y cuadradas (Fig. 1C), ocasionalmente con células perforadas de los radios. Sin inclusiones celulares.

Análisis estadístico

El análisis de correlación entre latitud, longitud, altitud, altura del individuo y los ocho caracteres de la madera analizados mostró que solamente tres se correlacionan significativamente con la latitud, dos con la longitud, uno con la altitud y tres con el tamaño del individuo (Cuadro 2). La longitud del elemento de vaso no se asoció significativamente con ninguno de los tres parámetros estudiados (latitud -0.39, $P > > 0.10$; altitud 0.27 $P > > 0.30$; tamaño -0.39 $P > > 0.13$), ni el diámetro del lumen de la fibra (latitud -0.19, $P > > 0.45$; altitud 0.18, $P > > 0.47$; tamaño 0.11 $P > > 0.66$) ni el grosor de la pared de la fibra (latitud -0.11, $P > > 0.68$; altitud 0.31, $P > > 0.22$; tamaño -0.001 $P > > 0.99$).

Cuadro 2. Coeficiente de asociación entre latitud, altitud y altura del individuo y tres caracteres anatómicos

Carácter anatómico	Latitud	Longitud	Altitud	Altura de la planta
Longitud de fibras	-0.71**	-0.66**	-0.08	0.59*
Vasos/mm ²	0.74***	0.67**	0.15	-0.61**
Diámetro de vasos	-0.48*	-0.43	-0.07	0.43
Altura de radios	-0.20	-0.15	0.41	0.57*
Anchura de radio (células)	-0.18	-0.05	0.60**	-0.20

$P < 0.0006 = ***$, $P < 0.001 = **$, $P < 0.01 = *$

Los análisis de regresión múltiple revelaron que la latitud es la variable que más contribuye a la predicción de la longitud de la fibra y el diámetro y número de vasos en *Pachycereus pecten-aboriginum* como indican los valores de la correlación semiparcial (Cuadro 3). Para las dos primeras variables el tamaño del individuo también se incluye en el modelo, sin embargo su contribución es baja y no significativa (Cuadro 3). El tamaño del individuo es la variable que mejor explica la altura de los radios en esta especie seguida de la altitud (Cuadro 3).

El diámetro y el número de vasos muestran un comportamiento inverso. A medida que disminuye el diámetro con la latitud, el número de los vasos se incrementa en la mayoría de las poblaciones (Fig. 2A, B). Sin embargo, la población de Zacoalco, Jal. que se ubica a la mayor altitud (1410 m) y a los 20° 08' presenta el mayor diámetro de vaso (102 ± 3 μm), pero no el menor número de vasos (9 ± 0.37 vasos/mm²) y la población de Buenavista, Mich. (633 m, 19° 15') que tiene abundantes vasos (11 ± 0.43 vasos/mm²) de diámetro amplio (91 ± 3 μm), no siguen el comportamiento señalado.

Cuadro 3. Regresión múltiple por pasos (stepwise) de las variables latitud, altitud y altura del individuo sobre cuatro caracteres anatómicos de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum*

VARIABLES	B	sr ²	r ²	intercepto
Longitud fibra			0.56	1.389
Latitud	-0.02	0.51**		
Tamaño	0.03	0.06		
Vasos/mm²			0.64	5.15
Latitud	0.24	0.55***		
Tamaño	-0.21	0.05		
Altitud	0.005	0.02		
Diámetro de vaso			0.27	114.7
Latitud	-1.20	0.23*		
Altura de radio			0.57	0.145
Tamaño	0.55	0.32*		
Altitud	0.001	0.21*		
Latitud	0.09	0.04		

B = coeficiente de regresión no estandarizado, sr² = correlación semiparcial. P < 0.0001 = ***, P < 0.001 = **, P < 0.01 = *.

Al comparar el valor promedio y una desviación estándar para diámetro y número de vasos de *P. pecten-aboriginum* entre poblaciones, únicamente dos, Pochutla, Oax. y La Venta, Gro., tienen un menor número de vasos, mientras que Juchipila, Zac. es la población con el mayor número de vasos para la especie. Con relación al diámetro de los vasos las poblaciones de la Venta, Gro. y Zacoalco, Jal. tienen los más anchos (100 y 102 μm , respectivamente) y los vasos más angostos Juchipila, (64 μm).

La longitud de la fibra disminuye conforme se incrementa la latitud (Fig. 3) y la longitud, independientemente de la altura del individuo (Cuadro 3). Por ejemplo, los individuos de Tehuantepec y Pochutla, Oax. con 6 y 5 m de altura, respectivamente (Cuadro 1) tienen fibras mayores a 1.15 mm, mientras que individuos de la misma talla de Sonora (Guaymas) y Sinaloa (Huatabampo, Cuadro 1) presentan fibras menores al milímetro (Fig. 3).

En la madera de *P. pecten-aboriginum* fueron pocos los caracteres anatómicos correlacionados entre sí significativamente. Los coeficientes de correlación más altos se encontraron entre longitud de fibra y longitud de elemento de vaso (0.74, $P < 0.0006$), seguida del diámetro del lumen y el grosor de la pared de la fibra (-0.67, $P < 0.003$). Además la longitud de la fibra y el diámetro de los vasos muestran

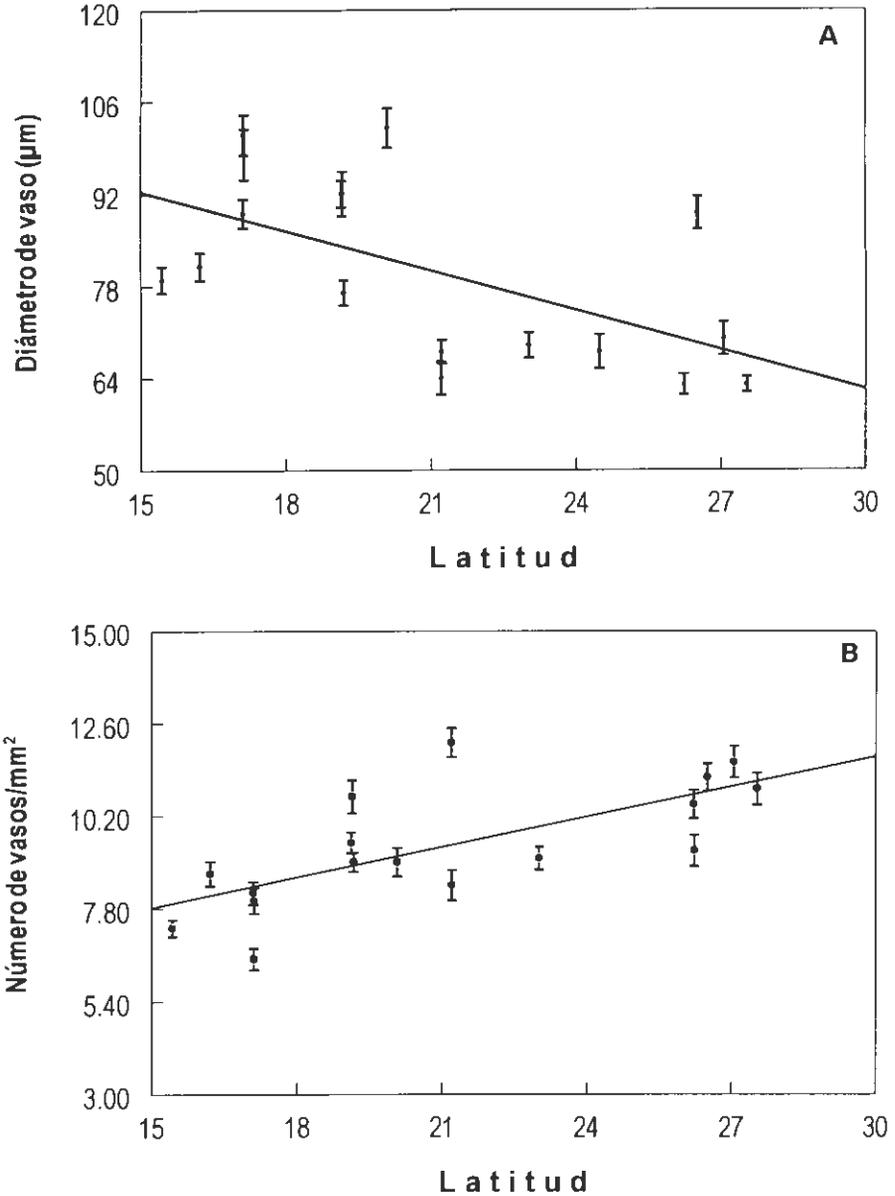


Fig. 2. Tendencia latitudinal en los vasos de *Pachycereus pecten-aboriginum* . A. Diámetro de los vasos $y = 122.3 - 1.996x$, $r^2 = 0.34$, $P < 0.04$. B. Número de vasos/mm² $y = 3.87 + 0.26x$, $r = 0.49$, $P < 0.0006$. Los círculos representan la media de 50 mediciones por individuo y la barra el error estándar.

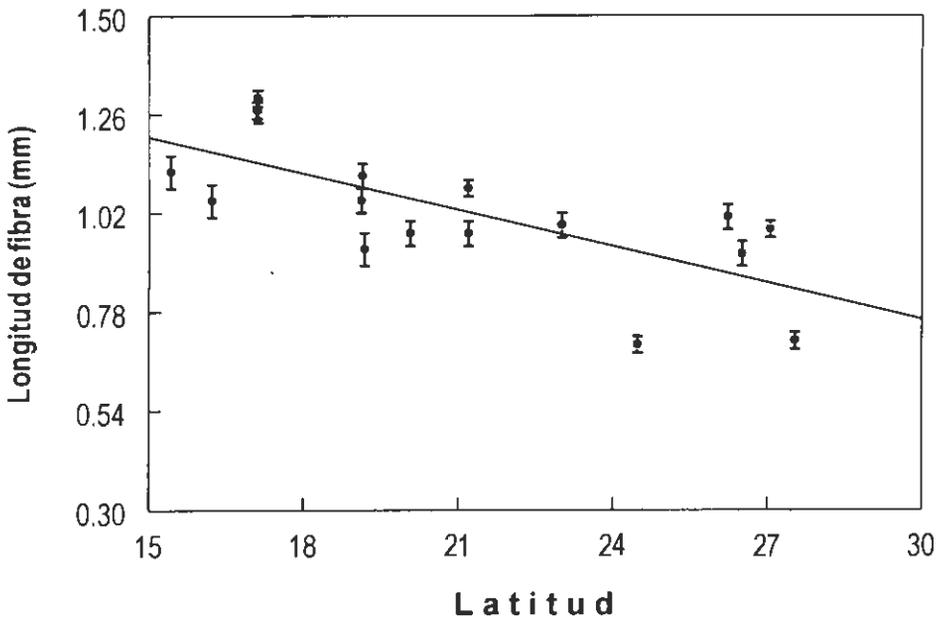


Fig. 3. Tendencia latitudinal en la longitud de la fibra de *Pachycereus pecten-aboriginum*, $y = 1.647 - 0.029x$, $r^2 = 0.51$, $P < 0.001$. Los círculos representan la media de 50 mediciones por individuo y la barra el error estándar.

una correlación moderada pero significativa (0.54, $P < 0.02$). La asociación negativa entre diámetro de los vasos y el número de éstos (-0.38, $P > 0.13$) no es significativa.

Discusión

Los resultados obtenidos se basan en una muestra de 17 individuos procedentes de igual número de localidades, que representan el área total de distribución de *Pachycereus pecten-aboriginum*, excepto en los estados de Chiapas, Colima y Nayarit, y muestran una madera fibrosa típica de especies de Cactoideae con hábito arbóreo, sin extractivos, ni anillos de crecimiento evidentes (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998). El estudio de los 17 individuos confirma la presencia de células perforadas de los radios en todas las muestras, similar a lo registrado para otros miembros de la tribu Pachycereeae, (Terrazas, 2000) y su clasificación como una madera mesomórfica (Carlquist, 1988) a pesar de habitar en matorrales xerófilos o claramente estacionales, como los bosques tropicales caducifolios del occidente de México, características que posiblemente se pueden explicar en función de la succulencia de los tallos al conservar médula y córtex amplios, los cuales funcionarían como amortiguadores del estrés hídrico.

No obstante, la especie se distribuye en un gradiente latitudinal de más de 12°, un gradiente altitudinal cercano a los 1400 m y el tamaño de los individuos maduros es de 2 a 10 m de altura; las correlaciones significativas entre estos parámetros y los ocho caracteres de la madera resultaron ser escasas, a diferencia de lo encontrado para la madera de otras especies con gradientes de variación similar (Baas, 1973; van den Oever y Baas, 1981; Zhang *et al.*, 1992).

La tendencia de variación de la longitud de la fibra con la latitud muestra que disminuye hacia mayores latitudes y longitudes. Este comportamiento confirma lo señalado para la madera de otras plantas leñosas a nivel genérico (Baas, 1973; van der Graaff y Baas, 1974, Noshiro y Baas, 1998). Una disminución en la longitud de fibras podría reducir el soporte del individuo, lo que debería compensarse con un aumento en el grosor de la pared de la fibra, sin embargo, para la especie en estudio no se encontró una asociación significativa entre el grosor de la pared de las fibras y la latitud ni entre esta variable anatómica y la longitud de la fibra. Posiblemente hay otros factores físicos y bióticos que contribuyen a la variación del grosor de la pared de la fibra en *P. pecten-aboriginum*.

Al igual que para otras especies de amplia distribución geográfica, como tres especies de *Cornus* (Noshiro y Baas, 2000) y *Buddleja cordata* (Aguilar-Rodríguez, en preparación), la longitud del elemento de vaso en *P. pecten-aboriginum* no se asocia significativamente con la latitud, contrario a lo reportado para la madera de *Acacia melanoxylon* (Wilkins y Papassatiourou, 1989). Sin embargo, el diámetro de los vasos y su número sí responden significativamente al gradiente latitudinal. Las muestras de madera procedentes del norte del país (Sonora, Sinaloa) tienen vasos angostos más numerosos, mientras que las de Guerrero y Oaxaca presentan vasos más anchos pero

menos numerosos. Este comportamiento es similar a lo que se ha registrado para otras especies y géneros con tallos no suculentos (Baas, 1973; Baas *et al.*, 1988; van den Oever *et al.*, 1981; van der Graaff y Baas, 1974; Zhang *et al.*, 1992). Sin embargo, en las muestras para *P. pecten-aboriginum* hay excepciones a esta asociación, como las de Zacoalco, Jalisco y Buenavista, Michoacán, en las que posiblemente otros factores ambientales estén influyendo en el comportamiento de vasos.

De acuerdo con Gibson (1973) y Gibson y Nobel (1986), en la subfamilia Cactoideae hay una relación alométrica entre el tamaño de los elementos traqueales y la altura del individuo; por ello, las especies más altas presentan elementos de vaso más largos y anchos, mientras que en especies de talla corta los elementos de vaso tienden a ser más cortos y angostos. Sin embargo, para *P. pecten-aboriginum* no se encontró esta tendencia ya que no existe una asociación significativa entre longitud de elemento de vaso y diámetro de vaso con la altura de los individuos de esta especie. Únicamente se encontró asociación de tres caracteres anatómicos con la altura del individuo: número de vasos/mm², altura de radio y longitud de fibra; no obstante, las regresiones múltiples revelaron que sólo el tamaño del individuo explica de manera significativa la altura de los radios.

Una de las características anatómicas de un gran número de cactáceas, incluido *Pachycereus pecten-aboriginum*, es la presencia de parénquima radial como tejido de almacenamiento. Los radios son muy conspicuos y de grandes dimensiones entre las especies columnares, favoreciendo un mayor movimiento radial del agua, al parecer como sucede con *P. pecten-aboriginum*, en la que los radios incrementan la altura conforme se incrementa la del individuo y la altitud, por lo que es probable que esta tendencia sea una respuesta a incrementar el movimiento del agua en lugares donde la presión atmosférica es mayor.

A pesar de que la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* es muy homogénea, el muestreo realizado reveló que tres caracteres cuantitativos (longitud de fibra, diámetro y número de vasos) sí presentan variación latitudinal significativa. No se encontró la relación esperada entre el tamaño de los individuos y los elementos de vaso registrada para diversas especies de Cactoideae. Es posible, que esta correlación sólo sea significativa en aquellos casos donde se comparan especies con diferentes formas de crecimiento. Aunque la especie se distribuye en un gradiente altitudinal amplio, en su mayoría los caracteres anatómicos de la madera no se asocian significativamente con ésta. Los resultados de este trabajo sugieren que otras especies de cactáceas columnares con distribución geográfica más restringida deberán tener una menor variación en los caracteres cuantitativos de su madera.

Agradecimientos. Esta investigación se realizó con el apoyo económico de CONABIO (L074/97) y CONACYT (33064-V). Agradecemos la ayuda en el trabajo de campo a Hilda Arreola-Nava, Susana Gama y Cesario Catalán; en el cuarto oscuro a Héctor Hernández, así como los comentarios de James Mauseth y de un revisor anónimo.

Literatura citada

- BAAS, P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193-258.
- BAAS, P., P.M. ESSER, M.E.T. VAN DER WESTEN Y M. ZANDEE. 1988. Wood anatomy of Oleaceae. *International Association of Wood Anatomist Bulletin, new series* 9: 103-182.
- CARLQUIST, S. 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- CHALK, K. 1983. The effects of ecological conditions on wood anatomy. In: C.R. Metcalfe y L. Chalk (eds.) *Anatomy of the dicotyledons*, vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- GIBSON, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65.
- GIBSON, A.C. Y P.S. NOBEL. 1986. *The Cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HUNT, D. 1999. *Cites Cactaceae checklist*, second edition, Royal Botanic Gardens, Kew & IOB, Milborne Port.
- IAWA COMMITTEE. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *International Association of Wood Anatomist Bulletin new series* 10: 219-332.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York.
- MAUSETH, J.D. Y B.J. PLEMONS-RODRÍGUEZ. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218.
- MEDIA CYBERNETICS. 1997. *Image-Pro Plus, version 3.0 for Windows*, Silver Spring, Maryland.
- NOSHIRO, S. Y P. BAAS. 1998. Systematic wood anatomy of Cornales and allies. *International Association of Wood Anatomist Journal* 19: 43-97.
- NOSHIRO, S. Y P. BAAS. 2000. Latitudinal trends in wood anatomy within species and genera: case study in *Cornus* s.l. (Cornaceae). *American Journal of Botany* 87: 1495-1506.
- NOSHIRO, S., L. JOSHI Y M. SUZUKI. 1994. Ecological wood anatomy of *Alnus nepalensis* (Betulaceae) in East Nepal. *Journal of Plant Research* 107: 399-408.
- PANSHIN, A.J. Y C. DE ZEEUW. 1980. *Textbook of wood technology*, Fourth edition. McGraw-Hill, New York.
- SAS INSTITUTE. 1989. *SAS user's guide statistics*. Cary, North Carolina.
- TERRAZAS, T. 2000. Occurrence of perforated ray cells in genera of Pachycereeae (Cactaceae). *International Association of Wood Anatomist Journal* 21: 457-462.
- TERRAZAS, T. Y S. LOZA-CORNEJO. 2001. Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. In: T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet (eds.) *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualist*. Arizona University Press (en prensa).
- VAN DEN OEVER, L., P. BAAS Y M. ZANDEE. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *International Association of Wood Anatomist Bulletin new series* 2: 3-24.
- VAN DER GRAFF, N.A. Y P. BAAS. 1974. Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea* 22: 101-121.
- WHEELER, E.A. 1986. Vessels per square millimetre or vessel groups square millimetre. *International Association of Wood Anatomist Bulletin new series* 7: 73-74.

- WILKINS, A.P. Y S. PAPASSOTIRIOU. 1989. Wood anatomical variation of *Acacia melanoxylon* in relation to latitude. *International Association of Wood Anatomist Bulletin new series 10*: 201-207.
- ZHANG, S.-Y., P. BAAS Y M. ZANDEE. 1992. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habitat and phenology. *International Association of Wood Anatomist Bulletin new series 13*: 307-349.

Recibido: 2.v.2001

Aceptado: 1.IX.2001