

Anatomía de la madera y alometría de veinte especies de *Stenocereus* (Cactaceae)

TERESA TERRAZAS*
SOFÍA LOZA-CORNEJO*

Resumen. Se estudio la anatomía de la madera de 20 especies de *Stenocereus* con el objetivo de conocer si existen diferencias anatómicas entre especies y evaluar si cinco de sus caracteres cuantitativos se correlacionan con la altura de la planta. Los resultados indican que las especies estudiadas tienen la típica madera fibrosa de Cactaceae. Las especies comparten la porosidad difusa, sin anillos de crecimiento, fibras libriformes, parénquima paratraqueal y radios heterogéneos con células perforadas de los radios. El análisis de correlación reveló una asociación positiva entre cuatro de los caracteres de la madera y la altura de los individuos. En general, si los individuos tienen menor altura (< 3 m) sus elementos de vaso y sus fibras decrecen, contrario a lo que sucede si el tamaño de los individuos se incrementa. Este comportamiento no se presenta para la altura de los radios, porque arbustos como *S. beneckei* o árboles altos como *S. martinezii* tienen radios de tamaño similar. No se encontraron caracteres que ayuden a distinguir entre grupos de especies de *Stenocereus*, excepto *S. eichlamii*, que se caracteriza por la altura de los radios.

Palabras clave: madera, variación anatómica, Pachycereeae

Abstract. Wood anatomy of 20 species of *Stenocereus* was studied to evaluate if there are differences among species and to evaluate if five quantitative wood features are correlated with plant height. The results showed that the species studied possess the typical fibrous wood of Cactaceae. Common features to all species are diffuse porosity without conspicuous growth rings, libriform fibers, paratracheal parenchyma, and heterogeneous rays with perforated ray cells. Correlation analysis revealed a positive association among four wood characters and plant height. In general, if individuals have short size (< 3 m tall) their vessel elements and fibers decrease. In contrast, taller individuals show longer vessel elements and fibers. This behavior does not occur for ray height, since shrubs like *S. beneckei* or tall trees as for *S. martinezii* possess rays of similar size.

There are no characters that help to distinguish among groups of species of *Stenocereus*, except for *S. eichlamii*, which possesses the tallest rays.

Key words: allometry, wood, variation, Pachycereaceae

Introducción

La familia Cactaceae con su alto número de endemismos constituye uno de los grupos de plantas más diversos en México (Hernández y Godínez, 1994). En la subfamilia Cactoideae, la tribu Pachycereaceae ha tenido una amplia diversificación de plantas columnares y arbustivas que han sido objeto de estudios de anatomía sistemática (Gibson y Horak, 1978), anatomía del xilema secundario (Gibson, 1973; Terrazas, 2000) y sistemática (Arias *et al.*, 2003; Arreola-Nava, 2000; Cota y Wallace, 1997; Gibson *et al.*, 1986; Terrazas y Loza-Cornejo, 2002). Sin embargo, pocas investigaciones abordan el estudio de la variación del xilema secundario (Arias y Terrazas, 2001).

El género *Stenocereus* Riccob. constituye un grupo monofilético de la tribu Pachycereaceae de amplia distribución en México (Terrazas y Loza-Cornejo, 2002). Este género contiene de 19 a 23 especies (Guzmán *et al.*, 2003; Hunt, 1999) y presenta una amplia diversidad de formas de crecimiento, entre ellas, árboles de fuste recto y largo, como en *S. chacalapensis* y *S. chrysocarpus*, fuste corto como en *S. dumortieri*, *S. fricii*, *S. martinezii*, *S. montanus*, *S. queretaroensis*, *S. pruinosus* y *S. stellatus*, arbustos de ramas erectas o decumbentes como en *S. alamosensis*, *S. beneckeii*, *S. gummosus*, *S. standleyi* y *S. treleasei*, o tallos completamente horizontales, como en *S. eruca* (Anderson, 2001; Bravo-Hollis, 1978; Gibson, 1989). Esta diversidad hace a *Stenocereus* un sistema de estudio apropiado para analizar la variación del xilema secundario en función del tamaño de los individuos como se ha documentado para otras taxones (Aguilar-Rodríguez, 2001; Chalk, 1989c; Cumbie y Mertz, 1962; Gibson y Nobel, 1986; Terrazas, 1994; Zhang, 1992). Los objetivos de esta investigación son describir la madera de las especies de *Stenocereus* distribuidas en México (en busca de caracteres que permitan distinguir entre grupos de especies) y evaluar la variación de cinco caracteres cuantitativos del xilema secundario, en función del tamaño de los individuos de las diferentes especies de este género.

Material y métodos

Con objeto de tener representada la variabilidad de cada especie de *Stenocereus* se recolectaron dos o más individuos pertenecientes a 20 especies en sus áreas de distribución en México. Las especies estudiadas y los números de respaldo depositados en CHAPA son: *S. alamosensis* (J.M.Coult.) A.C.Gibson et K.E.Horak, Terrazas

418, 421, 422, *Arreola-Nava* 1539; *S. beneckeii* (C.Ehrenb.) Buxb., *Terrazas* 467, 468, 489; *S. chacalapaensis* (Bravo et T.MacDoug.) Buxb., *Arreola-Nava* 1584, 1585, 1586, 1587, 1588; *S. chrysoctarpus* Sánchez-Mej., *Arreola-Nava* 1522, 1524, 1529, 1568; *S. durmortieri* (Scheidw.) Buxb., *Terrazas* 445, 446, *Aguilar-Morales* 2, 8; *S. eichlamii* (Britton et Rose) Buxb., *Arias* 1354, 1355, 1369, 1370; *S. eruca* (T.Bradegee) A.C.Gibson et K.E.Horak, *Terrazas* 484, 485, 488; *S. fricii* Sánchez-Mej., *Arreola-Nava* 1569, 1570, 1577, *Terrazas* 384, 387, 388; *S. gummosus* (T.Brandegee) A.C.Gibson et K.E.Horak, *Terrazas* 351, 472, 480, 482, 483; *S. kerberi* (K.Schum.) A.C.Gibson et K.E.Horak, *Terrazas* 338, 339, 427; *S. laevigatus* (Salm-Dyck) Buxb., *Arias* 1358, 1362, 1367, 1368, 1371; *S. martinezii* (J.G.Ortega) Buxb., *Arreola-Nava* 1560, 1563, 1566, 1567; *S. montanus* (Britton et Rose) Buxb., *Arreola-Nava* 1550, 1556, 1557, 1558; *S. pruinosis* (Otto ex Pfeiff.) Buxb., *Arreola-Nava* 1583, 1591, *Terrazas* 409, 450; *S. queretaroensis* (F.A.C.Weber) Buxb., *Arreola-Nava* 1531, 1532, *Terrazas* 458; *S. quevedonis* (J.G.Ortega) Buxb., *Arreola-Nava* 1513, 1514, 1515, *Terrazas* 382; *S. standleyi* (J.G.Ortega) Buxb., *Arreola-Nava* 1520, 1580, *Terrazas* 340, 392, 429, 430, 465; *S. stellatus* (Pfeiff.) Riccob., *Arreola-Nava* 1497, 1499, 1502, 1507, *Terrazas* 440; *S. thurberi* (Engelm.) Buxb., *Arreola-Nava* 1545, 1552, 1553, 1554, 1555, *Terrazas* 345, 476, 486; *S. treleasei* (Britton et Rose) Backeb., *Terrazas* 494, 495.

En cada sitio de recolecta se anotaron datos del individuo (hábito, altura total, diámetro del tronco principal) y las coordenadas geográficas. Se tomaron muestras del tronco o tallo adulto a 10 cm del suelo. En el caso de los arbustos, la muestra se tomó de la base del tallo más grueso. El material se fijó en glicerinalcohol etílico-agua (1:1:1) hasta iniciar la microtécnica. Con un micrótopo de deslizamiento se cortaron secciones transversales, tangenciales y radiales a un grosor de 20 μm ; se tiñeron con safranina o safranina-verde rápido y se montaron con resina sintética (Johansen, 1940). Se colocaron astillas de madera de la región adyacente al cámbium vascular en frascos con solución de Jeffrey (Berlyn y Miksche, 1976), dejándolos en una estufa a 50°C por 24 ó 48 horas. Una vez disociado el material se lavó y se hicieron preparaciones temporales para cuantificar la longitud de elementos de vasos y fibras y contar el número de septos por fibra en aquellas especies con fibras septadas. Para la descripción y análisis de los caracteres del xilema secundario se siguieron las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989) y los radios se clasificaron de acuerdo con Kribs (1935). Se realizaron 25 mediciones por carácter por individuo. Las mediciones se hicieron con un analizador de imágenes (IMAGE-Pro Plus versión 3.1, Media Cybernetics, 1997), adaptado a un microscopio Olympus BX-50. El diámetro de los vasos (dv) y el número de vasos/ mm^2 (nv) se emplearon para calcular el índice de vulnerabilidad (iv) de Carlquist (1977), $\text{iv} = \text{dv}/\text{nv}$, donde valores bajos se interpretan como mayor seguridad en caso de embolismo. La longitud de la fibra (lf) y del elemento de vaso (lv) se usaron para calcular el índice de Chattaway (1936), $\text{ic} = \text{lf}/\text{lv}$, donde valores altos indican extenso crecimiento

intrusivo de la fibra. Las variables que no se ajustaron a la normal se transformaron con logaritmo natural. La asociación entre cinco caracteres cuantitativos del xilema secundario y la altura de la planta se examinó con un análisis de correlación lineal simple de Pearson. Se practicó un análisis de covarianza, para eliminar el efecto del tamaño del individuo, seguido de un análisis de comparación de medias de Tukey con objeto de evaluar la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre especies. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el uso del paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1989).

Resultados

A continuación se presenta la descripción del xilema secundario para el género *Stenocereus*, enfatizando aquellos atributos de los vasos, fibras o parénquima que difieren entre especies y en los cuadros 1, 2 y 3 se sintetizan los valores de los caracteres cuantitativos para vasos, fibras y radios.

Cuadro 1. Valores de la media y una desviación estándar para los atributos de los elementos de vaso y el índice de vulnerabilidad (dv/nv) en especies de *Stenocereus*. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Tukey, $P < 0.05$)

Especie	Longitud (μm)	Diámetro (μm)	Número mm^{-2} (solitarios %)	Índice de Vulnerabilidad
<i>S. alamosensis</i>	312 \pm 105 ^b	43 \pm 7.8 ^a	28 (35)	1.53
<i>S. beneckeii</i>	272 \pm 52 ^b	46 \pm 6.6 ^a	45 (40)	1.02
<i>S. chacalapensis</i>	370 \pm 69 ^c	80 \pm 16.4 ^b	23 (74)	3.48
<i>S. chrysocarpus</i>	416 \pm 80 ^c	89 \pm 18.5 ^b	15 (20)	5.93
<i>S. dumortieri</i>	323 \pm 64 ^c	68 \pm 15.3 ^b	16 (63)	4.25
<i>S. eichlamii</i>	370 \pm 58 ^c	75 \pm 17.5 ^b	19 (35)	3.95
<i>S. eruca</i>	197 \pm 83 ^a	43 \pm 8.6 ^a	70 (69)	0.61
<i>S. fricii</i>	336 \pm 75 ^c	70 \pm 18.0 ^b	18 (34)	3.89
<i>S. gummosus</i>	302 \pm 55 ^c	48 \pm 11.1 ^a	34 (77)	1.41
<i>S. kerberi</i>	280 \pm 47 ^b	48 \pm 8.1 ^a	28 (64)	1.71
<i>S. laevigatus</i>	343 \pm 71 ^c	73 \pm 16.5 ^b	27 (78)	2.70
<i>S. martinezii</i>	357 \pm 65 ^c	69 \pm 12.8 ^b	31 (49)	2.22
<i>S. montanus</i>	342 \pm 60 ^c	76 \pm 13.7 ^b	20 (70)	3.80
<i>S. pruinosus</i>	373 \pm 78 ^c	76 \pm 14.6 ^b	17 (77)	4.47
<i>S. queretaroensis</i>	352 \pm 71 ^c	75 \pm 14.1 ^b	30 (67)	2.50
<i>S. quevedonis</i>	282 \pm 55 ^c	79 \pm 16.9 ^b	29 (11)	2.72
<i>S. standleyi</i>	271 \pm 78 ^c	51 \pm 13.5 ^a	60 (87)	0.85
<i>S. stellatus</i>	273 \pm 49 ^c	64 \pm 15.6 ^b	22 (60)	2.91
<i>S. thurberi</i>	370 \pm 74 ^c	68 \pm 13.5 ^b	28 (25)	2.43
<i>S. treleasei</i>	214 \pm 44 ^b	58 \pm 16.1 ^a	23 (31)	2.52

Cuadro 2. Valores de la media y una desviación estándar para los atributos de las fibras y el índice de Chattaway (*lf/lv*) en especies de *Stenocereus*. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Tukey, $P < 0.05$)

Especie	Longitud (μm)	Diámetro (μm)	Grosor pared (μm)	Índice de Chattaway
<i>S. alamosensis</i>	834 \pm 146 ^b	22 \pm 3.91 ^b	4.14 \pm 0.6 ^b	2.68
<i>S. beneckeii</i>	747 \pm 98 ^b	23 \pm 2.2 ^b	4.27 \pm 0.6 ^b	2.74
<i>S. chacalapensis</i>	1039 \pm 133 ^c	29 \pm 3.9 ^c	6.29 \pm 1.4 ^d	2.81
<i>S. chrysocarpus</i>	1063 \pm 180 ^c	30 \pm 3.6 ^c	7.12 \pm 1.0 ^d	2.56
<i>S. dumortieri</i>	850 \pm 126 ^b	28 \pm 3.2 ^c	6.31 \pm 0.7 ^d	2.63
<i>S. eichlamii</i>	919 \pm 140 ^b	29 \pm 3.9 ^c	5.98 \pm 0.9 ^{bc}	2.48
<i>S. eruca</i>	617 \pm 103 ^a	17 \pm 3.1 ^a	2.75 \pm 0.7 ^a	3.13
<i>S. fricii</i>	899 \pm 131 ^b	26 \pm 3.8 ^{bc}	5.91 \pm 1.3 ^{bc}	2.68
<i>S. gummosus</i>	761 \pm 110 ^b	24 \pm 2.3 ^{bc}	4.45 \pm 0.6 ^{bc}	2.52
<i>S. kerberi</i>	760 \pm 109 ^b	22 \pm 2.4 ^b	3.69 \pm 0.5 ^{bc}	2.72
<i>S. laevigatus</i>	824 \pm 110 ^b	30 \pm 3.2 ^c	6.17 \pm 0.9 ^d	2.40
<i>S. martinezii</i>	878 \pm 122 ^b	31 \pm 3.1 ^c	6.29 \pm 0.9 ^d	2.46
<i>S. montanus</i>	984 \pm 144 ^c	30 \pm 3.5 ^c	6.43 \pm 1 ^d	2.88
<i>S. pruinosis</i>	1008 \pm 149 ^c	30 \pm 3.8 ^c	6.34 \pm 0.9 ^d	2.70
<i>S. queretaroensis</i>	972 \pm 137 ^c	31 \pm 3.1 ^c	6.39 \pm 1 ^d	2.75
<i>S. quevedonis</i>	871 \pm 174 ^b	27 \pm 3.3 ^{bc}	6.24 \pm 1.2 ^d	3.08
<i>S. standleyi</i>	807 \pm 136 ^b	23 \pm 3.2 ^b	4.29 \pm 0.9 ^b	2.98
<i>S. stellatus</i>	899 \pm 153 ^b	25 \pm 2.9 ^{bc}	5.05 \pm 0.8 ^{bc}	3.29
<i>S. thurberi</i>	916 \pm 123 ^b	26 \pm 2.9 ^{bc}	5.19 \pm 0.8 ^{bc}	2.47
<i>S. treleasei</i>	714 \pm 90 ^a	24 \pm 2.6 ^{bc}	4.81 \pm 0.9 ^{bc}	3.34

Anillos de crecimiento inconspicuos (Figs. 1A, C), aunque diferencias en grosor de la pared de la fibra y acumulación de vasos dan la impresión de marcas de crecimiento (Fig. 1B) en la mayoría de las especies. La porosidad es difusa desde 15 vasos/mm² en *S. chrysocarpus* hasta 70 vasos/mm² en *S. eruca* (Cuadro 1). Los vasos se distribuyen más del 50% solitarios excepto en *S. alamosensis*, *S. beneckeii*, *S. chrysocarpus*, *S. eichlamii*, *S. fricii*, *S. quevedonis*, *S. thurberi* y *S. treleasei*. Vasos arreglados en grupos de dos se observaron en *S. gummosus*, *S. martinezii*, *S. queretaroensis* y *S. standleyi*, o la mayoría en grupos de tres o más vasos, como en *S. chrysocarpus* (Fig. 1C), *S. quevedonis* y *S. thurberi*. Los vasos son comúnmente circulares en corte transversal. El diámetro tangencial promedio fluctúa de 43 μm en *S. eruca* a 89 μm en *S. chrysocarpus* (Cuadro 1). Los elementos de vaso tienen una longitud que varía en la media de 197 μm *S. eruca* a 416 μm en *S. chrysocarpus* (Cuadro 1). La placa de perforación es simple, las punteaduras areoladas intervasculares se observan alternas en *S. gummosus* y *S. pruinosis*, alternas y pseudoescalariformes en *S. chacalapensis*, *S. chrysocarpus*, *S. fricii*, *S. martinezii*, *S. standleyi* (Fig. 1D), *S. stellatus* y *S. thurberi* y escalariformes en *S. queretaroensis* (Fig. 1E) y *S. quevedonis*; las punteaduras radio-

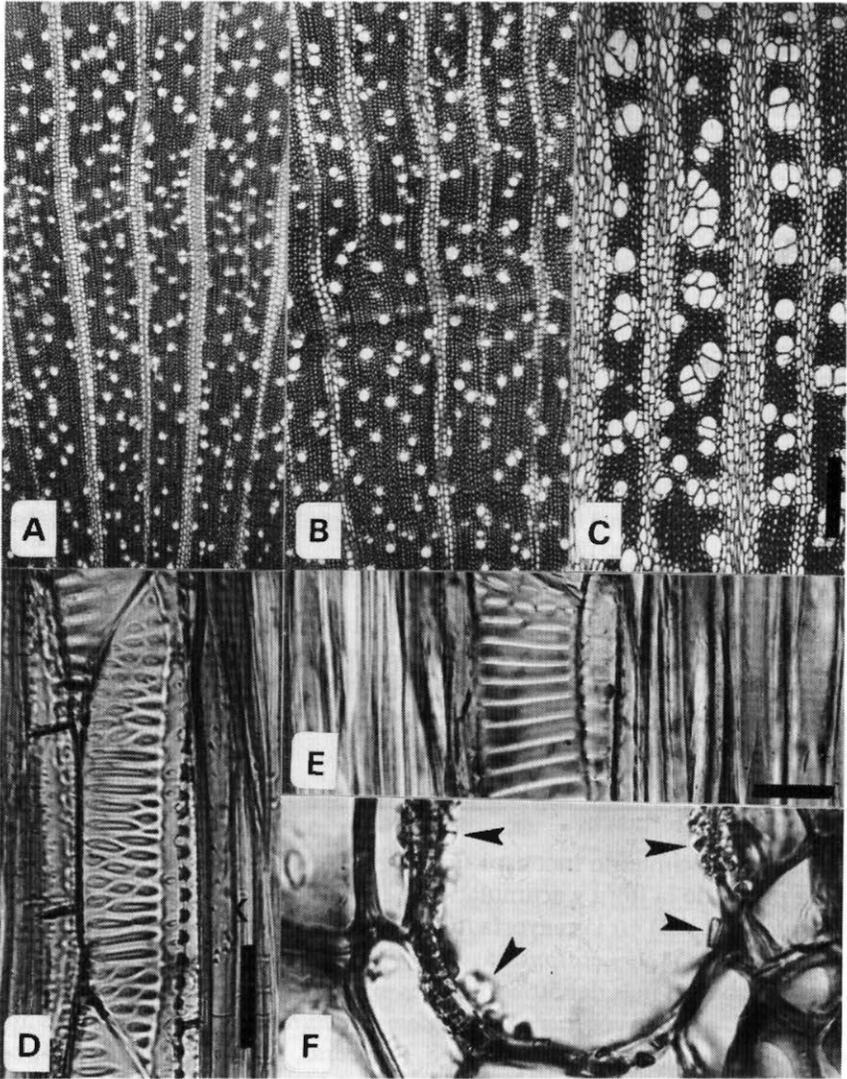


Fig. 1. Distribución de los vasos y características de los elementos de vaso en *Stenocereus*. A-C. Cortes transversales que muestran porosidad difusa. A. *S. alamosensis* (Terrazas 418), predominan los vasos solitarios. B. *S. gummosus* (Terrazas 472), predominan los vasos solitarios. C. *S. chrysocarpus* (Arreola-Nava 1529), predominan los vasos agrupados. D-E. Cortes tangenciales. D. *S. standleyi* (Terrazas 392), punteaduras alternas -pseudoesclariformes y serie parenquimatosa de tres células. E. *S. queretaroensis* (Arreola-Nava 1531), punteadura esclariforme. F. Corte transversal. *S. stellatus* (Arreola-Nava 1497), cristales prismáticos pequeños en vaso y parénquima paratraqueal. Escala: A-C = 500 μm ; D-F = 50 μm .

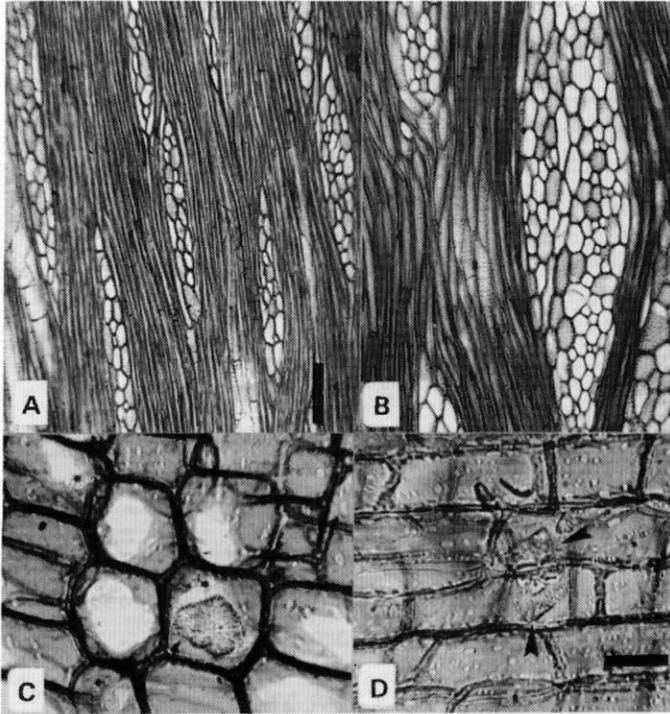


Fig 2. Parénquima radial en especies de *Stenocereus*. A-B. Cortes tangenciales. A. *S. alamosensis* (Terrazas 422), radios multiseriados bi y triseriados. B. *S. laevigatus* (Arias 1362), radios multiseriados de 3-10 series. C-D. Cortes radiales. C. *S. stellatus* (Arreola-Nava 1497), células de radio con cristales de oxalato de calcio de tipo conglomerado. D. *S. chrysocarpus* (Arreola-Nava 1522), Células de radio con cristales prismáticos. Escala A-B = 200 μm ; C-D = 50 μm .

vaso son similares a las intervasculares. Pequeños cristales prismáticos se encuentran en el lumen del elemento de vaso en la apertura de la punteadura de *S. chrysocarpus*, *S. dumortieri* y *S. stellatus* (Fig. 1F). Los valores de vulnerabilidad fluctúan de 0.61 en *S. eruca* hasta 5.93 en *S. chrysocarpus* pero, en la mayoría de las especies, el valor de este índice se encuentra entre uno y tres (Cuadro 1). Las fibras son libriformes septadas con un septo por célula y núcleo en la mayoría de las especies, predominan las no septadas en *S. chrysocarpus*, *S. fricii*, *S. martinezii* y *S. thurberi* o se encuentran en la misma proporción en *S. quevedonis*. Todas las especies presentan punteaduras simples en las paredes radiales de las fibras. La fibra tiene una longitud que varía en el valor de la media de 617 μm *S. eruca* a 1063 μm en *S. chrysocarpus*, con un diámetro de 17 μm en *S. eruca* a 31 μm *S. martinezii* y *S. queretaroensis*, un grosor de pared de 2.75 μm en *S. eruca* a 7.12 μm en *S. chrysocarpus*

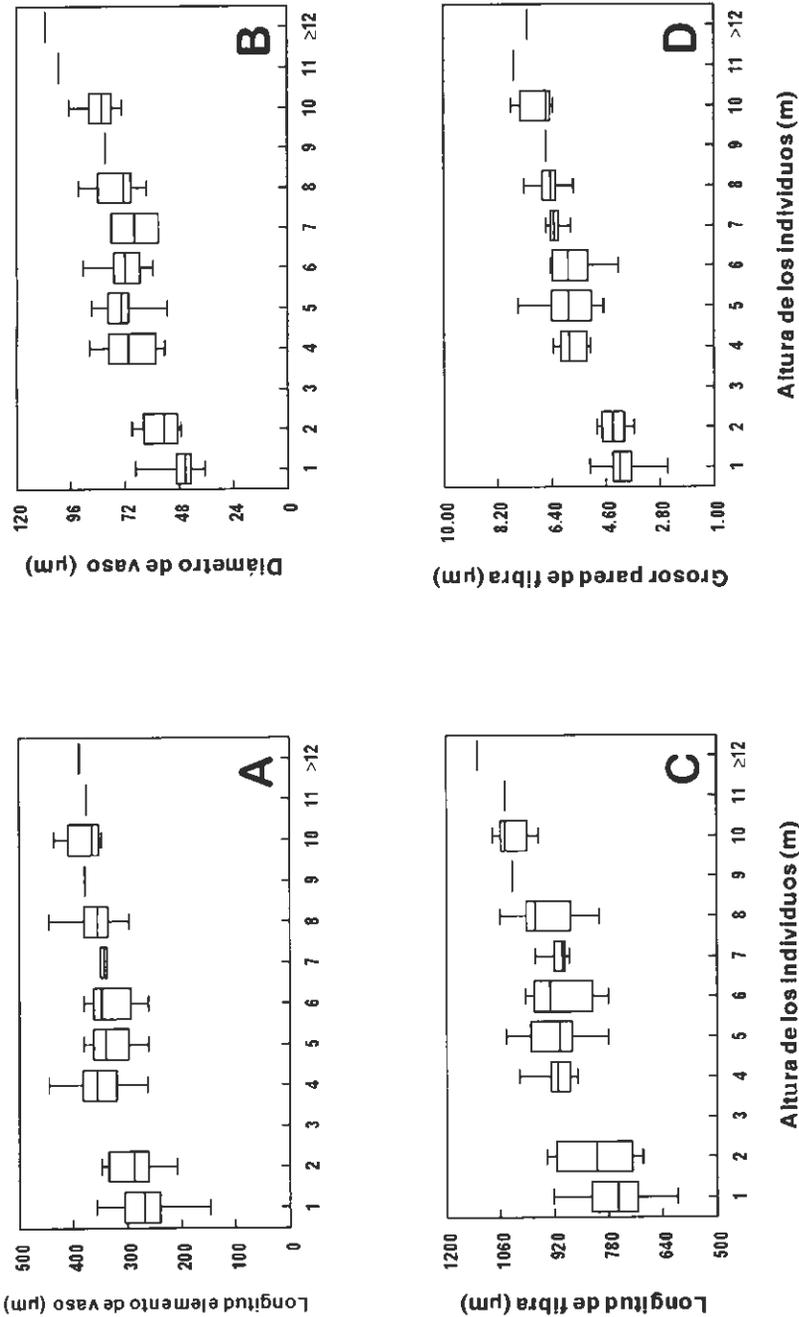


Fig. 3. Relación entre la altura de los individuos de *Stenocereus* y cuatro variables cuantitativas del xilema secundario. **A.** Longitud del elemento de vaso. **B.** Diámetro del elemento de vaso. **C.** Longitud de la fibra. **D.** Grosor de la pared de la fibra. Las cajas representan la amplitud, la barra los valores mínimo y máximo encontrados y la central el valor de la media.

Cuadro 3. Valores de la media y una desviación estándar para dos atributos de los radios en especies de *Stenocereus*. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Tukey, $P < 0.05$)

Especie	Altura (μm)	Anchura (μm)
<i>S. alamosensis</i>	1610 \pm 720 ^a	189 \pm 25
<i>S. beneckeii</i>	3227 \pm 1009 ^b	312 \pm 90
<i>S. chacalapensis</i>	2048 \pm 546 ^{abc}	170 \pm 28
<i>S. chrysocarpus</i>	3068 \pm 736 ^b	278 \pm 68
<i>S. dumortieri</i>	2281 \pm 470 ^{abc}	153 \pm 21
<i>S. eichlamii</i>	5157 \pm 853 ^d	278 \pm 73
<i>S. eruca</i>	3015 \pm 760 ^b	254 \pm 41
<i>S. fricii</i>	2142 \pm 850 ^{abc}	195 \pm 50
<i>S. gummosus</i>	2302 \pm 1026 ^{bc}	178 \pm 41
<i>S. kerberi</i>	2507 \pm 638 ^b	178 \pm 39
<i>S. laevigatus</i>	2317 \pm 640 ^{abc}	232 \pm 53
<i>S. martinezii</i>	3200 \pm 807 ^b	234 \pm 42
<i>S. montanus</i>	2863 \pm 781 ^b	297 \pm 61
<i>S. pruinosus</i>	2783 \pm 861 ^b	251 \pm 59
<i>S. queretaroensis</i>	3759 \pm 877 ^b	299 \pm 75
<i>S. quevedonis</i>	2929 \pm 936 ^b	375 \pm 149
<i>S. standleyi</i>	2062 \pm 657 ^{ac}	162 \pm 30
<i>S. stellatus</i>	2010 \pm 529 ^{ac}	189 \pm 45
<i>S. thurberi</i>	3475 \pm 1215 ^b	199 \pm 33
<i>S. treleasei</i>	1493 \pm 488 ^{ac}	187 \pm 39

(Cuadro 2); el índice de Chattaway fluctúa entre 2.4 en *S. laevigatus* a 3.34 en *S. treleasei* (Cuadro 2). El parénquima axial es paratraqueal escaso en la mayoría de las especies y escaso-vasicéntrico en *S. gummosus*, *S. queretaroensis*, *S. standleyi*, *S. stellatus* y *S. thurberi*. La serie parenquimatosa en la mayoría de las especies tiene dos o tres células (Fig. 1D), pero se observaron cuatro en *S. stellatus*; sin contenidos. Los radios son heterogéneos tipo III, sin radios uniseriados (Figs 2A, B). La altura de los radios multiseriados varía en el valor de la media de 1493 μm en *S. treleasei* a 5197 μm en *S. eichlamii* y tienen de 3 a 10 células de ancho; los de menor anchura corresponden a *S. dumortieri* (153 μm), mientras que *S. beneckeii* y *S. quevedonis* se caracterizan por presentar los radios más anchos (Cuadro 3). Los radios están formados por células erectas cortas, cuadradas y procumbentes cortas en algunas especies como *S. queretaroensis*. Cristales tipo conglomerado o esferocristales se observan en las células de los radios de algunos individuos de *S. queretaroensis*, *S. chrysocarpus* y *S. stellatus* (Fig. 2C, D). Contenidos oscuros se presentan en algunas células de *S. martinezii* y los granos de almidón son escasos en las células de *S. kerberi*. Células perforadas de los radios son raras, pero se observaron en todas las especies estudiadas.

El análisis de covarianza reveló diferencias estadísticamente significativas para todos los caracteres ($0.003 > P < 0.0001$, g.l. = 19, N = 87), pero sólo entre algunas especies (Cuadros 1-3). Se detectaron correlaciones estadísticamente significativas entre la altura de los individuos y la longitud de los elementos de vaso ($r = 0.54$, $P < 0.0001$, N = 87), la longitud de las fibras ($r = 0.58$, $P < 0.0001$, N = 87), el diámetro de los vasos ($r = 0.73$, $P < 0.0001$, N = 87) y el grosor de la pared de las fibras ($r = 0.73$, $P < 0.0001$, N = 87). Estas asociaciones indican una relación directa entre la altura de los individuos de *Stenocereus* y la longitud de los elementos de vaso y fibras, el diámetro de vasos y el grosor de la pared de fibra (Fig. 3). Sin embargo, no existió correlación significativa entre la altura de los radios y la altura de los individuos ($r = 0.20$, $P > 0.05$, N = 87), ya que las especies de hábito arbustivo o árboles de talla intermedia tuvieron los radios más altos.

Discusión

La madera de las especies de *Stenocereus* presenta características anatómicas notablemente uniformes, comportamiento típico de otras especies de Cactoideae con madera fibrosa (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Terrazas y Mauseth, 2002). En todas las especies, el xilema secundario consiste de vasos, parénquima paratraqueal y radios lignificados en una matriz de fibras libriformes, las cuales pueden ser o no septadas y nucleadas. La porosidad es difusa en todas las especies y no se observaron anillos de crecimiento. Aunque la longitud del elemento de vaso y su diámetro presentaron variación interespecífica desde cortos y estrechos en *S. eruca* hasta largos y amplios en *S. chrysocarpus*, estos valores son similares a los mencionados por Gibson (1973) para otras especies de cactáceas arbustivas y arbóreas de la subfamilia Cactoideae. No obstante, al compararse con otras dicotiledóneas, los elementos de vaso en la madera de las especies de *Stenocereus* serían clasificados como cortos y angostos (Chalk, 1989a).

La madera de *Stenocereus* se distingue por presentar vasos de mayor diámetro, pero en menor número (vasos/mm²) que lo registrado para otras especies con maderas fibrosas de Cactoideae (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998). La presencia de vasos estrechos en mayor número en *S. beneckei*, *S. eruca* y *S. standleyi*, es probablemente una característica adaptativa importante como se interpreta con los valores de vulnerabilidad. Los valores del índice de vulnerabilidad sugieren que las especies probablemente menos susceptibles a la pérdida de conducción del agua son *S. eruca* y *S. standleyi*. *Stenocereus eruca* se distingue por tener ramas rastrojas, distinto al crecimiento vertical de las otras especies estudiadas de *Stenocereus* y *S. standleyi* que son arbustos con ramas erectas o decumbentes. En contraste, el resto de las especies de *Stenocereus* presentan valores superiores a 1. Además, las especies de hábito arbóreo como *S. chrysocarpus*, *S. dumortieri* y *S. pruinosus* tuvieron los valores más altos para el índice de vulnerabilidad. Estas especies se distinguen por tener madera con vasos anchos ($> 68 \mu\text{m}$) en menor número (< 17

vasos/ mm^2) y con mayor probabilidad de dañarse en caso de presentarse déficit hídrico (Zimmermann 1983). Los valores de vulnerabilidad de estas especies son superiores a los de otras plantas también suculentas y a los arbustos que crecen en los desiertos (Carlquist, 1977) y se clasificarían como especies con maderas mesomórficas de acuerdo con este autor, esto es, una madera sin el patrón típico de las plantas que se desarrollan en sitios donde la limitante es el agua. Este comportamiento en la madera de *Stenocereus* seguramente se relaciona con su abundante parénquima en el córtex y la médula que funciona como depósito de agua.

En las especies de *Stenocereus* estudiadas, un alto porcentaje ($> 60\%$) de vasos se distribuyen solitarios, aunque también se presentan grupos de 2 a 4 vasos y los grupos mayores a cuatro vasos son raros. Características similares han sido observadas en especies de platiopuntias arborescentes de la subfamilia Opuntioideae y otras especies de Cactoideae (Gibson, 1973, 1978; Mauseth, 1993; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998). Los elementos de vaso en las especies de *Stenocereus* tienen predominantemente punteaduras intervasculares pseudoescalariformes y escalariformes, cuya adquisición es posiblemente de origen secundario debido a que el lumen de la punteadura se hace más amplio y mejora el contacto con las células de parénquima axial o radial adyacentes (Carlquist, 2001; Gibson, 1973).

Las fibras en *Stenocereus* se consideran cortas, para el 65% de las especies estudiadas en comparación con otras dicotiledóneas (Chalk, 1989b). Los arbustos, *S. eruca* y *S. treleasei*, así como los árboles de fuste corto, *S. quevedonis* y *S. stellatus*, presentaron mayor crecimiento intrusivo con base en el índice de Chattaway (Cuadro 2). En comparación con los valores reportados para otras dicotiledóneas (Carlquist, 2001; Terrazas, 1994), el 70% de las especies de *Stenocereus* tienen un índice superior a 2.6, por lo que se consideran como especies con madera especializada de acuerdo con Carlquist (2001). Carlquist sugiere que "las especies con valores ≥ 2.6 son casos especiales de selección hacia fibras largas para alcanzar un sistema mecánico óptimo". Dicho sistema de soporte óptimo en *Stenocereus* tendría relación con el balance que se presenta durante la época de lluvias cuando, sin importar la talla del individuo, seguramente la presión de turgencia se aumenta. Es importante notar que *S. eruca* se distingue por tener las fibras más estrechas con paredes delgadas en comparación con las otras especies de *Stenocereus*. Estas características de las fibras se atribuyen a sus tallos horizontales que también acumulan (desarrollan) poco xilema secundario, posiblemente porque no requieren rigidez para soportar tallos erectos como en las otras especies del género en estudio. Niklas *et al.* (2003) señalan que la madera de *S. eruca* permanece flexible en toda la longitud del tallo, contrario a lo que observaron en *S. gummosus* con un desarrollo más vigoroso del xilema secundario en un tallo de longitud similar. Podemos considerar que esta interpretación también sería apropiada para las otras especies de *Stenocereus* con tallos erectos. Si *S. eruca* conserva a lo largo de su tallo un cilindro vascular joven, similar al que únicamente se presenta en los ápices de las ramas jóvenes de los otros *Stenocereus*, esto podría ser una ventaja adaptativa que le permite mantener un mayor número de ramas jóvenes en las dunas donde se distribuye.

El parénquima axial es comúnmente paratraqueal escaso en las especies estudiadas, con dos o tres células por serie y rara vez cuatro células, al igual que en otras especies con maderas fibrosas de Cactoideae (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Mauseth *et al.*, 1998). Se confirma la presencia de células perforadas de los radios en todas las especies del género *Stenocereus*. Como Terrazas (2000) señala, la presencia de estas células se asocia a los radios altos en las especies de maderas fibrosas de Cactoideae. Los contenidos observados en el xilema secundario de las especies estudiadas son escasos. Principalmente se observaron cristales tipo conglomerado o esferocristales en los radios. Es importante notar que por primera vez se registran cristales prismáticos pequeños cercanos o sobre las aperturas de las punteaduras intervasculares de *S. chrysocarpus*, *S. dumortieri* y *S. stellatus*.

La relación alométrica positiva detectada entre la altura de los individuos de *Stenocereus* y la longitud de sus elementos de vaso y fibras, así como con el diámetro de los vasos confirma lo registrado para Cactoideae (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998) y otras dicotiledóneas (Aguilar-Rodríguez, 2001; Cumbie y Mertz, 1962; Noshiro y Suzuki, 2001; Terrazas, 1994; Zhang, 1992). Sin embargo, dicha relación alométrica no se registró en *Pachycereus pecten-aboriginum* (Arias y Terrazas, 2001), una especie de amplia distribución en México. El grosor de la pared de la fibra presenta una tendencia similar a aumentar a medida que la talla de los individuos se incrementa. Esta asociación posiblemente se relaciona con el soporte mecánico que ofrecen las fibras a medida que la planta es más alta. Este atributo de las fibras pocas veces se ha evaluado en otras dicotiledóneas; sin embargo, una relación similar a la que aquí se registra para *Stenocereus* se ha detectado en taxones con diferentes formas de crecimiento (Aguilar-Rodríguez, 2001; Terrazas, 1994). No existe una relación alométrica entre el tamaño de los individuos de *Stenocereus* y la altura de sus radios, por lo que radios mayores de 3 μm de altura se encontraron tanto en especies arbustivas (*S. beneckeii*, *S. gummosus*) como en árboles de fuste recto y alto (*S. chrysocarpus*, *S. martinézii*).

Se concluye que parte de la variación del xilema secundario está asociada con el tamaño de los individuos, en especial para la longitud de elementos de vaso y fibras, diámetro de vasos y grosor de la pared de fibras. No se encontró ningún carácter cualitativo o cuantitativo que distinga entre grupos de especies, ya que la variación observada para los caracteres cuantitativos es continua. *Stenocereus eichlamii* se separa de las otras especies del género por la altura de sus radios. Este atributo deberá considerarse junto con las diferencias morfológicas y moleculares encontradas por otros autores para apoyar su exclusión del género (Arias *et al.*, 2003; Heath, 1992).

Agradecimientos. Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (33064-V) y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (P-L074) por el apoyo brindado para la realización de esta investigación. Agradecemos la ayuda en la recolecta del material a Cesario Catalán, Salvador Arias e Hilda Arreola-Nava y el trabajo de cuarto oscuro a Héctor Hernández.

Literatura citada

- ANDERSON, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland, Oregon.
- AGUILAR-RODRÍGUEZ, S. 2001. *Anatomía de la madera de Buddlejia L. y B. cordata H.B.K. (Buddlejaceae): un enfoque ecológico-filogenético*. Tesis doctorado, Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México.
- ARIAS, S., T. TERRAZAS Y K. CAMERON. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 28: 547-557.
- ARIAS, S. Y T. TERRAZAS. 2001. Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 72: 157-169.
- ARREOLA-NAVA, H. J. 2000. *Sistemática de Stenocereus (Berger) Ricc. (Cactaceae) con aréolas morenas*. Tesis maestría, Especialidad en Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México.
- BERLYN, G. P. Y J. P. MIKSCH. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State University Press, Ames.
- BRAVO-HOLLIS, H. 1978. *Las cactáceas de México*, vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- CARLQUIST, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887-896.
- CARLQUIST, S. 2001. *Comparative wood anatomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- CHALK, L. 1989a. Vessels. In: C.R. Metcalfe y L. Chalk (eds.) *Anatomy of dicotyledons*, vol. 2. Clarendon, Oxford, pp. 2-15.
- CHALK, L. 1989b. Fibres. In: C.R. Metcalfe y L. Chalk (eds.) *Anatomy of dicotyledons*, vol. 2. Clarendon, Oxford, pp. 28-38.
- CHALK, L. 1989c. The effects of ecological conditions on wood anatomy. In: C.R. Metcalfe y L. Chalk (eds.) *Anatomy of dicotyledons*, vol. 2. Clarendon, Oxford, pp. 152-156.
- CHIATTAWAY, M.M. 1936. The relation between fibre and cambial initial length in dicotyledonous woods. *Tropical Woods* 46: 16-20.
- 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.
- CUMBIE, B. G. Y D. MERTZ. 1962. Xylem anatomy of *Sophora* (Leguminosae) in relation to habit. *American Journal of Botany* 49: 33-40.
- GIBSON, A. C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65.
- GIBSON, A. C. 1978. Woody anatomy of *Platyopuntias*. *Aliso* 9: 279-307.
- GIBSON, A. C. 1989. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 7. The Machaerocerei of *Stenocereus*. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 61: 104-112.
- 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. NOBEL. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- GIBSON, A. C., K. C. SPENCER, R. BAJAJ Y L. MCLAUGHLI. 1986. The ever-changing landscape of cactus systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 532-555.

- GUZMÁN, U., A. ARIAS Y P. DÁVILA. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- HEATH, P. V. 1992. The restoration of *Rathbunia* Britton & Rose. *Calyx* 2: 102-115.
- HERNÁNDEZ M., H. Y H. GODÍNEZ A. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botanica Mexicana* 26: 33-52.
- HUNT, D. R. 1999. *CITES. Cactaceae checklist*. 2nd. Edition. Royal Botanic Gardens, Kew.
- IAWA, INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS COMMITTEE. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *International Association of Wood Anatomists Bulletin new series* 10: 219-332.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw Hill, New York.
- KRIBS, D. A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96: 547-557.
- MAUSETH, J. D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany* 72: 81-89.
- 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.
- MAUSETH, J. D., T. TERRAZAS Y S. LOZA-CORNEJO. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae IOS group 1a (Cactaceae). *Bradleya* 16: 41-43.
- MEDIA CYBERNETICS. 1997. *Image Pro-Plus*, version 3.0 for windows. Silver Spring, Maryland.
- NIKLAS, K. J., F. MOLINA-FREANER, C. TINOCO-OJANGUREN, C. J. HOGAN JR. Y D. J. PAOLILLO, JR. 2003. On the mechanical properties of the rare endemic cactus *Stenocereus eruca* and the related species *S. gummosus*. *American Journal of Botany* 90: 663-674.
- NOSHIRO, S. Y M. SUZUKI. 2001. Ontogenetic wood anatomy of tree and subtree species of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae) and characterization of shrub species. *American Journal of Botany* 88: 560-569.
- SAS INSTITUTE. 1989. *SAS procedure guide*. Release 6.03. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- TERRAZAS, T. 1994. *Wood anatomy of Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation*. Ph. D. dissertation, University of North Carolina, Chapel Hill.
- TERRAZAS, T. 2000. Perforated ray cells in Pachycereae genera (Cactoideae). *International Association of Wood Anatomists Journal* 22: 457-462.
- TERRAZAS, T. Y S. LOZA-CORNEJO. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. In: T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet, (eds.) *Evolution, ecology, and conservation of the columnar cacti and their mutualists*. Arizona University Press, Tucson, pp. 62-86.
- TERRAZAS, T. Y J. D. MAUSETH. 2002. Shoot anatomy and morphology. In: P.S. Nobel, (ed.) *Cacti: biology and uses*. University of California Press, California, pp. 23-40.
- ZHANG, S.-Y. 1992. *Wood anatomy of the Rosaceae*. Rijksherbarium Hortus Botanicus, Leiden.
- ZIMMERMANN, M. H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag, Berlin.

Recibido: 26. VI.2002

Aceptado: 10. X.2003