

Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas. II. Caracteres de valor taxonómico

por

Eugenia M. Flores*

(Recibido para su publicación el 30 de julio de 1976)

Abstract: Histological investigations were made of ovules and seeds of 18 species of Cactaceae representing the three tribes (or subfamilies) usually recognized. Fifteen characteristics of ovules and seeds are discussed. On the basis of these fifteen characters the three traditional tribes (Pereskieae, Cereeae and Opuntieae) may be recognized; also several subgroups may be proposed in the Cereeae. The embryo appears to offer unusual possibilities in suggesting relationships between species, especially when employed together with other histological studies. All lines of evidence point to the fact that the Opuntieae and the Pereskieae are quite natural taxa, while the Cereeae appears to be a very heterogeneous taxon.

La apreciación y la formación de los grupos taxonómicos que integran la familia Cactaceae, así como su posición, varía con el criterio de cada taxónomo. Tal divergencia se debe a causas conocidas, como diversidad de parámetros morfológicos, cantidad de formas de transición, formación de híbridos, descripción de nuevas especies, material de herbario fragmentario, anarquía de la sinonimia y carencia de registro fósil.

En general, Pereskieae, Opuntieae y Cereeae son tres tribus —sub-familias en algunos sistemas— bien establecidas. No hay subdivisión en las dos primeras, pero Cereeae, la tercera y última, es subdividida de diferente modo en cada nuevo sistema de clasificación propuesto.

La primera parte de esta investigación cubrió el estudio anatómico y morfológico de los rudimentos seminales y las semillas maduras de 18 especies de Cactaceae (Flores y Engleman, 1976); el presente estudio trata de determinar los caracteres de valor taxonómico que poseen los rudimentos seminales y semillas de esas especies representantes de las tres tribus—sub-familias— establecidas dentro de Cactaceae por Britton y Rose (1919-1928) así como las correlaciones existentes entre ellos.

* Department of Biological Sciences, University of California, Santa Barbara, California 93106, EE.UU. Dirección actual: Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica.

MATERIAL Y METODOS

Los especímenes colectados y los datos de colección son los mismos contenidos en el Cuadro 1 del primer artículo de esta serie (Flores y Engleman, 1976). Las especies colectadas son las mismas, a saber: *Pereskia saccharosa* Grisbach, *Pereskia aculeata* Miller, *Pereskiaopsis velutina* Rose, *Nopalea auberi* (Pfeiff.) Salm-Dyck, *Opuntia imbricata* (Haw.) De Candolle; *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, *Pachycereus marginatus* (D. C.) Britton & Rose, *Lemaireocereus dumortieri* (Scheidw.) Britton & Rose, *Lemaireocereus chende* Britton & Rose, *Nyctocereus serpentinus* (Lagasca & Rodríguez) Britton & Rose, *Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console, *Acanthocereus pentagonus* (L.) Britton & Rose, *Escontria chiotilla* (Weber) Rose, *Selenicereus hamatus* (Berger) Britton y Rose, *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose, *Epyphyllum strictum* (Lemaire) Britton & Rose, *Epyphyllum anguliger* (Lemaire) Don. y *Rhipsalis cassytha* Gaertner.

Se identificó los taxa según las claves de Bravo (1937), para México, cuyo lineamiento general sigue a Britton y Rose (1919-1923). Se fijó el material en Craf III (Sass, 1958) y se siguió las mismas técnicas empleadas por Flores y Engleman (1976) en la deshidratación, infiltración y tinción de rudimentos seminales y semillas maduras.

La determinación de buenos caracteres se basó en su consistencia y en su poca variabilidad fenotípica; en cada caso, los caracteres fueron fáciles de observar y factibles de medir.

El grado de complejidad y el grado de correlación con otros caracteres representaron las bases usadas en la ponderación de características seleccionadas. Se describió la variación morfológica y las relaciones entre especies mediante el uso de diagramas de dispersión. El Cuadro 1 resume los valores cuantitativos y cualitativos de los parámetros morfológicos considerados, así como las relaciones establecidas. El número que identifica la especie en el Cuadro 1, es el mismo que la representa en las gráficas posteriores. La letra en dicho cuadro que identifica los parámetros considerados o que identifica las relaciones establecidas entre ellos es la misma empleada en el texto.

RESULTADOS

El análisis de los rudimentos seminales reveló el valor taxonómico de la curvatura nucelar, la curvatura micropilar, la distancia libre del tegumento externo ventral, la condición del funículo, la presencia o ausencia de protuberancia funicular y el grado de engrosamiento del tegumento externo. En la semilla madura, se valoró el área de perisperma, la curvatura nucelar, el engrosamiento de la pared externa de la testa, el engrosamiento de la pared anticlinal de la capa tegumentaria externa, la localización del endosperma y la heterogeneidad de altura celular en la capa externa de la testa en la semilla madura.

Se cuantificó la curvatura de la nucela en el rudimento seminal (a) en época de floración, de la siguiente manera (Fig. 1): a) se trazó una línea que une los puntos de origen del tegumento interno, dorsal y ventralmente; b) se trazó la recta aa' perpendicular a esa línea; aa' representa el sentido de la nucela cerca de la cálaza; c) se trazó la línea bb' que corresponde a la dirección del tercio apical de la nucela y se ignoró una curvatura eventual en el último décimo de la nucela. La línea bb' se corta con la línea BB' en un punto y formando el ángulo theta. El valor de este ángulo representó la curvatura nucelar.

CUADRO 1

Medidas y relaciones de parámetros estructurales en rudimentos seminales y semillas de Cactaceae

Especies	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o
1. <i>P. saccharosa</i>	162	43	.16	.15	2	0	1	210	220	1.4	7.9	.26	2	3.9	0
2. <i>P. aculeata</i>	174	41	.16	.14	2	0	1	215	202	1.44	8.2	.24	1	3.65	0
3. <i>P. velutina</i>	207	25	.14	.08	1	2	0	268	260	1.52	7.61	.20	2	3.75	0
4. <i>N. auberi</i>	212	20	.13	.09	1	2	0	292	388	1.38	8.0	.18	2	4.66	0
5. <i>O. imbricata</i>	222	0	.08	.05	1	2	0	282	279	1.76	7.0	.13	2	4.12	0
6. <i>O. ficus-indica</i>	219	0	.05	.04	1	2	0	294	294	1.71	7.24	.16	2	4.66	0
7. <i>P. marginatus</i>	135	44	.20	.17	1	1	1	153	158	2.54	3.45	.008	3	5.00	1
8. <i>L. dumortieri</i>	130	50	.21	.18	1	1	1	165	162	2.52	3.50	.008	3	5.00	0
9. <i>L. chende</i>	148	36	.21	.16	0	1	1	167	160	2.46	3.62	.007	3	12.5	0
10. <i>N. serpentinus</i>	108	0	.12	.14	1	1	1	168	144	2.30	3.24	.003	3	.65*	0
11. <i>M. geometrizzans</i>	122	38	.27	.165	1	1	1	136	120	2.70	3.00	.001	3	7.66	1
12. <i>A. pentagonus</i>	156	31	.22	.145	0	1	1	192	181	2.00	5.53	.03	3	2.5**	0
13. <i>E. chiotilla</i>	162	21	.24	.15	0	1	1	180	172	2.40	4.18	.026	3	13.5	0
14. <i>S. hamatus</i>	140	45	.25	.22	0	1	1	196	201	1.72	4.66	.004	3	10.0	0
15. <i>H. undatus</i>	146	48	.24	.21	0	1	1	208	212	1.73	4.62	.004	3	10.6	0
16. <i>E. strictum</i>	118	54	.29	.25	0	1	1	148	223	2.06	5.30	.006	3	13.5	0
17. <i>E. anguliger</i>	112	57	.29	.26	0	1	1	157	220	2.14	5.20	.006	3	13.0	0
18. <i>R. cassytha</i>	132	0	.14	.20	1	0	1	132	42	3.30	2.74	0	3	17.5	0

P. saccharosa y *P. aculeata* mostraron una curvatura de 162° y 174° respectivamente. Las especies de la tribu Opuntieae presentaron mayor curvatura; la mínima correspondió a *P. velutina* con 207° y la máxima a *O. imbricata* con 222° (Cuadro 1). En la tribu Cereeae *N. serpentinus* con 108° y *E. chiotilla* con 162° representaron los extremos.

En varios casos, el eje principal de la nucela no coincidió con el canalículo micropilar. Esto se debe a la curvatura micropilar en la mayoría de los casos; sin embargo, a veces la nucela se curvó ligeramente en ese extremo.

La curvatura micropilar del rudimento seminal (b) se cuantificó así (Fig. 2): a) se trazó una línea CC' que corta la línea BB' (eje principal de la nucela) en el punto X formando el ángulo beta. El valor de este ángulo correspondió a la curvatura micropilar.

P. saccharosa y *P. aculeata* mostraron una curvatura de 43° y 41° respectivamente. Las especies de la tribu Opuntieae B. & R. presentaron menor curvatura; *P. velutina* con 25° muestra la mayor y ambas *Opuntia* con 0° la menor. Los taxa de la tribu Cereeae B. & R. exhibieron valores que oscilaron desde 0° en *N. serpentinus* y *R. cassytha* hasta 57° en *E. anguliger* (Cuadro 1).

La relación entre el largo micropilar y el largo máximo del rudimento seminal (c) alcanzó 0.29 en *E. anguliger* y *E. strictum*; esta relación representó el valor más alto mientras que *O. ficus-indica* con 0.05 mostró el menor valor.

La distancia relativa de tegumento externo libre del lado ventral se calculó midiendo esa distancia y dividiéndola entre el largo máximo del rudimento seminal para obtener la proporción (d). *E. anguliger* y *E. stricta* registraron los mayores valores relativos (0.26 y 0.25 respectivamente); *O. ficus-indica* y *O. imbricata* las menores (0.04 y 0.05).

El engrosamiento del tegumento externo (c) se describió como 0, cuando el engrosamiento del lado dorsal fue incompleto y no llegó al micrópilo; 1 representó el engrosamiento total de dicha capa en el lado ventral y su extensión hasta el micrópilo. Engrosamiento de la capa tegumentaria en los lados ventral y dorsal se ponderó con 2.

La condición del funículo (f) se representó dando valor de 2 al funículo envolvente característico de Opuntieae, valor de 1 al funículo circundante presente en muchos Cereeae y valor de 0 al funículo simple.

La protuberancia funicular, localizada cerca de la cálaza del rudimento seminal (g), se representó con 1; 0 significó ausencia de la misma (Cuadro 1).

En todas las semillas maduras la nucela aumentó su curvatura excepto en *R. cassytha*. Se cuantificó esta nueva curvatura (h) de la misma manera que en (a). La menor curvatura correspondió a *R. cassytha* con 132° ya que, como se dijo antes, mantuvo el valor pero no lo incrementó. *O. ficus-indica* con 292° representó el valor mayor.

La curvatura del embrión (i) siguió con bastante aproximación la curvatura nucelar, aunque en ciertos casos fue mayor o menor que ella. Para medir la misma se trazó una línea dd' que sigue la dirección del extremo radicular del hipocótilo (Fig. 3) y otra línea ee' que pasa paralela a los extremos de los cotiledones; dd' y ee' se intersectan en un punto Z, formando el ángulo alfa, que correspondió a la curvatura del embrión. *R. cassytha* mostró la curvatura menor (42°) y *N. auberi* la mayor (388°), ya que exhibe un amplio giro en los cotiledones.

La razón largo total del embrión/largo cotiledonar (j) presentó valores que oscilaron desde 1.4 en *P. saccharosa* hasta 3.3 en *R. cassytha*.

La razón largo total del embrión/ancho del hipocótilo (k) se calculó de la siguiente manera: a) se seleccionó las preparaciones de los embriones que mostraron el plano medio en corte longitudinal, usando como criterio el cilindro vascular y las capas de los ápices radical y apical; b) se midió el largo del hipocótilo a lo largo de la línea ff' que pasa por los meristemas apicales de radícula y epicótilo (Fig. 4); se trazó una línea ii', perpendicular al eje mayor del hipocótilo (ff') y a un tercio de la distancia entre la base de los cotiledones y la radícula. Se midió el diámetro del hipocótilo a lo largo de ii' y se dividió el largo del embrión entero entre el diámetro del hipocótilo. *P. saccharosa* mostró la relación más alta (8.2) debido a su angosto hipocótilo y *R. cassytha*, la especie de hipocótilo suculento, la más baja (2.74).

El perisperma se localizó en la región calazal de la semilla. El área aproximada de perisperma se determinó midiendo con micrómetro ocular el ancho y el largo del mismo. En perispermas de forma triangular se empleó la fórmula de la superficie del triángulo. En algunos casos se dividió el área en subáreas y se sumaron luego. El valor del área obtenida se dividió entre el área nucelar, la cual se obtuvo por un procedimiento semejante al área de perisperma. Las fotografías obtenidas también fueron útiles para precisar las áreas. La razón área de perisperma/área nucelar (l) alcanzó un máximo en *P. saccharosa* con 0.26 y un mínimo en *R. cassytha* con 0.

La posición del endosperma (m) varió en las diferentes semillas. Se representó con 1 el endosperma alrededor de la radícula. Un valor de 2 correspondió al endosperma localizado alrededor del hipocótilo y la radícula y de 3 al endosperma que circundó el hipocótilo, la radícula y parte de los cotiledones.

En la testa de las semillas maduras se hizo una proporción (n) entre el grosor de la pared externa de la capa tegumentaria engrosada y la pared anticlinal doble entre células de esa capa. En *E. strictum* se consideró la parte basal angosta de las paredes anticlinales. El extremo superior de las mismas, contiguo a la pared periclinal externa es muy grueso pero no se consideró en la medición. El valor de este parámetro en *N. serpentinus* es una aproximación. La variación en las paredes anticlinales, es amplia aunque siempre su grosor es mayor que el de la pared periclinal. En *A. pentagonus* se consideró el grosor de la pared periclinal externa que es constante y la parte basal angosta de las paredes anticlinales. La parte superior de las mismas, contigua a la pared periclinal externa es gruesa pero no se incluyó en la medición (Flores y Engleman, 1976).

La heterogeneidad de la altura celular en la capa externa de la testa se valoró como 0 cuando las paredes fueron homogéneas y se ponderó con 1 a las paredes heterogéneas.

Los parámetros morfológicos incluidos en el Cuadro 1, mostraron correlaciones entre sí, en el rudimento seminal o en la semilla madura.

La Fig. 5 muestra la relación entre la curvatura del rudimento seminal y la curvatura micropilar. La curvatura micropilar decrece conforme aumenta la curvatura nucelar. *N. serpentinus* (10), *R. cassytha* (18), cuya curvatura micropilar tiene valor de 0, no atienden a la relación. *Pereskia* spp. (1, 2) y *L. chende* (9), se encuentran próximas al centro del huso formado. La mayor parte de las especies pertenecientes a Cereaceae se localizan en la parte superior del huso. *Epiphyllum* spp (16, 17) representan la culminación de este extremo. El extremo inferior del huso lo constituyen *A. pentagonus* (12), bastante próximo al centro, *E. chiotilla* (13), *F. velutina* (3), *N. auberi* (4) y *Opuntia* spp. (5, 6).

La Fig. 6 establece la correlación existente entre la razón largo micropilar/largo máximo del rudimento y la curvatura del micrópilo. Hay una relación directa entre los dos parámetros; a mayor largo micropilar relativo, más curvatura

micropilar. *R. cassytha* (18) y *N. serpentinus* (10) responden a esta relación en menor grado. La mayoría de las especies se encuentran cerca del centro del huso. *Epiphyllum* spp. (16, 17) ocupan el extremo superior del huso. *P. velutina* (3), *N. auberi* (4), *O. ficus-indica* (5), *O. imbricata* (6), *E. chiotilla* (13), *N. serpentinus* y *R. cassytha* se localizan en la parte inferior del mismo. La curvatura micropilar de *P. saccharosa* (1) y *P. aculeata* (2) es ligeramente superior a la que les corresponde según su largo micropilar relativo.

La relación existente entre el valor distancia de tegumento externo ventral libre/largo del rudimento seminal y la curvatura micropilar puede observarse en la Fig. 7. La curvatura micropilar se eleva al aumentar la distancia libre de tegumento externo ventral/largo máximo del rudimento. *Epiphyllum* spp. (16, 17) culminan el huso y *Opuntia* spp. (5, 6) forman el extremo inferior del mismo. *R. cassytha* (18) y *N. serpentinus* (10) atienden a la relación en menor grado.

En la Fig. 8 se indica la correlación entre curvatura nucelar del rudimento y la razón distancia libre de tegumento externo en el lado ventral/largo máximo del rudimento seminal. Conforme disminuye la curvatura nucelar aumenta el índice de tegumento externo ventral libre. Todas las especies responden a esta relación. *M. geometrizzans* (11) y *N. serpentinus* (10) muestran poco tegumento externo ventral libre; la talla del mismo depende de la magnitud de la curvatura nucelar.

Las especies pertenecientes a Pereskieae se localizan hacia el centro de la recta; las de Opuntieae ocupan la parte inferior; las especies de Cereeeae ocupan parte del centro y el extremo superior de la misma.

La Fig. 9 señala la correlación existente entre curvatura del embrión y curvatura nucelar de la semilla madura. La mayoría de especies muestran una relación directa con curvaturas iguales (relación 1:1). *R. cassytha* (18) presenta una relación mayor (2.9:1); *N. auberi* (4) una menor (0.75:1). En *Epiphyllum* spp. (16, 17) es aún menor (0.6:1). Las Opuntieae muestran las mayores curvaturas en embrión y nucela; *M. geometrizzans* (11) perteneciente a Cereeeae la menor. Las Pereskieae se encuentran en el centro del huso.

La correlación existente entre la razón largo de embrión/largo cotiledonar y la curvatura del embrión se establece en la Fig. 10. Cuanto menor es la razón largo de embrión/largo de cotiledón, mayor es la curvatura del embrión. Cuando el largo cotiledonar relativo es grande el embrión es más curvo. Las Pereskieae (1, 2), que poseen cotiledones relativamente más largos, muestran una curvatura embrional mediana. Los Cereeeae constituyen la parte baja del huso; sus curvaturas embrionales son moderadas y el largo cotiledonar relativo es menor. *R. cassytha* (18) y *M. geometrizzans* (11) presentan las menores.

La Fig. 11 muestra la correlación entre los valores largo de embrión/largo de cotiledón y largo de embrión/ancho del hipocótilo. El largo cotiledonar relativo disminuye conforme aumenta el ancho hipocotilar relativo. *R. cassytha* (18) muestra unos cotiledones relativamente cortos en comparación a lo que se espera de su ancho relativo de hipocótilo.

La Fig. 12 indica la poca correlación entre las razones largo de embrión/largo de cotiledón y área de perisperma/área de nucela. A menor área relativa de perisperma, menor talla cotiledonar. Las especies de Pereskieae que poseen más perisperma y cotiledones más largos ocupan el extremo superior de la recta, seguidas de las especies de Opuntieae (3, 4, 5, 6). Las especies pertenecientes a Cereeeae ocupan la parte inferior de la recta.

En la Fig. 13 se muestra la correlación existente entre las razones largo de embrión/ancho de hipocótilo y área de perisperma/área de nucela. Un aumento del

área de perisperma corresponde a un aumento de la relación largo de embrión/ancho de hipocótilo.

En la Fig. 14 se integran las características que muestran diferencias y correlaciones en las gráficas simples, previo conocimiento de su grado de correlación. Esto permite separar mejor las especies, ya que en esta gráfica se manifiesta el efecto combinado de varios caracteres en cada eje.

En el eje de las coordenadas se conjugan las siguientes características: curvatura del micrópilo (b), curvatura del embrión (i), razón largo de embrión/largo de hipocótilo (k) y curvatura de la nucela en semilla madura (h). Los índices se combinan del siguiente modo: $(\frac{b + h}{i}) K^2$; (b), (i) y (h), factores correlacionados en menor cantidad, individualmente presentan valores muy altos. Se suma $b + h$ para reducir la variación que presentan y se divide entre (i) que también tiene un valor absoluto muy grande, para disminuir su magnitud; (k) se eleva al cuadrado, amplificando su valor numérico. Se considera que (k) es uno de los caracteres de mayor ponderación porque guarda estrecha correlación con otras características (j, b); su relación con (j) (localizada en el eje de las coordenadas en la figura 11) separa las especies en forma semejante a como lo hacen los sistemas de clasificación que se basan en morfología floral y vegetativa, lo que coincide con la evidencia embriológica. Se sacó luego el inverso de este valor para obtener una recta positiva.

En el eje de las abscisas se combinan la curvatura de la nucela en el rudimento seminal (a), las razones largo de embrión/largo cotiledonar (j), largo micropilar/largo máximo del rudimento seminal (c) y área de perisperma/área de nucela madura (l), de la siguiente manera: $[b + c + (d \times a)] j^2$. Se suman (c) y (l) porque ambas ofrecen sólo moderada correlación con otros caracteres (con (b) la primera y con (j) y (k) la segunda). Se multiplica (d) por (a) porque ofrece buena relación. La suma de $(d \times a)$, (b) y (c) se multiplica por $(j)^2$. Se aumenta la ponderación de (j) porque es estrechamente correlacionada con (k) y (l). La gráfica 10 incluye además otras características que diferencian las especies mediante indicadores radiales.

La forma y posición del funículo pueden considerarse características de valor taxonómico, aunque no ofrecen correlaciones con otros parámetros morfológicos. Separan las especies estudiadas en tres grupos: Pereskieae, con funículo muy corto; Cereae, con funículo circundante alrededor del rudimento seminal, excepto en *R. cassytha* en la cual es un poco corto y Opuntieae con su compleja cobertura funicular. La presencia de la protuberancia funicular separa Pereskieae y Cereae de Opuntieae que carece de ella. La extensión de la capa tegumentaria cerca del micrópilo se combina con la posición de la protuberancia funicular para determinar la forma de la taza del hilo en Pereskieae y Cereae separando dichas tribus de Opuntieae cuyas especies carecen de protuberancia funicular.

El análisis de la Fig. 14 nos muestra la distribución de las especies consideradas. La distancia que separa a las especies de Opuntieae (3, 4, 5, 6) de las especies de Pereskieae (1, 2) es moderada. Puede apreciarse además, que (3) está más próxima a (1) que a las restantes especies de Opuntieae; ocupa una posición intermedia, aunque más próxima a Pereskieae. Las especies correspondientes a Cereae se localizan en la parte superior de la gráfica a mucha distancia de los otros dos grupos. *N. serpentinus* (10), está desviado hacia la izquierda, separado de los otros Cereae próximos. *H. undatus* (15) y *S. hamatus* (14) aparecen muy juntos; *A. pentagonus* (12) se localiza a la derecha de los anteriores, separado de los mismos

por alguna distancia. *E. anguliger* (17) *E. strictum* (16) y *R. cassytha* (18) están estrechamente unidos. Hacia arriba, se observa a *E. chiotilla* (13), en la base del grupo formado por *L. chende* (9), *L. dumortieri* (8), *P. marginatus* (7) y *M. geometrizzans* (11); el último culmina ese grupo.

P. marginatus (7) y *L. dumortieri* (8) forman otro subgrupo. Las especies de Cereae muestran una separación en 5 grupos básicos y bastante homogéneos: a) *N. serpentinus* (10); b) *H. undatus* (15) y *S. hamatus* (14); c) *A. pentagonus* (12); d) *E. strictum* (16), *E. anguliger* (17) y *R. cassytha* (18); e) *E. chiotilla* (13), *L. chende* (9), *L. dumortieri* (8), *P. marginatus* (7) y *M. geometrizzans* (11).

DISCUSION

Las características seminales permiten separar las tres tribus —subfamilias— reconocidas por los diferentes autores. La tribu Opuntieae es bastante cercana a la tribu Pereskiaeae mientras que la tribu Cereaeae muestra mayor divergencia con una y otra y entre las subdivisiones postuladas en los diversos sistemas. La agrupación de especies en pequeños subgrupos en Cereaeae revela varias líneas de evolución independientes, cuyo número posiblemente aumentaría al incluirse las sub-tribus no consideradas en esta investigación.

Las semillas maduras de Pereskiaeae contienen abundante perisperma, embrión curvo de largos cotiledones e hipocótilo delgado y angosto. En Opuntieae se observa una moderada tendencia a reducir la talla de los cotiledones que se correlaciona con reducción de la cantidad de perisperma. Esta disminución del perisperma y del largo cotiledonar se acentúa fuertemente en los diferentes taxa de la tribu Cereaeae, en los cuales su disminución se correlaciona con un aumento en la succulencia del hipocótilo. Sin embargo, diferentes taxa muestran distintas tasas relativas de incremento y reducción de estos factores. La curvatura del embrión a partir de Pereskiaeae sigue dos tendencias; aumento de la curvatura en Opuntieae y reducción de la misma en Cereaeae. En las semillas estudiadas, las características morfológicas del embrión son las que revelan mayor valor taxonómico.

El funículo simple y corto en Pereskiaeae aumenta en longitud en los taxa de Cereaeae, alcanzando su expresión máxima en *N. serpentinus*, especie en la cual describe un círculo completo alrededor del rudimento seminal. En Opuntieae, el funículo varía su patrón de desarrollo, creciendo lateralmente para formar una estructura aliforme. El crecimiento diferencial en los lados dorsal y ventral del funículo origina la curvatura de la estructura y cambia la posición del rudimento seminal.

El endosperma, contrario a las opiniones de **Huber** (1929) y **Buxbaum** (1955) está presente en la mayoría de las especies, aunque en poca cantidad. Esta limitada cantidad de endosperma no es sólo consecuencia de paulatina digestión durante la maduración de la semilla como propone **Buxbaum** (1955), sino consecuencia también de la limitada formación inicial de endosperma.

La apreciación y el arreglo de los grupos taxonómicos que deben integrar Cactaceae varían de acuerdo con el criterio de cada taxónomo, lo que ha originado numerosos sistemas.

Los principales sistemas propuestos han sido los de **Schumann** (1903); **Britton** y **Rose** (1919-1923), **Berger** (1929), **Backeberg** (1958) y **Buxbaum** (1962). Algunos de estos sistemas como el de Schumann, comprenden pocos géneros; otros, como Britton y Rose y Backeberg, multiplican el número de taxa.

El Cuadro 2 nos muestra comparativamente los sistemas de mayor aceptación en cuanto a la posición de las especies que investigamos.

Schumann (1903), **Berger** (1929) y **Buxbaum** (1962) consideran tres subfamilias denominadas Pereskioideae, Opuntioideae y Cereoideae que corresponden a Pereskioideae, Opuntieae y Cereeae de **Backeberg** (1958) y a las tribus Pereskieae, Opuntieae y Cereeae de **Britton** y **Rose** (1919-1923). En general, hay 3 subfamilias bien establecidas. No hay división en tribus en las 2 primeras subfamilias y los géneros y especies comprendidas en éstas son casi los mismos. Por el contrario, la subfamilia Cereoideae, se subdivide de diferente manera en cada sistema de clasificación: **Schumann** (1903) y **Berger** (1929) consideran 2 tribus con 2 y 4 subtribus respectivamente; **Backeberg** (1958), 3 (16 subtribus); **Buxbaum** (1962) 8 (17 subtribus). **Britton** y **Rose** (1919-1923) admiten 8 subtribus que corresponden a las tribus en los otros sistemas. Se observa una tendencia a incrementar el número de tribus y subtribus en Cereoideae y a establecer entidades más pequeñas que permitan la agrupación de géneros en forma más homogénea.

Pereskia (Plum.) Mill. es uno de los dos géneros que constituyen la subfamilia Pereskioideae. **Berger** (1929) establece dos subgéneros para aquel taxon: *Eupereskia* K. Sch. y *Rhodocactus* Berg. Esta subdivisión es aceptada por **Backeberg** (1958), pero no por **Buxbaum** (1962) quien fusiona los dos subgéneros bajo el nombre de *Pereskia* Mill.; *P. saccharosa* Gris. y *P. aculeata* Mill. pertenecen al subgénero *Eupereskia* y son parte del género *Pereskia* Mill. de **Britton** y **Rose** (1919-1923) y **Buxbaum** (1962).

El género *Peresklopsis* B. y R. está incluido dentro de *Pereskia* Linn. en el sistema de **Schumann** (1903). **Britton** y **Rose** crean este género y lo incluyen en Opuntieae, basándose en la similitud de su morfología floral con el género *Opuntia* Mill. y en la cubierta funicular de la semilla. Rose establece la especie *P. velutina* R. que permanece hasta hoy (**Britton** y **Rose**, 1919-1923).

Nopalea Salm-Dyck y *Opuntia* Mill. constituyen dos taxa separados en los 4 primeros sistemas que analizamos, pero en **Buxbaum** (1962) *Nopalea* Salm-Dyck desaparece como género, siendo sus especies integradas dentro de *Opuntia* Mill. *Nopalea auberi* Salm-Dyck fue repotada por Pfeiffer como *O. auberi* (**Bravo**, 1937). Salm-Dyck establece el género *Nopalea* y rectifica el nombre a *Nopalea auberi* Salm-Dyck (**Britton** y **Rose**, 1919-1923). *Opuntia imbricata* (Haw.) de Candolle pertenece al subgénero *Cylindropuntia* Eng. en **Britton** y **Rose** (1919-1923) y **Backeberg** (1958); *O. ficus-indica* (L.) Mill. es parte del subgénero *Platyopuntia* en los mismos sistemas. **Buxbaum** (1962) elimina estos subgéneros y reúne todas las especies que comprenden bajo *Opuntia* Mill.

Los géneros pertenecientes a la subfamilia Cereoideae ocupan posiciones variables en estos sistemas. **Schumann** (1903) consideró en subtribu Inarmatae K. Sh. el género *Phyllocactus* Link que comprendía la mayoría de las especies de *Epiphyllum* Haw. (*E. strictum* [Lem.] B. y R. y *E. anguliger* [Lem.] Don. estuvieron dentro de ese género) y el género *Rhipsalis* Gaertn. (abarca *R. cassytha* Gaertn.) que permanece hasta hoy. La posición de estos taxa es cambiante. *Epiphyllum* Haw. pertenece a la subtribu 7 Epiphyllanae en **Britton** y **Rose** (1919-1923); a la tribu I Rhipsalidae (en parte) y a la tribu II Cereeae, subtribu I Phyllocactae (en parte) en **Berger** (1929). Esta última subtribu, comprende como especies de *Phyllocactus* Link las dos especies de *Epiphyllum* Haw. que forman parte de este estudio. **Backeberg** (1934) elimina el género *Epiphyllum* Haw. de su sistema y agrupa las especies de este taxon con las de *Phyllocactus* Link en subtribu

CUADRO 2

Comparación de diferentes sistemas de clasificación de las Cactáceas

Schumann (1903)	Britton y Rose (1923)	Berger (1929)	Backeberg (1934)	Buxbaum (1961)
Subf. PERESKIOIDEAE <i>Pereskia</i> Linn (1,2,3)	Tr. PERESKIEAE <i>Pereskia</i> Mill (1,2)	Subf. PERESKIOIDEAE <i>Peireskia</i> Plum (1,2)	Subf. PEIRESKIEAE <i>Peireskia</i> Plum (1,2)	Subf. PERESKIOIDEAE <i>Pereskia</i> Mill (1,2)
Subf. OPUNTIOIDEAE <i>Opuntia</i> Mill (5,6)	Tr. OPUNTIEAE <i>Peresklopsis</i> ByR (3)	Subf. OPUNTIOIDEAE <i>Peireskiopsis</i> (3) ByR	Subf. OPUNTIEAE <i>Peireskiopsis</i> (3) ByR	Subf. OPUNTIOIDEAE <i>Peresklopsis</i> ByR (3)
<i>Nopalea</i> Salm-Dyck (4)	<i>Nopalea</i> Salm-Dyck (4)	<i>Opuntia</i> Mill (5,6)	<i>Nopalea</i> Salm-Dyck (4)	<i>Opuntia</i> Mill (4,5,6)
	<i>Opuntia</i> (Tourn.) Mill (5,6)	<i>Nopalea</i> Salm-Dyck (4)	<i>Opuntia</i> Mill (5,6)	
Subf. CEREIOIDEAE Tr 1 Echinocactae Subt Armatae <i>Cereus</i> Mill (6,7,8,9,10,11, 12,13,14,15)	Tr. CEREEAE Subt I Cereaneae <i>Pachycereus</i> (Berg) ByR (7)	Subf. CEREIOIDEAE Tr. 1 Rhipsalideae <i>Rhipsalis</i> Gaertn (18)	Subf. CEREEAE Tr. 1 Hylocactae Subt 1 Rhipsalideae <i>Rhipsalis</i> Gaertn (18)	Subf. CEREIOIDEAE Tr. CI Leptocereae Cfa Cfb
	<i>Lemaireocereus</i> ByR (8,9)		Subt 2 Epiphyllodeae	Cfc
	<i>Nyctocereus</i> (berg) ByR (10)	Tr. II Cereae Subf 1 Phyllocactae <i>Phyllocactus</i> Link (16,17)	Subf 3 Epiphyllaeae Subf 4 Phyllocactae <i>Phyllocactus</i> Link (16,17)	Cfd

	<i>Acanthocereus</i> (Berg) ByR (12) <i>Myrtillocactus</i> Cons. (11) <i>Escontria</i> ByR (13)				Tr. CII Hylocereae Subf CIIa Nyctocereinae Linea Nyctocerei <i>Nyctocereus</i> (Berg) ByR (10) Linea Acanthocerei <i>Acanthocereus</i> (Berg) ByR (12) Linea Harrisiae Linea Heliocerei
	Subf 2 Hylocereanae	Subf. II Cereinae	Tr. II Hylocereae	Subf. CIIb Hylocereinae	
	<i>Hylocereus</i> (Berg) ByR (15) <i>Selenicereus</i> (Berg) ByR (14)	<i>Cereus</i> Mill Sec 1 Hylocerei Subg <i>Selenicereus</i> Berg (14) Subg <i>Hylocereus</i> Berg (15)	<i>Selenicereus</i> Berg (14) <i>Hylocereus</i> Berg (15)	<i>Selenicereus</i> (Berg) ByR (14) <i>Hylocereus</i> (Berg) ByR (15)	
	Subt 3 Echinocereanae Subt 4 Echinocactanae Subt 5 Cactanae Subt 6 Coryphantanae Subt 7 Epiphyllianae			Subt CIIc Epiphyllinae	
Subt Inarmatae <i>Phyllocactus</i> Link (16,17)	<i>Epiphyllum</i> Haw. (16,17)			<i>Epiphyllum</i> Haw. (16,17)	
	Subt 8 Rhipsalidanae	Sec 2 Eucerei 1º Grupo Pfeifferae 2º Grupo Leptocerei Subg	Tr. III Cereae Subt 1 Pfeifferae Subt 2 Corrycerei Subt 3 Eriocerei	Subt CIIe Rhipsalinae Linea Pfeifferae Linea Schlumbergerae Linea Rhipsales <i>Rhipsalis</i> Gaertn. (18)	

Rhipsalis Gaertn

Rhipsalis Gaertn

	<i>Acanthocereus</i>		
	Eng		
(12)		Subt 4 Gymnocerei	
3º Grupo		Subt 5 Loxanthocerei	
	Nyctocerei		
Subg		Subt 6 Trichocerei	Tr. CIII Pachycereae
	<i>Nyctocereus</i>	Subt 7	Subt CIIIa Pterocereinae
	Berg	Austro-	<i>Escontria</i> ByR
(10)		echinocactaeae	(13)
4º Grupo		Subt 8 Leptocerei	
	Trichocerei	<i>Acanthocereus</i>	
5º Grupo		Berg	
	Gymnocerei	(12)	Subt CIIIb Pachycereinae
6º Grupo		Subt 9 Pachycerei	<i>Helibravoa</i> Bckbeg
	Pachycerei	<i>Pachycereus</i>	(9)
Subg		Berger	
	<i>Lemaireocereus</i>	(7)	
	ByR	<i>Lemaireocereus</i>	
(8,9)		ByR	Subt CIIIc Stenocereinae
Subg <i>Pachycereus</i>		(8,9)	<i>Stenocereus</i> Ricco
	Berg	<i>Escontria</i> B y R	(7,8)
(7)		(13)	Subt CIII d Cephalocereinae
Subg <i>Escontria</i>		Subt 10 Nyctocerei	Subt CIIIe Myrtillocactinae
	ByR	<i>Nyctocereus</i>	<i>Myrtillocactus</i> Cons
(13)		Berg	(11)
		(10)	Tribu CIV Cereae
			CIVa
			CIVb
			CIVc
			Tribu V Trichocereae
			Subt CVa Trichocereinae
			Subt CVb Borzicactinae
			Subt CVc Rebutinae

Tr. 2 Mamillariae

	Subt 11 Hellocerei	Tribu CVI Notocactae
		CVIa
		CVIb
		CVIc
		CVID
		CVIe
		CVIf
Subt III		
Echinocactae		
Subsub 1	Subt 12 Echinocerei	Tribu CVII Echinocereae
Echinocactaeinae	Subt 13 Leocerei	A.
a) Grupo	Subt 14 Cephalocerei	B.
Trichocerei	<i>Myrtillocactus</i>	C.
b) Grupo	Cons.	
Gymnocerei	(11)	
c) Grupo	Subt 15 Boreo-	
Pachycerei	Echinocactae	
Subsub 2		
Melocactaeinae		
Subt IV Mamillariae	Subt 16 Mamillariae	Tribu CVIII Echinocactae
		Subt CVIIIa Echinocactinae
		Subt CVIIIb Thelocactinae
		Linea Thelocacti
		Linea Strombocacti
		Subt CVIIIc Ferocactinae
		Linea Ferocacti
		Linea Neobesseyae
		Subt CVIIId Corypanthinae

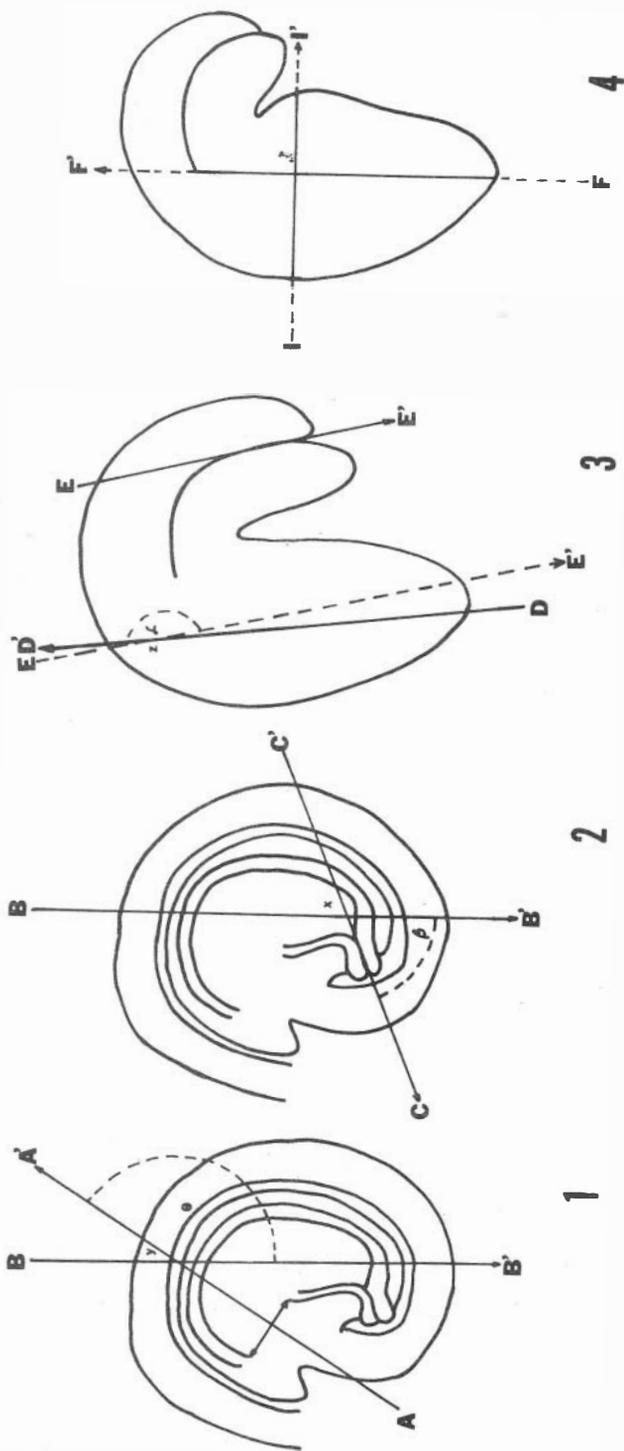
4 Phyllocactaeae, tribu I Hylocactaeae. **Buxbaum** (1962) sustituye el nombre de *Phyllocactus* Link por *Epiphyllum* Haw.; este género abarca lo mismo que el anterior. La posición de *Epiphyllum* Haw. dentro de este sistema es la siguiente: Subtribu CIIc, Epiphyllinae, en tribu CII, Hylocereae. *Rhipsalis* Gaertn. está contenido dentro de subtribu 8 Rhipsalidae en **Britton** y **Rose** (1919-1923); en tribu I, Rhipsalidae de **Berger** (1929); en tribu I, Hylocactaeae, subtribu I Rhipsalidae, de **Backeberg** (1958) y tribu CII, Hylocereae, subtribu CIIe, Rhipsalinae, línea Rhipsales de **Buxbaum** (1962).

En **Schumann** (1903) no existen los géneros *Nyctocereus* B. & R., *Acanthocereus* B. & R., *Selenicereus* B. & R., *Myrtillocactus* Cons., *Escontria* R., *Lemaireocereus* B. & R., *Pachycereus* B. & R., *Hylocereus* B. & R., aunque posiblemente, la subtribu Armatae los abarque todos como especies de *Cereus* Mill. **Britton** y **Rose** (1919-1923) colocan estos géneros en subtribu I Cereanae; las especies de estos géneros, parte integrante del presente estudio, fueron establecidas con anterioridad, en su mayoría por esos autores. **Backeberg** (1958) crea el género *Heliabrava* e incluye *Lemaireocereus chende* en este nuevo género.

Berger (1929) acomoda estos géneros y especies respectivas en subtribu II Cereinae como subgéneros de *Cereus* Mill. separándolos en varias secciones a saber: sección 1 Hylocerei (*Selenicereus* Berg. a *Hylocereus* Berg); sección 2 Eucerei (*Acanthocereus* Eng., *Nyctocereus* Berg., *Myrtillocactus* Cons., *Lemaireocereus* B. & R., *Pachycereus* Berg. y *Escontria* B. & R.). La sección 2 Eucerei se subdivide a su vez en 6 grupos en los que están distribuidos estos géneros.

Backeberg (1958) distribuye estos géneros de la manera siguiente: tribu II Hylocereae, abarca los géneros *Selenicereus* Berg. e *Hylocereus* Berg.; tribu III Cereae Berg.; en subtribu 8, Leptocerei comprende *Acanthocereus* Eng.; en subtribu 9, Pachycerei reúne *Pachycereus* Berg., *Lemaireocereus* B. & R., *Escontria* R. & R.; en subtribu 10 Nyctocerei, coloca *Nyctocereus* Berg. y en subtribu 14, Cephalocerei **Backebg.** el género *Myrtillocactus* Cons. La evidente tendencia a separar cada vez más estos géneros alcanza su máxima expresión en la clasificación de **Buxbaum** (1962), quien los reporta así: *Nyctocereus* (Berg.) B. & R. y *Acanthocereus* (Berg.)

- Fig. 1. Esquema de la medición de curvatura nucelar en el rudimento. AA', sentido de la base de la nucela; BB', eje principal de la nucela; BB'', eje principal de la nucela; y, punto de intersección de AA' y BB''; theta, ángulo de la curvatura.
- Fig. 2. Esquema de la curvatura micropilar. BB', eje principal de la nucela; CC', eje del micrópilo; beta ángulo de la curvatura micropilar.
- Fig. 3. Esquema de la medición de la curvatura en el embrión. DD', eje del extremo radicular del embrión; EE', eje de la dirección de los extremos de los cotiledones; EE'', desplazamiento de EE' para cortar DD'; z, punto de intersección de DD' y EE''; alfa, ángulo de la curvatura del embrión.
- Fig. 4. Esquema de la medición del ancho hipocotilar. FF', eje del hipocótilo; III' ancho del hipocótilo en un tercio de su largo; H, punto de intersección.



B. & R. forman parte de la tribu CII, Hylocereae, subtribu CIIa, Nyctocereinae; el primero pertenece a la línea Nyctocerei y el segundo a la línea Acanthocerei. *Selenicereus* (Berg.) B. & R. e *Hylocereus* (Berg.) B. & R. pertenecen a la subtribu CIIb, Hylocereinae, de la tribu antes citada. La tribu CIII, Pachycereae acomoda los géneros restantes a saber: *Escontria* B. & R. en subtribu CIIIa, Pterocereinae; *Heliabrava* Backebg. y *Pachycereus* Berg. (incluye *Lemaireocereus* en parte) en subtribu CIIIb, Pachycereinae; *Stenocereus* (Berg.) Ricco (comprende *Lemaireocereus* en parte) en subtribu CIIIc, Stenocereinae y *Myrtillocactus* Cons. en Subt. CIIIe, Myrtillocactinae.

El género *Lemaireocereus* B. & R. es eliminado como tal en este sistema, incluyéndose en el género *Stenocereus* Ricco parte de sus especies y en género *Pachycereus* (Berg.) B. & R. el resto de las mismas. *Pachycereus marginatus* (D.C.) B. & R. y *Lemaireocereus dumortieri* (Scheid.) B. & R. están agrupados bajo *Stenocereus* Ricco en esta clasificación.

Este grupo de géneros agrupados por **Britton y Rose** (1919-1923) en subtribu Cereanae parece ser el más heterogéneo y el que sufre cambios mayores en las diferentes clasificaciones, alcanzando la mayor separación entre ellas en este último sistema.

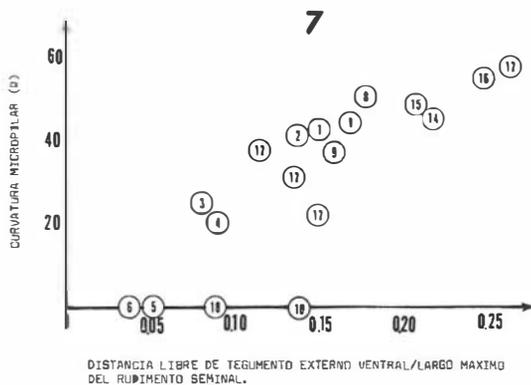
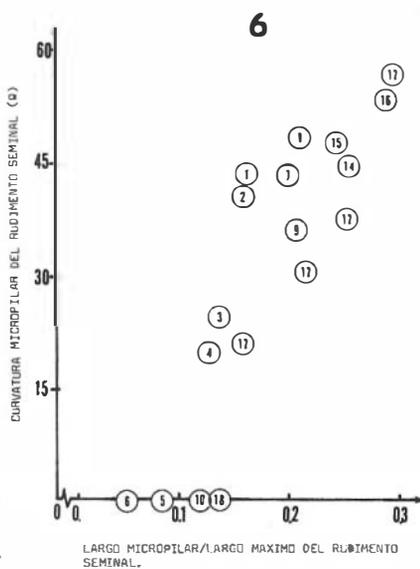
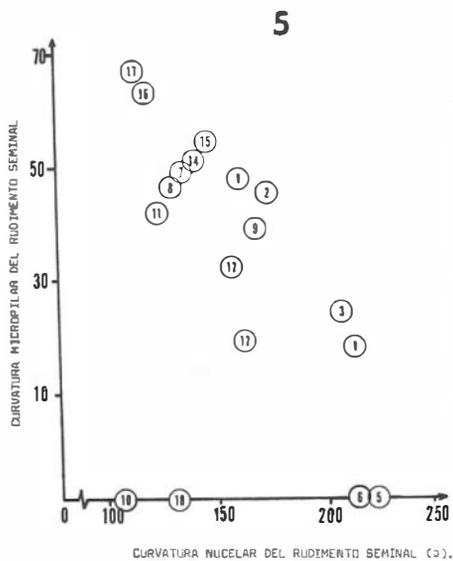
De los sistemas de clasificación considerados, **Buxbaum** (1962) es el que más se ajusta a los resultados obtenidos. Su clasificación es muy satisfactoria excepto en los siguientes aspectos: a) fusiona *Nopalea* y *Opuntia* en un sólo género y a nuestro entender son dos géneros independientes; b) considera *Acanthocereus* y *Nyctocereus* muy relacionados y creemos que están más distantes de lo que indica su sistema. La inclusión de *Pachycereus marginatus* y *Lemaireocereus dumortieri* en el género *Stenocereus* parece un acierto, lo mismo que la agrupación de *L. chende* en el género *Heliabrava*.

RESUMEN

Se presenta una investigación histológica de los rudimentos seminales y semillas de 18 especies de Cactaceae; estas especies representan las tres tribus (o subfamilias) usualmente reconocidas. Se considera quince características de los rudimentos seminales y las semillas maduras. Basándose en esas quince características, se reconoce las tres tribus tradicionales (Pereskieae, Cereae y Opuntieae); se propone varios subgrupos dentro de la tribu Cereae.

El embrión ofrece excelentes posibilidades para sugerir relaciones entre especies, especialmente cuando sus características se emplean junto con otras características histológicas de la semilla. Toda evidencia apunta hacia el hecho de que las tribus Pereskieae y Opuntieae son taxa bastante naturales, mientras que la tribu Cereae parece ser un taxon bastante heterogéneo.

-
- Fig. 5. Relación de la curvatura nucelar del rudimento seminal y la curvatura micropilar del rudimento seminal.
- Fig. 6. Relación largo micropilar/largo máximo del rudimento vs. curvatura micropilar del rudimento.
- Fig. 7. Relación entre la distancia libre de tegumento externo ventral/largo máximo del rudimento y curvatura micropilar.



REFERNCIAS

Backeberg, C.

1958. *Die Cactaceae. I. Einleitung un Beschreibung der Pereskioideae und Opuntioideae.* Jena. Gustav Fisher Verlag.

Berger, A.

1929. *Kakteen.* Stuggart.

Britton, N., & J. N. Rose

1919-1923. *The Cactaceae.* Carnegie Inst. Washington. Publ. No. 48 (reimpreso en 1963 por Dover Publications, Inc. New York). 4 Vols.

Bravo, H.

1937. *Las Cactáceas de México.* Universidad Nacional Autónoma de México. Imprenta Universitaria, México.

Buxbaum, F.

1955. *Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds.* Pasadena, California, Abbey Garden Press.

Buxbaum, F.

1962. Das phylogenetische System der Cactaceae, p. 106. *In* F. Krainz, *et al. Die Kakteen,* Lieferung 21. Stuttgart, Austria.

Flores, Eugenia M. y E. M. Engleman

1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de Cactaceae I. Desarrollo y estructura. *Rev. Biol. Trop.*, 24.

Huber, J. A.

1929. Blüten und Samenentwicklung der Kakteen un ihre Bedeutung fur deren systematische Stellung. *Monatschr. Deutsch. Kakt. Ges.*, 1: 175-190.

Sass, J. E.

1958. *Botanical microtechnique.* The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.

Schumann, K.

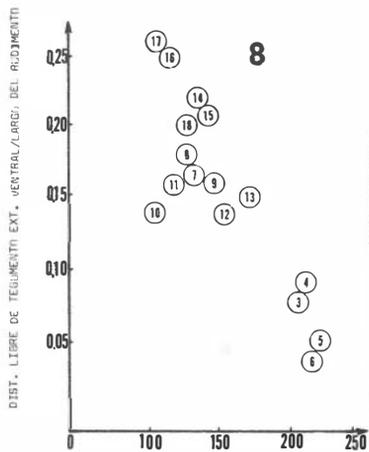
1903. *Keys of the monograph of Cactaceae.* Newdamm.

Fig. 8. Relación entre la curvatura nucelar del rudimento y la distancia libre de tegumento externo ventral/largo del rudimento.

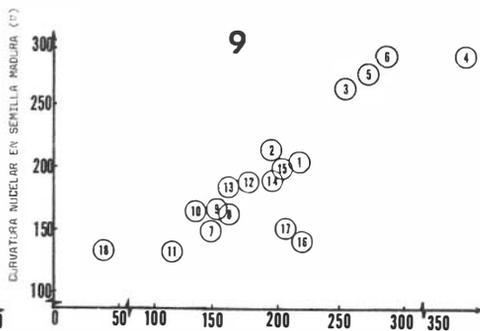
Fig. 9. Relación entre curvatura del embrión y curvatura de la nucela en semilla madura.

Fig. 10. Relación entre largo de embrión/largo cotiledonar y curvatura del embrión.

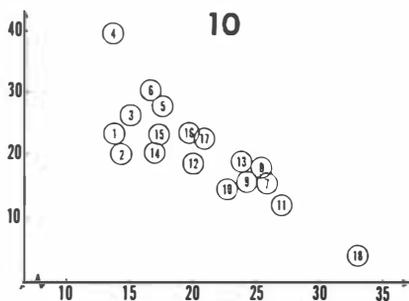
Fig. 11. Relación entre largo de embrión/ancho del hipocótilo y largo de embrión/largo cotiledonar.



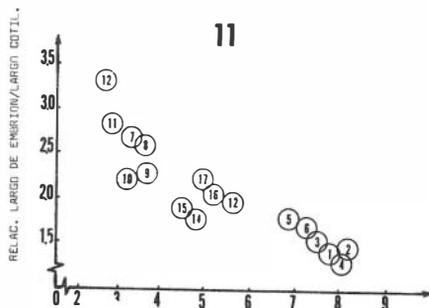
CURVATURA NUCLEAR DEL RUDIMENTO (°)



CURVATURA DEL EMBRION (°)



RELAC. LARGO DE EMBRION/LARGO COTILEDONAR



RELAC. LARGO DE EMBRION/ANCHO DEL HIPOCOTILO

Fig. 12. Correlación entre relación largo de embrión/largo cotiledonar y relación área de perisperma/área de nucela madura.

Fig. 13. Relación entre largo de embrión/ancho de hipocótilo y área de perisperma/área nucelar.

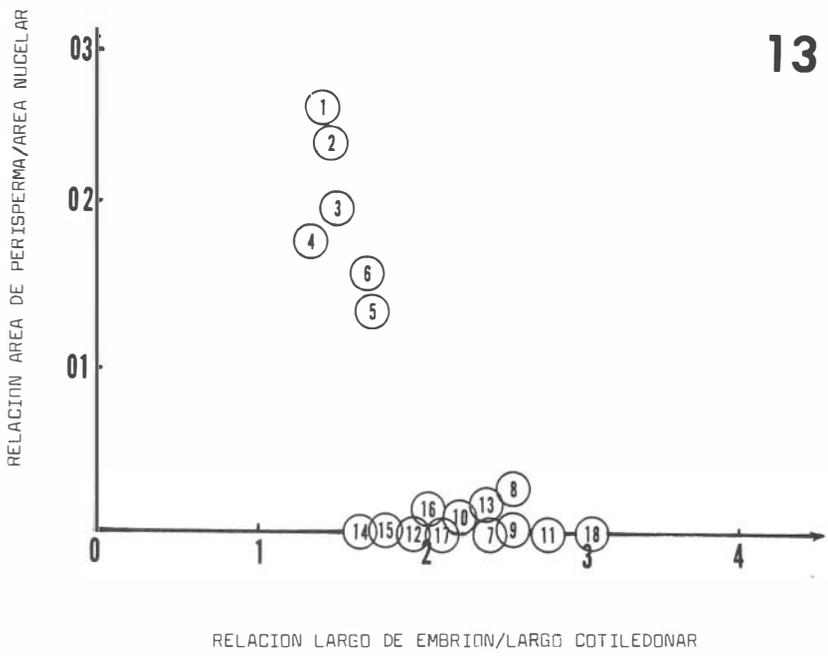
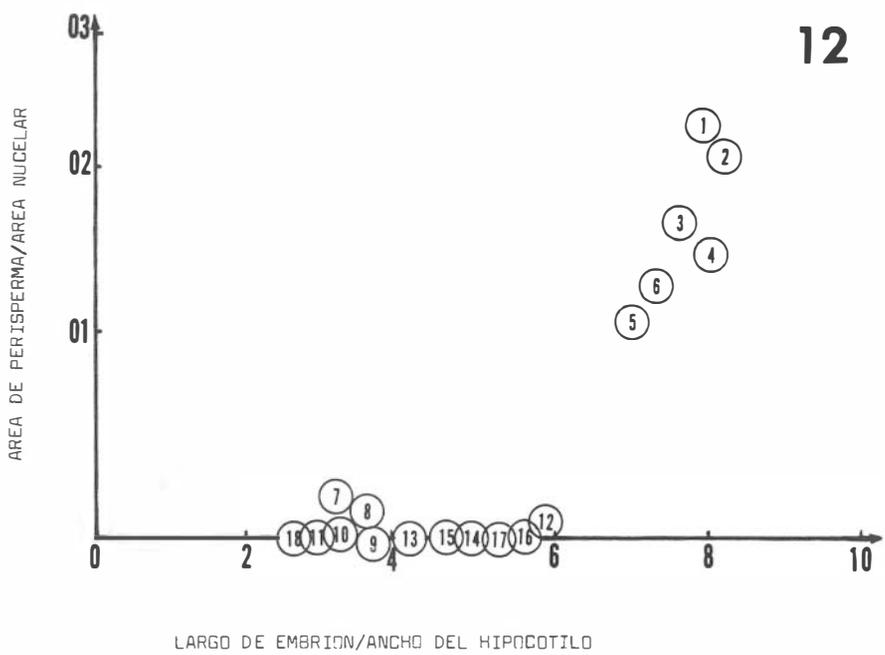


Fig. 14. Segregación de grupos dentro de la familia Cactaceae.

1. *Pereskia saccharosa*
2. *Pereskia aculeata*
3. *Pereskiaopsis velutina*
4. *Nopalea auberi*
5. *Opuntia imbricata*
6. *Opuntia ficus-indica*
7. *Pachycereus marginatus*
8. *Lemaireocereus dumortieri*
9. *Lemaireocereus chende*
10. *Nyctocereus serpentinus*
11. *Myrtillocactus geometrizans*
12. *Acanthocereus pentagonus*
13. *Escontria chiotilla*
14. *Selenicereus hamatus*
15. *Hylocereus undatus*
16. *Epiphyllum strictum*
17. *Epiphyllum anguliger*
18. *Rhipsalis cassytha*

