



UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
CIENCIAS BIOLÓGICAS

APORTES DE LA ANATOMÍA COMPARADA
A LA RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS TAXONÓMICOS
A DOS REPRESENTANTES DE *TRICHOCEREUS* (CACTACEAE)
DE FAMATINA, LA RIOJA.

Tesinista: FERNÁNDEZ, GIMENA NIEVES Firma: _____

Directora: DELBÓN, NATALIA Firma: _____

Co-directora: STIEFKENS, LAURA Firma: _____

CÁTEDRA DE MORFOLOGÍA VEGETAL
ESCUELA DE BIOLOGÍA
INSTITUTO MULTIDISCIPLINARIO DE BIOLOGÍA VEGETAL
FAULTAD DE CIENCIAS EXACTAS FÍSICAS Y NATURALES

CÓRDOBA, ARGENTINA,

AÑO 2017.

APORTES DE LA ANATOMÍA COMPARADA A LA RESOLUCIÓN DE
PROBLEMAS TAXONÓMICOS A DOS REPRESENTANTES DE *TRICHOCEREUS*
(CACTACEAE) DE FAMATINA, LA RIOJA.



Tribunal Examinador:

Nombre:.....

Firma:

Nombre:.....

Firma:

Nombre:.....

Firma:

Calificación:

Fecha:

A la memoria de mi Abuelo

ÍNDICE

ÍNDICE	4
RESUMEN	5
Palabras clave	6
INTRODUCCIÓN	7
Descripciones generales de los taxones	13
<i>Trichocereus candicans</i> (Gillies) Britton et Rose	13
<i>Trichocereus pseudocandicans</i> (Back.) ex Kiesling	14
OBJETIVOS	16
Objetivos generales	16
Objetivos específicos	16
MATERIALES Y MÉTODOS	17
RESULTADOS	20
Análisis Cuantitativos	28
FIGURAS	32
DISCUSIÓN	39
CONCLUSIONES	44
Consideraciones finales	45
BIBLIOGRAFÍA	46
AGRADECIMIENTOS	52

RESUMEN

La Rioja posee varios sistemas de sierras y montañas, entre las que se destacan las Sierras de Famatina por su pico de más de 6000 msnm. En este ambiente árido la familia Cactaceae se encuentra bien representada y en particular el género *Trichocereus*; aquí *T. candicans* y *T. pseudocandicans* conviven, siendo el último un endemismo restringido de esta zona. Históricamente la identidad de estos taxones se encuentra en discusión, dependiendo de los autores se los considera dos especies diferentes o dos subespecies de *T. candicans* (subsp. *candicans* y subsp. *pseudocandicans*). Se ha planteado también que *T. pseudocandicans* podría ser un híbrido de reciente formación entre *T. candicans* y quizás *T. vatteri* o *T. strigosus*. Frente a este panorama complejo, se planteó el estudio interdisciplinario de estas entidades con el objetivo de dilucidar su identidad taxonómica.

En el presente trabajo se realiza una comparación morfoanatómica de sus órganos reproductivos con el fin de aportar datos confiables que ayuden a su delimitación. Para ello se realizaron preparados permanentes y temporarios de las flores y los frutos en diferentes estadios de desarrollo, mediante el uso de técnicas histológicas clásicas.

Los resultados de nuestro estudio indican que *T. candicans* y *T. pseudocandicans* son anatómica y morfológicamente similares. Se observaron abundantes conductos secretores esquizógenos en escamas florales, tépalos, ovario y estilo. Además, se encontraron numerosos cristales, de los tipos piramidales, conglomerados y drusas en la gran mayoría de los órganos analizados. Los taxones se diferencian mayormente en las características medidas para el estilo, pudiéndose deber a que las flores de *T. candicans* son un tanto mayores que las de *T. pseudocandicans*.

Por último, 10 de las 43 variables analizadas fueron significativamente diferentes entre las especies; es decir, no obtuvimos pruebas suficientes para considerar que sean dos entidades completamente diferenciadas.

Palabras clave: *Trichocereus candicans* – *Trichocereus pseudocandicans* –
Cactaceae – *Trichocereus* – flor – fruto – morfoanatomía – taxonomía.

INTRODUCCIÓN

La Provincia de La Rioja posee varios sistemas de sierras y montañas entre las que se destacan las Sierras de Famatina, cuyo pico más elevado es el Cerro Gral. Belgrano, más conocido por el “Nevado de Famatina” con 6097 msnm. Este cordón montañoso se encuentra incluido en los dominios fitogeográficos más áridos y con mayor amplitud térmica de Argentina: el Dominio Chaqueño y el Dominio Andino-Patagónico, representados aquí por las Provincias del Monte en valles y bolsones, la Provincia de la Prepuna en las sierras de poca altitud y las provincias Puneña y Altoandina en las zonas más elevadas (Aceñolaza, 1996; Biurrún *et al.*, 2012; Barboza *et al.*, 2016).

Famatina presenta un clima seco y cálido, con gran amplitud térmica, tanto diaria como anual, alta radiación solar y suelos empobrecidos (Cabrera, 1971; Lopez de Casenave, 2001). La vegetación asociada a este tipo de ambientes desérticos o semidesérticos es denominada xerófita. Las especies que viven en estos ambientes, sobreviven a las condiciones adversas gracias a una serie de características estructurales, anatómicas y fisiológicas muy especializadas (Fahn & Cutler, 1992; Dickison, 2000).

Cactaceae se encuentra bien representada en estos ambientes, ya que soporta favorablemente las inclemencias climáticas y los hábitats extremos. Esto es posible gracias a que desarrollaron múltiples adaptaciones morfofisiológicas, como la reducción de las hojas y el desarrollo de espinas, la reducción de la superficie transpiratoria, la presencia de tallos suculentos y acanalados para la contracción o expansión según el agua disponible, el engrosamiento de la cutícula, la presencia de ceras, la disminución y disposición hundida de los estomas, las raíces extensas y extremadamente ramificadas con alta capacidad de absorción, el metabolismo ácido de las crasuláceas el cual minimiza la pérdida de agua por parte de la planta, entre otras (Gibson & Nobel, 1986; Anderson, 2001; Mazzola *et al.*, 2013).

La familia es nativa del continente americano y nuclea a ca. 1600 especies distribuidas desde Canadá hasta la Patagonia, donde México es el mayor centro de diversificación (Bravo-Hollis & Scheinvar, 1999; Becerra, 2000; Mandujano *et al.*, 2002; Hunt *et al.*, 2006). Sus representantes suelen ser plantas longevas y se presentan en una variedad de formas desde simples a ramificadas, de globosas a columnares y algunas son exclusivamente subterráneas (Anderson, 2001). Sus flores son grandes, con numerosas piezas y se encuentran solitarias en los tallos, por lo general son muy llamativas gracias a sus pigmentos iridiscentes y usualmente son hermafroditas (Kiesling, 1978; Anderson, 2001). La polinización es realizada en general por abejas, aunque también por otros insectos y murciélagos. Poseen frutos simples, ya que derivan de una sola flor con gineceo gamocarpelar y complejos, ya que las flores son de ovario ínfero, por lo que la pared de dichos frutos está formada por, además del ovario, por el tejido de origen axial caulinar al cual llamaremos pericarpelo o hipanto donde está embebido el ovario (Cerén-López *et al.*, 2015). Los frutos suelen ser globosos, carnosos y pueden estar recubiertos por espinas o pelos. Las semillas están protegidas por dos tegumentos, son de color castaño claro o amarillento hasta oscuro o negro (Kiesling, 1978; Kiesling & Ferrari, 2009). Por su parte, tanto los órganos vegetativos como reproductivos se caracterizan por la presencia de betalaínas y de un gran número de alcaloides, la presencia de células idioblásticas, estructuras secretoras, drusas y agregados de cristales de oxalato de calcio, entre otras (Anderson, 2001; Esquivel, 2004).

Dentro de Cactaceae, *Trichocereus* (Berg.) Riccob. (Tribu Trichocereae - Subtribu Trichocereinae) cobra importancia por ser exclusivamente Sudamericano. Incluye aproximadamente 45 especies distribuidas en ambientes xéricos de la cordillera de Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina (Brako & Zarucchi, 1993; Navarro, 1996; Hoffmann & Walter, 2004, Kiesling *et al.*, 2008); en nuestro país habita en el noroeste y centro, hasta La Pampa y el sudoeste de Buenos Aires (Kiesling *et al.*, 2008).

Según Kiesling (1978), el género representaría el taxón más basal dentro de su tribu, debido a caracteres tales como flores grandes, actinomorfas, acampanadas

y con muchas piezas, el receptáculo del ovario grueso, las axilas de las escamas florales con cerdas o lana, los frutos pilosos, tallos postrados o prismáticos, presencia de numerosas costillas y numerosas espinas de disposición indefinida. El sistema de cruzamiento más común observado es la xenogamia y se asocia la polinización con animales tales como polillas, abejas, avispas, aves y mamíferos (Badano & Schlumpberger, 2001). En cuanto al uso de distintas especies de *Trichocereus*, se destaca la utilización de la madera para carpintería y ebanistería. Muchas especies también son usadas como forraje y los frutos son comestibles, ya que suelen ser dulces (Kiesling, 1978).

Actualmente, el género comprende 58 taxones (38 especies, 10 subespecies, 8 variedades y 2 formas) (Albesiano, 2015). Pero su delimitación, así como también la de sus grupos hermanos, ha estado históricamente en discusión y ha sido modificada numerosas veces (Albesiano & Terrazas, 2012). Algunos autores incluyen a *Trichocereus*, junto a otros grupos, dentro del género *Echinopsis* Zucc. (ej. Friedrich, 1974; Hunt & Taylor, 1990; Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006; Schlumpberger & Renner, 2012); mientras que, por el contrario, otros lo reconocen como un género diferente (ej. Kiesling, 1978; Gibson & Nobel, 1986; Albesiano & Terrazas, 2012; Hunt, 2013, Albesiano, 2015), criterio adoptado en el presente trabajo.

Dentro de este conflictivo género, existen dos representantes de los cuales se discute su identidad taxonómica, *Trichocereus candicans* (Gillies) Britton et Rose y *T. pseudocandicans* (Back.) ex Kiesling. Kiesling (1978) las considera como especies diferentes y propone que *T. pseudocandicans* podría ser un híbrido de reciente formación, derivado de *T. candicans*, no estabilizado genéticamente. Contradiendo lo antes dicho, Hunt y colaboradores (2006) proponen que *T. pseudocandicans* es sinónimo de *T. candicans*; en tanto que Schlumpberger y Renner (2012) en su filogenia molecular incluyen solamente ejemplares de *T. candicans* (*Echinopsis candicans* (Gillies ex Salm-Dyck) D.R.Hunt), sin referirse al otro taxón. Recientemente, Albesiano (2015) en su tesis doctoral concluye que, si bien las entidades son similares, las diferencias exomorfológicas entre ellas son

suficientes para considerar a *T. pseudocandicans* como una subespecie de *T. candicans*.

Ambos taxones comparten numerosas características exomorfológicas, entre las que se destacan la forma de crecimiento en matas de hasta 3 metros de diámetro, tallos cilíndricos, ascendentes, ramificados en la base y areolas con abundante tomento blanco. Flores grandes de ovario ínfero, escamas externas carnosas con pelos largos y abundantes en sus axilas, tépalos en tres ciclos diferentes, estilo con estigma lobulado y anteras en dos ciclos. Frutos globosos, carnosos, dehiscentes por una rajadura longitudinal, con numerosas semillas negras (Kiesling, 1978).

Por su parte, las entidades presentan ciertas características que no comparten entre sí, las cuales hacen posible su diferenciación. A continuación se mencionan las más relevantes:

- forma de las espinas: subuladas en *T. candicans* y aciculares en *T. pseudocandicans* (Kiesling, 1978);

- cantidad de costillas: entre 9 y 11 en *T. candicans* y entre 11 y 13 en *T. pseudocandicans*. Cabe destacar que según Kiesling el número de costillas puede variar, ya que aumenta la cantidad de costillas en suelos ricos y disminuye en suelos pobres (Albesiano, 2015);

- color de las piezas interiores de la corola: blanco nívoo en *T. candicans* y de amarillento a anaranjado hasta rojizo en *T. pseudocandicans* (Kiesling, 1978);

- tiempo de apertura floral: las flores de *T. candicans* duran sólo una noche, en cambio las de *T. pseudocandicans* permanecen abiertas dos o tres días (Albesiano, 2015);

- tamaño floral: las flores de *T. candicans* pueden medir 18-23 cm de longitud y 11-19 cm de diámetro; mientras que las de *T. pseudocandicans* son menores, alcanzan entre 15-18 cm de longitud y 11-14 cm de diámetro (Kiesling, 1978).

- otros caracteres: *T. candicans* posee flores acampanadas con aroma similar a jazmín o rosas y su fruto mantiene la flor seca adherida, en cambio, las flores de *T. pseudocandicans* son infundibuliformes, inodoras y su fruto pierde el perianto al madurar (Kiesling, 1978; Albesiano, 2015).

- distribución: *T. candicans* presenta una distribución amplia, en Mendoza, San Juan, Córdoba, La Rioja, La Pampa, Buenos Aires y San Luis; desde los cerros bajos de la precordillera y de las Sierras Pampeanas, hasta zonas llanas pedregosas o salinas. Por el contrario, *T. pseudocandicans* constituye un endemismo restringido a La Rioja, habita solamente desde el norte de Famatina hasta la cuesta de Miranda, entre el matorral bajo con grandes espacios de suelo desnudo (Kiesling, 1978; Kiesling *et al.*, 2008).

Frente a este panorama complejo, donde el problema taxonómico de muchos géneros de la familia, sobre todo de la tribu *Trichocereae* representa un gran desafío para los especialistas en la actualidad (Albesiano, 2015), donde la anatomía sistemática no ha sido muy desarrollada para Cactaceae (Gibson & Horak, 1978), y donde según la bibliografía consultada, no hay registros de estudios anatómicos de órganos reproductivos para ninguna especie de este género, es la razón por la que en el presente trabajo nos propusimos realizar una comparación cualitativa y cuantitativa a nivel morfoanatómico y morfométrico de las flores y los frutos de *T. candicans* y *T. pseudocandicans* con el objetivo de aportar caracteres confiables que ayuden a su delimitación taxonómica.

Más allá de la contribución al conocimiento básico de las entidades, pretendemos aportar información útil para, además de seguir dilucidando problemas taxonómicos, contribuir a la conservación de la familia Cactaceae, con énfasis en especies endémicas como las estudiadas aquí, como así también de las zonas áridas donde habitan y de esta manera revalorizar la biodiversidad de las mismas.

Descripciones generales de los taxones:

Trichocereus candicans (Gillies) Britton et Rose

Son plantas ascendentes, con tallos de 25-60 cm de alto y 12-16 cm de diámetro, cilíndricos, de color verde-pálido. Costillas del ápice 9, obtusas, 2-3 cm de ancho, 1 cm de alto; con areolas redondas, 5 mm de alto y 1 cm de ancho, con tomento blanco, gris-claro y oscuro; espinas centrales 4, dispuestas en cruz, 2,5-6,0 cm de largo, 1-2 mm de diámetro, subuladas, rectas o ligeramente arqueadas, amarillas con base marrón y luego gris; espinas radiales 13, de 0,7-4,5 cm de largo, 1 mm de diámetro, amarillas con base marrón. Costillas de la base 8-9, obtusas, 2,8 cm de ancho y 1,8 cm de alto, con areolas circulares, 2 mm de alto y 1 cm de ancho, con tomento gris-oscuro, 3-5 cm de distancia entre ellas; con 4 espinas centrales, 4 cm de largo y 1 mm de diámetro, subuladas, marrones; espinas radiales 11, de 1,7-3 cm de largo, subuladas, 1 mm de diámetro, amarillas.

Flores generalmente subapicales, de 18-23 cm de largo, 8-19 cm de diámetro, apenas aromáticas, con abundante pilosidad marrón-claro en el ovario y tubo floral, cada tricoma o pelo de 1 a 2 cm de longitud; ovario y tubo floral de 2,5-2,6 cm de ancho; escamas florales de 0,7 a 2 cm de largo, 4-8 mm de ancho, de color verde o verde-amarillento con ápice marrón; tépalos externos linear-lanceolados, 5-8 cm de longitud, 1 cm de ancho en la base, verdes con la base rojiza, tépalos intermedios rosados, internos blancos, espatulados, 7 cm de largo, 3 cm de ancho, mucronados; estambres superiores con filamentos de 3 cm de longitud y 1 mm de diámetro, blancos; anteras de 2,5 mm de largo, 1,5 mm de ancho, amarillas; estambres inferiores con filamentos blanco-verdosos, 8 cm de longitud, 1 mm de diámetro; cámara nectarial de 1 mm de alto, blanco-verdosa; estilo de 17 cm de longitud, 0,6 cm de diámetro, blanco-amarillento; estigma con 17-20 lóbulos, de 1,2-1,7 cm de largo y 1,5-2,0 mm de diámetro, amarillos.

Fruto pseudobaya mayormente lateral, de dehiscencia longitudinal, 7 cm de largo, 5-7 cm de diámetro; parte externa amarilla tornándose rosada, 6 mm de

espesor, cavidad ovárica rellena de funículos carnosos, blancos, de 2 cm de diámetro. Semillas de 1,5 mm de largo, 1 mm de alto y 0,7 mm de ancho; testa con células hexagonales, verrugosas, con estrías transversales (Kiesling, 1978).

Floración nocturna, entre octubre y febrero. Sus frutos maduran entre diciembre y marzo. Tanto la floración como la fructificación dependen de la disponibilidad de agua, ya que luego de épocas secas la floración se demora o incluso pueden no florecen (Albesiano, 2015).

***Trichocereus pseudocandicans* (Back.) ex Kiesling**

Son plantas ascendentes, con tallos de 60-100 cm de alto, 8-10 cm de diámetro, cilíndricos, ascendentes, de color verde-oscuro, ramificados en la base. Costillas del ápice obtusas, de un centímetro de alto; con areolas de 8 mm de alto; una espina central, acicular de 5,3 cm de largo, 1 mm de diámetro, amarilla, a veces amarillento-amarronada; espinas radiales 8, aciculares, de 1 mm de diámetro, 4 cm de largo, de igual color que la espina central. Costillas de la base 11-13, obtusas, 2-3 cm de ancho; con areolas circulares, de 1 cm de ancho, con abundante pilosidad blanca y separadas entre sí por 2 cm; espinas aciculares y subuladas, radiales 12, de 2 cm de largo y 0,5 mm de ancho, centrales 4, de 4-8 cm de longitud y 1 mm de diámetro, amarillas, rígidas y en algunos casos no se diferencian las radiales de las centrales.

Flores de 15-18 cm de largo, inodoras, corola de 11-14 cm de diámetro, ovario de 2 cm de ancho, tubo floral de 3-5 cm de diámetro, con escamas carnosas de 5 mm de largo, de cuyas axilas emergen pelos blancos o castaños. Tépalos exteriores de 3-5 cm de longitud, mayormente rojizos, tépalos intermedios e interiores de 6-8 cm de largo, de color variable: desde blanco-amarillentos, amarillo-claro hasta oscuro, rosados y hasta rojos; estambres superiores con filamentos de 2 cm de longitud, amarillo-verdosos; estambres inferiores de 7 cm de longitud, 1 mm de diámetro; estilo de 11-12 cm de longitud, 0,5 cm de diámetro; estigma con 15 lóbulos, de 1,3-1,8 cm de largo y 5 mm de diámetro, amarillos.

Pseudobaya con dehiscencia lateral, 5-6 cm de diámetro; parte externa verderosada a amarilla y cavidad ovárica con funículos blancos. Semillas negras, 1,3 mm de largo y 1 mm de ancho, testa finamente punteada y brillante (Kiesling, 1978).

Floración diurna, entre octubre y febrero. Los frutos maduran entre enero y marzo (Albesiano, 2015).

OBJETIVOS

Objetivos generales:

El objetivo general de la presente tesina fue indagar sobre la morfoanatomía de los órganos reproductivos de *Trichocereus candicans* y *Trichocereus pseudocandicans* que habitan en las sierras de Famatina, La Rioja, con el fin de aportar datos confiables que ayuden a resolver su identidad taxonómica.

Además, se pretende ampliar lo que se conoce de la historia natural de ambas especies, lo que podrá aportar en estudios futuros relacionados a la biología floral y polinización, al hábitat y su conservación, entre otros.

Objetivos específicos:

- Analizar y comparar las características exomorfológicas y anatómicas de las flores y los frutos jóvenes de diferentes poblaciones de *T. candicans* y *T. pseudocandicans*.
- Realizar un estudio morfométrico analizando diferentes variables para comparar estadísticamente a las entidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron dos taxones, *Trichocereus candicans* (Gillies) Britton et Rose y *Trichocereus pseudocandicans* (Back.) ex Kiesling, provenientes de tres poblaciones ubicadas en las Sierras de Famatina, del Departamento Famatina, Provincia de La Rioja. Fueron recolectados entre el 27 y 29 de noviembre de 2015 y los respectivos ejemplares de herbario se encuentran depositados en el Herbario de Córdoba (CORD). Se recolectaron los órganos reproductivos (flores y frutos) de 9 individuos, los cuales fueron fijados inmediatamente en FAA (formol, ácido acético y alcohol). Los datos de recolección y la ubicación se sintetizan en la tabla 1.

Tabla 1. Datos de colección y ubicación geográfica de los individuos recolectados.

Especie	Población	Coordenadas GPS (° ' ")	Altura (msnm)	Dato de recolección
<i>T. pseudocandicans</i>	1	28 51 58 8 / 67 35 44 3	1889	Las Peñas M.L. et al 593, 27/XI/2015
<i>T. pseudocandicans</i>	1	28 50 06 4 / 67 38 56 3	2150	Las Peñas M.L. et al 605, 27/XI/2015
<i>T. pseudocandicans</i>	1	28 51 00 4 / 67 36 54 4	1963	Las Peñas M.L. et al 606, 27/XI/2015
<i>T. candicans</i>	1	28 52 00 3 / 67 35 45 4	1894	Las Peñas M.L. et al 594, 27/XI/2015
<i>T. candicans</i>	1	28 51 54 7 / 67 35 37 7	1884	Las Peñas M.L. et al 603, 27/XI/2015
<i>T. candicans</i>	1	28 51 41 1 / 67 35 18 1	1884	Las Peñas M.L. et al 604, 27/XI/2015
<i>T. candicans</i>	2	28 53 15 2 / 67 32 45 8	1708	Las Peñas M.L. et al 616, 28/XI/2015
<i>T. candicans</i>	3	29 20 31 0 / 67 46 05 7	2053	Las Peñas M.L. et al 628, 29/XI/2015
<i>T. candicans</i>	3	30 20 31 0 / 67 46 05 7	2053	Las Peñas M.L. et al 631, 29/XI/2015

Se realizó un análisis exomorfológico y anatómico exhaustivo de las flores y frutos colectados. Bajo lupa, se contabilizó el número de lóbulos estigmáticos de cada estilo y los tricomas de las escamas florales.

Luego, se realizaron cortes transversales a mano alzada del tubo floral, escamas, tépalos externos e internos, estilo, ovario y frutos. Los cortes fueron teñidos con los colorantes azul astral y fucsina básica y luego montados con glicerina diluida al 50% (D' Ambrogio de Argüeso, 1986). Las observaciones se realizaron con microscopio óptico Carl Zeiss® (Primo Star) y Arcano®, lupa Carl Zeiss® (West Germany) y las fotografías digitales se tomaron con las cámaras Nikon® Coolpix S630 y Nikon® Coolpix 5200.

Por último, se confeccionaron preparados permanentes de cortes transversales de ovario, estilo, estigma y fruto joven. Las muestras se deshidrataron en una serie de alcohol etílico en graduación creciente (50º, 60º, 70º, 80º, 90º, 95º y 100º) durante una hora cada paso. Se dejó toda una noche en alcohol butílico. Posteriormente las muestras se clarificaron con dos pasos de xilol puro de una hora cada uno, se incluyeron en Paramat de la siguiente forma: primero 3:1 de xilol-Paramat (5 h), segundo 3:1 Paramat-xilol toda la noche, tercero Paramat puro I 24 h, Paramat puro II 24 h. A los ovarios y frutos jóvenes se los sometió a una serie de inclusiones en Paramat por una semana. (Zarlavsky, 2014).

Con el material incluido se realizaron cortes transversales seriados de 12 a 15 micras de espesor con micrótopo de rotación tipo Minhot, los mismos fueron adheridos a portaobjetos con agua destilada y se estiraron en una platina termostaticada a 37º. Luego se dejaron secar y se desparafinaron con xilol, se hidrataron con una serie decreciente de alcohol etílico y se tiñeron con azul astral y fucsina básica y se montaron con bálsamo de Canadá artificial (Kraus *et. al.*, 1998; Zarlavsky, 2014).

Las fotomicrografías de estos cortes se tomaron en un microscopio Olympus BX61 software Cytovision® (Leica Biosystems); y en una lupa Olympus SZX16 con una cámara Olympus DP71.

Finalmente, mediante el uso de los preparados temporarios, se llevaron a cabo análisis cuantitativos de todos los órganos florales de los 9 individuos, con 5

mediciones (réplicas) de cada órgano/corte. En ellos se realizaron conteos y mediciones con el empleo de un ocular métrico. Los órganos observados y las variables medidas fueron:

Escama y Tépallo externo: ancho y espesor de cada órgano, espesor de la epidermis e hipodermis de las caras adaxial y abaxial, número de conductos secretores y de hacecillos. En las escamas florales, las cuales fueron tomadas a la altura media del tubo floral, se contó el número de tricomas de las axilas.

Estilo y Estigma: el largo total del estilo más el estigma y cantidad de lóbulos del estigma. El estilo se dividió en tres zonas, alta (inmediatamente debajo del estigma), media (porción intermedia) y baja (justo sobre el ovario) y en cada una se midió el diámetro total, espesor de la pared estilar, espesor de epidermis e hipodermis, número de conductos y de haces vasculares.

Ovario y fruto: el espesor de la epidermis e hipodermis y el espesor de las distintas zonas, hipanto, pared del ovario propiamente dicha, clamidocarpo y pericarpo.

Los datos obtenidos de las mediciones fueron procesados con el programa Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2017) y se trataron como un diseño con estructura anidada, para ser sometidos a un análisis de la varianza (ANOVA) y a un análisis de componentes principales (PCA).

Previamente se verificaron los supuestos de homogeneidad de medias y normalidad. En los casos en que algún supuesto o ambos no se cumplieron, se transformaron los datos con log 10. Como así mismo, en algunas variables los supuestos siguieron sin cumplirse, se realizó un análisis de la varianza no paramétrico mediante la prueba de Kruskal-Wallis.

RESULTADOS

T. candicans y *T. pseudocandicans* presentaron una exomorfología y anatomía similar, con gran cantidad de tricomas, conductos secretores esquizógenos, cristales y drusas en la mayoría de los órganos analizados.

Se describen a continuación las características compartidas y las diferencias encontradas entre ambos taxones para cada uno de los órganos estudiados.

Escamas:

En *T. candicans* y *T. pseudocandicans* las escamas fueron numerosas y se observaron alrededor de la cara externa del ovario y la zona baja del tubo floral (Fig. 1 B y E); resultaron de color verdoso-amarillento, de forma subuladas y de espesor considerable.

En las axilas de cada escama (Fig. 1 G) se observaron grupos de tricomas glandulares, pluricelulares, uniseriados, de 1,5 cm. de largo en promedio, de color castaño claro. Algunos se agruparon en paquetes de hasta 5 tricomas, muy adheridos entre sí. Fueron muy abundantes, con un promedio de 115,47 – 98,47 tricomas por escamas para *T. candicans* y *T. pseudacandicans* respectivamente (Tabla 2).

En ambas especies, las escamas en corte transversal presentaron igual anatomía y organización que una hoja (Fig. 2 A). La epidermis fue uniestratificada y colenquimatosa con cutícula fina, formada por células pequeñas, con las paredes periclinales más largas que las anticlinales. Inmediatamente por debajo se observó una hipodermis también uniestratificada y colenquimatosa, de células un tanto más grandes que la epidermis, pero de paredes más delgadas (Fig. 2 B y C).

La estructura foliar fue homogénea y compacta, las células de parénquima esponjoso fueron grandes e isodiamétricas (Fig. 2 C). Los hacesillos se ubicaron hacia la cara adaxial, fueron numerosos, aproximadamente 10 haces por escama (Tabla 2), pequeños, del tipo colateral cerrado y rodeados de una vaina de células

parenquimáticas poco diferenciada (Fig. 2 C); el haz central se destacó por su mayor tamaño (Fig. 2 D).

Relacionados a los haces, se observaron conductos secretores de origen esquizógeno, con un promedio de 6,7 y 8,4 para cada especie (Tabla 2, Fig. 2 E), además de gran cantidad de cristales, en su mayoría del tipo conglomerado (Fig. 2 F) y piramidales (Fig. 2 G).

Con respecto a los análisis cuantitativos, ninguna de las variables analizadas en este órgano mostró diferencias significativas entre las especies (Tabla 2), lo cual concuerda con su gran similitud anatómica. Sin embargo, *T. candicans* presentó mayores valores en la mayoría de las mediciones y conteos realizados (Tabla 2).

Tépalos:

En ambas especies los tépalos fueron muy numerosos, se encontraron fusionados en la base de la flor, formando un tubo floral, y libres en el ápice (Fig. 1 B, C, E y F).

Fueron de tres tipos: externos, intermedios e internos; diferenciados por su tamaño y espesor (Tabla 2, Fig. 1 H). Los externos fueron iguales en ambas especies, de color anaranjado-rojizo, pequeños, pero con gran espesor, similares a las escamas. Los internos resultaron de mayores dimensiones, pero de menor espesor y aspecto petaloide, resultaron diferentes entre las especies, de color blancos en *T. candicans* y desde amarillentos a rojizos en *T. pseudocandicans* (Fig. 1 C y F). Los tépalos intermedios presentaron características medias entre los externos e internos (Fig. 1 H).

Anatómicamente, los tépalos fueron similares entre sí, así como también similares a las escamas. La epidermis e hipodermis fueron uniestratificadas colenquimatosas, de células pequeñas en los tépalos externos (Fig. 3 B y E) y algo mayores en los tépalos internos (Fig. 3 F). Las células del parénquima esponjoso fueron irregulares en los tépalos externos (Fig. 3 B y C); en tanto que en los internos fueron más redondeadas, grandes y distribuidas en pocos estratos (Fig. 3 F). Los hacecillos fueron numerosos y pequeños, ubicados hacia la cara adaxial en

los tépalos externos (Fig. 3 A y C) y en la línea central en los internos (Fig. 3 F). Fueron colaterales cerrados con vaina (Fig. 3 G), acompañados de numerosos conductos secretores (Fig. 3 A y F) y algunos cristales (Fig. 3 D).

Los análisis cuantitativos en los tépalos externos mostraron diferencias significativas solamente en una variable analizada, el espesor de la epidermis abaxial resultó mayor en *T. candicans*. Si bien el resto de las variables no fueron estadísticamente diferentes, se observó que la mayoría de ellas presentaron valores mayores en *T. candicans* (Tabla 2).

Por su parte, todas las mediciones realizadas en ambas especies resultaron mayores en los tépalos que en las escamas (Tabla 2).

Estilo y estigma:

En ambas especies, los estilos y estigmas fueron de gran tamaño, sobrepasaron la altura de los tépalos con una longitud total promedio de 10,8 - 11 cm para *T. candicans* y *T. pseudocandicans* respectivamente (Tabla 2).

Los estilos se dividieron en su extremo terminal, donde forman numerosos lóbulos estigmáticos (Fig. 1 I). La cantidad de ellos resultó estadísticamente diferente entre las especies estudiadas, siendo mayor en *T. pseudocandicans* (20 cm \pm 1,46 cm) que en *T. candicans* (18,33 cm \pm 1,4 cm) (Tabla 2).

Anatómicamente, cada lóbulo estuvo rodeado de un tejido epidérmico papiloso (Fig. 4 A y B). Inmerso en el tejido parenquimático esponjoso se observó un solo haz vascular de escasas dimensiones, acompañado por dos a cinco conductos secretores esquizógenos (Fig. 4 C).

El estilo se observó circular en sección transversal. Presentó una epidermis unistratificada con cutícula y paredes algo engrosadas, con un espesor promedio de entre 35,0 y 49,19 μ m (Tabla 2). Por debajo se observó una hipodermis, también unistratificada pero con células isodiamétricas, redondeadas, con paredes primarias delgadas, con un espesor promedio algo mayor, de entre 37,54 a 50,54 μ m *T. candicans* y *T. pseudocandicans* respectivamente (Tabla 2).

La pared del estilo estuvo formada por parénquima esponjoso con conductos secretores, variando en sus características según la zona. Inmerso en él se encontraron pequeños haces vasculares concéntricos anficribales o colaterales cerrados, los que generalmente presentaron forma de herradura (Fig. 5 D). Fueron numerosos, con un promedio de 19,67 haces para *T. pseudocandicans* y 18,67 para *T. candicans*, siendo la diferencia entre ambas estadísticamente significativa (Tabla 2).

El centro del estilo presentó tejido de transmisión con células filamentosas, largas y delgadas y un canal estilar revestido por un tejido secretor papiloso (Fig. 4 E).

A lo largo del estilo se pudieron diferenciar tres zonas (alta, media y baja), cada una con características particulares, las cuales se detallan a continuación.

Estilo alto o estigmático:

Fue seccionado justo por debajo del estigma, al cortarlo se notó mayor rigidez del tejido que en las porciones inferiores. En esta zona, la pared estilar fue muy angosta (0,81 – 0,75 mm para cada especie, Tabla 2), pero con una gran superficie de tejido transmisor (Fig. 4 D).

En la pared se encontraron gran cantidad de conductos (48,83 – 26,87 conductos para cada especie, Tabla 2) y de notable tamaño, ubicados mayormente en la zona cercana al tejido de transmisión. Los hacecillos no se ubicaron en el centro de la pared, sino más cercanos a la epidermis interna. Esta última presentó ondulaciones bien marcadas, en forma de crestas (Fig. 4 E y F). El tejido de transmisión se observó muy laxo, cuyas características histológicas resultaron difíciles de observar (Fig. 4 D y E).

En esta porción del estilo, se observaron diferencias significativas entre ambas especies en todas las variables indagadas, menos en el espesor de la hipodermis. Todas resultaron con mayores valores en *T. candicans* (Tabla 2).

Estilo medio:

Esta zona resultó con un diámetro total levemente menor que las restantes (3,34 – 3,01 mm para *T. candicans* y *T. pseudocandicans*). En contraste, la pared estilar fue de mayor grosor que en el estilo alto (0,92 – 0,85 mm para cada especie), y en consecuencia el tejido transmisor fue menor (Tabla 2, Fig. 5 A).

Anatómicamente, la pared estilar presentó mayor cantidad de estratos celulares, el parénquima fue compacto y los hacecillos se ubicaron en el centro de la pared (Fig. 5 B y C). Los conductos secretores fueron menos numerosos (38,33 – 25,4 en cada especie) y se observaron en mayor proporción en la zona interna de la pared, entre los hacecillos y la epidermis interna (Fig. 5 C y D).

Esta última presentó pequeñas ondulaciones, producidas por la presencia de los conductos (Fig. 5 E). El tejido transmisor fue más compacto y el tejido secretor se observó bien definido, con gran cantidad de papilas secretoras recubriendo el canal estilar (Fig. 5 E y F).

Los análisis estadísticos en esta porción del estilo mostraron diferencias significativas solo para dos variables, de las cinco observadas, en el espesor de la pared estilar y en la cantidad de conductos que ella presentó. Asimismo, todas las variables resultaron con mayores valores en *T. candicans* (Tabla 2).

Estilo bajo u ovárico:

Su diámetro resultó similar al diámetro del estilo alto (3,61 – 3,24 mm para cada especie), pero el ancho de la pared estilar resultó con mayores valores respecto a las zonas restantes (1,11 – 1,01 mm para *T. candicans* y *T. pseudocandicans*) (Tabla 2, Fig. 5 G y H). En contraste, el tejido de transmisión, el secretor y el canal estilar fueron muy reducidos (Fig. 5 H).

La pared estilar en esta porción presentó gran cantidad de estratos parenquimáticos, muy compactos y formados por pequeñas células. Estas se observaron de menor tamaño hacia la epidermis interna, la cual fue poco diferenciada, pero sin ningún tipo de ondulación (Fig. 5 H e I). Los conductos

fueron menos numerosos (29,67 – 38,87 en cada especie) y más pequeños que en las zonas restantes (Fig. 5 I).

Cuantitativamente, los estilos bajos de ambas especies resultaron similares, ya que no se encontraron diferencias significativas en ninguna variable analizada. Asimismo, todas presentaron valores mayores en *T. candicans*, a excepción del número de conductos secretores que fue mayor en *T. pseudocandicans* (Tabla 2).

Ovario:

En ambos taxones, el ovario estuvo rodeado externamente de numerosas escamas y tricomas (Fig. 1 B, E, y J). En corte longitudinal, se observó claramente un ovario ínfero, con un disco nectarial por encima de él, justo en la base del estilo (Fig. 1 J). En corte transversal resultó multicarpelar y de placentación parietal, su pared presentó dos tejidos bien diferenciados, pero íntimamente soldados, el hipanto y la pared del ovario propiamente dicha (Fig. 6 A). Los óvulos fueron numerosos, unidos a las placentas mediante los funículos (Fig. 1 K, 6 A y D).

Anatómicamente, el contorno fue circular, pero con ondulaciones más o menos marcadas, provocadas por la presencia de las escamas. La epidermis e hipodermis estuvieron presentes, con iguales características que en las descritas para escamas, aunque con un mayor espesor (Fig. 6 B, Tabla 2).

El tejido parenquimático del hipanto estuvo formado por células grandes, alargadas, algunas con los extremos en forma de huso, dispuestas perpendicular al eje. Los hacecillos fueron escasos y muy reducidos, dispersos sin un patrón definido. Por su parte, se observaron en esta zona gran cantidad de conductos y de gran tamaño, además de cristales tipo drusas, prismáticos y conglomerados (Fig. 6 B).

La pared del ovario propiamente dicha estuvo formada por parénquima compacto, con células notablemente más pequeñas e isodiamétricas. No presentó conductos, ni cristales (Fig. 6 C y D). Entre el hipanto y la pared del ovario se observó una zona de transición, formada por numerosos pero pequeños hacecillos (Fig. 6 C). Cerca de la zona de placentación, las células parenquimáticas fueron aún

más pequeñas y se encontraron gran cantidad de haces que inervan los funículos (Fig. 6 D).

Los óvulos fueron del tipo circinótropo, siendo este una leve variación del tipo anátropo, aquí el óvulo sufre una rotación de hasta 360° gracias a que el funículo se curva aún más. Se observó claramente el tegumento, la nucela y el saco embrionario (Fig. 6 E). Los óvulos se presentaron agrupados en ramilletes de entre 8 a 12 óvulos, unidos por sus largos y respectivos funículos (Fig. 6 F).

Los análisis estadísticos no mostraron diferencias significativas entre las especies en las mediciones tomadas, sin embargo *T. pseudocandicans* presentó mayores valores en el espesor de la epidermis e hipodermis, y menores en el espesor del hipanto y pared del ovario (Tabla 2).

Fruto:

Para ambos taxones, luego de la fecundación, la pared del fruto comenzó a aumentar su espesor; el hipanto dio lugar al clamidocarpo, mientras que la pared del ovario formó el pericarpo (Fig. 6 G). Cuantitativamente, todas las variables medidas presentaron mayores valores en este estadio de desarrollo en comparación con el anterior (Tabla 2).

En general, el fruto joven presentó características anatómicas similares a las descritas para el ovario. Se destaca la epidermis con paredes celulares más engrosadas, el clamidocarpo con un parénquima más compacto, con mayor cantidad de conductos secretores y cristales (Fig. 6 G y H); en tanto que el pericarpo también se observó más compacto y con haces de mayores dimensiones (Fig. 6 G e I).

Las semillas se diferenciaron de los óvulos por su mayor tamaño. Si bien el embrión se encontró en estado de incipiente desarrollo, el episperma o tegumento seminal se destacó por sus grandes células con paredes lignificadas (Fig. 6 I).

Los análisis estadísticos en esta etapa del fruto mostraron diferencias significativas entre las especies solamente en el espesor de la hipodermis.

Asimismo, la mayoría de las variables mostraron valores mayores en *T. pseudocandicans* (Tabla 2).

Análisis Cuantitativos:

De las 43 variables analizadas, 28 (65,12%) resultaron con valores mayores en *T. candicans*, en tanto que solo 15 (34,88%) fueron mayores en *T. pseudocandicans*.

Por su parte, se encontraron diferencias estadísticamente significativas solo en 10 variables (23%). De las 10 variables significativamente diferentes, 7 resultaron con valores mayores en *T. candicans*, en tanto que solo 3 variables fueron mayores en *T. pseudocandicans*.

Particularmente se observó en la parte alta del estilo, la mayor cantidad de variables con diferencias estadísticamente significativas, siendo todas mayores para *T. candicans*.

Los resultados confirman que las flores en *T. candicans* presentan mayores dimensiones que en *T. pseudocandicans*, no así los frutos jóvenes, los cuales presentaron mayores dimensiones en *T. pseudocandicans* aunque la mayoría de las diferencias fueron pequeñas, y estadísticamente insuficientes.

A continuación, se presentan de las mediciones realizadas a los órganos de ambas especies, las medias con su respectivo desvío estándar.

Tabla 2. Características cuantitativas en *T. candicans* y *T. pseudocandicans*. Las variables de cada órgano analizado se indican como promedios \pm desvío estándar. * indican diferencia significativa entre las especies, para un Análisis de la Varianza y Kruskal Wallis con $p \leq 0,05$.

		<i>T. candicans</i>	<i>T. pseudocandicans</i>
Escama	n° de tricomas	115,47 \pm 43,56	98,47 \pm 33,27
	ancho (mm)	3,66 \pm 1,19	3,84 \pm 1,14
	espesor (mm)	0,97 \pm 0,20	0,9 \pm 0,18
	epidermis adaxial (μ m)	32,87 \pm 9,61	29,19 \pm 9,88
	epidermis abaxial (μ m)	34,1 \pm 7,03	30,91 \pm 7,72
	hipodermis adaxial (μ m)	35,94 \pm 17,47	28,21 \pm 8,31
	hipodermis abaxial (μ m)	33,73 \pm 12,11	40,23 \pm 17,12
	n° de conductos	6,7 \pm 2,28	8,4 \pm 3,36
	n° de hacecillos	10 \pm 3,45	9,73 \pm 2,09
Tépalo externo	ancho (mm)	6,96 \pm 2,22	7,04 \pm 2,09
	espesor (mm)	1,21 \pm 0,27	1,17 \pm 0,22
	epidermis adaxial (μ m)	43,55 \pm 13,46	38,52 \pm 4,37
	epidermis abaxial (μm) *	40,23 \pm 10,53	33,61 \pm 9,82
	hipodermis adaxial (μ m)	42,32 \pm 15,84	39,25 \pm 13,75
	hipodermis abaxial (μ m)	41,09 \pm 15,91	35,57 \pm 11,36
	n° de conductos	10,13 \pm 2,54	11 \pm 3,61
	n° de hacecillos	23,77 \pm 7,39	26,27 \pm 7,64
Estio	largo (cm)	10,75 \pm 2,23	11 \pm 2,96
	n° de lóbulos del estigma *	18,33 \pm 1,40	20 \pm 1,46
	n° de hacecillos *	18,67 \pm 1,40	19,67 \pm 0,49
	diámetro (mm) *	3,67 \pm 0,63	3,25 \pm 0,34
	epidermis (μm) *	49,19 \pm 11,24	39,25 \pm 4,09
Estio alto	hipodermis (μ m)	48,33 \pm 12,37	41,46 \pm 6,29
	pared estlar (mm) *	0,81 \pm 0,09	0,75 \pm 0,06
	n° de conductos *	48,83 \pm 21,02	26,87 \pm 11,22
	diámetro (mm)	3,34 \pm 0,68	3,01 \pm 0,56
Estio medio	epidermis (μ m)	47,84 \pm 10,67	46,61 \pm 8,19
	hipodermis (μ m)	50,54 \pm 15,19	47,59 \pm 13,87
	pared estlar (mm) *	0,92 \pm 0,20	0,85 \pm 0,19
	n° de conductos *	38,33 \pm 15,20	25,4 \pm 10,34
Estio bajo	diámetro (mm)	3,61 \pm 0,68	3,24 \pm 0,57
	epidermis (μ m)	40,6 \pm 11,78	35,08 \pm 7,73
	hipodermis (μ m)	38,15 \pm 11,97	37,54 \pm 7,89
	pared estlar (mm)	1,11 \pm 0,31	1,01 \pm 0,29
	n° de conductos	29,67 \pm 14,67	38,87 \pm 17,05
Ovario	epidermis (μ m)	37,78 \pm 12,49	45,63 \pm 16,85
	hipodermis (μ m)	52,75 \pm 21,22	57,65 \pm 29,98
	hipanto (mm)	3,71 \pm 0,44	3,51 \pm 0,31
	pared del ovario (mm)	2,61 \pm 0,80	2,57 \pm 1,43
Fruto	epidermis (μ m)	40,97 \pm 11,18	46,12 \pm 12,12
	hipodermis (μm) *	64,77 \pm 27,82	83,41 \pm 18,38
	clamidocarpo (mm)	4,79 \pm 1,22	4,7 \pm 0,57
	pericarpo (mm)	2,71 \pm 1,04	3,69 \pm 1,45

Tabla 3. Autovectores.

Autovectores					
Variables	e1	e2			
I	0,08	0,08	XVIII	0,14	0,13
II	0,03	-0,05	XIX	0,10	0,04
III	-0,01	-0,06	XX	0,13	-0,02
IV	0,12	-0,24	XXI	-0,04	-0,02
V	0,07	-0,05	XXII	0,23	-0,13
VI	0,22	0,11	XXIII	0,26	-0,06
VII	0,17	-0,15	XXIV	0,12	0,18
VIII	0,20	0,12	XXV	-0,06	0,23
IX	-0,17	0,17	XXVI	0,08	0,32
X	-0,01	0,25	XXVII	0,24	-0,11
XI	0,03	0,28	XXVIII	0,26	-4,9E-03
XII	0,09	0,13	XXIX	-2,3E-03	0,07
XIII	-0,03	0,33	XXX	0,21	-0,19
XIV	0,05	-0,15	XXXI	0,16	0,19
XV	0,21	-0,04	XXXII	0,19	-2,4E-03
XVI	0,06	-0,17	XXXIII	0,26	0,01
XVII	0,18	-0,15	XXXIV	0,17	0,20
XVIII	0,14	0,13	XXXV	0,19	-0,10
XIX	0,10	0,04	XXXVI	-0,03	-0,07
XX	0,13	-0,02	XXXVII	0,08	-0,06
XXI	-0,04	-0,02	XXXVIII	0,25	0,01
XXII	0,23	-0,13	XXXIX	0,16	0,02
XXIII	0,26	-0,06	XL	-0,22	-0,17
XXIV	0,12	0,18	XLI	-0,20	-0,22
XXV	-0,06	0,23	XLII	1,0E-03	-0,20
			XLIII	0,02	-0,12

Tabla 4. Referencias de las variables medidas.

I	Escama epidermis adaxial	XXVI	Estlo Medio conductos
II	Escama epidermis abaxial	XXVII	Estlo Medio pared
III	Escama hipodermis adaxial	XXVIII	Estlo Medio diámetro
IV	Escama hipodermis abaxial	XXIX	Estlo Medio epidermis
V	Escama conductos	XXX	Estlo Medio hipodermis
VI	Escama hacecillos	XXXI	Estlo Alto conductos
VII	Escama ancho	XXXII	Estlo Alto pared
VIII	Escama espesor	XXXIII	Estlo Alto diámetro
IX	Escama tricomas	XXXIV	Estlo Alto epidermis
X	Tépalo ext. epidermis adaxial	XXXV	Estlo Alto hipodermis
XI	Tépalo ext. epidermis abaxial	XXXVI	Ovario epidermis
XII	Tépalo ext. hipodermis adaxial	XXXVII	Ovario hipodermis
XIII	Tépalo ext. hipodermis abaxial	XXXVIII	Ovario hipanto
XIV	Tépalo ext. conductos	XXXIX	Ovario pared
XV	Tépalo ext. hacecillos	XL	Fruto epidermis
XVI	Tépalo ext. ancho	XLI	Fruto hipodermis
XVII	Tépalo ext. espesor	XLII	Fruto clamidocarpo
XVIII	Estlo largo	XLIII	Fruto pericarpo
XIX	Estlo hacecillos		
XX	Lóbulos del estigma		
XXI	Estlo Bajo conductos		
XXII	Estlo Bajo pared		
XXIII	Estlo Bajo diámetro		
XXIV	Estlo Bajo epidermis		
XXV	Estlo Bajo hipodermis		

FIGURAS

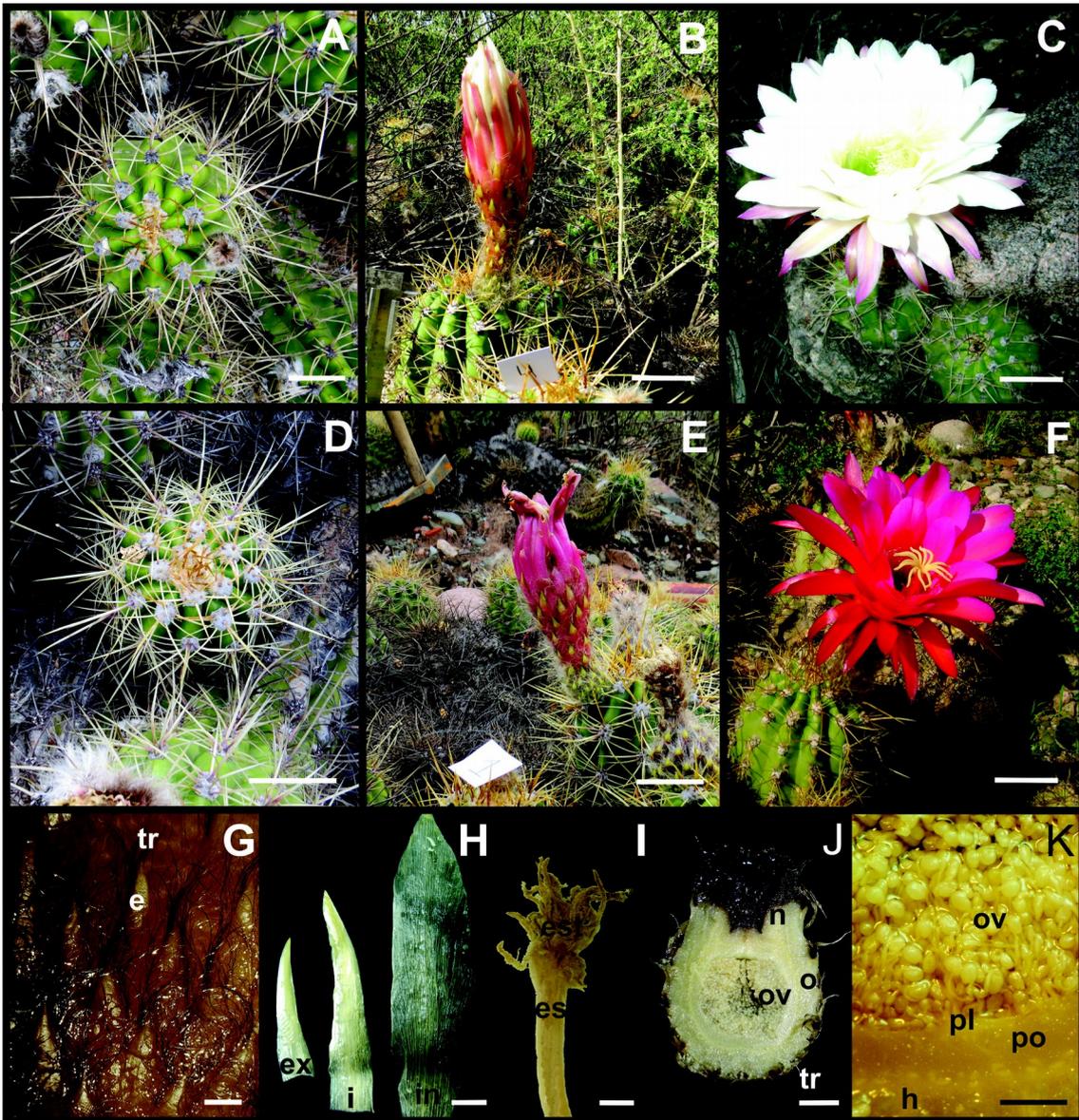


Figura 1. Hábito y exomorfología de *Trichocereus*. A-C, G-I: *T. candicans*. D-F, J-K: *T. pseudocandicans*. A y D: Hábito, vista general de la planta. B y E: Pimpollo. C y F: Flor abierta. G: Escamas. H: Tépalos interno, medio y externo. I: Estilo y estigma. J: Ovario en corte longitudinal. K: Detalle de pared del ovario y óvulos. **Abreviaturas:** e: escama, es: estilo, est: estigma, ex: tépalo externo, h: hipanto, i: tépalo intermedio, in: tépalo interno, n: nectario, o: ovario, ov: óvulos, pl: placenta, po: pared del ovario, tr: tricomas. **Escalas:** A-F: 5 cm. G, I y K: 4 mm. H y J: 7mm.

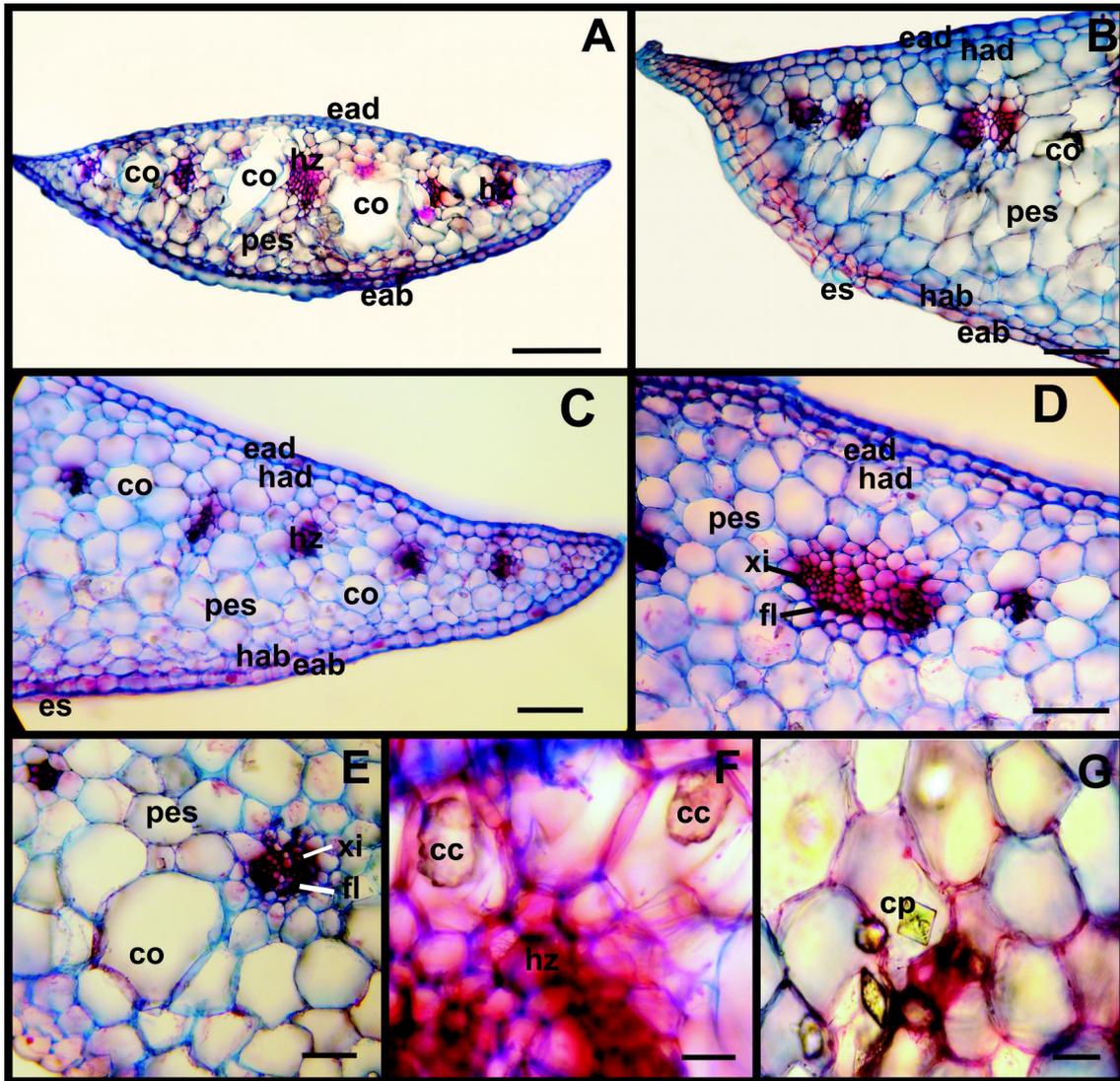


Figura 2: Escamas de *Trichocereus* en corte transversal. A y B, F y G: *T. candicans*. C- E: *T. pseudocandicans*. A: vista general de escama con numerosos haces y conductos. B y C: zona del borde de la lámina. D: zona central, con hacecillo medio. E: detalle de conducto secretor, F: cristales conglomerados y G: cristales piramidales. **Abreviaturas:** cc: cristales conglomerados, co: conducto secretor, cp: cristales piramidales, eab: epidermis abaxial, ead: epidermis adaxial, es: estoma, fl: floema, hab: hipodermis abaxial, had: hipodermis adaxial, hz: haz, pes: parénquima esponjoso, xi: xilema. **Escalas:** A: 0,5 mm. B - D: 100 μ m. E - G: 50 μ m.

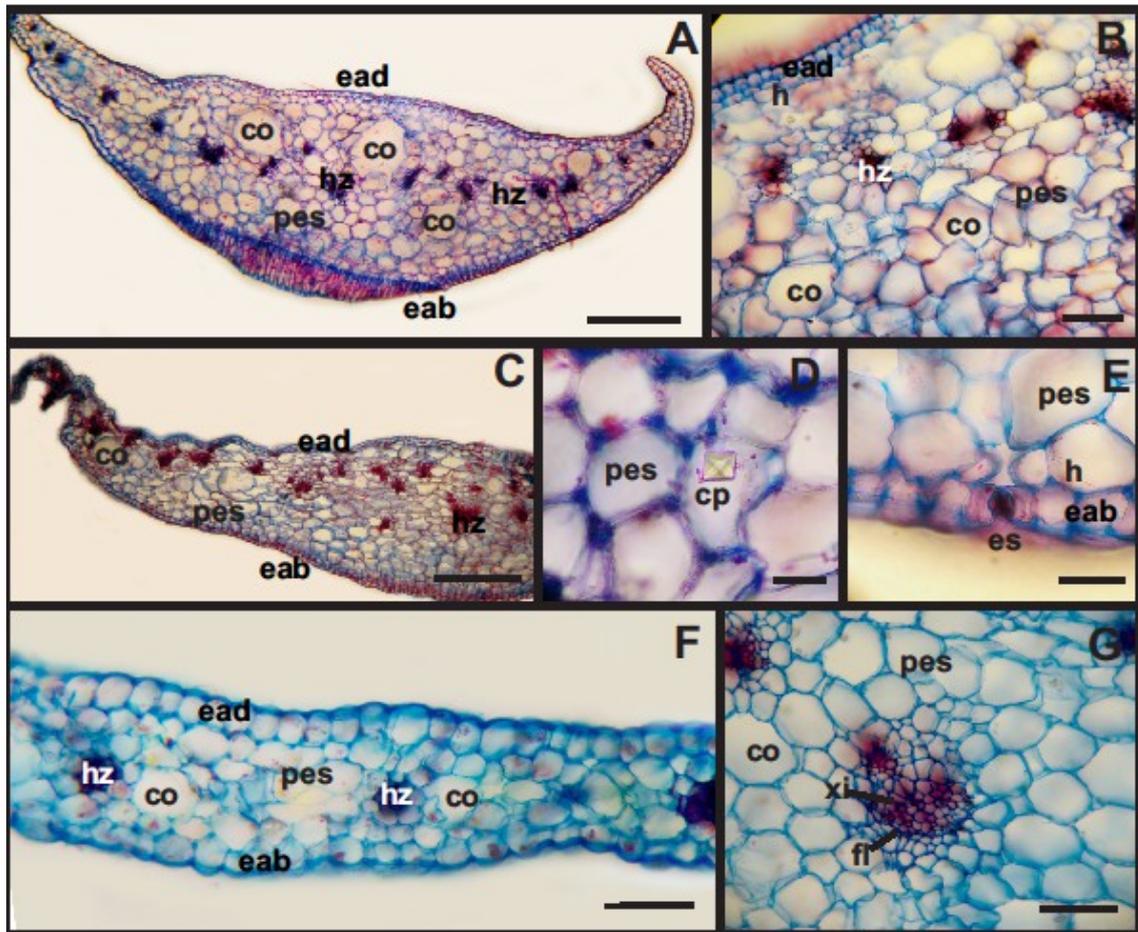


Figura 3: Tépalos de *Trichocereus* en corte transversal. A y B, F y G: *T. candicans*. C-E: *T. pseudocandicans*. A-E: tépalos externos. F, G: tépalos internos. A: vista general de tépalo externo con numerosos haces y conductos. B: detalle de zona de haces y conductos. C: borde de la lámina. D: detalle de cristal piramidal en célula del parénquima esponjoso. E: epidermis abaxial con estoma. F: vista general de tépalo interno. G: detalle de zona del haz central. **Abreviaturas:** co: conducto secretor, cp: cristales piramidales, eab: epidermis abaxial, ead: epidermis adaxial, es: estoma, fl: floema, h: hipodermis, hz: haz, pes: parénquima esponjoso, xi: xilema. **Escala:** A y C: 0,5 mm. F: 0,25 mm. B y G: 150 μ m. D y E: 50 μ m.

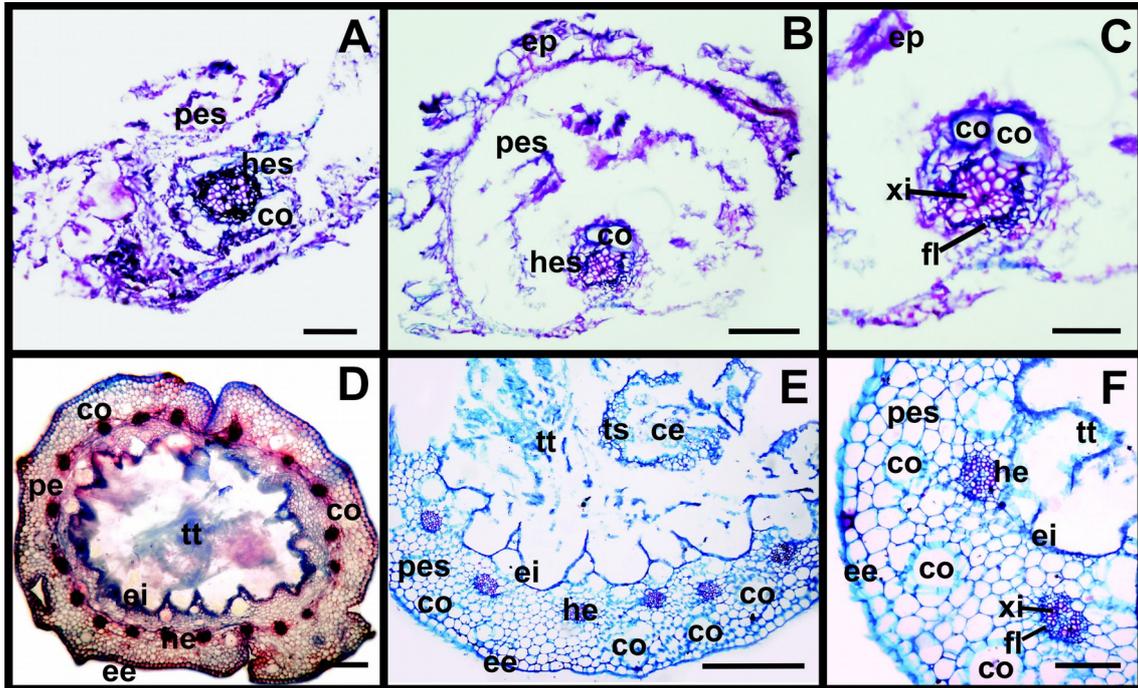


Figura 4: Estilo y estigma de *Trichocereus* en corte transversal. A, E y F: *T. candicans*. B-D: *T. pseudocandicans*. A-C: estigma. D-F: estilo alto. A y B: lóbulos estigmáticos. C: detalle del hacecillo estigmático con conductos secretores. D: vista general completa de la zona alta del estilo. E: detalle de la pared, tejido transmisor y canal estilar. F: detalle de la pared con hacecillos estilares y conductos secretores. **Abreviaturas:** ce: canal estilar, co: conducto secretor, ee: epidermis externa, ei: epidermis interna, ep: epidermis papilosa, fl: floema, he: hacecillo estilar, hes: hacecillo estigmático, pe: pared estilar, pes: parénquima esponjoso, ts: tejido secretor, tt: tejido transmisor, xi: xilema. **Escala:** A y B: 1 μm . C: 0,5 μm . D y E: 500 μm . F: 100 μm .

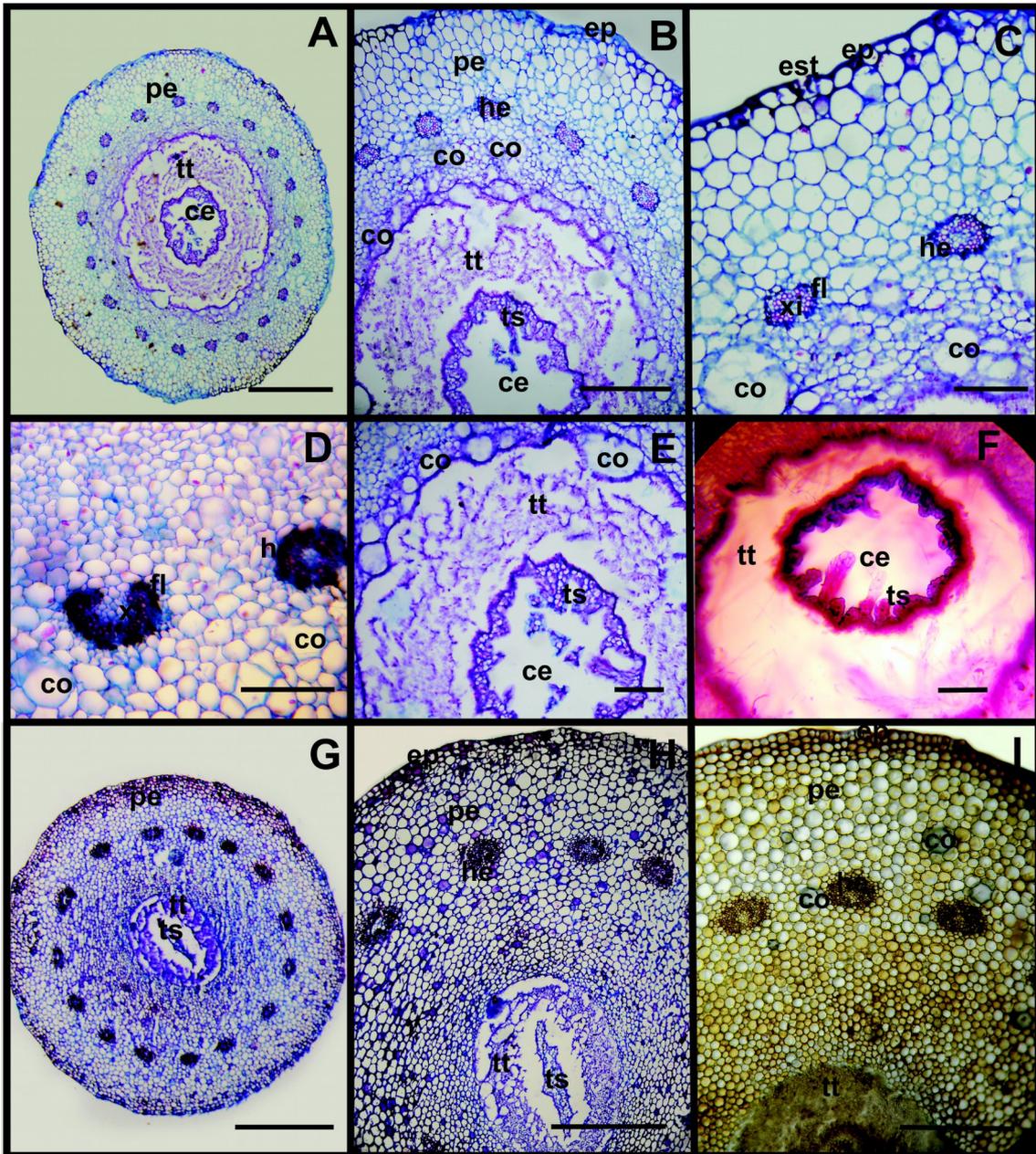


Figura 5: Estilo de *Trichocereus* en corte transversal. A-D e I: *T. candicans*. E-H: *T. pseudocandicans*. A-F: estilo medio. G-I: estilo bajo. . A: vista completa de estilo medio. B: detalle. C: pared estilar. D: hacecillos estilares y conductos. E: tejido transmisor y canal estilar. F: tejido transmisor y canal estilar en preparado temporario. G: vista completa de estilo bajo. H: detalle de pared estilar, I: detalle en preparado temporario. **Abreviaturas: ee: epidermis externa, ei: epidermis interna, est: estoma, ce: canal estilar, co: conducto secretor, he: hacecillo estilar, fl: floema, pe: pared estilar, ts: tejido secretor, tt: tejido transmisor, xi: xilema. **Escalas:** A y G: 1mm. B, H e I: 0,5 mm. C - F: 200 μ m.**

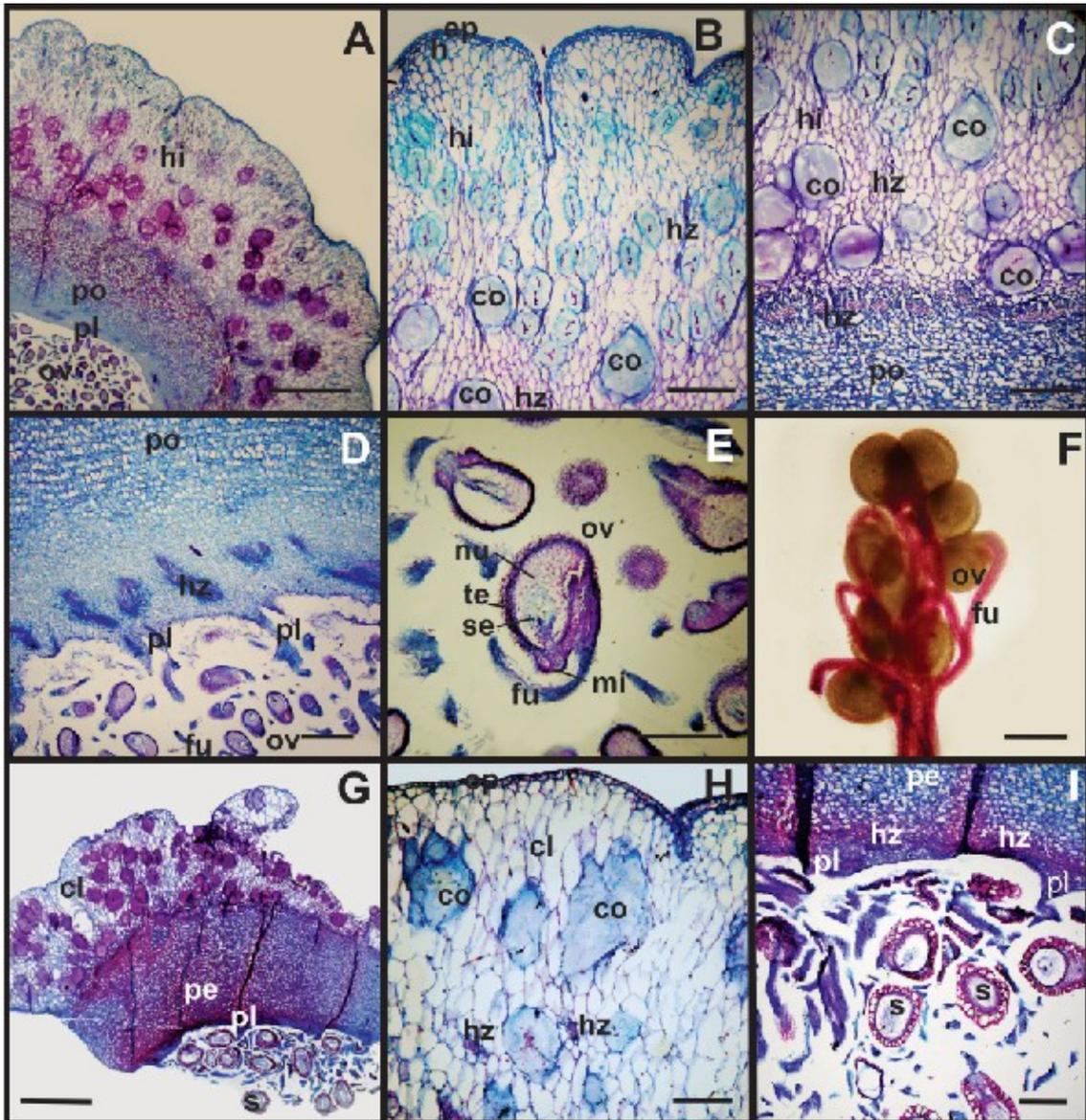


Figura 6: Ovario y fruto de *Trichocereus* en corte transversal. A - E: *T. candicans*. F - I: *T. pseudocandicans*. A - D: ovario. A y F: óvulos. G - I: fruto inmaduro. A: vista completa de la pared del ovario e hipanto. B: detalle del hipanto, con gran cantidad de conductos. C: zona de transición entre el hipanto y la pared del ovario. D: zona interna de la pared del ovario mostrando placentas y óvulos. E: óvulo circinótropo. F: ramillete de óvulos. G: vista de la pared del fruto. H: detalle del clamidocarpo con conductos secretores. I: zona de placentas con semillas en desarrollo. **Abreviaturas: cl: clamidocarpo, co: conducto secretor, ep: epidermis, fu: funículo, h: hipodermis, hi: hipanto, hz: haz, nu: nucela, mi: micrópilo, ov: óvulo, pe: pericarpo, pl: placenta, po: pared del ovario, s: semilla, se: saco embrionario, te: tegumento del óvulo. **Escalas:** A y G: 2 mm, B - D, H e I: 600 μ m, E y F: 1,5 mm.**

DISCUSIÓN

Las flores y los frutos de *T. candicans* y *T. pseudocandicans* comparten la mayoría de las características exomorfológicas y anatómicas, las cuales se detallan a continuación:

Las flores de las especies estudiadas fueron de gran tamaño, muy vistosas y con gran cantidad de piezas periánticas, como es común en la familia (Kiesling, 1978; Anderson, 2001; Kiesling & Ferrari, 2009). Presentaron gran cantidad de escamas y tricomas glandulares en la superficie externa del ovario y la zona baja del tubo floral, los cuales se mantienen en el fruto luego de la fecundación. Estas características son comunes en el género *Trichocereus*, pero infrecuentes en el resto de la familia, lo cual es considerado un carácter taxonómico importante (Kiesling, 1978, Kiesling & Ferrari, 2009). Los tricomas se encontraron agrupados en un conjunto bien empaquetado y tendrían la función de proteger a la planta del sobrecalentamiento por la radiación solar, siendo una adaptación a las condiciones áridas (Dickison, 2000; Kalashnyk *et al.*, 2016) y su presencia, particularmente en la flor, estaría relacionada con la atracción y sujeción de los polinizadores (Bernacki *et al.*, 2015). El tubo floral estuvo compuesto por numerosos tépalos fusionados en su base y libres hacia el ápice, reconociéndose tres tipos diferentes (Kiesling, 1978; Anderson, 2001). En la familia, los tépalos son considerados brácteas (escamas) derivadas y su principal función es proteger las partes reproductivas de la flor en desarrollo (Anderson, 2001; Fuentes-Pérez *et al.*, 2009).

El gineceo resultó de grandes dimensiones, compuesto por un ovario ínfero, un estilo muy desarrollado y un estigma formado por numerosos lóbulos (Dickison, 2000; Albesiano, 2015). El estilo de las especies estudiadas se caracterizó por la presencia de tejido de transmisión y canal estilar. El tejido de transmisión presentó células filamentosas, largas y delgadas, a diferencia de lo encontrado en *Opuntia* Mill., donde las células fueron bien redondeadas, pequeñas y compactas (Fuentes-

Pérez *et al.*, 2009). Este tejido es fundamental para el desarrollo del tubo polínico, es rico en pectinas y su consistencia es mucilaginosa (González & Cristóbal, 2006). El canal estilar se observó recubierto internamente por una epidermis papilosa (Buxbaum, 1953), lo que también se reportó en *Opuntia*, *Pereskia* Mill. y en varios miembros de Cactoidea (Boke, 1963, 1966, 1968; Fuentes-Pérez, 2004; Fuentes-Pérez *et al.*, 2009); con la diferencia que las especies aquí estudiadas carecen del tejido parenquimatoso entre el tejido de transmisión y la epidermis papilosa, que sí se presentó en *Opuntia* (Fuentes-Pérez *et al.*, 2009).

La pared del ovario se encontró recubierta por el hipanto o pericarpelo, el tejido caulinar que rodea al ovario ínfero de las Cactáceas (Buxbaum, 1953; Barthlott & Hunt, 1993; Anderson, 2001). En las especies analizadas se observó a estos tejidos íntimamente fusionados, incluso luego de la fecundación y formación del fruto, a diferencia de *Pereskia* donde éstos aparentan estar soldados, pero realmente lo están sólo en la base del ovario (Da Rosa & De Souza., 2003). Entre el hipanto y la pared del ovario propiamente dicho se puede observar un anillo de haces colaterales como en *Opuntia* y en *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Fuentes-Pérez *et al.*, 2009; García de Almeida *et al.*, 2010).

La placentación fue parietal, con numerosas placentas y sin distinción entre los carpelos, característica común en el género y en la familia (Dickison, 2000; Anderson, 2001; Albesiano, 2015). El número de carpelos puede estimarse con un promedio de 19, tomando como referencia el número de hacecillos del estilo y el número de los lóbulos estigmáticos (Boke, 1964; Roth, 1977; García de Almeida *et al.*, 2010). Los óvulos fueron del tipo circinótrofos, lo que es una pequeña variación del tipo anátropo, el más común en la familia. Aquí el funículo continúa curvándose todavía más (Johri *et al.*, 1992), lo mismo ocurre en *Epiphyllum phyllanthus* (García de Almeida *et al.*, 2010). Por ser mínima la variación entre los dos tipo de óvulo, algunos autores como Kiesling (1978), menciona que los óvulos para *Trichocereus* son del tipo anátropos.

En cuanto al fruto, se diferencian a simple vista ya que el de *T. candicans* mantiene la flor seca adherida y es de color amarillo-dorado a rosado, en cambio el fruto de *T. pseudocandicans* pierde la flor al madurar y es verde-rosado a amarillento. Llamativamente observamos que el fruto de *T. pseudocandicans* es un tanto mayor que el de *T. candicans* donde coincidimos con Kiesling (1978) a pesar que sus flores son más pequeñas. Los frutos de todas las especies del género son comestibles, de forma globosa u ovoide, son carnosos, dehiscentes por un lado, las escamas se hacen más pequeñas que en la flor y se mantienen los tricomas (Kiesling, 1978). Según Kiesling (1978) debería llamarse “pseudofruto” o “pseudobaya” debido al tejido pedicelar que rodea al ovario: el pericarpelo o hipanto.

Anatómicamente, algunas características encontradas merecen especial mención, por haber sido observadas en todos los órganos analizados, de ambas especies, y por ser consideradas caracteres xerófitos de importancia taxonómica. Los mismos se describen a continuación:

Epidermis: Se observó una epidermis uniestratificada colenquimatosa con cutícula delgada, al igual que en *Opuntia brasiliensis* (Azevedo *et al.*, 2013), en especies de *Lepismium* Pfeiff. (Torres-Boeger *et al.*, 2010) y en *Backebergia militaris* (Audot) Bravo ex Sánchez-Mej. (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2015). Las células presentaron pared periclinal externa recta también en todos los órganos analizados.

Tanto epidermis uniestratificada como células con pared periclinal externa recta son características predominantes en la familia Cactaceae (Gibson & Nobel, 1986; Mauseth, 2006; Gonçalves da Silva *et al.*, 2013). Por otra parte, el grosor de la cutícula es una característica muy variable dentro de Cactoideae, la cual junto con epidermis e hipodermis cumplen una importante función de protección y de retención de agua (Mauseth, 2006; Gonçalves da Silva *et al.*, 2013).

Hipodermis: Se observó hipodermis uniestratificada colenquimatoso, lo cual es una característica común en Cactaceae (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2015). Algunas especies de *Lepismium* (Torres-Boeger *et al.* 2010), de *Rhipsalis* Gaertn., de *Cereus* Mill. y varias especies de la tribu Pachycereeae (Guerra & Medri, 2015; Kalashnyk *et al.*, 2016) también tienen este tipo de hipodermis, a diferencia de por ejemplo de *Backebergia militaris* donde se observaron dos estratos (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2015) y en plántulas de *Epiphyllum* donde fue ausente (Kalashnyk *et al.*, 2016). La presencia de hipodermis puede afectar la penetración de la radiación solar al clorénquima subyacente, regulando así la pérdida de agua en la planta (Kalashnyk *et al.*, 2016). Tanto el número de capas como el grosor de la hipodermis son muy variables dentro de Cactaceae (Gonçalves da Silva *et al.*, 2013) por lo que estas variables son sumamente importantes para la delimitación de taxones (Monje & Baran, 2000; Terrazas-Salgado *et al.*, 2005).

Conductos: Se observaron abundantes conductos secretores esquizógenos, presumiblemente con mucílagos. Estos son altamente hidrófilos por lo que se los relaciona con el almacenamiento de agua y afectan las relaciones hídricas en la planta, lo que constituye una importante adaptación a los ambientes xerófitos y son característicos de muchos grupos de cactus (Gibson & Nobel, 1986; Anderson, 2001; Soffiatti & Angyalossy, 2007; Kalashnyk *et al.*, 2016) Como por ejemplo en especies de *Ariocarpus* Scheidw., *Opuntia* y *Lepismium* (Anderson, 2001; Guerra & Medri, 2015). Se piensa que los mucílagos han evolucionado por separado en cada tribu de Cactaceae (Soffiatti & Angyalossy, 2007).

Cristales: En ambos taxones se observaron gran cantidad de cristales de los tipos conglomerado, prismático y drusas; donde estas últimas son comunes en la subfamilia Cactoideae (Gibson, 1973; Kalashnyk *et al.*, 2016). Los cristales tienen la función de ser soporte mecánico, defensa ante la herbivoría y además podrían evitar el colapso cuando el tejido pierde la succulencia (Cenizo *et al.*, 2013). A su vez controlan el equilibrio iónico en la planta, regulan la presión osmótica, la absorción y la reflexión de la luz (Soffiatti & Angyalossy, 2007; Arruda, 2010; Azevedo *et al.*,

2013; Kalashnyk *et al.*, 2016). Respecto a la cuantificación de los cristales utilizados como una variable de importancia taxonómica, se los utilizó para dividir a *Pilosocereus* (Byles & Rowley) en dos subgéneros (Silva & Alves, 1999) y también a Pachycereeae en dos subtribus (Soffiatti & Angyalossy, 2007). Sin embargo, otros autores afirman que no suelen ser importantes para la filogenética y la taxonomía (Ogburn & Edwards, 2009; Guerra & Medri, 2015; Kalashnyk *et al.*, 2016).

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran una gran similitud morfoanatómica en las flores y frutos jóvenes de *Trichocereus candicans* y *Trichocereus pseudocandicans*, es decir, no se encontraron pruebas suficientes para considerar a los taxones como dos especies completamente distintas.

Sin embargo, apoyamos la teoría que *Trichocereus pseudocandicans* podría ser una subespecie de reciente formación, e inferimos que la posterior diferenciación podría ser causada por diferentes presiones selectivas ejercidas por sus polinizadores, como se evidencia en sus respectivos biotipos florales: las flores de *T. candicans* son de gran tamaño, blancas, de antesis nocturna y levemente perfumadas, mientras que las de *T. pseudocandicans* son más pequeñas, de color amarillento a rojizo, de antesis diurna y escasa o imperceptible fragancia.

A su vez, proponemos que esta diferenciación podría estar acrecentada por cuestiones biogeográficas, ya que *T. pseudocandicans* es endémica de las Sierras de Famatina, donde se observa un microclima propio de sierras de altura.

Consideraciones finales:

Consideramos que para lograr dilucidar la identidad taxonómica real de las entidades estudiadas se deberían llevar a cabo análisis complementarios sobre la morfoanatomía de los órganos vegetativos, así como de los frutos maduros y semillas. Además, sería de suma importancia el estudio de la biología reproductiva, para conocer aspectos relacionados a los visitantes florales, sistema de compatibilidad del polen, diseminación y germinación de semillas, estudios citogenéticos, etc.

Finalmente, sería interesante estudiar la estructura anatómica y morfológica de distintas especies del género, afines a las aquí estudiadas, por ejemplo *Trichocereus vatteri*, *T. strigosus*, *T. lamprochlorus*, *T. pectiniferus*, *T. spinibarbis* y *T. desertícola*; para seguir estableciendo semejanzas y diferencias, y a su vez relacionarlas con su filogenia y evolución.

BIBLIOGRAFÍA

- ACEÑOLAZA, P. G. 1996.** Vegetación. In: ACEÑOLAZA, F. G., H. MILLER & A. TOSELLI (eds.), *Geología del sistema de Famatina*, pp.19-22. Münchner Geologische Hefte 19 (Reihe A). Múnich.
- ALBESIANO, S. & T. TERRAZAS. 2012.** Cladistic analysis of *Trichocereus* (Cactaceae: Cactoideae: Trichocereae) based on morphological data and chloroplast Dna sequences. *Haseltonia* 17: 3-23.
- ALBESIANO, A. S. 2015.** *Taxonomía y filogenia de Trichocereus* (Berg.) Riccob. (Trichocereae-Cactaceae). (Tesis doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- ANDERSON, E. 2001.** *The Cactus Family*. Timber Press. Portland, Oregon. (Pp. 777).
- ARRUDA, E. 2010.** *Histogénesis de segmentos caulinares de especies de Opuntioideae* (Cactaceae). (Tesis doctoral). Universidad Nacional de San Pablo. San Pablo, Brasil.
- AZEVEDO, C. F., K. R. GOMES DA SILVA, R. L. ALCANTARA-BRUNO, Z. G. & MACIEL-QUIRINO. 2013.** Morfoanatomía vegetativa de *Opuntia brasiliensis* (Willd) Haw. *Ambiência* 9: 73-82.
- BADANO, E. I., & B. O. S SCHLUMPBERGER. 2001.** Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste argentino. *Gayana Bot.* 58: 115-122.
- BARBOZA, G., F. CHIARINI & L. ARIZA ESPINAR (eds.). 2016.** *Plantas del Famatina*. Series Naturales. Editorial de la Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- BARTHLOTT, W. & D. R. HUNT. 1993.** Cactaceae. In: KUBITZKI K., J. G. ROHWER & V. BITTRICH (eds.), Flowering Plants. Dicotyledons. *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol 2, pp. 161-197. Springer Verlag, Berlin.
- BECERRA, R. 2000.** Las Cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. *Biodiversitas* 32: 1-5.

- BERNACKI, F. G., P. L. ALBORNOZ, M. VALOY & M. ORDANO. 2015.** Anatomía de flor y fruto de *Vassobia breviflora* (Solanaceae) en el sur de las Yungas australes (Argentina). *Phyton* 84: 478-487.
- BIURRUN, F. N., W. D. AGÜERO & D. F. TERUEL. 2012.** *Consideraciones fitogeográficas sobre la vegetación de los llanos de La Rioja*. Ediciones INTA, Serie: estudios sobre el ambiente y el territorio. Catamarca, Argentina.
- BRAKO, L. & J. ZARUCCHI. 1993.** Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard* 45: 1-1286.
- BRAVO HOLLIS, H. & L. SCHEINVAR. 1999.** *El interesante mundo de las Cactáceas*. 2^{da} ed. Fondo de Cultura Económica, México. (Pp. 233).
- BOKE, N. H. 1963.** Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache*. *Amer. J. Bot.* 50: 843-858.
- BOKE, N. H. 1964.** The Cactus Gynoecium: A New Interpretation. *Amer. J. Bot.* 51: 598-610.
- BOKE, N. H. 1966.** Ontogeny and structure of the flower and fruit of *Pereskia aculeate*. *Amer. J. Bot.* 53: 534-542.
- BOKE, N. H. 1968.** Structure and Development of the Flower and Fruit of *Pereskia Diaz-Romeroana*. *Amer. J. Bot.* 55: 1254-1260.
- BUXBAUM, F. 1953.** *Morphology of Cacti*. Abbey Garden Press, Pasadena, California. (Pp. 223).
- CABRERA, L. A. 1971.** Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 14: 23-33.
- CENIZO, V. J., M. B. MAZZOLA, B. M. CORRO-MOLAS & A. G. KIN. 2013.** Características morfológicas y anatómicas de las plántulas de *Trichocereus candicans* (Cactaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48: 443-451.
- CERÉN-LÓPEZ, J. G., J. E. MENJÍVAR-CRUZ & S. ARIAS. 2015.** *Diversidad de cactus del Salvador*. Colección de Historia Natural Vol. 3, 1^{era} ed. Dirección Nacional de Patrimonio Cultural y Natural, El Salvador. (Pp. 148).
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. (ed.). 1986.** *Manual de técnicas de Histología Vegetal*. Hemisferio Sur, Buenos Aires. (Pp. 83).

- DA ROSA, S. M. & L. A. DE SOUZA. 2003.** Morfo-anatomía do fruto (hipanto, pericarpo e semente) em desenvolvimento de *Pereskia aculeata* Miller (Cactaceae). *Acta Sci. Biol. Sci.* 25: 415-428.
- DICKISON, W. C. (ed.). 2000.** *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, Orlando, Florida.
- DI RIENZO, J., F. CASANOVES, M. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA & C. ROBLEDO. 2017.** *Infostat*, versión 2017, Grupo Infostat, F. C. A. (UNC), Córdoba, Argentina.
- ESQUIVEL, P. 2004.** Los frutos de las cactáceas y su potencial como materia prima. *Agron. Mesoam.* 15: 215-219.
- FAHN, A. & D. F. CUTLER (eds.). 1992.** *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger, Berlín. (Pp. 176).
- FRIEDRICH, H. 1974.** Zur taxonomie und phylogenie der Echinopsidinae (Trichocereinae). *I. O. S. Bull.* 3: 79-93.
- FUENTES-PÉREZ, M. 2004.** *Anatomía floral de algunas especies de la tribu Pachycereeae (Cactaceae)*. (Tesis de licenciatura). Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- FUENTES-PÉREZ, M., T. TERRAZA & S. ARIAS. 2009.** Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae) de México. *Polibotanica* 27: 89-102.
- GARCÍA DE ALMEIDA, O. J.; A. A. SARTORI-PAOLI & L. A. DA SOUZA. 2010.** Morfo-anatomía de la flor de *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *Revista Mex. Biodivers.* 81: 65-80.
- GIBSON, A. C. 1973.** Comparative Anatomy of Secondary Xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65.
- GIBSON, A. C. & K. E. HORAK. 1978.** Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar Cacti. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 999-1057.
- GIBSON, A. & P. NOBEL (ed.). 1986.** *The cactus primer*. Harvard University Press. Cambridge. (Pp. 286)

- GONÇALVES DA SILVA, C.H., A. CALVENTE, A. SOLLER, L. T. MARANHO, M.R. TORRES-BOEGER & P. SOFFIATTI. 2013.** Anatomia de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* A. Berger (*Rhipsalideae, Cactaceae*). *Iheringia, Bot.* 68: 249-259.
- GONZALEZ, A. M. & C. L. CRISTOBAL. 2006.** Ontogenia del óvulo y semilla de *Sterculia striata* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 15: 63-77.
- GUERRA, A. & C. MEDRI. 2015.** Diferenciação morfoanatômica de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. (Cactaceae) do dosel e do sub-bosque. *Rev. Saúde e Biol.* 10: 43-51.
- HOFFMANN, A. & H. WALTER. 2004.** *Cactáceas en la flora silvestre de Chile*. 2^{da} ed. Ediciones Fundación Claudio Gay. Santiago de Chile. (Pp. 307).
- HUNT, D. R. & N. TAYLOR. 1990.** The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* 8: 85-107.
- HUNT, D. R., N. TAYLOR & G. CHARLES (eds.). 2006.** *The New Cactus Lexicon*. DH Books, Milborne Port. (Pp. 527).
- HUNT, D. R. 2013.** *The New Cactus Lexicon Illustrations*. DH Books, Milborne Port.
- JOHRI, B. M., AMBEGAOKAR K. B. & SRIVASTAVA P. S. 1992.** *Comparative Embryology of Angiosperms*. Vol. 1/2. Springer Verlag, Berlin. (Pp. 1221).
- KALASHNYK, H., N. NUZHYNIA & M. GAIDARZHY. 2016.** Anatomical and morphological features of seedlings of some Cactoidea Eaton (Cactaceae Juss) species. *Acta Agrobot.* 69: 1697.
- KIESLING, R. 1978.** El género *Trichocereus* (Cactaceae). Apéndice I: Las especies de la República Argentina. *Darwiniana* 21: 263-330.
- KIESLING, R, J. LAROCCA, L. FAÚNDEZ, D. METZING & S. ALBESIANO. 2008.** Cactaceae. In: ZUOLAGA F. O., O. MORRONE & M. J. BELGRANO (eds.) *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur*. Vol. 2, pp. 1715-1830. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis.
- KIESLING, R. & FERRARI O. E. (eds.). 2009.** *100 cactus argentinos*. Albatros, Buenos Aires. (Pp. 128).
- KRAUS, J., H. DE SOUSA, M. REZENDE, N. CASTRO, C. VECCHI & R. LUQUE. 1998.** Astra Blue and Basic Fuchsin double staining of plant materials. *Biotechnic & Histochemistry* 73: 235-243.

- LOPEZ DE CASENAVE, J. N. 2001.** *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del Desierto del Monte.* (Tesis doctoral). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- MANDUJANO, M. C., A. FLORES-MARTÍNEZ, J. GOLUBOV & E. ESCURRA. 2002.** Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *S. W. Naturalist* 47: 162-168.
- MAUSETH, J. D. 2006.** Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Ann. Bot.* 98: 901–926.
- MAZZOLA, M. B., V. J. CENIZO & A. G. KIN. 2013.** Factores que afectan la germinación de *Trichocereus candicans* (Cactaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48: 515-523.
- MONJE, P. V. & E. J. BARAN. 2000.** First evidences of the bioaccumulation of α -quartz in Cactaceae. *J. Pl. Physiol.* 157: 457-460.
- NAVARRO, G. 1996.** Catálogo ecológico preliminar de las Cactáceas de Bolivia. *Lazaroa* 11: 33-84.
- ROTH, I. 1977.** Fruits of angiosperms. In: K. LINSBAUER (ed.) *Encyclopedia of plant anatomy*, (pp. 675). Gebrüder Borntrager, Berlin.
- SCHLUMBERGER, B. O. & S. S. RENNER. 2012.** Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): Polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *Amer. J. Bot.* 99: 1335–1349.
- SILVA, D. & J. L. ALVES. 1999.** Anatomia dos órgãos vegetativos de seis espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley (Cactaceae). *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 18: 53-60.
- SOFFIATTI, P. & V. ANGYALOSSY. 2007.** Anatomy of Brazilian Cereeae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. *Acta Bot. Bras.* 21: 813-822.
- TERRAZAS-SALGADO, T., S. LOZA-CORNEJO & H. J. ARREOLA-NAVA. 2005.** Stem anatomy of the species of the genus *Stenocereus* (Cactaceae). *Acta Bot. Venez.* 28: 321-336.
- TORRES-BOEGER, M. R., P. SOFFIATTI, M. A. GOMES-SOUTO, M. BUDCHEN, K. P. BAGATINI & M. DAL FORNO. 2010.** Morfología funcional de dos especies de *Lepismium* (Rhipsalideae, Cactaceae). *Revista Mex. Biodivers.* 81: 393-400.

- OGBURN, R. M. & E. J. EDWARDS (eds.). 2009.** Anatomical variation in Cactaceae and relatives: Trait lability and evolutionary innovation. *Amer. J. Bot.* 96: 391-408.
- VÁZQUEZ-SÁNCHEZ, M., T. TERRAZAS & S. ARIAS. 2015.** Comparative morphology and anatomy of *Backebergia militaris* (Echinocereae–Cactaceae) cephalium. *Plant. Syst. Evol.* 302: 245-256.
- ZARLAVSKY, G. E. (ed). 2014.** *Histología Vegetal: técnicas simples y complejas*, 1^{era} ed. Sociedad Argentina de Botánica. Gráfica Arte, Buenos Aires.

AGRADECIMIENTOS

- ❖ A mi Directora Natalia Delbón y Co-directora Laura Stiefkens, por guiarme, por tenerme paciencia y ayudarme en este proceso. A Teresa Cosa por permitirme hacer mi tesina en la cátedra. A Laura Las Peñas, Alejandra y a Adriana por enseñarme las técnicas y recibirme siempre con una sonrisa. A mis compañeras de cátedra. Al laboratorio de Morfología Vegetal por proveerme las instalaciones y materiales.
- ❖ A mi querida UNC, por la educación pública.
- ❖ A mis padres Silvia y Walter, por la vida, la educación, el apoyo, por guiarme, por respetar siempre mis elecciones y acompañarme con amor. A mi hermano, mis tíos y primos. A mi madre por su amor absoluto.
- ❖ A mi querida Nona Elida, a mis abuelos Mari y Dardo. A los tres, gracias por alimentarme rico antes de clase tantas veces, por darme cobijo, por el amor de abuelos. A mi viejito Don Luis que desde donde sea que esté me siguen llegando sus bendiciones y protección. Abuelo Dardo, este trabajo te lo dedico a vos, sé cuanto deseabas verme recibida.
- ❖ A mis amigos, las chicas de la facu, los amigos de la vida, los del trabajo, a todos, siempre presentes en cada etapa, gracias por los abrazos, por la diversión, por el aguante, y a muchos de ellos gracias por colaborar de alguna manera con este trabajo.
- ❖ A mis jefes de todos los trabajos durante estos años, sobre todo los últimos, por la paciencia y la confianza.
- ❖ Gracias a todos los seres que me acompañaron con tanto amor y paciencia durante estos años.
- ❖ A la Naturaleza, por inspirarme y enamorarme cada día.

