

MORFOLOGÍA DE LA SEMILLA EN *NEOBUXBAUMIA* (CACTACEAE)

GABRIEL ARROYO-COSULTCHI¹, TERESA TERRAZAS^{2,4}, SALVADOR ARIAS³ Y LAURO LÓPEZ-MATA¹

¹Programa en Botánica, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México, C.P. 56230, México.

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apdo. Postal 70-233, México 04510, D.F., México.

³Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apdo. Postal 70-614, México 04510, D.F., México.

⁴Autor para la correspondencia. Correo-e: tterrazas@ibiologia.unam.mx

Resumen: La morfología de semillas de nueve especies de *Neobuxbaumia* y *Carnegiea gigantea* fue examinada mediante microscopía electrónica de barrido con la finalidad de contrastar sus similitudes y diferencias. Se evaluaron 14 caracteres cualitativos y cuantitativos para identificar grupos de especies, usando un análisis de similitud. Se distinguieron dos grupos con base en la forma de la semilla y la posición relativa a la región hilo-micropilar. Las especies de *Neobuxbaumia* presentaron semillas largas y muy largas, asimétricas, lustrosas, lisas, con quilla en la periferia; la región hilo-micropilar presenta el borde ligeramente expandido alrededor del hilo, oblicuo, superficial y el complejo de forma ovalado. *Neobuxbaumia multiareolata* tiene semillas con intersticios y en *N. laui* la escultura de la pared periclinal presenta convexidad de domos altos. *Carnegiea gigantea* se diferencia de las especies de *Neobuxbaumia* por sus semillas ovoides, el borde de su testa ampliamente expandido alrededor del hilo, la posición relativa a la región hilo micropilar superficial y el complejo en forma de cerradura. Varios de los rasgos señalados se comparten con otros miembros de Pachycereinae y no se identifican caracteres de la semilla únicos para las especies de *Neobuxbaumia* que puedan ser considerados como posibles sinapomorfías.

Palabras clave: Cactaceae, microscopio electrónico de barrido, Norteamérica, Pachycereinae, quilla, similitud, testa.

Abstract: Seed morphology of nine species of *Neobuxbaumia* and *Carnegiea gigantea* was examined by scanning electronic microscopy to distinguish their similarities and differences. Fourteen quantitative and qualitative features were evaluated to identify groups of species using a phenetic analysis. Two groups were recognized based on seed shape and rim position relative to of the hilum-micropylar region. *Neobuxbaumia* species are characterized by the following features: large to extremely large, glossy, smooth seeds, with periphery keeled, border slightly expanded around hilum, hilum-micropylar region oblique, superficial, and hilum-micropyle complex oval. *Neobuxbaumia multiareolata* has obvious interstices and *N. laui* possesses convexities with high domes. *Carnegiea gigantea* differs of *Neobuxbaumia* species in that its seeds are ovoid, with border highly expanded around hilum, hilum-micropylar region superficial, and hilum-micropyle complex key-shaped. Most seed characters described are shared with member of Pachycereinae, and thus no single seed character can be recognized as a synapomorphy for *Neobuxbaumia*.

Key words: Cactaceae, keel, North America, Pachycereinae, scanning electron microscopy, similarity, testa.

El género *Neobuxbaumia* Backeberg es un miembro de la familia Cactaceae que se distribuye en ambientes secos y semi-húmedos de la Depresión del Balsas, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la vertiente del Pacífico y la vertiente del Golfo de México (Bravo-Hollis, 1978). *Neobuxbaumia* comprende plantas columnares o con ramas escasas (*N. tetetzo*) o numerosas (*N. scoparia*), tallos cilíndricos con pocas (8–10 en *N. euphorbioides*) a numerosas (29–31 en *N. laui*) costillas; flores tubulares-campanuladas (*N. macrocephala*, *N. multiareolata*, *N. polylopha*, *N. scoparia*)

o tubulares-infundibuliformes (*N. euphorbioides*, *N. mezcalensis*, *N. squamulosa*, *N. tetetzo*), nocturnas; frutos ovoides con espinas, dehiscencia vertical en forma de estrella y pulpa blanca y semi-seca (Bravo-Hollis, 1978; Hunt, 2006).

El número de especies que conforman *Neobuxbaumia* varía de ocho a nueve (Guzmán *et al.*, 2003; Hunt, 2006). Hunt y Taylor (1990) consideraron a *Neobuxbaumia* como un sinónimo de *Carnegiea* y Heath (1992) propuso la nueva combinación transfiriendo a todas las especies de

Neobuxbaumia a *Carnegiea*. Recientemente, la evidencia molecular reveló que *Carnegiea* es el género hermano de *Pachycereus* y que no está cercanamente relacionado con *Neobuxbaumia* (Arias *et al.*, 2003, 2005). Sin embargo, las relaciones entre las especies de *Neobuxbaumia* están pobresmente entendidas. Por ello, aquí se estudia la morfología de la semilla con la finalidad de identificar caracteres que permitan distinguirlas y reconocer si existen diferencias con otros miembros de Pachycereinae, especialmente *Carnegiea*.

Barthlott y Hunt (2000) publicaron la descripción de las semillas de dos especies de este género, *N. euphorbioides* y *N. tetetzo*, mientras que Scheinvar y Sánchez-Mejorada (1990) y Lau (1994) incluyeron microfotografías de las semillas de *N. squamulosa* y *N. sanchezmejoradae* (= *N. laui*) como parte de la descripción de los nuevos taxones, respectivamente.

El propósito del presente estudio fue describir la superficie de la semilla de las nueve especies de *Neobuxbaumia* mediante el análisis de imágenes generadas por el microscopio electrónico de barrido, así como compararla con la de las semillas de *Carnegiea gigantea* y otros miembros de Pachycereinae. Además, la similitud de la morfología de la semilla se evaluó a través de un análisis fenético, en el que también fueron incluidos *Carnegiea gigantea* y *Pachycereus weberi* (J.M.Coult.) Backeb., con el objetivo de identificar si existen caracteres de la semilla que separen las especies de *Neobuxbaumia* de las de *Carnegiea gigantea* y de *Pachycereus weberi*.

Cuadro 1. Especie examinadas en este estudio. *Especímenes usados en el MEB figura 2-5. Acrónimos de herbarios son indicados entre paréntesis seguido del colector y número. u Semillas obtenidas de ejemplar de herbario.

Species	País y estado	Ejemplares de herbario
<i>Neobuxbaumia euphorbioides</i> (Haw.) Buxb. ex Bravo	México: San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz	Flores s.n. (IZTA)*
<i>N. laui</i> (P.V.Heath) D.R.Hunt	México: Oaxaca	Jardín Etnobotánico de Oaxaca (095, 1417*)
<i>N. macrocephala</i> (F.A.C.Weber ex K.Schum.) E.Y.Dawson	México: Puebla	Flores s.n. (IZTA)*
<i>N. mezcalensis</i> (Bravo) Backeb.	México: Guerrero, Puebla, Morelos, Oaxaca	Arroyo-Cosultchi 16 (MEXU, CHAPA) * Flores s.n.(ZTA)
<i>N. multiareolata</i> (E.Y.Dawson) Bravo, Scheinvar et Sánchez-Mej.	México: Guerrero	Arroyo-Cosultchi 8 (MEXU, CHAPA) * Flores s.n. (IZTA)
<i>N. polylopha</i> (DC.) Backeb.	México: Guanajuato, Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí	Arroyo-Cosultchi 22 (MEXU, CHAPA)* Flores s.n. (IZTA)*
<i>N. scoparia</i> (Poseig.) Backeb.	México: Oaxaca, Veracruz	Bravo-Hollis 71 (MEXU)* u Flores s.n. (IZTA)
<i>N. squamulosa</i> Scheinvar et Sánchez-Mej.	México: Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Oaxaca	Arroyo-Cosultchi 15 (MEXU, CHAPA) Flores s.n. (IZTA)*
<i>N. tetetzo</i> (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Backeb.	México: Oaxaca, Puebla	S. Arias 831 (MEXU)*
<i>Carnegiea gigantea</i> (Engelm.) Britton et Rose	México: Sonora Estados Unidos: Arizona	Pringle s.n. (MEXU)* u

Materiales y métodos

Se recolectaron semillas maduras de las nueve especies de *Neobuxbaumia* y de *Carnegiea gigantea* de poblaciones silvestres o se removieron de ejemplares de herbario (cuadro 1); la información de *Pachycereus weberi* se tomó de Arias y Terrazas (2004). Las semillas fueron examinadas con el microscopio estereoscópico y el microscopio electrónico de barrido (MEB). Las observaciones en el microscopio estereoscópico permitieron seleccionar por fruto las semillas sanas y turgentes para describir su testa y su morfometría. Para su observación en el MEB (Hitachi-S-2460N), dos o tres semillas por especie se lavaron con agua destilada utilizando ultrasonido, se fijaron a un porta-muestra de aluminio con pegamento a base de carbono y se cubrieron con oro (Hitachi-S-2460N). Las fotografías de la morfología y micromorfología se produjeron en formato de 35 mm con el MEB. Como las células de la testa pueden variar dependiendo de la región de la semilla observada, todos los acercamientos se tomaron en la parte central de la región lateral (Barthlott y Voit, 1979).

Los caracteres evaluados en la testa fueron la apariencia (color, lustre, periferia y borde), el patrón celular (formas de la célula en región lateral), los límites de la pared anticinal (relieve, curvatura de la pared e intersticios), la escultura de la pared pericinal (relieve, convexidad y microrelieve) y la región hilo micropilar (RHM: orientación, posición relativa al borde, configuración y forma del complejo). Los caracteres se describen de acuerdo con

Cuadro 2. Caracteres y estados de carácter de semillas.

Carácter	Descripción
1	Forma de semilla: ovoide (OV), ovada (OB)
2	Color: negro (N), café oscuro (CO)
3	Posición de la quilla: apical (A), ventral (V)
4	Borde de la testa: ligeramente expandido alrededor del hilo (LE), ampliamente expandido alrededor del hilo (AE)
5	Forma de la célula: isodiamétrica poligonal (IP), alargada poligonal (AP)
6	Límites anticlinales: invisibles (I), acanalados (AC), ligeramente levantados (LL)
7	Escultura de la pared periclinal: plana (P), domo bajo (DB), domo alto (DA)
8	Posición relativa a la RHM: superficial (S), finamente impresa (FI)
9	Forma del complejo HM: ovalada (O), tipo "cerradura" (CE).
10	Largo: >2.5 mm, <2.5 mm
11	Ancho: >2.0 mm, <2.0 mm
12	Área: >4.00 mm ² , <4.00 mm ²
13	Intersticios: ausentes (A), presentes (P)
14	Micrelieve: liso (L), estriaciones finas (EF)

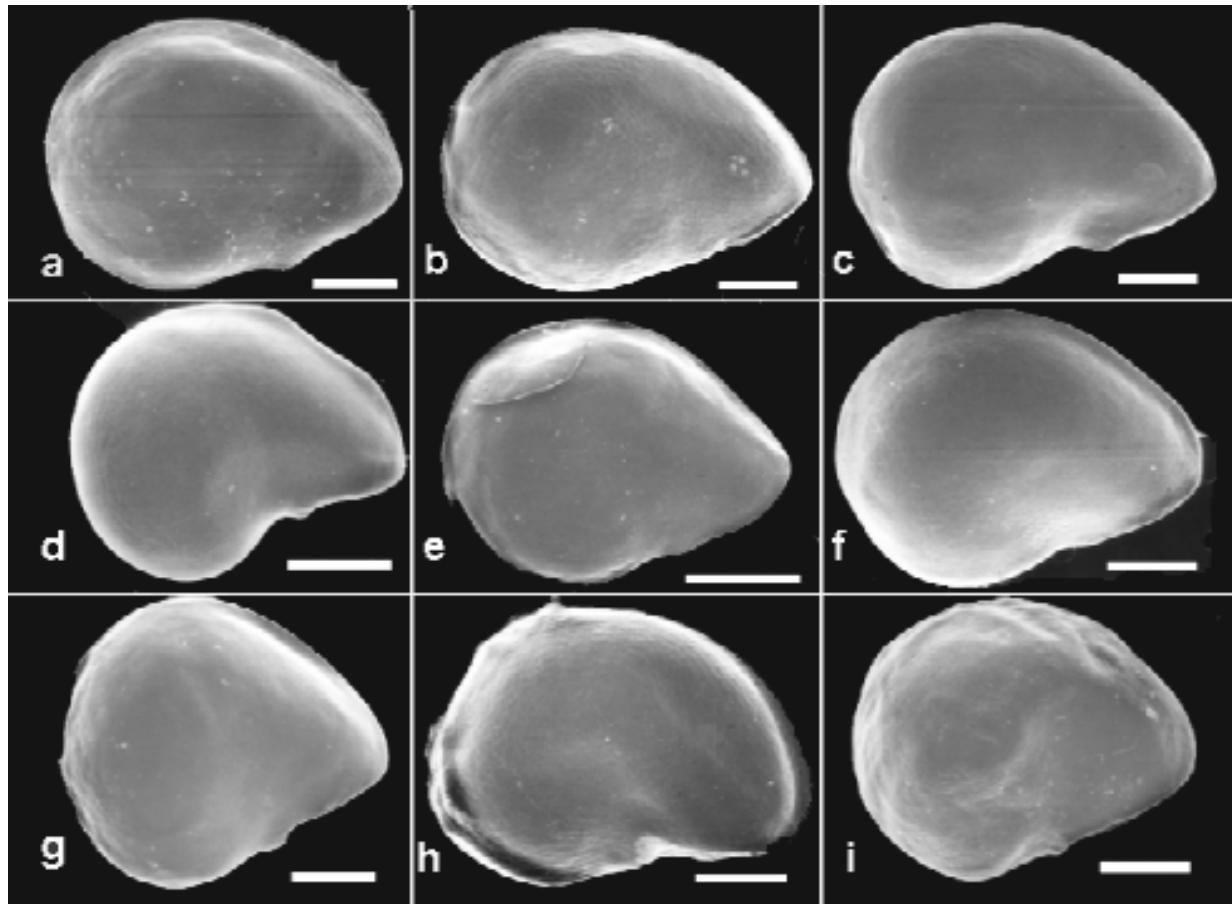


Figura 1. Microfotografías MEB de la semilla madura. **a.** *Neobuxbaumia macrocephala*, Flores s.n. (IZTA). **b.** *N. scoparia*, Bravo-Hollis 71 (MEXU). **c.** *N. euphorbioides*, Flores s.n. (IZTA). **d.** *N. polylopha*, Arroyo-Cosultchi 22 (CHAPA). **e.** *N. squamulosa*, Flores s.n. (IZTA). **f.** *N. tetetzo*, S. Arias 831 (MEXU). **g.** *N. multiareolata*, Arroyo-Cosultchi 8 (CHAPA). **h.** *N. mezcalensis*, Flores s.n. (IZTA). **i.** *N. laui*, Jardín Etnobotánico de Oaxaca 1417. Escalas: a-c = 500 µm, d-i = 1 mm.



Figura 2. Microfotografías MEB de la semilla de *Carnegiea gigantea*, Pringle s.n. (MEXU). **a.** vista general. **b.** vista de la célula en región lateral. **c.** región hilo-micropilo. Escala: a = 500 μm , b = 50 μm , c = 300 μm .

Barthlott y Hunt (2000).

El largo, el ancho y el área de la semilla se cuantificaron con un analizador de imágenes (Image-Pro Plus Versión 3.1, Media Cybernetics, 1997) conectado a un microscopio Olympus SZ-ST. La media y el error estándar se calcularon con base en 50 semillas por especie usando el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1989). Además, el valor de la relación largo/ancho de la semilla permitió asignar la forma de la semilla.

La similitud en la morfología de las semillas se evaluó a partir de 14 caracteres (cuadro 2). Doce caracteres fueron binarios y dos carácter multiestado; los primeros fueron codificados como estados excluyentes (es decir, presencia-ausencia) y los últimos transformando cada estado en datos presencia-ausencia (Sneath y Sokal, 1973; Crisci y López-Armengol, 1983). Con ellos se construyó una matriz con 11 taxones y 30 caracteres (apéndice 1). La matriz de similitud se generó con el coeficiente de asociación de Jaccard y el fenograma se produjo con el método de agrupamiento.

Resultados

Morfología. Morfología general y apariencia de la testa.-*Neobuxbaumia* y *Carnegiea* tienen semillas asimétricas, de forma ovoide en todas las especies de *Neobuxbaumia* y

ovalada en *C. gigantea* (figuras 1 y 2). Los tamaños varían de mediano en *C. gigantea* (1.90×1.40 mm) a largo en siete especies de *Neobuxbaumia* y muy largo en *N. mezcalensis* (4.11×2.97 mm) y *N. laui* (4.00×3.00 mm) (cuadro 3). El área de la semilla tiene valores de la media desde 2.81 mm^2 en *N. scoparia* hasta 8.94 mm^2 en *N. mezcalensis* (cuadro 3). Las semillas son de color café oscuro en *N. euphorbioides*, *N. mezcalensis*, *N. multiareolata* y *N. tetetzo*, y negro en las otras cinco especies de *Neobuxbaumia* y *C. gigantea* (cuadro 3). Todas las semillas estudiadas presentan una superficie lustrosa (figuras 1, 2). Una quilla está presente en la región dorsal y ésta puede terminar en la región apical o hasta la región ventral, como sucede en cinco especies de *Neobuxbaumia* y *C. gigantea* (cuadro 3; figuras 1, 2). Además, las células mantienen su tamaño y forma desde la región lateral hasta la RHM (figuras 1, 2) y el borde de la RHM es ligeramente expandido en las especies de *Neobuxbaumia* y ampliamente expandido en *C. gigantea* (figuras 1 y 2).

Patrón de las células de la testa.-Las células son de forma isodiamétrica-poligonal en la región lateral, excepto en *N. euphorbioides*, *N. macrocephala* y *C. gigantea*, las cuales tienen las células de forma alargada-poligonal (cuadro 3; figuras 2, 3). El relieve del límite de la pared anticinal es invisible en varias especies (cuadro 4), ligeramente eleva-

Cuadro 3. Caracteres cualitativos y cuantitativos (media \pm error estándar) de la morfología y de la apariencia de la testa de las semillas de *Neobuxbaumia* y *Carnegiea*.

Especie	Largo \times ancho (mm)	Área (mm^2)	Color	Posición de la quilla	Borde de la testa	Forma de la célula
<i>N. euphorbioides</i>	$2.43 \pm 0.03 \times 1.70 \pm 0.04$	3.31 ± 0.06	CO	D-A	LE	LP
<i>N. laui</i>	$4.00 \pm 0.01 \times 3.00 \pm 0.01$	9.00 ± 0.02	N	D-A	LE	LP
<i>N. macrocephala</i>	$2.15 \pm 0.01 \times 1.56 \pm 0.00$	2.86 ± 0.02	N	D-A-V	LE	LP
<i>N. mezcalensis</i>	$3.78 \pm 0.03 \times 2.79 \pm 0.02$	8.94 ± 0.10	CO	D-A-V	LE	IP
<i>N. multiareolata</i>	$3.25 \pm 0.02 \times 2.69 \pm 0.02$	6.56 ± 0.08	CO	D-A-V	LE	IP
<i>N. polylopha</i>	$2.68 \pm 0.04 \times 1.85 \pm 0.02$	4.01 ± 0.05	N	D-A	LE	IP
<i>N. scoparia</i>	$2.21 \pm 0.01 \times 1.63 \pm 0.00$	2.81 ± 0.01	N	D-A-V	LE	IP
<i>N. squamulosa</i>	$2.78 \pm 0.01 \times 2.15 \pm 0.01$	4.86 ± 0.02	N	D-A-V	LE	IP
<i>N. tetetzo</i>	$2.95 \pm 0.02 \times 2.43 \pm 0.02$	5.17 ± 0.06	CO	D-A	LE	IP
<i>C. gigantea</i>	$1.90 \pm 0.01 \times 1.40 \pm 0.01$	2.66 ± 0.03	N	D-A-V	AE	LP

Cuadro 4. Patrón de las células de la testa, escultura de la pared pericinal y la RHM de las semillas de *Neobuxbaumia* y *Carnegiea*. Ver cuadro 2 para las abreviaturas.

Species	Límites anticlinales	Escultura de la pared anticinal	Micro-relieve	Intersticios	Posición relativa a la RHM	Forma del complejo RHM
<i>N. euphorbioides</i>	AC	P	L	A	SU	O
<i>N. laui</i>	I	DA	L	A	SU	O
<i>N. macrocephala</i>	AC	P	L	A	SU	O
<i>N. mezcalensis</i>	I	DB	L	A	SU	O
<i>N. multiareolata</i>	I	DB	L	P	SU	O
<i>N. polylopha</i>	AC	P	EF	A	SU	O
<i>N. scoparia</i>	LL	P	L	A	SU	O
<i>N. squamulosa</i>	AC	DB	EF	A	SU	O
<i>N. tetetzo</i>	LL	P	L	A	SU	O
<i>C. gigantea</i>	LL	P	EF	A	FIM	CE

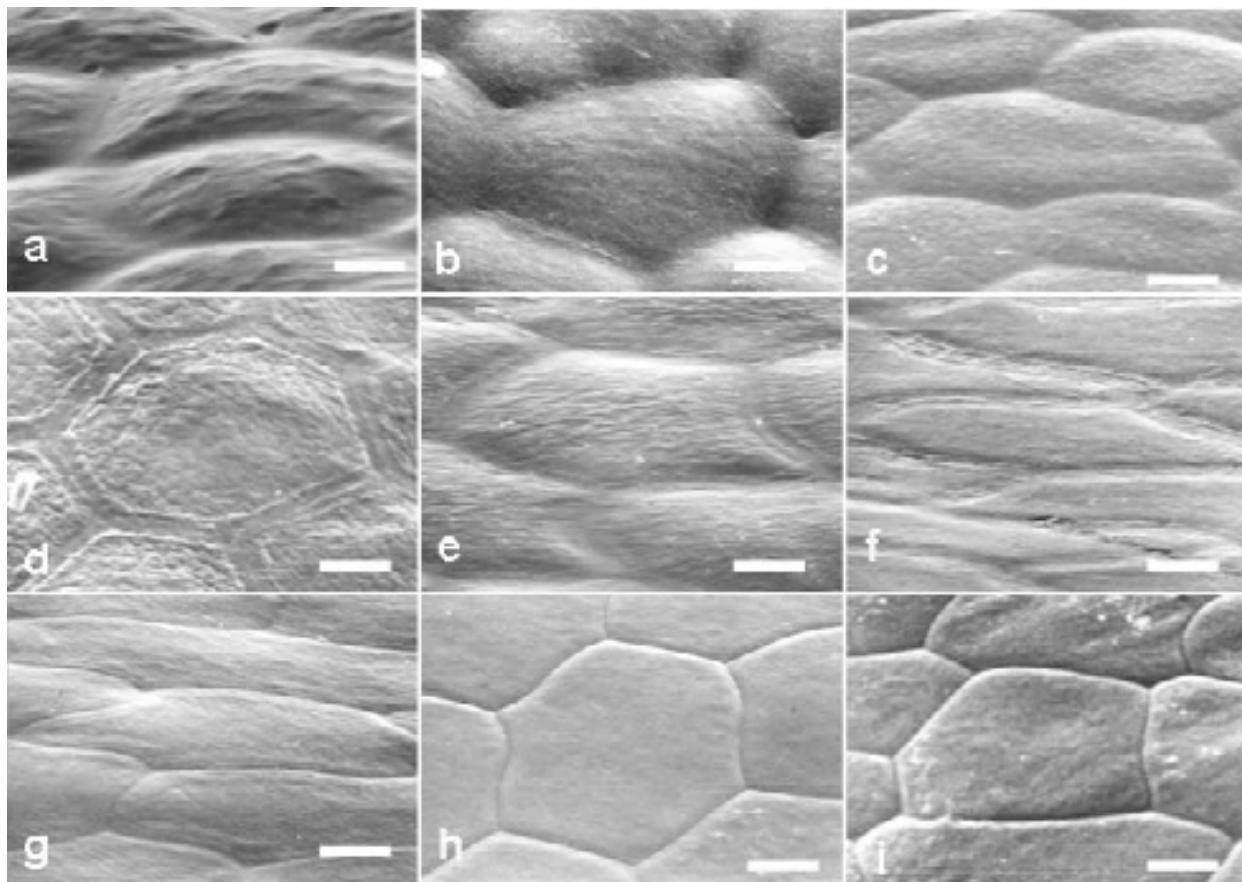


Figura 3. Microfotografías MEB de la forma celular y microrelieve en la región lateral de las células. **a.** *Neobuxbaumia laui*, Jardín Etnobotánico de Oaxaca 1417. **b.** *N. multiareolata*, Arroyo-Cosultchi 8 (CHAPA). **c.** *N. mezcalensis*, Flores s.n. (IZTA). **d.** *N. polylopha*, Arroyo-Cosultchi 22 (CHAPA). **e.** *N. squamulosa*, Flores s.n. (IZTA). **f.** *N. euphorbioides*, Flores s.n. (IZTA). **g.** *N. macrocephala*, Flores s.n. (IZTA). **h.** *N. tetetzo*, S. Arias 831 (MEXU). **i.** *N. scoparia*, Bravo-Hollis 71 (MEXU). Escalas: b = 20 µm, a,c-e,h = 50 µm, i,f = 100 µm.

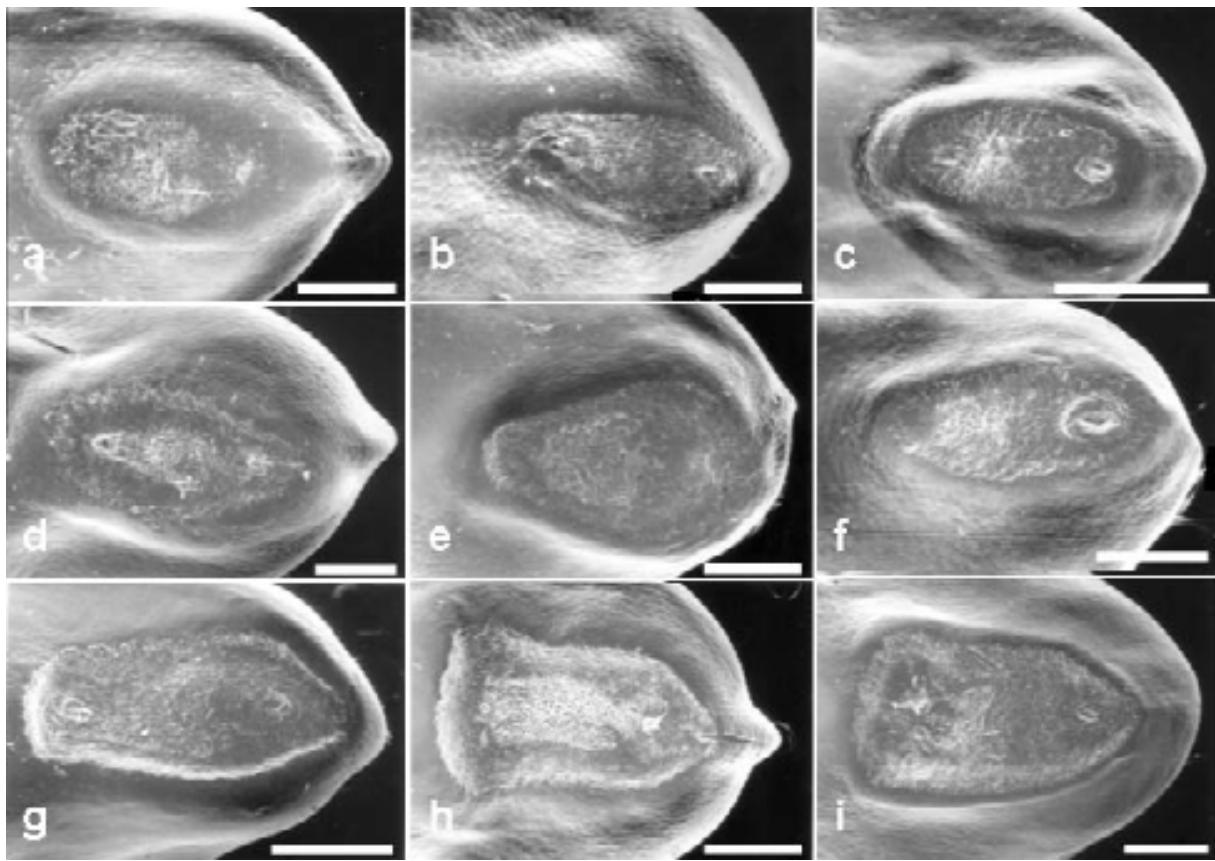


Figura 4. Microfotografías MEB de la region hilo-micropilar de la semilla. **a.** *Neobuxbaumia macrocephala*, Flores s.n. (IZTA). **b.** *N. scoparia*, Bravo-Hollis 71 (MEXU). **c.** *N. euphorbioides*, Flores s.n. (IZTA). **d.** *N. polylopha*, Flores s.n. (IZTA). **e.** *N. squamulosa*, Flores s.n. (IZTA). **f.** *N. tetetzo*, S. Arias 831 (MEXU). **g.** *N. multiareolata*, Arroyo-Cosultchi 8 (CHAPA). **h.** *N. mezcalensis*, Flores s.n. (IZTA). **i.** *N. laui*, Jardín Etnobotánico de Oaxaca 1417. Escalas: a,b = 300 μm , c,e,g,h,i = 500, d,f = 250 μm .

do en *N. scoparia*, *N. tetetzo* y *C. gigantea*, y acanalado en *N. euphorbioides*, *N. macrocephala*, *N. polylopha* y *N. squamulosa* (figuras 2, 3). Además, el margen de las células es recto y con intersticios diferenciados exclusivamente en *N. multiareolata* (figura 3b).

Estructura de la pared periclinal.-La pared periclinal es lisa, excepto en *N. polylopha*, *N. squamulosa* y *C. gigantea*, con micro-estriaciones finas (figuras 2b, 3d, e); sin convexidad excepto en *N. mezcalensis*, *N. multiareolata* y *N. squamulosa*, en las que se presenta convexidad de domo bajo, y *N. laui* de domo alto (cuadro 4; figura 3).

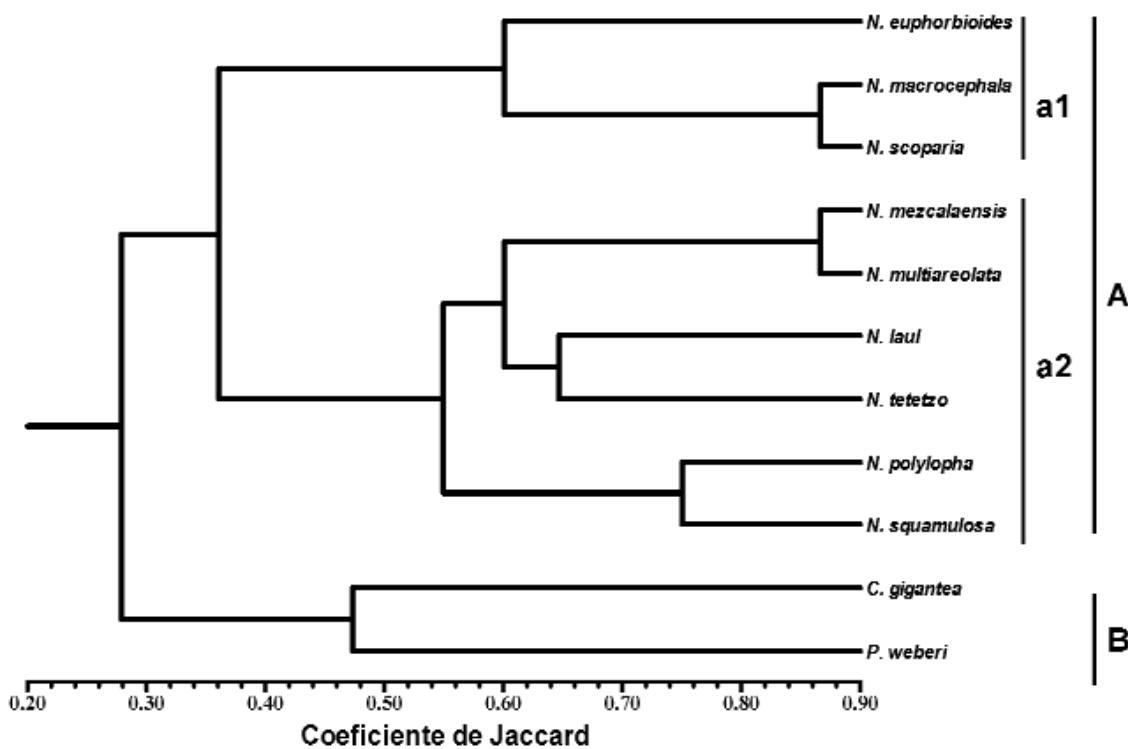
Región hilo-micropilar (RHM).-La orientación de la RHM es oblicua; la posición es superficial en todas las especies de *Neobuxbaumia* e impresa en *C. gigantea* (figuras 2, 4). La configuración del hilo-micrópilo tiene un tejido esclerificado. Además, la RHM es de forma ovalada en todas las especies de *Neobuxbaumia* (figura 4) y de forma de cerradura en *C. gigantea* (figura 2c).

Análisis de similitud. El fenograma separa dos grupos a un nivel de corte de 0.28 (figura 5). El primer grupo (A) inclu-

ye a las nuevas especies de *Neobuxbaumia* agrupadas por presentar semillas ovoides y una posición relativa a la RHM superficial. Este grupo se subdivide en dos por el tamaño de las semillas. El primer subgrupo (a1) consiste de tres especies, *N. euphorbioides*, *N. macrocephala* y *N. scoparia*, que son las que presentan las menores dimensiones (largo < 2.5 mm, ancho < 2.0 mm, área < 4.0 mm^2); el segundo subgrupo (a2) contiene el resto de las especies de *Neobuxbaumia* con las semillas más grandes (largo > 2.50 mm, ancho > 2.00 mm, área > 4.0 mm^2). En el subgrupo (a2), el par de especies con mayor similitud son *N. mezcalensis* y *N. multiareolata*. El segundo grupo (B) está compuesto por *Carnegiea gigantea* y *Pachycereus weberi*. Estas dos especies poseen semillas ovadas y una posición relativa a la RHM finamente impresa.

Discusión

En este trabajo se describen y comparan las semillas de todas las especies reconocidas de *Neobuxbaumia* por primera vez. Las nueve especies tienen semillas largas a muy



largas, asimétricas, lustrosas, lisas y con una quilla en la periferia, con el borde ligeramente expandido alrededor del hilo, la RHM oblicua, superficial y el complejo de forma ovalada. Lo lustroso de las semillas, su superficie lisa y la presencia de quilla en las especies de *Neobuxbaumia* son tres rasgos que comparten con las semillas de los otros miembros de la subtribu *Pachycereinae*, incluyendo a *Carnegiea gigantea* (Gibson y Horak, 1978; Terrazas y Loza-Cornejo, 2002; Arias y Terrazas, 2004, 2006). Sin embargo, la presencia de la quilla no es un carácter exclusivo de la subtribu *Pachycereinae*, porque las semillas de *Stenocereus* (subtribu *Stenocereinae*; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2006) y de otros géneros de las tribus *Cereeae* y *Trichocereeae* (Barthlott y Hunt, 2000) también la presentan. Al igual que en *Stenocereus*, la posición donde termina la quilla es variable: en *Neobuxbaumia* predomina su terminación en la región ventral, posición registrada sólo para *S. zopilensis* (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2006).

El fenograma separa las especies de *Neobuxbaumia* en dos grupos con base principalmente en su tamaño. Las tres especies con tamaños menores que 2.5 mm de largo y 2.0 mm de ancho (*N. euphorbioides*, *N. macrocephala* y *N. scoparia*) también tienen la escultura de la pared periclinal plana y el microrelieve liso. Sin embargo, *N. euphorbioides* se distingue de las otras dos por tener semillas de color café, con células de forma poligonal-alargada y los límites de sus paredes anticlinales acanalados.

En el segundo grupo, las seis especies de *Neobuxbaumia* se agrupan por su tamaño, el cual fluctúa entre 2.68 × 1.85

mm en *N. polylopha* y 4.00 × 3.00 en *N. laui*, además de tener células de forma poligonal-isodiamétrica. Aunque el tamaño y la forma celular se comparten con *Backebergia militaris* (Audot) Bravo ex Sánchez-Mej., *Cephalocereus columnatarajani* (Karw. Ex. Pfeiff.) K.Schum., *Pterocereus gaumeri* (Britton et Rose) T.MacDoug. et Miranda y las especies de *Lemaireocereus*, *Marshallocereus* y *Pachycereus* (Arias y Terrazas, 2004; Bárcenas-Argüello, 2006; actualización de nombres según Arias y Terrazas, sometido), difieren en la combinación de los atributos: límites de sus paredes anticlinales, escultura de la pared pericinal y microrelieve. Por ejemplo, *N. mezcalensis* y *N. multiareolata* tienen los límites de las paredes anticlinales invisibles y la pared pericinal con domo bajo, pero la presencia de intersticios es exclusiva de *N. multiareolata*.

Neobuxbaumia polylopha y *N. squamulosa* presentan en común semillas negras, con límites anticlinales acanalados y microestriaciones finas, pero difieren entre sí en la posición de la quilla y la escultura la pared de la célula. En el caso de *N. laui* y *N. tetetzo*, este par de especies presentan las semillas más disímiles del grupo a2, ya que difieren en el color y los límites periclinales de las células de la región lateral; además, *N. laui* se distingue por ser la única especie del género con la pared pericinal de las células con convexidad de domo alto.

Arias y Terrazas (2004) señalan que se observó la ausencia del borde de la testa en la RHM en *Pseudomitrocereus fulviceps* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Bravo et Buxb., pudiendo interpretarse como un estado compartido con las

especies de *Cephalocereus* y *Neobuxbaumia*. Sin embargo, este supuesto no se cumple para las especies de *Neobuxbaumia*, donde se reconoce que el borde es ligeramente expandido. Por ello, este estado de carácter se comparte con las especies de *Marshalllocereus* y *Pachycereus*. El borde ampliamente expandido aquí descrito para *Carnegiea gigantea* se comparte con *Lophocereus gatesii* M.E.Jones y *L. schottii* (Engelm.) Britton et Rose (Arias y Terrazas, 2004).

En conclusión, los resultados permiten diferenciar a las especies de *Neobuxbaumia* de *Carnegiea gigantea*, por la combinación de semillas de forma ovoide con borde de la testa ligeramente expandido alrededor del hilo, la posición relativa a la RHM superficial y el complejo en forma de cerradura. Sin embargo, no se encontró ningún carácter que sirva como sinapomorfía potencial para el género *Neobuxbaumia*, ya que prácticamente todos los caracteres aquí analizados de la semilla se comparten con miembros de otros géneros de la subtribu Pachycereinae.

Agradecimientos

Se agradece el apoyo de CONACYT a través de una beca para realizar estudios de maestría al primer autor (No. 190345). Los autores agradecen a Cesario Catalán, Leobardo Sánchez y Loraine Matias su ayuda en el trabajo de campo, al curador de MEXU el permiso para remover semillas de algunos especímenes; a César Flores, Ligia Esparza y a las autoridades del Jardín Etnobotánico de Oaxaca por proporcionarnos muestras de semillas; a Berenit Mendoza del Instituto de Biología (Universidad Nacional Autónoma de México) por la asistencia técnica en el microscopio electrónico de barrido y a Julio César Montero del Instituto de Biología (UNAM), por digitalizar las imágenes; al Dr. Ken Cameron y un revisor anónimo por sus sugerencias y comentarios favorables.

Literatura citada

- Arias S. y Terrazas T. 2004. Seed morphology and variation in the genus *Pachycereus* (Cactaceae). *Journal of Plant Research* **117**:277-289.
- Arias S. y Terrazas T. 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia* **58**:197-216.
- Arias S. y Terrazas T. Sometido. Taxonomic revision of *Pachycereus* (Cactaceae).
- Arias S., Terrazas T., Arreola-Nava H.J., Vázquez-Sánchez M. y Cameron K.M. 2005. Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *Journal of Plant Research* **118**:317-328.
- Arias S., Terrazas T. y Cameron K.M. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* **28**:547-557.
- Arroyo-Cosultchi G., Terrazas T., Arias S. y Arreola-Nava H.J. 2006. The systematic significance of seed morphology in *Stenocereus* (Cactaceae). *Taxon* **55**:983-992.
- Bárcenas-Argüello M.L. 2006. Filogenia del género *Cephalocereus* Pfeiff. (Cactaceae) sensu Anderson con base en caracteres estructurales. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, 116 pp.
- Barthlott W. y Hunt D.R. 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. *Succulent Plant Research* **5**:1-173.
- Barthlott W. y Voit G. 1979. Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: Ein raster-elektronenmikroskopischer Überblick. *Plant Systematics and Evolution* **132**:205-229.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Crisci J.V. y López-Armengol M.F. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- Gibson A.C. y Horak K.E. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **65**:999-1057.
- Guzmán U., Arias S. y Dávila P.D. 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*. *Calyx* **2**:102-104.
- Hunt D.R. 2006. *The New Cactus Lexicon*. International Cactaceae Systematics Group, Milborne Port, Reino Unido.
- Hunt D.R. y Taylor N.P. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* **8**:85-107.
- Hunt D.R., Taylor N.P. y Charles G. 2006. *The New Cactus Lexicon. Vol. I y II*. International Cactaceae Systematics Group, Milborne Port, Reino Unido.
- Lau A.B. 1994. *Neobuxbaumia sanchezmejoradae* Lau. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **39**:3-7.
- Media Cybernetics. 1997. *Image-Pro Plus Reference Guide*. Version 3.01 for Windows, Media Cybernetics, Silver Spring, Maryland.
- Rohlf F.J. 1997. *NTSYSpc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Version 2.0. Applied Biostatistics Inc., Nueva York.
- SAS Institute. 1989. *SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition*. SAS Institute Inc., Cary.
- Scheinvar L. y Sánchez-Mejorada H. 1990. *Neobuxbaumia squamulosa*, sp. nov. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **35**:13-18.
- Sneath P.H. y Sokal R.R. 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practices of Numerical Classification*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Terrazas T. y Loza-Cornejo S. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. En: Fleming T.H. y Valiente-Banuet A. Eds. *Evolution, Ecology, and Conservation of the Columnar Cacti and their Mutualisms*, pp 66-86, Arizona University Press, Tucson.

Recibido: 1º de junio de 2007

Aceptado: 29 de octubre de 2007

Apéndice 1. Especies y caracteres usados para generar la matriz de similitud. El nombre de los caracteres se proporciona en el cuadro 2. *NEU* = *Neobuxbaumia euphorbioides*; *NLA* = *N. laui*; *NMA* = *N. macrocephala*; *NME* = *N. mezcalensis*; *NMU* = *N. multiareolata*, *NPO* = *N. polylopha*; *NSC* = *N. scoparia*; *NSQ* = *N. squamulosa*; *NTE* = *N. tetetzo*; *CGI* = *Carnegiea gigantea*; *PWE* = *Pachycereus weberi*.

	<i>NEU</i>	<i>NLA</i>	<i>NMA</i>	<i>NME</i>	<i>NMU</i>	<i>NPO</i>	<i>NSC</i>	<i>NSQ</i>	<i>NTE</i>	<i>CGI</i>	<i>PWE</i>
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
3	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1
4	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
5	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
6	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1
7	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
9	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
10	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
11	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
12	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
13	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
14	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
15	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
16	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
19	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
21	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
22	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
23	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
24	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
25	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
26	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
27	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
28	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
29	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
30	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1