

CARACTERÍSTICAS MORFO-ANATÓMICAS Y METABOLISMO FOTOSINTÉTICO EN PLÁNTULAS DE *Stenocereus queretaroensis* (CACTACEAE): SU SIGNIFICADO ADAPTATIVO

SOFÍA LOZA-CORNEJO, TERESA TERRAZAS, LAURO LÓPEZ-MATA
y CARLOS TREJO

Las características anatómicas, morfológicas y fisiológicas de especies de Cactaceae constituyen adaptaciones a los ambientes áridos o semiáridos (Gibson y Nobel, 1986). La rápida absorción de agua por las raíces después de una sequía prolongada y el metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC) son ejemplos de sus atributos fisiológicos; mientras que los morfológicos incluyen modificaciones de la forma de la planta a ser columnares como el saguaro (*Carnegiea gigantea*) o compactos y globosos como las especies del género *Mammillaria*. También son importantes el tamaño y la orientación del tallo, la forma de las costillas y la presencia de espinas y tricomas que afectan la intercepción de la radiación solar (Nobel, 1978; Darling, 1989). Las modificaciones anatómicas más importantes son la presencia de cera epicuticular, cutícula gruesa y epidermis múltiple con estomas hundidos en algunas especies, hipodermis colenquimatosa y el desarrollo de grandes proporciones de tejido de médula y corteza con células de mucílago (Terrazas y Mauseth, 2002). En el xilema secundario, la presencia de traqueidas de banda ancha

se considera una adaptación anatómica importante por su influencia en la economía hídrica de estas especies (Mauseth *et al.*, 1995). Sin embargo, los estudios de morfología de plántulas de cactáceas son escasos (Meyrán, 1956; Hamilton, 1970b; Gibson, 1990a,b; Ganong, 1898) al igual que los estudios anatómicos (Boke, 1959; Freeman, 1970; Mauseth, 1978, 1979; Mérida y Arias, 1979; Dubrovsky, 1998) y fisiológicos (Altesor *et al.*, 1992). En este trabajo se estudiaron caracteres morfo-anatómicos y del metabolismo fotosintético (protones titulables) durante la ontogenia de plántulas de *Stenocereus queretaroensis* con el propósito de examinar dichos atributos en las primeras etapas de su crecimiento y establecimiento.

Materiales y Métodos

Se recolectaron frutos maduros de tres individuos de *Stenocereus queretaroensis* en mayo del 2000 en una población cerca de Sayula en el estado de Jalisco, México. En el laboratorio los frutos se disecaron para la obtención de semillas y llevar a cabo los experimentos de germinación. Las semillas

fueron desinfectadas por inmersión en una solución al 10% de hipoclorito de sodio comercial durante 5 min (Vega-Villasante *et al.*, 1996) y se colocaron sobre papel filtro saturado de agua destilada en cajas de Petri estériles (Dubrovsky, 1996). La germinación se presentó cuando la radícula emergió y una vez observada, las plántulas se sembraron en charolas con una mezcla de partes iguales de agrolita, tezontle (piedra volcánica con un diámetro menor a 0,5cm) y tierra para maceta. Posteriormente, las charolas con plántulas de un mes de edad, se trasladaron a un invernadero donde continuó su crecimiento con riego dos veces por semana. Durante los primeros tres meses después de la germinación, las plántulas fueron recolectadas cada semana y posteriormente cada mes hasta completar un período de crecimiento de 56 semanas. Las plántulas recolectadas (tres repeticiones por fecha), se fijaron en solución de Navashin (Mauseth *et al.*, 1984). La medición de caracteres morfológicos, longitud y ancho de los diferentes órganos, se hizo con un vernier digital Mitutoyo Digmatic SR44. Posterior a la descripción

PALABRAS CLAVE / Cactáceas / MAC / Morfología / Pachycereeae / *S. queretaroensis* /

Recibido: 17/08/2002. Modificado: 22/01/2003. Aceptado: 31/01/2003.

Sofía Loza-Cornejo. Bióloga, Universidad de Guadalajara. M.C. en Botánica, Colegio de Postgraduados. Estudiante de Doctorado en Botánica, Colegio de Postgraduados.

Teresa Terrazas. Bióloga, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). PhD, University of North Carolina at Chapel Hill, EEUU. Profesor-Investigador, Anatomía Funcional y Sistemática. Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados. Dirección: Km 35.5 carr. México-Texcoco, Montecillo, Estado de México 56230, México. e-mail: winchi@colpos.colpos.mx

Lauro López-Mata. Biólogo, UNAM. PhD, University of North Carolina at Chapel Hill, EEUU. Profesor-Investigador, Ecología de Poblaciones y Comunidades. Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados.

Carlos Trejo. Biólogo, UNAM. PhD, University of Lancaster, Reino Unido. Profesor-Investigador, Fisiología Vegetal. Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados.

morfológica, las mismas plántulas se emplearon para la descripción anatómica siguiendo la microtecnia convencional e inclusión en parafina (Berlyn y Miksche, 1976). La descripción de caracteres anatómicos de los tejidos dérmico, fundamental y vascular se realizó utilizando un microscopio Zeiss.

Para examinar la acidez titulable se tomaron muestras de plántulas en las fechas ya mencionadas. Una semana antes de las determinaciones, las charolas se llevaron al laboratorio donde la temperatura varió de 18 a 24°C durante el día y de 12 a 20°C en la noche; la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) medida con un fotómetro LI-COR (LI 185A) tuvo un promedio de 50 $\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$; ambos períodos de luz y oscuridad fueron de 12h. El muestreo se realizó durante un período de 24h con 3 repeticiones por muestreo. Cada 3h, de 0:00 a 24:00, se tomaron 3 plántulas completas y se almacenaron en N₂ líquido (Osmond *et al.*, 1989). Las muestras fueron maceradas para la extracción de los ácidos orgánicos, se midió el pH inicial de la muestra y se tituló con una solución valorada de NaOH 0,01N para estimar la concentración de ácido por unidad de peso fresco (Hartsock y Nobel, 1976). Los datos cuantitativos de los caracteres morfológicos y de acidez titulable fueron sintetizados mediante los procedimientos *proc means* y *proc univariate* (SAS Institute, 1989) para cada muestreo.

Resultados

Morfología

La germinación de semillas de *S. queretaroensis* se inicia a los 6 días, con el rompimiento de la testa. Posteriormente surge la raíz primaria, el hipocótilo y la parte inferior de los cotiledones. La testa de la semilla es removida por alargamiento gradual de los cotiledones. Después de una semana de crecimiento, el epicótilo es microscópicamente visible; en éste se distinguen las primeras aréolas que son pequeñas, cada una con espinas diminutas. También en esta etapa de crecimiento, ambos cotiledones de forma cónica tienen tamaño similar, son suculentos y poco separados entre sí (Figura 1b,c).

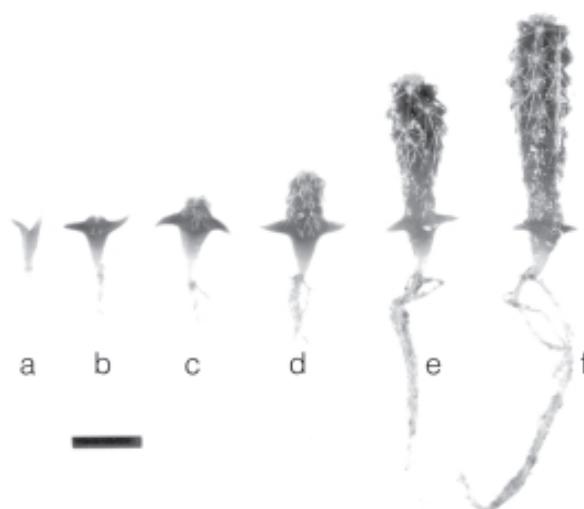


Figura 1. Morfología de plántulas de *S. queretaroensis* a diferentes edades. a: 2 semanas; b: 4 semanas; c: 8 semanas; d: 24 semanas; e: 48 semanas; f: 56 semanas. Escala=1cm.

ra 1a). La plántula adquiere frecuentemente una tonalidad rojiza en el hipocótilo; éste es ligeramente engrosado en la base de los cotiledones y distinguible de la delgada y corta raíz primaria, ya que ésta presenta un color blanco y tiene numerosos pelos microscópicos. La raíz alcanza 0,4cm en longitud a las 4 semanas de crecimiento (Figura 2f). Las primeras raíces laterales se distinguen 2 semanas después de la germinación y usualmente crecen desde la parte más angosta del eje hipocótilo-raíz. A partir de los 6 meses, la raíz primaria es casi indistinguible de una masa de raíces laterales de la misma longitud (Figuras 1d-f, 2f).

El tallo recién formado es globoso, con 4 podarios, 2 de éstos alternan con los cotiledones al inicio y con la nueva formación de tubérculos, que siguen una disposición dispersa. Los tubérculos son pequeños y aplastados, con sus aréolas terminales, dando una apariencia globosa al tallo (Figuras 1b,c). Duran-

te el crecimiento de la plántula, no hay un cambio importante en longitud del hipocótilo, ya que éste tiene una longitud de 0,43cm durante las 4 primeras semanas de edad, alcanza un máximo a los 6 meses y a partir de esta fecha inicia su reducción (Figura 2d). Lo que constituye el tallo se alarga, formando un cilindro corto y suculento que a los 6 meses alcanza una altura aproximada de 1cm (Figuras 1d, 2b) con 7 hileras escalonadas de tubérculos que luego se ordenan en costillas verticales. Las aréolas presentan tricomas amarillentos y varias espinas (una central y 6-8 radiales), flexibles, de color blanco translúcido, puntiagudas, de 2 a 3mm de longitud. A las 56 semanas de edad, las plántulas tienen un tallo de 3,6cm de altura y 1cm de diámetro (Figuras 2b,c); se distinguen 7 costillas con aréolas distantes entre sí 3-4mm, las cuales presentan tricomas de color amarillo, una espina central larga de 5mm de longitud y 7-9 espinas radiales ligeramente más cortas. Todas las espinas son duras, principalmente las de la parte apical del tallo son de color café oscuro y difíciles

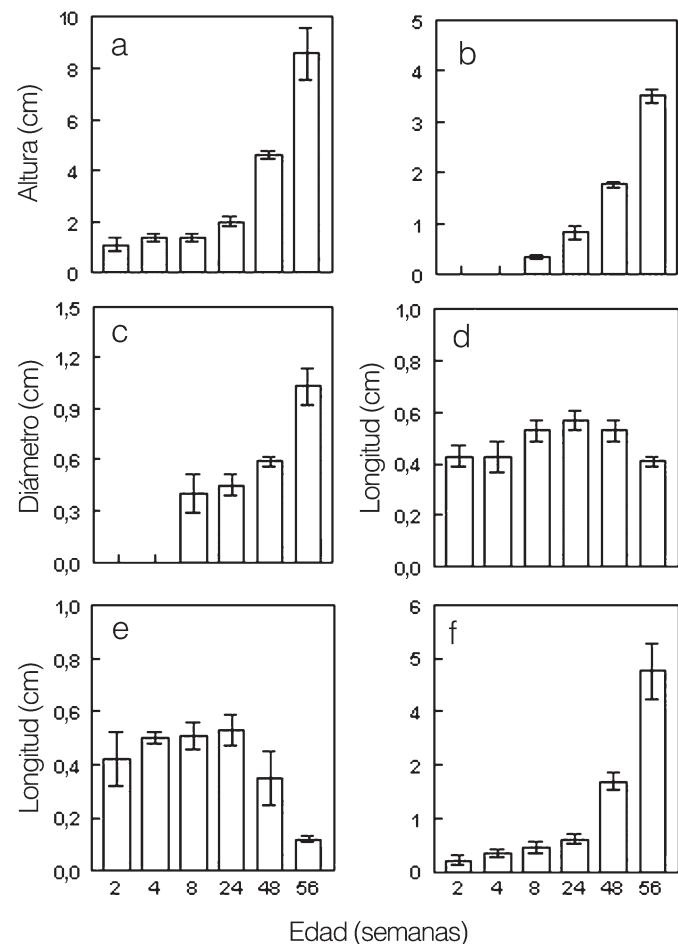


Figura 2. Media y desviación estándar de seis caracteres de plántulas de *S. queretaroensis* con diferentes edades. a: altura de plántula; b: altura de tallo; c: diámetro de tallo; d: longitud de hipocótilo; e: longitud de cotiledón; f: longitud de raíz.

de desprender. El desarrollo del tallo es relativamente lento (Figuras 1b-f, 2b,c), acompañado por una marcada reducción en longitud de los cotiledones, que permanecen turgentes poco más de un año, después se marchitan o son difícilmente distinguibles (Figuras 1 y 2e).

Anatomía

Embrión y meristemo apical de la plántula. Las áreas meristémicas muestran un arreglo organizado y compacto con células relativamente pequeñas que se tiñen intensamente. Después de la germinación no hay zonación en el ápice de las plántulas, excepto la capa más externa de células, que es uniforme y distinta del resto de las células (Figura 3a). En plántulas de 4 semanas de edad, el meristemo apical tiene una túnica uniestratificada claramente definida y un *corpus* con la zona de células madre centrales, la periférica y la meristemática médula-costilla (Figura 3b). El procámbium es aparente en los cotiledones y en el eje hipocótilo-raíz. Las trazas procambiales no se fusionan para formar un cilindro de tejido vascular; permanecen discretas hasta cerca de la raíz.

Raíz primaria. El meristemo apical de la raíz está bien diferenciado en el embrión y forma la raíz primaria (Figura 3c). El xilema muestra desarrollo exarco. Los elementos de vaso tienen pared secundaria anular y helicoidal con placa de perforación simple. La raíz en poco tiempo tiene crecimiento secundario. El xilema secundario tiene elementos de vaso con pared helicoidal y reticulada y placa de perforación simple, parénquima axial y fibras libriformes nucleadas. En el floema secundario hay elementos de tubo criboso y células acompañantes. Las raíces laterales se originan a partir de células del periciclo a distancias variables del meristemo apical (Figura 3d). Es notorio el desarrollo de la peridermis; el felógeno se origina de las células suprayacentes al periciclo. El incremento en grosor tanto de cámbrum vascular como del periciclo produce la obliteración de las células del tejido fundamental. En la peridermis hay varios estratos de células esclerificadas que alternan con estratos de células de pared primaria colapsadas (Figura 3e).

Eje hipocótilo-raíz. La médula y el tejido cortical en el eje hipocótilo-raíz se caracterizan por presentar células de parénquima de forma irregular con espacios intercelulares pequeños. En el protoxilema de plántulas desde un mes de edad se distinguen vasos escasos y algunas traqueidas de banda ancha (TBA) distribuidos en 2 hiladas de tejido vas-

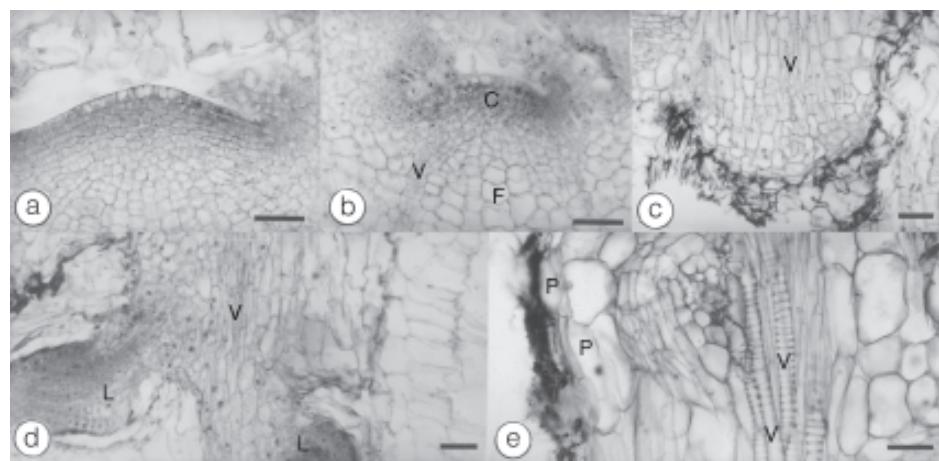


Figura 3. Meristemos y raíces en plántulas de *S. queretaroensis*. a: meristemo apical (CLM) a 15 días de edad; b: meristemo apical (CLM) a 30 días; c: meristemo de raíz (CL) a 30 días; d: formación de raíz lateral de células del periciclo (CL); e: peridermis y formación de raíz lateral (CL). Escala: a-d= 50 μ m, e= 30 μ m. CL= corte longitudinal; CLM= corte longitudinal mediano; C= células madre centrales; F= tejido fundamental; L= raíz lateral; P= peridermis; V= tejido vascular.

cular separadas entre sí por células de parénquima (Figura 4a). Las TBA aparecen primero en la porción inferior del eje hipocótilo-raíz, donde son más abundantes conforme se incrementa la edad de la plántula. Son células fusiformes no perforadas, con bandas anulares de pared secundaria y presentan un arreglo no estratificado. El desarrollo del xilema en el hipocótilo cambia de exarco a endarco, formando 2 haces vasculares colaterales en plántulas de mayor edad (Figura 4b). El cámbrum vascular es evidente y produce una matriz de TBA (Figura 4c) con algunos vasos dispersos en los 2 haces vasculares que no se fusionan y rodean una región formada por células de pa-

rénquima colapsadas a partir de un año de crecimiento.

Aunque no hay características externas del límite superior de la zona de transición, el límite inferior es perceptible por la diferencia en tamaño del eje hipocótilo-raíz y el desarrollo de la raíz primaria. La apariencia circular del tejido vascular de la raíz cambia a una forma elíptica en la porción restante del eje hipocótilo-raíz. El lugar de origen del felógeno también se modifica en la zona de transición, en la porción inferior de la zona de transición y en la raíz, el felógeno tiene origen en el periciclo, mientras que en el hipocótilo se diferencia de células de parénquima subyacentes a la epidermis.

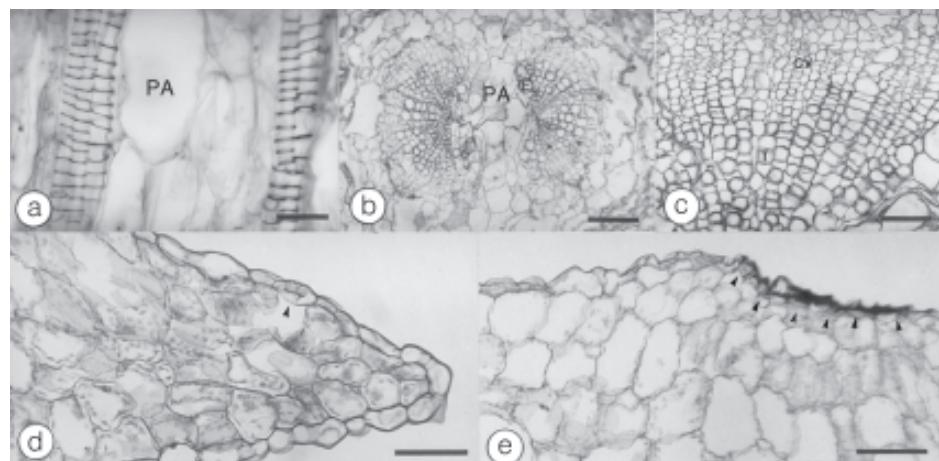


Figura 4. Eje hipocótilo-raíz y cotiledón en plántulas de *S. queretaroensis*. a: Elementos (CL) de xilema primario y parénquima en hipocótilo; b: Haces vasculares (CT) en forma de arco en hipocótilo; c: Detalle de xilema y floema (CT) secundario de hipocótilo; d: Epidermis con estoma (flecha) en ápice cotiledonar (CT); e: Formación peridermis (flechas) en cotiledón (CT). Escala: a-e=100 μ m. CL=corte longitudinal, CT=corte transversal, CV=cámbrum vascular, E=elemento de vaso, PA=parénquima, T=traqueida de banda ancha.

Cotiledones. Los cotiledones presentan una epidermis simple con células rectangulares en corte transversal y paredes anticlinales onduladas en vista superficial, estomas escasos se distribuyen hacia el ápice cotiledonar (Figura 4d). La peridermis puede formarse en parches pequeños en plántulas desde los 6 meses (Figura 4e). Los cotiledones están constituidos por tejido fundamental laxo, con células de pared delgada y abundantes cloroplastos. El procámbium aparente en los cotiledones desde la etapa de embrión forma escaso tejido vascular. Después de un año de crecimiento, las plántulas aún conservan los cotiledones y en éstos son claramente distinguibles haces vasculares colaterales con elementos de vaso de pared anular y helicoidal y floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes sin desarrollo de cámbium vascular.

Tallo. La cutícula es delgada ($<1\mu\text{m}$). La epidermis es simple, con células de pared delgada de forma rectangular en corte transversal y paredes onduladas en vista superficial (Figura 5a). Los estomas son superficiales, paracíticos y asociados a cámaras subestomáticas poco profundas (Figura 5b). En las aréolas, las espinas son producidas por un meristemo basal de espina; las células que las constituyen llegan a esclerificarse relativamente rápido y la base de las espinas se fusiona por la formación de felógeno entre ellas (Figura 5c). La hipodermis es comúnmente uniestratificada y de pared delgada no colenquimatosa (Figura 5b). En plántulas de más de un año de edad, ocasionalmente se presentan 2 estratos de células y, al igual que en la epidermis, no hay inclusiones celulares. La formación de peridermis comienza como parches pequeños en algunas partes del tallo en plántulas de 9 meses de edad. El tejido cortical está formado por células de parénquima de forma irregular y con pared delgada. A diferencia del tejido meristemático es laxo y con abundantes espacios intercelulares. Las células no presentan algún tipo de inclusión aunque los cloroplastos son abundantes. Células de mucílago de tamaño relativamente pequeño son visibles en el tejido cortical en plántulas desde las 8 semanas de edad. Los haces vasculares corticales son colaterales, el xilema tiene elementos de vaso con pared helicoidal y el floema elementos de tubo criboso y células acompañantes, sin crecimiento secundario en plántulas de un año o más de edad. El tejido vascular del tallo está constituido por 7 haces vasculares colaterales, el xilema tiene elementos de vaso con pared helicoidal y algunas

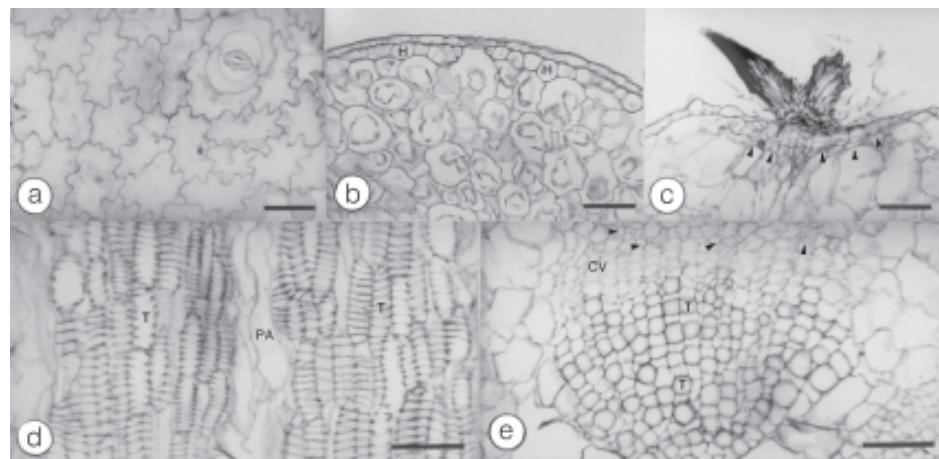


Figura 5. Tallo en plántulas de *S. queretaroensis*. a: células epidérmicas (CP) con paredes onduladas; b: epidermis e hipodermis (CT) de un año; c: aréola (CT) con espinas unidas por peridermis (flechas); d: cilindro vascular (CL) a las 56 semanas de edad con traqueidas de banda ancha; e: cámbium vascular (CT), xilema y floema secundario (flechas) al año de edad. Escala: a= 50 μm ; b-e= 100 μm . CL= corte longitudinal; CT= corte transversal; CP= corte paradermal; CV= cámbium vascular; H= hipodermis; PA= parénquima; T= traqueida de banda ancha.

TBA (Figura 5d), así como floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes. Sin embargo, en plántulas de un año de edad es evidente el cámbium vascular restringido a los haces vasculares, donde vasos escasos y parénquima se distribuyen en una matriz de TBA y en el floema únicamente se observan elementos de tubo criboso y células acompañantes (Figura 5e). La médula está constituida por células de parénquima de forma irregular, haces medulares escasos y sin inclusiones celulares.

Metabolismo fotosintético: protones titulables

La acidez titulable mostró fluctuaciones irregulares desde las primeras semanas de crecimiento hasta las 56 semanas de edad (Figura 6). En plántulas de 2 semanas se observó un incremento en

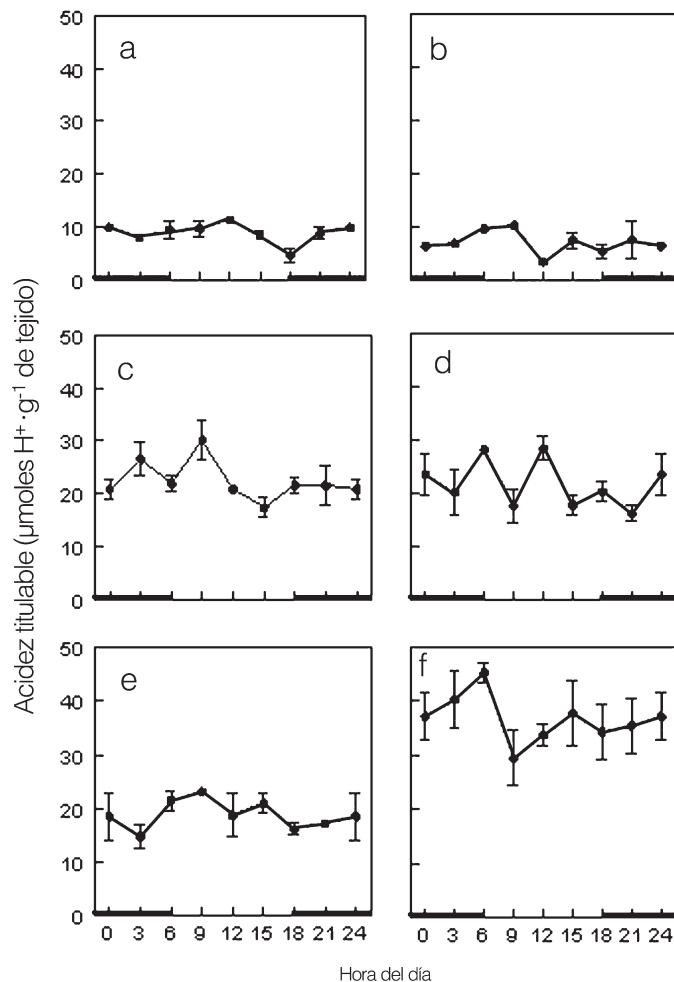


Figura 6. Acidez titulable a intervalos de 3 horas durante un día para plántulas de *S. queretaroensis* en diferentes edades de desarrollo. a: 2 semanas; b: 4 semanas; c: 8 semanas; d: 24 semanas; e: 48 semanas; f: 56 semanas. Los puntos representan el promedio de 3 repeticiones \pm un error estándar.

la acidez a partir de las 18:00 y éste continuó durante las siguientes horas de muestreo con pequeñas fluctuaciones hasta alcanzar un valor máximo ($11,4 \pm 1,6 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$ de tejido) a las 12:00h; a partir de este punto se observó una descarboxilación alcanzando un valor mínimo promedio de $4,7 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$ (Figura 6a). A las 4 semanas también se observó un incremento en la acidez a diferentes horas del día (21:00 y 09:00) con un valor promedio máximo de $10,4 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$ (Figura 6b). El mayor grado de descarboxilación a esta edad se obtuvo a las 12:00 con un valor de $3,3 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$ (Figura 6b). En las semanas 8, 24, y 48 se presentó la mayor fluctuación de protones titulables con valores máximos de 26,6; 28,3; 23,2 y mínimos de 17,0; 16,12 y $14,8 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$, respectivamente (Figuras 6c-e). La acidez incrementó en la semana 56 a partir de las 18:00 y continuó hasta un valor máximo de $45,19 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$ a las 06:00 (Figura 6f), para disminuir hasta un valor de $29,46 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$ a las 09:00 (una diferencia de protones titulables de $15,73 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$). A partir de la semana 8 se observó un incremento en los valores de protones titulables, alcanzando un máximo de $45,2 \mu\text{moles H}^+ \cdot \text{g}^{-1}$ a las 06:00 en la semana 56 (Figuras 6c-f).

Discusión

Las plántulas de *S. queretaroensis* tienen una morfología sencilla, como otras especies de *Stenocereus* (Gibson, 1990a,b) y de columnares (Buxbaum, 1953; Meyrán, 1956). Al inicio del crecimiento, el epicótilo fue poco evidente; el hipocótilo cilíndrico y corto mostró una coloración rojiza que de acuerdo a Gibson (1990b) se debe a la presencia de betalainas; los cotiledones tuvieron forma cónica con evidente succulencia y la raíz primaria, poco desarrollada, presentó numerosos pelos microscópicos. Posteriormente, durante el crecimiento aparecieron los podarios que alternan con los cotiledones al principio y van formando pequeños tubérculos con sus aréolas axilares. Finalmente, por la disposición de los tubérculos en hiladas verticales se desarrollaron las costillas. Esta disposición determinada de los tubérculos se denomina dispersa y ha sido descrita para otras especies como *Gymnocalycium gibbosum* y especies de *Melocactus* (Buxbaum, 1953). Una característica notoria durante el crecimiento de la plántula de *S. queretaroensis*, fue la reducción en el tamaño de los cotiledones hasta su desaparición o marchitamiento. Ya en 1898 Ganong sugiere la "metamorfosis ontogenética" (Ganong, 1898) para explicar como en cactáceas, los cotiledo-

nes se ensanchan hacia la base y se fusionan gradualmente con el tallo hasta ser totalmente indistinguibles, similar a lo observado en *S. queretaroensis*.

Por otra parte, el crecimiento y desarrollo de las plántulas de *S. queretaroensis* fue relativamente lento, como ocurre en especies de Cactaceae. Las plántulas de esta especie alcanzaron una altura de $4,6 \pm 0,16 \text{ cm}$ en un año; mientras que para *Carnegiea gigantea* se menciona una altura de 1,3cm para plántulas creciendo en condiciones naturales (Jordan y Nobel, 1981) y de 2,5cm en plántulas de esta misma especie creciendo en viveros comerciales (Despain, 1974). De igual manera para especies de tallo globoso como *Ferocactus*, las plántulas alcanzan una altura de 1,5-1,7cm durante un año (Jordan y Nobel, 1981; Gibson y Nobel, 1986). El crecimiento lento se logra apreciar examinando cada parte de la plántula en particular, de este modo, la longitud de los cotiledones en *S. queretaroensis* alcanzó un máximo de 0,6cm en comparación con especies de *Pereskia* y *Opuntia* en las cuales, los cotiledones alcanzan su tamaño máximo de 1,5 hasta 2,7cm de longitud durante los primeros 15 días después de la germinación (Freeman, 1969; Mauseth, 1978). La reducción en tamaño de los cotiledones ha sido observada en diversas especies de Cactoideae y contrasta con el mayor desarrollo de su hipocótilo, posiblemente porque es en el hipocótilo y no en los cotiledones donde se almacenan las reservas durante el desarrollo postgerminativo (Barthlott y Voit, 1979).

De acuerdo a Preston (1901), la mayoría de las cactáceas tienen raíces horizontales para la absorción y verticales para adherirse al sustrato. En esta investigación se observó que las primeras raíces en desarrollarse en plántulas de *S. queretaroensis* son verticales y probablemente llevan a cabo ambas funciones. La raíz primaria en el embrión es morfológicamente simple, delgada, no succulenta y con numerosos pelos. Los pelos radicales tienen un papel importante en el intercambio de agua y nutrientes en diversas especies (Charlton, 1991); sin embargo, en las raíces jóvenes de cactáceas las células de xilema no se han diferenciado completamente, de tal manera, que la conductividad hidráulica en éstas es relativamente baja (Nobel, 1994). En etapas posteriores de desarrollo de la plántula, la raíz primaria logra un mayor crecimiento con abundantes raíces laterales. Estas raíces pueden incrementar el área de contacto entre el sistema radical y las partículas del suelo lo cual facilitaría una toma adicional de agua y nutrientes del suelo; esto probablemente es un requisito esen-

cial para el establecimiento de la plántula. Ambas raíces forman tempranamente una peridermis, aunque esta acumulación de suberina, probablemente se compensará con un incremento en el número de vasos de xilema a medida que la raíz aumente en grosor (Nobel, 1994).

La estructura anatómica observada en las plántulas de *S. queretaroensis* se interpretó como simple; una semana después de la germinación, el meristemo apical tuvo una túnica y un corpus sin zonación distingible. La túnica fue uniestratificada y el delgado corpus presentó solamente dos estratos irregulares de células. Sin embargo, posteriormente se desarrolló de manera gradual una zonación completa como ocurre en plántulas de otras especies de cactáceas (Mauseth, 1978, 1979, 1980; Gibson y Nobel, 1986). El hipocótilo al igual que en otras especies de cactus presentó una estructura anatómica también simple, una epidermis simple con estomas escasos y tejido cortical con células de parénquima. La disposición del tejido vascular en esta región fue similar a lo observado en especies de *Opuntia* (Freeman, 1969; Hamilton, 1970a), donde se distinguen 2 haces vasculares colaterales discretos con xilema y floema y que, con el posterior incremento en edad de la plántula, se observa de manera característica hacia la base del hipocótilo la misma disposición de los haces vasculares, pero con TBA y escasos vasos en el xilema. Las TBA, descritas por primera vez por Schleiden en 1845, se han observado en el hipocótilo de plántulas de especies de *Opuntia* (Freeman, 1969) y probablemente están involucradas en la conducción de agua (Mauseth *et al.*, 1995). En la estructura anatómica de los cotiledones llama la atención, además de la ausencia de inclusiones celulares, la escasez de estomas y la temprana formación de peridermis a partir de los 6 meses de edad de la plántula.

La cutícula en el tallo adulto de un cactus está compuesta por cutina que actúa como una capa impermeable y previene además, la salida de vapor de agua del cuerpo de la planta (Gibson y Nobel, 1986). En plántulas de *S. queretaroensis*, la cutícula casi indistinguible y la epidermis simple, con células de pared delgada y paredes anticlinales onduladas, contrastó con la de los tallos adultos. En éstos, la cutícula siempre tiene un mayor espesor y las células epidérmicas presentan paredes anticlinales rectas y divisiones secundarias (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003). A diferencia de la planta adulta, la epidermis de la plántula no presentó cuerpos de silice, característica con implicaciones en la sis-

temática del género *Stenocereus* (Terrazas y Loza-Cornejo, 2002). Otra diferencia importante entre la estructura anatómica de la planta adulta y la plántula, fue la ausencia de hipodermis colenquimatosa de varios estratos celulares en esta última. Las células de la hipodermis colenquimatosa contienen altas concentraciones de pectina y hemicelulosa e intervienen en funciones de soporte de la planta (Mauseth, 1988), mientras que en una plántula pequeña, debido a su lento crecimiento, la necesidad de diferenciar una hipodermis con dichas características es un proceso también lento y probablemente deben transcurrir varios años para lograrlo. Posiblemente esta explicación también se puede dar a la ausencia de fibras en el xilema secundario, donde la presencia de TBA se interpreta como una adaptación a la habilidad de la plántula para deshidratarse sin dañar al tejido vascular. Una vez establecida la plántula, los requerimientos para dar rigidez al tallo en crecimiento se incrementan, modificándose posiblemente la señal ontogenética para diferenciar las fibras que caracterizan a las plantas adultas. Este cambio se ha reportado para cactáceas con tallos globosos (Mauseth y Plemons, 1995) pero no en especies columnares de Pachycereeae.

Las cactáceas en general, se caracterizan por la apertura nocturna de estomas como una adaptación para reducir la pérdida de agua (Jordan y Nobel, 1981; Gibson y Nobel, 1986). Sin embargo, se ha demostrado que la radiación excesiva y las temperaturas altas son factores de mortalidad para plántulas de cactáceas (Valiente-Banuet y Escurra, 1991) y por tanto, un metabolismo C₃ en las primeras semanas de su vida podría tener consecuencias importantes desde el punto de vista adaptativo, debido a que los estomas están abiertos durante el día para tener la posibilidad de termorregulación a través de la transpiración (Altesor *et al.*, 1992).

Para plántulas de cactáceas se ha sugerido que existen cambios importantes en el metabolismo fotosintético durante la ontogenia temprana; esto es, la mayoría de las cactáceas tienden a mantener un metabolismo fotosintético C₃ en las etapas iniciales de crecimiento, para posteriormente cambiar al patrón típico del MAC (Altesor *et al.*, 1992). Los mismos autores mencionan que el patrón típico de MAC se observa en plántulas de especies como *Opuntia pilifera* y *Ferrocactus recurvus* entre las 10 y 14 semanas de edad respectivamente y en la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* a partir de las 20 semanas de edad. Las plántulas de *S. queretaroensis* mostraron

durante la ontogenia temprana y hasta un año de edad, fluctuaciones irregulares en la concentración de ácidos titulables. Sin embargo, los valores máximos de protones titulables observados en las primeras horas del día en plántulas de 56 semanas de edad indican que una mayor acumulación de ácidos orgánicos ocurre durante la noche, lo cual constituye una característica de MAC (Nobel, 2002). El metabolismo ácido de las crasuláceas es una adaptación importante para la fijación fotosintética de C en condiciones limitadas de disponibilidad de agua; sin embargo, se ha demostrado que algunas especies con MAC pueden presentar en ocasiones, un alto grado de plasticidad fotosintética, ya que diferentes factores genotípicos, ontogenéticos y ambientales se combinan para determinar la extensión en la cual el MAC pueda expresarse (Cushman y Borland, 2002). La "memoria" ontogenética para expresar un metabolismo C₃ durante el desarrollo temprano de plántulas de cactáceas y posteriormente cambiar a uno MAC, probablemente no se presenta en la mayoría de las especies de esta familia, como mencionan Altesor *et al.* (1992). Las fluctuaciones irregulares en la concentración de protones titulables en las diferentes horas de muestreo durante las semanas iniciales de crecimiento de cactáceas más bien podrían ser resultado de una inmadurez del sistema fotosintético, y por tanto con el incremento en edad de las plántulas, en éste se definirá el patrón típico de MAC como se observa en plantas adultas. El incremento en acidez en plántulas de *S. queretaroensis* y en plántulas de otras columnares (datos sin publicar) conforme aumenta su edad, probablemente se deba a una mayor actividad de la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC), lo cual posiblemente conlleve a una definición de los patrones de fijación de CO₂ en edades más avanzadas y mostrar un MAC típico; esto es, la asimilación nocturna de CO₂ resultaría en la continua asimilación de tales ácidos orgánicos en el clorenoquima, como se ha demostrado en tallos adultos de *S. queretaroensis* (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995), *Carnegiea gigantea* (Despain *et al.*, 1970) y *Pachycereus pringlei* (Franco-Vizcaíno *et al.*, 1990). Winter *et al.* (1978) y Adams *et al.* (1998) mencionan que la expresión del MAC puede atribuirse a diferentes factores ambientales tales como la intensidad de luz, la humedad relativa y la disponibilidad de agua, los cuales influyen en la proporción de CO₂ incorporado durante la noche vía PEPC o durante el día por Rubisco. Experimentos donde se investiga el efecto de estos factores para inducir la expresión

del MAC en especies de Cactaceae se están desarrollando.

El establecimiento de plántulas es una etapa crítica en el ciclo de vida de especies de cactus, debido a que la mayoría de éstas mueren por diversos factores como estrés por altas temperaturas, carencia de agua y nutrientes o tasas altas de herbivoría (Valiente-Banuet y Escurra, 1991). Sin embargo, se ha observado que el establecimiento de plántulas está directamente relacionado con la presencia de plantas nodrizas, las cuales le proporcionan protección contra algunos factores adversos (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Escurra, 1991) e incrementan sus límites de abundancia y distribución (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999). Además de la protección por plantas nodrizas, las plántulas deben tener características anatómicas, morfológicas y fisiológicas que coadyuven a su supervivencia. De acuerdo con Gibson y Nobel (1986) las relaciones hídricas tienen una función importante en la supervivencia de plántulas y por tanto, las plántulas deben desarrollar suficiente tejido para almacenamiento y economía del agua durante etapas tempranas de crecimiento. La rápida esclerificación de espinas, presencia de traqueidas de banda ancha, estomas escasos, tallo globoso y desarrollo temprano de raíces laterales abundantes, en plántulas de *S. queretaroensis*, probablemente son adaptaciones para evitar la desecación, que puede ser letal en condiciones de sequía extrema.

El desarrollo y crecimiento de las raíces de plántulas son necesarias para su establecimiento y posteriormente, con el mayor desarrollo del tallo, la extensión y profundidad de dichas raíces tienen mayor importancia ya que la humedad del suelo se concentra cerca de la superficie del suelo (Jordan y Nobel, 1981; Dubrovsky y North, 2002); mientras las traqueidas de banda ancha en el xilema de hipocótilo y tallo, coadyuvarían a regular la economía del agua en ausencia de la cutícula gruesa, ya que en la fase de plántula las relaciones hídricas tienen un papel crucial para su supervivencia. En plántulas de *S. queretaroensis* la ausencia de una alta resistencia cuticular que minimice la pérdida de agua es compensada por la forma globosa del tallo durante la ontogenia temprana para maximizar el volumen de agua almacenada por unidad de área; sin embargo, la superficie reducida también limita la asimilación de CO₂ y por tanto el crecimiento, lo cual explicaría el lento proceso de madurez del aparato fotosintético. La influencia de factores tales como la actividad de la enzima PEPC, el nivel de radiación fotosintéticamente ac-

tiva y el estrés hídrico sobre la expresión del MAC en cactáceas son cuestiones que deben ser estudiadas principalmente a nivel de plántula, para entender sus patrones de establecimiento, crecimiento y eventual reproducción en esta familia de plantas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al CONACyT el financiamiento otorgado a T.T. (33064-V) para esta investigación y la beca otorgada a S.L.-C. (Nº. 89367), así como a Héctor Hernández por el trabajo de cuarto oscuro.

REFERENCIAS

- Adams P, Nelson DE, Yamada S, Chmara W, Jensen RG, Bohnert HJ, Griffiths H (1998) Tansley review Nº97: Growth and development of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae). *New Phytol.* 138: 171-190.
- Altesor A, Ezcurra E, Silva C (1992) Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Ecol.* 13: 777-785.
- Barthlott W, Voit G (1979) Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: Ein raster-elektronenmikroskopischer Überblick. *Pl. Syst. Evol.* 132: 205-229.
- Berlyn GP, Miksche JP (1976) *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State University Press. EEUU. 323 pp.
- Boke NH (1959) Endomorphic and ectomorphic characters in *Pelecyphora* and *Encephalocarpus*. *Amer. J. Bot.* 46: 197-209.
- Buxbaum F (1953) *Morphology of Cacti*. Abbey Garden Press. EEUU. 87 pp.
- Charlton WA (1991) Lateral root initiation. En Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U (Eds) *Plant roots-The hidden half*. Marcel Dekker. EEUU. pp. 103-128.
- Cushman JC, Borland AM (2002) Induction of crassulacean acid metabolism by water limitation. *Plant Cell Environ.* 25: 295-310.
- Darling MS (1989) Epidermis and hypodermis of the saguaro cactus (*Cereus giganteus*): anatomy and spectral properties. *Amer. J. Bot.* 76: 1698-1706.
- Despain DG (1974) The survival of saguaro (*Carnegiea gigantea*) seedlings on soils of differing albedo and cover. *J. Arizona Acad. Sci.* 9: 102-107.
- Despain DG, Bliss LC, Boyer JC (1970) Carbon dioxide exchange in saguaro seedlings. *Ecol. 51*: 912-14.
- Dubrovsky JG (1996) Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *Amer. J. Bot.* 83: 624-632.
- Dubrovsky JG (1998) Cell cycle duration in the root meristem of Sonoran Desert Cactaceae as estimated by cell-flow and rate-of-cell-production methods. *Ann. Bot.* 81: 619-624.
- Dubrovsky JG, North GB (2002) Root structure and function. En Nobel PS (Ed.) *The Cacti: Biology and uses*. University of California Press. EEUU. pp. 41-56.
- Franco AC, Nobel PS (1989) Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- Franco-Vizcaíno E, Goldstein G, Ting IP (1990) Comparative exchange of leaves and bark in three stem succulents of Baja California. *Amer. J. Bot.* 77: 1272-78.
- Freeman TP (1969) The developmental anatomy of *Opuntia basilaris*. I. Embryo, root and transition zone. *Amer. J. Bot.* 56: 1067-1074.
- Freeman TP (1970) The developmental anatomy of *Opuntia basilaris*. II. Apical meristem, leaves, areoles, glochids. *Amer. J. Bot.* 57: 616-622.
- Ganong WF (1898) Contributions to a knowledge of the morphology and ecology of the Cactaceae: II. The comparative morphology of the embryos and seedlings. *Ann. Bot.* 12: 424-451.
- Gibson AC (1990a) The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 8. Organ pipe cactus and its closest relatives. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 62: 13-24.
- Gibson AC (1990b) The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 9. *Stenocereus queretaroensis* and its closest relatives. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 62: 170-176.
- Gibson AC, Nobel PS (1986) *The cactus primer*. Harvard University Press. EEUU. 286 pp.
- Hamilton MW (1970a) Seedling development of *Opuntia bradtiana* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 57: 599-603.
- Hamilton MW (1970b) The comparative morphology of three cylindropuntias. *Amer. J. Bot.* 57: 1255-1263.
- Hartsock TL, Nobel PS (1976) Watering converts a plant CAM to daytime CO₂ uptake. *Nature* 262: 574-576.
- Jordan PW, Nobel PS (1981) Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901-906.
- Leirana-Alcocer J, Parra-Tabla V (1999) Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *J. Arid Environ.* 41: 421-428.
- Loza-Cornejo S, Terrazas T (2003) Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *J. Plant Res.* 16 (en prensa).
- Mauseth JD (1978) An investigation of the morphogenetic mechanisms which control the development of zonation in seedling shoot apical meristems. *Amer. J. Bot.* 65: 158-167.
- Mauseth JD (1979) Cytokinin-elicited formation of the pith-rib meristem and other effects of growth regulators on morphogenesis of *Echinocereus* (Cactaceae) seedling shoot apical meristems. *Amer. J. Bot.* 66: 446-451.
- Mauseth JD (1980) A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (Cactaceae). I. Shoot apical meristems at germination. *Amer. J. Bot.* 67: 173-181.
- Mauseth JD (1988) *Plant anatomy*. Benjamin/Cummings. EEUU. 560 pp.
- Mauseth JD, Plemons BJ (1995) Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *Amer. J. Bot.* 82: 1199-1205.
- Mauseth JD, Montenegro G, Walckwiak AM (1984) Studies of the holoparasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) infecting *Trichocereus chilensis* (Cactaceae). *Can. J. Bot.* 62: 847-857.
- Mauseth JD, Uozumi Y, Plemons BJ, Landrum JV (1995) Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. *J. Plant Res.* 108: 517-526.
- Mérida T, Arias I (1979) Estudios fisiocológicos en plantas de las zonas áridas y semiáridas de Venezuela III: Desarrollo de gloquideas por efecto de ácido abscísico (ABA) en plántulas de *Cereus griseus* Haw. (Cactaceae). *Acta cient. Venez.* 30: 162-166.
- Meyrán J (1956) Notas sobre plántulas de cactáceas. *Cact. Succ. Mex.* 1: 107-112.
- Nobel PS (1978) Surface temperatures of cacti: influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59: 986-996.
- Nobel PS (1994) *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press. Reino Unido. 166 pp.
- Nobel PS (2002) Physiological ecology of columnar cacti. En Fleming TH, Valiente-Banuet A (Eds) *Evolution, ecology, and conservation of the columnar cacti and their mutualists*. Arizona University Press. EEUU. 66-86.
- Nobel PS, Pimienta-Barrios E (1995) Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: Relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake and seasonal variations in sugar content. *Environ. Exp. Bot.* 35: 17-24.
- Osmond CB, Adams WW, Smith SD (1989) Crassulacean acid metabolism. En Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW (Eds) *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall. EEUU. pp. 255-275.
- Preston CE (1901) Structural studies on southwestern Cactaceae. *Bot. Gaz.* 32: 35-55.
- SAS Institute (1989) *SAS/STAT User's guide, release 6.03 edition*. SAS Institute Inc. 1028 pp.
- Terrazas T, Loza-Cornejo S (2002) Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. En Fleming TH, Valiente-Banuet A (Eds) *Evolution, ecology, and conservation of the columnar cacti and their mutualists*. Arizona University Press. EEUU. pp. 66-86.
- Terrazas T, Mauseth JD (2002) Stem anatomy and morphology. En Nobel PS (Ed) *The cacti: biology and uses*. California University Press. EEUU. pp. 47-60.
- Valiente-Banuet A, Escurra E (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana*. *J. Ecol.* 79: 961-971.
- Vega-Villasante F, Nolasco H, Montaño C, Romero-Schmidt H, Vega-Villasante E (1996) Efecto de la temperatura, acidez, iluminación, salinidad, radiación solar y humedad sobre la germinación de semillas de *Pachycereus pecten-aboriginum* "cardón barbón" (Cactaceae). *Cact. Succ. Mex.* 41: 51-61.
- Winter K, Luttge U, Winter E, Trouton JH (1978) Seasonal shift from C₃ photosynthesis to crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* growing in its natural environment. *Oecologia* 34: 225-237.