

COLEGIO DE POSTGRUADOS



INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN
EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO
BOTÁNICA

Anatomía y Morfología de las Especies Silvestres del Género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México.

MARIA DE LOS ANGELES GARCÍA AGUILAR

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2007

HOJA DE FIRMAS

AGRADECIMIENTOS

A los integrantes de mi consejo particular: Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dr. Salvador Arias Montes y Dr. René Valdez Lazalde por su valioso apoyo en la realización de esta investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado para la realización de mis estudios de maestría.

A la especialidad de Botánica.

A todas aquellas personas que contribuyeron directa o indirectamente en la realización de este trabajo.

DEDICATORIA

A Emiliano e Hilario por darme su tiempo, ternura y motivación en la realización de este trabajo.

A Raymundo por tomar el riesgo de ser mi compañero en este paréntesis

A mi madre y hermanas

CONTENIDO

Índice de figuras	iii
Índice de cuadros	iv
Resumen	vi
Abstract	vii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	2
2.1. Historia taxonómica del género <i>Hylocereus</i> (Berger) Britton & Rose.....	2
2.2. Problemática taxonómica de las especies del género <i>Hylocereus</i> presentes México	4
2.3. Los estudios anatómicos en la familia Cactaceae	6
III. OBJETIVOS	7
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	7
V. RESULTADOS	12
5.1. Morfología	12
5.2. Anatomía	20
5.2.1. Tejido primario	20
5.2.2. Tejido secundario	22
5.2.2.1. Peridermis	22
5.2.2.2. Xilema	22
5.3. Variación poblacional	26
5.3.1. Cutícula e hipodermis	26
5.3.2. Elementos de vaso	27

5.3.3. Fibras	28
5.3.4. Radios	29
5.4. Correlación de algunos caracteres anatómicos de algunos grupos morfológicos del género <i>Hylocereus</i>	30
5.4.1. Correlación entre los caracteres anatómicos y algunas variables geográficas (latitud, longitud y altitud)	31
5.4.2. Caracteres anatómicos y algunas variables ambientales	32
5.4.3. Análisis de Componentes Principales	33
5.4.5. Distribución	39
VI. DISCUSIÓN.....	41
6.1. Morfología	41
6.2. Variación fenológica	41
6.3. Caracterización morfológica de las especies del género <i>Hylocereus</i> presentes en México.....	43
6.4. Anatomía	45
6.4.1. Tejido primario	45
6.4.2. Madera	46
6.4.3. Distribución.....	51
VII. CONCLUSIONES	53
VIII. LITERATURA CITADA	54

Índice de figuras

No. de Figura	Página
1. Caracteres morfológicos evaluados en campo.....	8
2. Caracteres de la aréola evaluados.....	9
3. Aréola tipo I en individuos juveniles y adultos.	15
4. Aréola tipo II en individuos juveniles y adultos	17
5. Aréola tipo III en individuos juveniles y adultos.....	18
6. Cutícula, hipodermis y peridermis de algunas especies del género <i>Hylocereus</i>	21
7. Córtex y tejido secundario de algunas especies del género <i>Hylocereus</i>	23
8. Xilema secundario de algunas especies del género <i>Hylocereus</i> (Grupos A y B).....	24
9. Fibras y radios del xilema secundario de algunas especies de <i>Hylocereus</i> (Grupos A y C).....	26
10. Representación gráfica de los componentes uno y dos que explican el 47.35 % de la varianza de la madera.	35
11. Representación gráfica de los componentes uno y tres que explican el 42.45 % de la varianza de la madera y su distribución.	37
12. Representación gráfica de los componentes uno y cuatro que explican el 40.41 % de la varianza de la madera y de su distribución.	38
13. Distribución de las especies silvestres del género <i>Hylocereus</i> en México.....	40

Índice de cuadros

No. de Cuadros	Página
1. Sitos de colecta para el género <i>Hylocereus</i>	7
2. Valores extremos para algunos caracteres morfológicos del género <i>Hylocereus</i>	14
3. Media y error estándar para los atributos cutícula e hipodermis en algunos grupos morfológicos y algunas especies del género <i>Hylocereus</i>	20
4. Media y error estándar para los atributos de los elementos de vaso e Índice de vulnerabilidad para algunos grupos morfológicos del género <i>Hylocereus</i> (Grupos A, B y C).....	23
5. Media y error estándar para los atributos de las fibras y el índice de Chattaway para algunas grupos morfológicos del género <i>Hylocereus</i>	25
6. Media y error estándar para los atributos de radio, altura y anchura para algunos grupos morfológicos del género <i>Hylocereus</i>	25
7. Media y error estándar del espesor de la cutícula e hipodermis de algunas poblaciones de <i>Hylocereus</i> , estudiadas.	27
8. Media y error estándar del espesor de la cutícula e hipodermis de algunas especies de <i>Hylocereus</i> , con distribución en América del sur.	27
9. Media y error estándar para los atributos del elemento de vaso e índice de vulnerabilidad para las poblaciones de <i>Hylocereus</i> estudiadas.	28
10. Media y error estándar para los atributos de la fibra e índice de Chattway para las poblaciones de <i>Hylocereus</i> estudiadas.....	29
11. Media y error estándar para los atributos alto y ancho de radios para algunas poblaciones del género <i>Hylocereus</i>	30
12. Coeficientes de correlación entre algunos caracteres anatómicos de los grupos morfológicos del género <i>Hylocereus</i>	31
13. Coeficientes de correlación entre algunos caracteres anatómicos de los grupos morfológicos del género <i>Hylocereus</i> y latitud, longitud y altitud.	32

14. Coeficientes de correlación entre algunos caracteres anatómicos de los grupos morfológicos del género *Hylocereus* y la temperatura máxima anual, temperatura mínima anual y precipitación promedio anual. 33

15. Eigenvectores correspondientes al análisis de componentes entre algunos caracteres anatómicos de la madera de los grupos morfológicos del género *Hylocereus*. 34

Resumen

Se estudió la anatomía caulinar y la morfología de diez poblaciones del género *Hylocereus* con distribución en México con el objetivo de evaluar su variación y su contribución en la sistemática del género. En cada una de las localidades muestreadas se colectaron de 3 a 5 individuos fenológicamente maduros a fin de garantizar la mayor homogeneidad en el material. Para la obtención de los caracteres anatómicos se tomaron muestras de ramas adultas en la parte apical, media y basal de cada individuo a fin de establecer caracteres anatómicos asociados al desarrollo. Se realizó la microtecnia convencional de inclusión en parafina para el tejido primario, para el tejido secundario el material se cortó con un micrótopo de deslizamiento y los cortes se tiñeron con safranina y montaron en resina sintética. Un total de 50 muestras fueron analizadas en su morfología y anatomía. A las variables cuantitativas se les aplicó un análisis de varianza, seguido por un análisis de comparación de medias (Tukey, $P \leq 0.05$) para evaluar diferencias significativas entre poblaciones. También se practicó un análisis de componentes principales donde se incluyeron tres variables geográficas (altitud, latitud y longitud) y dos ambientales (temperatura y precipitación). Los resultados mostraron que de un total de 13 caracteres morfológicos vegetativos observados, siete fueron consistentes, cuatro relacionados con observaciones de la aréola (diámetro, forma, número y disposición de las espinas) y tres referentes a la rama (cornificación, número de costillas y pruinosis). La variación observada permitió caracterizar tres tipos morfológicos básicos, correspondientes a las especies *Hylocereus ocamponis*, *Hylocereus purpusii* e *Hylocereus undatus*. Los resultados anatómicos mostraron que las especies del género *Hylocereus* presentan elementos de vaso con placas de perforación simple y punteaduras alternas pseudoescalariformes, fibras no septadas, parénquima paratraqueal escaso y radios heterogéneos, clasificada como una madera mesomórfica característica de la subfamilia Cactoideae. El análisis de varianza detectó diferencias estadísticamente significativas para los atributos longitud del elemento de vaso, longitud de la fibra y altura y anchura de los radios. El análisis de componentes principales mostró que los caracteres de la madera asociados con la eficiencia en la conducción de agua fueron los caracteres que permitieron explicar el mayor porcentaje de la variación encontrada para las tres especies estudiadas. Los resultados obtenidos permitieron concluir que las especies estudiadas del género *Hylocereus* son morfológicamente variables; sin embargo, se pueden distinguir por algunas características de la aréola (diámetro, longitud y forma de las espinas centrales y radiales) y de la anatomía caulinar (grosor de la cutícula e hipodermis, tamaño de los radios de la madera); también, que las especies estudiadas muestrean mayor especialización en la eficiencia del transporte de agua que en el transporte mecánico; que las especies silvestres del género *Hylocereus* se distribuyen principalmente en la vertiente de Pacífico mexicano en los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán y Guerrero.

Palabras clave: Anatomía caulinar, morfología, variación, *Hylocereus*, Cactaceae.

Abstract

Caulinar anatomy and morphology of ten populations of *Hylocereus* growing in Mexico were studied with the main purpose to evaluate their variation and their contribution to the systematics of the genus. In each population to reduce variability only 3-5 reproductive individuals were collected. For the anatomical study samples of apical medial and basal part of mature branches were removed to evaluate differences in ontogeny. The standard paraffin microtechnique was used for primary tissue while nonembedded samples were cut with a sliding microtome and stained with safranin and mounted in synthetic resin. Fifty samples were studied in their morphology and anatomy. Quantitative variables were analysis through variance analysis followed a pairwise mean analysis (Tukey, $P \leq 0.05$) to evaluate significant differences among populations. Principal component analysis was performed to identify which characters explained the highest variation of *Hylocereus* wood in relation to three geographic variables (elevation, latitude and longitude) and two environmental variables (temperature and rainfall). Results showed that from the 13 caulinar morphological characters studied, seven were homogeneous, four of the areole (diameter, shaped, number and arrangement of spines) and three of the branch (cornification, number of ribs and pruinosity) allow to distinguish three groups of populations. These three groups corresponde to *Hylocereus ocamponis*, *Hylocereus purpusii* and *Hylocereus undatus*. Wood of *Hylocereus* show vessel elements with simple perforation plates and pseudoscalariform intervessel pits, nonseptate fibres, scanty paratracheal parenchyma, and heterogenous rays; features which allow to classify it as a mesomorphic wood as in other members of Cactoideae. Principal component analysis showed that those woods cells related with water conduction explained the highest proportion of the wood variation found in the studied species. The results allow to conclude that species of *Hylocereus* are morphologically variable, however they may be distinguished by some traits in the areole (diameter, length, and shape of the central and radial spines) and in the caulinar anatomy (cuticle thickness and hypodermis thickness, wood ray size); also the studied species showed a higher specialization in water conduction than in mechanical support, and that the wild species of *Hylocereus* are mainly distributed in the Pacific coast in the states of Nayarit, Jalisco, Michoacan and Guerrero.

Key words: Caulinar anatomy, morphology, variation, *Hylocereus*, Cactaceae

I. INTRODUCCIÓN

El estudio anatómico de algunos caracteres de la madera y su variación se ha realizado principalmente en especies de importancia económica y de amplia distribución (Panshin y de Zeeuw, 1980) y ha sido esencial en las clasificaciones de grupos taxonómicos importantes (Cronquist, 1981). A nivel específico la variación en estructuras de la madera se ha estudiado principalmente en función a gradientes de latitud y altitud con respuesta diferencial (Bass, 1986; Noshiro *et al.*, 1994). En el estudio de la madera de la familia Cactaceae se han reconocido nueve líneas independientes de evolución (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998); pero aún es escaso el conocimiento que se tiene de muchos géneros tanto de su madera como de otros rasgos anatómicos caulinares (Terrazas y Arias 2002); y aún más escasos los relacionados a los patrones de variación de la madera para especies de cactáceas de amplia distribución (Arias y Terrazas, 2001). Para el caso específico de algunas especies del género *Hylocereus* la mayoría de los estudios han centrado su interés en aspectos agronómicos, fisiológicos y de su biología reproductiva, debido principalmente al elevado potencial comercial de algunas especies como *H. undatus* (Nerd y Mizrahi, 1997). Recientemente algunos autores han reconocido una importante variación morfológica y genética en algunas especies de *Hylocereus* presentes en México (Ortiz, 1999; Cáliz, 1996; Castillo, 2002), debido en parte a la influencia de las condiciones ambientales y a los procesos de hibridación y selección humana, muy comunes en este taxón (Nerd y Mizrahi, 1997). El principal problema en cuanto al reconocimiento del número de especies pertenecientes a este género, radica en que se no se cuenta con claves de identificación confiables, basados en estudios morfológicos, anatómicos y de distribución tomando en cuenta esta amplia variación, por tal motivo se presenta esta investigación con el objetivo de contribuir al conocimiento del género.

II. ANTECEDENTES

2.1. Historia taxonómica del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose

El género *Hylocereus* fue erigido por Alwin Berger en 1905 como subgénero de *Cereus* Miller; posteriormente Britton y Rose (1909), lo elevaron a nivel de género estableciendo el nombre que se conserva actualmente con ocho especies: *H. calcaratus* (Weber) Britton & Rose, *H. costaricensis* (Weber) Britton & Rose, *H. lemairei* (Hooker) Britton & Rose, *H. napoleonis* (Graham) Britton & Rose, *H. ocamponis* (Salm-Dyck) Britton & Rose, *H. stenopterus* (Weber) Britton & Rose, *H. triangularis* (Linnaeus) Britton & Rose e *H. tricostatus* (Gosselin) Britton & Rose. En 1913, estos mismos autores incluyeron en el género a *H. minutiflorus* (Vaupel) Britton & Rose.

En 1926 Berger vuelve a retomar la clasificación del género y lo ubica en la tribu Hylocereae Berger, subtribu Hylocereanae Britton & Rose, reconociendo tres especies: *H. costaricensis*, *H. trigonus* (Haworth) Safford e *H. undatus* (Haworth) Britton & Rose. Buxbaum (1958) en su división filogenética de la subfamilia Cereoideae, establece un nuevo estatus para el género ubicándolo en la tribu Hylocereae Buxbaum, subtribu Hylocereinae Britton & Rose, línea B cercanamente emparentado con los géneros *Mediocactus* Britton & Rose y *Wilmattea* Britton & Rose. En 1920, Britton y Rose ubican al género dentro de la tribu Cereae, subtribu Hylocereanae e incluyen nueve especies más a su primera clasificación de 1909: *H. guatemalensis* (Eichlam) Britton & Rose, *H. purpusii* (Weingart) Britton & Rose, *H. polyrhizus* (Weber) Britton & Rose, *H. bronxensis* Britton & Rose, *H. venezuelensis* Britton & Rose,

H. cubensis Britton & Rose, *H. monacanthus* (Lemaire) Britton & Rose, *H. extensus* (Salm-Dyck) Bauer e *H. trigonus*. En cuanto a *H. minutiflorus* estos autores comentan que por sus características vegetativas y hábito de crecimiento esta especie debe estar dentro del género, sin embargo, por sus características florales la ubicaron como un género distinto *Wilmattea* Britton & Rose.

Backeberg (1966) clasifica al género dentro de la tribu Hylocereeae Backeberg, subtribu Hylocerinae Backeberg, grupo Nyctohylocerei Backeberg, subgrupo Hylocerei Backeberg, estableciendo 24 especies. En 2001 Anderson reconoce 18 especies, incluyendo a *H. minutiflorus*, como lo habían propuesto Britton y Rose (1920), las especies que reconoce son: *H. calcaratus*, *H. costaricensis*, *H. escuintlensis* Kimmach, *H. estebanensis* Backeberg, *H. guatemalensis*, *H. lemairei*, *H. microcladus* Backeberg, *H. minutiflorus*, *H. ocamponis*, *H. peruvianus* Backeberg, *H. polyrhizus*, *H. purpusii*, *H. scandens* (Salm-Dick) Backeberg, *H. stenopterus*, *H. triangularis*, *H. trigonus*, e *H. undatus*.

En 2003 Bauer realiza una revisión de la tribu Hylocereeae Buxbaum en la que sigue los criterios establecidos por Barthlott y Hunt (1993) y donde se reconocen 16 especies; así mismo, dentro del género son establecidos dos grupos, el primero denominado como *Salmodyckia* (Hunt, 1989) en el que se incluyen cuatro especies perteneciente al género *Selenicereus* (Berger) Britton & Rose, sección *Salmodyckia*; sin embargo, este autor hace referencia a los trabajos realizados por Taylor y Zappi (2003) citado en Bauer (2003) en los cuales las secuencias de genes revelan que pertenecen al género *Hylocereus*.

Los tallos son típicamente como los de un *Hylocereus*, aunque las espinas en el pericarpelo no lo son según la definición de Britton y Rose (1920), así que estos crean un género separado de plantas denominado *Mediocactus*. Pero estas especies no son consideradas como intermedios entre *Selenicereus* e *Hylocereus*, Bauer (2003) señala que la definición del género *Hylocereus* es tan amplia que puede incluirlos y menciona que un típico *Hylocerei* puede tener espinas en el pericarpelo, como ocurre en *H. extensus*, *H. megalanthus* (Schumann) Bauer, *H. setaceus* (Salm-Dyck) Bauer, *H. trigonus* e *H. tricae* (Hunt) Bauer. El segundo grupo denominado *Hylocereus*, incluye los más antiguos miembros de *Hylocerei*: *H. minutiflorus*, *H. stenopterus*, *H. calcaratus*, *H. undatus*, *H. escuintlensis*, *H. ocamponis*, *H. guatemalensis*, *H. costaricensis*, *H. moncanthus* e *H. trigonus*.

2.2. Problemática taxonómica de las especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose presentes en México.

El número de especies del género *Hylocereus* reconocidas para México ha variado según el autor; Ochoterena (1922) reconoce tres especies: *H. purpusii*, *H. ocamponis* e *H. napoleonis*. Bravo-Hollis (1937) reconoce para nuestro país tres especies: *H. purpusii*, *H. ocamponis* e *H. undatus*, como una especie introducida y ampliamente cultivada; más tarde Bravo-Hollis (1978) menciona la probable presencia en México de *H. guatemalensis* muy similar a *H. undatus*, *H. calcaratus*, *H. stenopterus*, *H. napoleonis*, e *H. minutiflorus* debido a que algunos ejemplares han sido colectados en nuestro país, aunque el área de distribución de éstas especies es principalmente Centroamérica. Guzmán *et al.* (2003) reconocen para México a las especies *H. minutiflorus*, *H. ocamponis*, *H. purpusii* e *H. undatus* esta última como una especie cultivada.

Más recientemente Cáliz (2004) reconoce la presencia de nueve especies para el país *H. calcaratus*, *H. escuintlensis*, *H. guatemalensis*, *H. ocamponis*, *H. purpusii*, *H. stenopterus*, *H. triangularis*, *H. trigonus* e *H. undatus*, este autor también reconoce a esta última especie como ampliamente cultivada.

En la revisión taxonómica de la tribu Hylocereeae (Buxbaum) Bauer (2003) reconoce la discrepancia entre los neotipos establecidos por Doweld (2002) para las especies *H. ocamponis* e *H. purpusii* y los propuestos por él, debido a que los primeros fueron establecidos con ejemplares de herbario muy dañados o que contaban únicamente con una flor pobremente preservada. En su trabajo Bauer (2003) reconoce la escasa evidencia que sustenta la separación clara de las especies y por tal motivo las considera como una sinonimia. Tell-Zur *et al.* (2004) mencionan con base en observaciones citológicas que *H. ocamponis* es sinónimo de *H. purpusii* y se apoyan en la revisión nomenclatural realizada por Bauer. Recientemente, algunos autores como Cáliz (1996) y Castillo (2002) han reconocido una importante variación morfológica y genética en algunas especies del género *Hylocereus* presentes en México, debido en parte a la influencia de las condiciones ambientales y a los procesos de hibridación y selección humana, muy comunes en este taxón.

El principal problema en cuanto al reconocimiento del número de especies pertenecientes a este género en México, radica en que se no se cuenta con claves de identificación confiables, basadas en estudios morfológicos, anatómicos y de distribución tomando en cuenta esta amplia variación a la que hacen referencia varios autores.

2.3. Los estudios anatómicos en la familia Cactaceae

En el estudio de la madera de la familia Cactaceae se han reconocido nueve líneas independientes de evolución (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998); pero aún es escaso el conocimiento que se tiene de muchos géneros tanto de su madera como de otros rasgos anatómicos caulinares (Terrazas y Arias 2003); y aún más escasos los relacionados a los patrones de variación de la madera para especies de cactáceas de amplia distribución (Arias y Terrazas, 2001).

Para el caso específico de algunas especies del género *Hylocereus* son escasas las descripciones anatómicas caulinares y el trabajo se ha centrado en *H. undatus*, especie que tiene amplia variación morfológica, fisiológica y genética (Ortiz, 1995; Cálix, 1996; Nerd y Mizrahi, 1997; Castillo, 2002). Debido a que no se cuenta con descripciones anatómicas y morfológicas que permitan apoyar el reconocimiento de las especies del género *Hylocereus* en México se presenta esta investigación con el objetivo de contribuir al conocimiento de este género.

Bajo esta perspectiva se plantean las siguientes interrogantes:

- 1) ¿Qué caracteres morfológicos apoyan la separación de las especies del género *Hylocereus* presentes en México?
- 2) ¿Existen atributos de la anatomía caulinar que permitan separar a las especies presente en México de aquellas que se distribuyen en Centro y Sur de América?
- 3) ¿La variación poblacional para los rasgos anatómicos es menor que entre las especies?
- 4) ¿Cuál es la distribución de las especies silvestres del género *Hylocereus* en México?

III. OBJETIVOS

- Caracterizar los atributos morfológicos que apoyen la separación de las especies del género *Hylocereus* presentes en México.
- Describir los atributos anatómicos de las estructuras caulinares de las especies del género *Hylocereus* y contrastarlas con algunas especies de Centro América.
- Aportar al conocimiento de la distribución de las especies silvestres del género *Hylocereus* en México.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

Para definir una distribución preliminar de las poblaciones del género *Hylocereus* presentes en México se consultó el Herbario del Colegio de Postgraduados (CHAPA); el Herbario Nacional (MEXU) y el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), de donde se tomaron las coordenadas geográficas que determinarían la ruta de colecta del material del presente estudio (Cuadro 1).

Cuadro 1. Sitos de colecta para el género *Hylocereus*.

Localidad	Latitud	Longitud	Altitud msnm
Ixtlán del Río, Nay. (j)	21° 02' 30''	104° 13' 45''	15
Syngaita, Nay (f)	21° 34' 18''	105° 14' 17''	31
Jala, Nay. (a)	21° 32' 30''	104° 27' 09''	1132
La Piedad, Mich. (c)	20° 30' 32''	102° 52' 14''	2262
Cerro Colorado, Mich. (e)	19° 18' 51''	100° 28' 12''	1195
El Zapote, Mich. (d)	19° 55' 27''	101° 03' 15''	796
Rosas Moradas, Mich. (g)	18° 39' 38''	103° 26' 53''	1029
Arteaga, Mich. (i)	18° 23' 03''	102° 22' 34''	710
Salitrera, Gro. (k)	17° 53' 43''	101° 21' 11''	433
Ocozocoautla, Chia. (h)	16° 76' 00''	93° 00' 00''	820

En cada una de las áreas de distribución identificadas mediante la revisión de los especímenes de herbario se colectaron de 3 a 5 individuos fenológicamente maduros a fin de garantizar la mayor homogeneidad del material a comparar. Los caracteres morfológicos de las estructuras vegetativas tomados en campo se basaron en los criterios establecidos por otros autores para la separación de las especies de este género tales como longitud de la rama, coloración, número de costillas, distancia entre aréolas, área de ondulación, altura y abertura del ángulo de ondulación (Figura 1), otros caracteres como diámetro de la aréola, número y longitud de las espinas radiales y centrales (Figura 2) fueron tomadas en el laboratorio con ayuda de un microscopio de disección adaptado a un analizador de imagen (IMAGE-Pro Plus versión 1.4, Media Cybernetics, 1997).

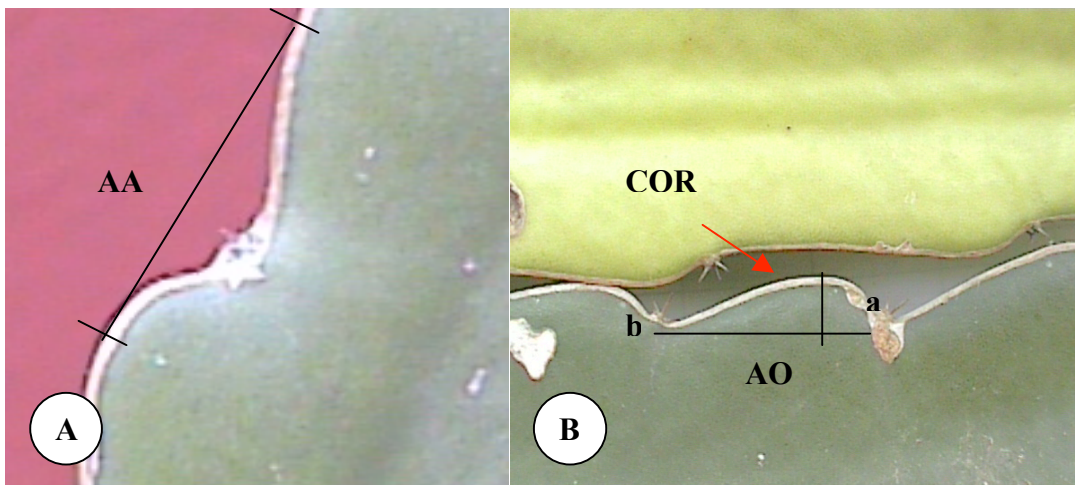


Figura 1. Caracteres morfológicos evaluados en campo. **A.** Abertura del ángulo de ondulación (**AA**). **B.** cornificación de la costilla (**COR**), área de ondulación (**AO**) obtenida del producto de la base de la ondulación (**b**) por la altura de la misma (**a**).

Una parte del material colectado se destinó a la obtención de caracteres anatómicos; para lo cual se tomaron muestras de ramas adultas en la parte apical, media y basal de cada individuo a fin de establecer caracteres anatómicos asociados al desarrollo, en cada uno de los sitios de colecta.

El material se fijó en una solución de glicerina-alcohol-agua (1:1:1) hasta iniciar la microtecnica. La descripción del tejido primario se realizó siguiendo la microtecnica convencional de inclusión en parafina. Las muestras fueron cortadas a un grosor de 14 μm con un micrótopo rotatorio, se tiñeron y montaron en resina sintética de acuerdo a Johansen (1940).

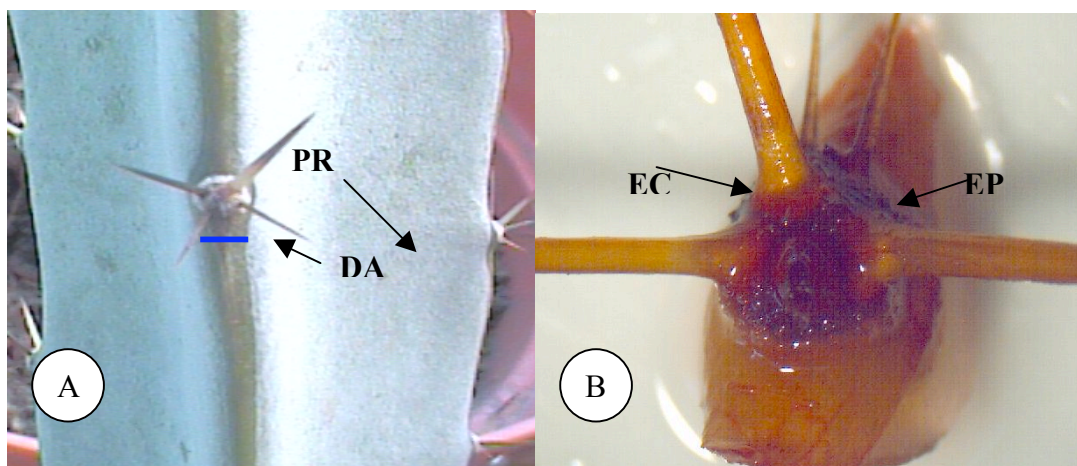


Figura 2. Caracteres de la aréola evaluados **A.** Diámetro de la aréola (**DA**); pruinosis (**PR**). **B.** Número y longitud de las espinas radiales (**ER**) y centrales (**EC**).

Para la descripción del xilema secundario, el material se cortó con un micrótopo de deslizamiento en secciones transversales y tangenciales a un grosor de 18 μm , se tiñeron con safranina y se montaron en resina sintética. Para la obtención de los disociados se obtuvieron pequeñas astillas, las cuales se colocaron en una solución de Jeffrey (Johansen, 1940) y se sometieron a una temperatura de 50° C por 24 h. El material así disociado se lavó y se hicieron preparaciones temporales a fin de cuantificar la longitud de los elementos de los vasos y las fibras. Para la descripción del xilema secundario se siguieron las recomendaciones de la Asociación Internacional de los Anatomistas de la Madera (IAWA, 1989); los radios se clasificaron bajo los criterios de Kribs (1935).

Se realizaron 50 mediciones por individuo con un analizador de imágenes (IMAGE-Pro Plus versión 3.1, Media Cybernetics 1997) adaptado a un microscopio Olympus BX-50; de los caracteres anatómicos también se calculó la conductividad relativa para cada especie (Zimmermann, 1983), empleando la ecuación de Poiseuille modificada por (Fahn *et al.* 1986 citado en Reyes 2002):

$$CR = (R^4) (FRE)$$

donde R es el radio del elemento de vaso y FRE es el número de vasos mm².

También se calcularon el índice de vulnerabilidad (Carlquist, 1977) y el índice de Chattaway (1936):

$$V = DV/FRE$$

donde DV es el diámetro del elemento de vaso y FRE es el número de vasos mm²

$$IC = LFIB/LVAS$$

donde LFIB es la longitud de la fibra y LVAS es la longitud del elemento de vaso.

Algunos de los valores de la estadística descriptiva básica se incluyeron en la descripción de los tejidos primario (espesor de la cutícula e hipodermis, córtex y médula) y secundario (peridermis, longitud de fibras y elementos de vaso, alto y ancho de radios), respectivamente. Los datos así obtenidos se contrastaron con los de algunas especies originarias de Centroamérica, mismas que pertenecen al laboratorio de Anatomía del Colegio de Postgraduados.

Tomando como antecedente que algunos autores mencionan una importante variación morfológica en algunas especies del género *Hylocereus*, parte del material colectado se mantuvo vivo bajo condiciones semi-controladas de invernadero, mismo que fue expuesto a dos diferentes intensidades de luz (exposición total a cielo abierto y semi-sombreado) con la finalidad de identificar aquellos caracteres influenciados por las condiciones ambientales, así como caracterizar las distintas etapas fenológicas.

Se transplantaron esquejes (trozos de ramas) maduros y sanos a un sustrato (arena-tezontle-tierra de hoja) en partes iguales, mismos que se dejaron a crecimiento libre; de este material se realizaron observaciones principalmente de brotes (ramas vegetativas), con especial énfasis en aspectos relacionados con la aréola, diámetro y forma, así como número, disposición, color y longitud de las espinas. Estas observaciones se registraron cada semana por un periodo de nueve meses.

Análisis estadísticos

A cada una de las variables obtenidas tanto en el campo como en el laboratorio se les aplicó un análisis de varianza, cuyos valores fueron incluidos en la descripción de la madera. A efecto de cumplir con los supuestos de normalidad de la estadística descriptiva, las variables continuas fueron transformadas a logaritmo base diez y la discretas con raíz cuadrada. Posteriormente se realizó un análisis de comparación de medias (Tukey, $P \leq 0.05$), a fin de establecer diferencias estadísticamente significativas entre especies. Se realizó un análisis de correlación entre las variables anatómicas, geográficas (latitud, longitud y altitud) y ambientales (temperatura y precipitación). También se realizó un análisis de componentes principales (ACP) donde se incluyeron tres variables geográficas, tres ambientales y dieciocho variables anatómicas a fin de determinar cuál o cuáles de ellas contribuyen en mayor porcentaje a explicar la variación en las especies. Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1989).

Para la generación del mapa de distribución de las especies silvestres del género *Hylocereus* presentes en México se georeferenciaron cada uno de los sitios de colecta, creando de este modo un mapa preliminar de distribución. Posteriormente se realizó la sobreposición de mapas climatológicos (escala 1:1 000 000) y de vegetación (escala 1:250 000) a través del programa ARCVIEW versión 3.2 (Environmental Systems Research Institute, 1999).

V. RESULTADOS

5.1. Morfología

De un total de 13 caracteres morfológicos vegetativos observados, siete fueron consistentes tanto para los individuos expuestos totalmente a la radiación solar, como aquellos que se mantuvieron bajo condiciones de semi-sombreado; cuatro relacionados con observaciones de la aréola (diámetro, forma, número y disposición de las espinas) (Figura 2) y tres referentes a la rama (cornificación, número de costillas y pruinosis) (Figura 2). Otros caracteres como longitud de la rama, coloración, número de aréolas por rama, distancia entre aréolas, altura al vértice, abertura del ángulo de ondulación se expresaron diferencialmente según la exposición a la radiación (Figura 1).

Longitud de la rama (LR). Este carácter se midió desde la base de la rama hasta el meristemo apical de la misma, las medidas se hicieron cada semana, sin embargo la velocidad de crecimiento parece depender de la intensidad luminosa a la que el individuo está expuesto, así como del medio de sostén del que disponga, los individuos con acceso a un tutor desarrollaron raíces adventicias que les permitieron un crecimiento más acelerado en comparación con aquellos que no lo tuvieron.

Coloración (CL). La coloración de la rama en estadio juvenil es diferente a la de los individuos maduros, pasando del verde claro a oscuro; sin embargo los individuos expuestos totalmente a la radiación llegan a presentar cierta coloración rojiza. En algunos ejemplares esta condición limitó el crecimiento de la rama, debido a un cierto grado de estrés provocado por la radiación solar a cielo abierto, en comparación con aquellos individuos expuestos a semi-sombreado.

Número de aréolas por rama (NA). Este carácter parece depender de la longitud de la rama, mientras más longitud presente mayor será el número de aréolas. La distancia entre cada aréola es constante sobre todo en la parte basal y media de la rama en todos los individuos.

Área de ondulación (AO). Este carácter se obtuvo de multiplicar la base de la ondulación por la altura de la misma. Algunos individuos expuestos a radiación solar total presentaron una marcada ondulación o crenación en comparación con aquellos mantenidos bajo condiciones de semi-sombreado (Cuadro 2); principalmente los individuos colectados en las localidades de Jala, Ixtlán del Río, Syngaita, La Piedad y Ocozocoautla; los individuos que no presentaron cambios significativos en este carácter bajo las distintas intensidades luminosas fueron los colectados en Cerro Colorado, Rosas Moradas, Arteaga y El Zapote.

Altura al vértice (AV). Este carácter fue tomado desde la base del comienzo de la ondulación, hasta la altura máxima de la misma. Al igual que el área de ondulación este carácter se expresó diferencialmente dependiendo de la exposición a la radiación solar; aquellos individuos expuestos a radiación total presentaron una mayor altura de este carácter en comparación con aquellos mantenidos bajo semi-sombreado (Cuadro 2). Los individuos que no presentaron cambios significativos en este carácter bajo las distintas intensidades luminosas fueron los colectados en Cerro Colorado, Rosas Moradas, Arteaga y El Zapote.

Abertura del ángulo de ondulación (AA): Este carácter fue tomado como la distancia entre una y otra cresta de ondulación y al igual que el área de ondulación, también depende de la intensidad luminosa a la que es expuesto el individuo, aquellos individuos que presentaron un crecimiento continuo, ya sea por la disposición de un tutor o por la exposición a la radiación presentaron las mayores distancias para este carácter (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valores extremos para algunos caracteres morfológicos del género *Hylocereus*.

Carácter	Individuos expuestos a radiación total	Individuos bajo condiciones de semi-sombreado
Longitud de la rama (LR) (cm)	34 a 91	15 a 50
Número de aréolas por rama (NA)	14 a 27	10 a 20
Área de ondulación (AO).	0.1 a 2.5	0.1 a 0.8
Altura al vértice (AV).	0.1 a 2.5	0.2 a 0.6
Abertura del ángulo de ondulación (AA) (cm).	2.0 a 5.5	1.1 a 2.0

Caracteres consistentes.

Cornificación de la costilla (CN). Este carácter se observó tanto en individuos juveniles como maduros y no se vio influenciado por la radiación solar; sin embargo, aquellos individuos que son parasitados o están expuestos a un tipo de daño mecánico, tienden a desarrollar una capa de peridermis en las áreas dañadas, que pueden llegar a cubrir completamente la rama ocultando la capa córnea característica en el ángulo de las costillas.

Número de costillas (NC). De manera general, el número de costillas para todos los ejemplares es de 3; sin embargo, algunos individuos mostraron 4, 5 ó 6 costillas en estadios juveniles, aunque al avanzar en el desarrollo, estos meristemas interrumpieron su crecimiento y en el estadio adulto sólo se conservaron 3 costillas. Este comportamiento lo presentaron los individuos colectados en las localidades de Salitrera, La Piedad y Ocozocoautla.

Pruinosidad (P). Este carácter se refiere a la deposición de ceras sobre la epidermis de los individuos, y parece no depender de la exposición a la radiación, fue observado tanto en individuos juveniles como adultos, aunque conforme avanza la edad cronológica este carácter parece ser menos conspicuo. Sólo los individuos colectados en las poblaciones de Cerro Colorado, Rosas Moradas, Arteaga, El Zapote, Jala, Ixtlán del Río y Syngaita presentan este carácter.

Aréola. Para este carácter se consideró la forma, el diámetro, la disposición y el número de espinas (centrales y radiales). Las observaciones se realizaron desde el comienzo del levantamiento del meristemo hasta alcanzar el estadio juvenil y se contrastaron con ejemplares adultos colectados en campo. Para estas observaciones se consideraron individuos expuestos tanto a la radiación completa, así como aquellos que se mantuvieron en semi-sombreado.

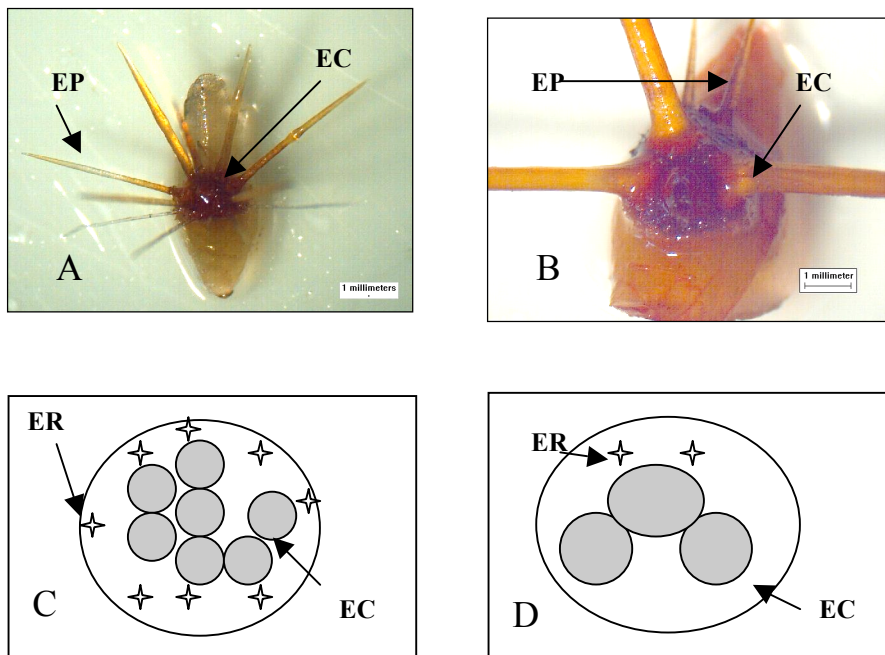


Figura 3. Aréola tipo I en individuos juveniles y adultos. **A.** Individuo juvenil, **B.** Individuo adulto, **C.** Disposición de las espinas en la aréola de individuo juvenil. **D.** Disposición de las espinas en la aréola de individuo adulto. (EP) espinas radiales, (EC) espinas centrales.

La variación observada permitió caracterizar tres tipos morfológicos principalmente:

Tipo I: Este grupo de individuos presentó un diámetro de aréola de 0.4 a 0.6 mm, de forma circular con presencia de tricomas; en estadios juveniles pueden llegar a presentar hasta 18 espinas, mismas que se van perdiendo conforme avanza la madurez. Se observaron dos tamaños distintos de espinas, de base angosta y aciculadas. Otras que se ubican en la periferia de la aréola, de color blanquecino y poco lignificadas, y otras que se ubican en la parte central de la aréola, de color café oscuro y fuertemente lignificadas con una longitud de 2.5 a 4.0 cm en individuos adultos; se observó que conforme avanzan en el desarrollo este grupo de individuos pierden la mayoría de sus espinas periféricas, quedando sólo las espinas centrales. No se observó un orden de aparición definido de las espinas radiales y centrales (Figura 3).

Tipo II. Aréola de forma ligeramente ovalada con presencia de tricomas y diámetro de 0.3 a 0.5 cm; estos individuos presentan espinas cortas, en comparación con el grupo A con una longitud de 0.3 a 0.6 cm. En estos ejemplares se observó un solo tipo de espinas, de base ancha y forma cónica, diferenciadas únicamente por el grado de lignificación y coloración; las más lignificadas de color café oscuro se ubicaron en la parte central de la aréola y las poco lignificadas de color blanquecino en la periferia de la misma. Estos ejemplares pueden llegar a presentar hasta 7 espinas; sin embargo, en el estado adulto sólo se llegan a apreciar de 3 a 5. Estos ejemplares tampoco mostraron un orden de aparición definido de las espinas (Figura 4).

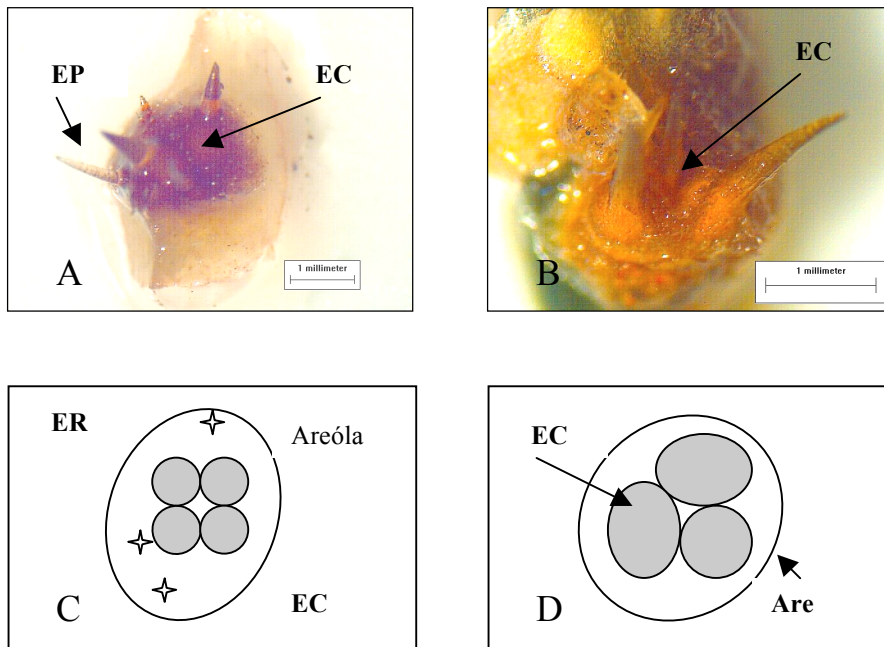


Figura 4. Aréola tipo II en individuos juveniles y adultos. **A.** Individuo juvenil. **B.** Individuo adulto. **C.** Disposición de las espinas en la aréola de individuo juvenil. **D.** Disposición de las espinas en la aréola de individuo adulto. (ER) espinas radiales, (EC) espinas centrales.

Tipo III. Aréola de forma ovalada con tricomas y diámetro de 0.3 cm, estos ejemplares también presentan un solo tipo de espinas cortas de 0.1 a 0.3 cm de longitud, diferenciadas únicamente por el grado de lignificación, se pueden llegar a observar hasta 4 espinas. Sin embargo, se observó que los ejemplares expuestos a radiación completa presentan una crenación de las costillas importante, reduciendo de manera significativa el diámetro de la aréola, permitiendo que sólo una espina central se conserve. No se observó un orden de aparición de las espinas (Figura 5).

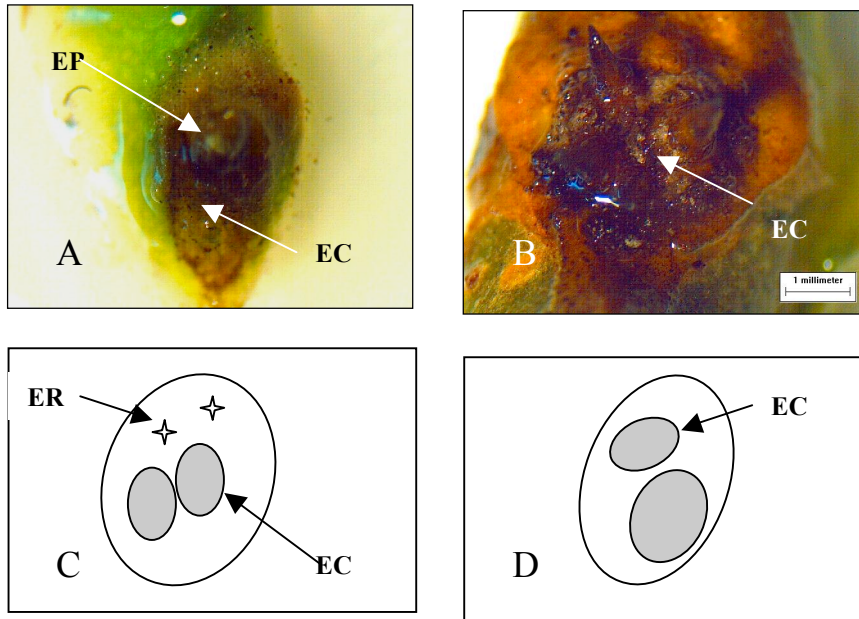


Figura 5. Aréola tipo III en individuos juveniles y adultos. **A.** Individuo juvenil. **B.** Individuo adulto. **C.** Disposición de las espinas en la aréola de individuo juvenil. **D.** Disposición de las espinas en la aréola de individuo adulto. (ER) espinas radiales, (EC) espinas centrales.

Caracterización morfológica del material colectado.

Con base en las observaciones realizadas en estructuras vegetativas (tallos) y reproductivas (aréolas), se logró establecer la caracterización de tres grupos morfológicos básicos.

Grupo morfológico A: Estructura vegetativa. Tallos con raíces adventicias, con tres costillas, de margen cornificado, poco crenado tanto en condiciones de semi-sombreado como de exposición completa a la radiación; con deposición de ceras sobre epidermis, comenzando desde la base hacia el ápice; esta característica se observa desde muy temprano en el desarrollo, dándole a estos individuos un color característico en el estadio juvenil verde grisáceo. Estos ejemplares pueden llegar a mostrar gran succulencia, una de las más notorias para el material colectado. Este grupo de individuos corresponde a la caracterización de aréola tipo I, descrito con anterioridad. Las localidades donde se colectó este material son Cerro Colorado, El Zapote, Rosas Moradas y Arteaga.

Grupo morfológico B: Estructuras vegetativas. Tallos con raíces adventicias, con tres costillas generalmente, pero pueden encontrarse individuos con 4,5 ó 6 cotillas, de margen cornificado poco conspicuo. Este grupo de individuos mostró una crenación diferencial como respuesta a la exposición a la radiación, poco crenado en condiciones de semi-sombreado y con crenación moderada bajo la exposición completa a la radiación; con deposición de ceras sobre epidermis, comenzando desde la base hacia el ápice; esta característica se observa desde muy temprano en el desarrollo, sin embargo, en individuos adultos ésta resulta poco perceptible. Estos ejemplares pueden llegar a mostrar gran succulencia. Este grupo de individuos corresponde a la caracterización de aréola tipo II. Las localidades donde fueron colectados estos individuos corresponden a las localidades Ixtlán del Río, Syngaita, Jala y Salitrera.

Grupo morfológico C: Estructuras vegetativas. Tallos con raíces adventicias, con tres costillas generalmente, pero pueden encontrarse individuos con 4,5 ó 6 cotillas, de margen cornificado poco conspicuo; con crenación diferencial como respuesta a la exposición a la radiación, poco crenado en condiciones de semi-sombreado y con crenación considerable bajo la exposición completa a la radiación; sin deposición de ceras sobre epidermis. Este grupo de individuos corresponde a la caracterización de aréola tipo III. Los ejemplares de este grupo fueron colectados en las localidades de La Piedad y Ocozocoautla.

5.2. Anatomía

5.2.1. Tejido primario

La cutícula es lisa, con un espesor que varía de $4.08 \pm 0.61 \mu\text{m}$ en *H. polyrhizus* hasta $10.94 \pm 1.26 \mu\text{m}$ en Grupo A (Cuadro 3). La epidermis es simple en todas las especies estudiadas, las células presentan forma rectangular en corte transversal, con cristales prismáticos, comúnmente más de 3 por célula en todas las especies (Fig.6A, B y D).

La hipodermis es colenquimatosa, de paredes gruesas (Fig. 6A y B), con un número de estratos que varía de 2 a 4 y un espesor que fluctúa en la media de $78.76 \pm 14.22 \mu\text{m}$ en *H. costaricensis* hasta $196.85 \pm 14.90 \mu\text{m}$ en Grupo A (Cuadro 3).

Cuadro 3. Media y error estándar para los atributos cutícula e hipodermis en algunos grupos morfológicos y algunas especies del género *Hylocereus*.

Especie	Cutícula (μm)	Hipodermis (μm)
Grupo A	10.94 ± 1.26	196.85 ± 14.90
Grupo B	8.01 ± 1.44	149.04 ± 37.66
Grupo C	9.28 ± 1.17	130.91 ± 30.27
<i>H. trigonus</i>	4.66 ± 0.63	84.35 ± 12.35
<i>H. triangularis</i>	7.87 ± 0.87	82.27 ± 13.76
<i>H. polyrhizus</i>	4.08 ± 0.61	122.51 ± 14.65
<i>H. costaricensis</i>	6.95 ± 0.65	78.76 ± 14.22

En el córtex se observaron dos regiones, una de clorénquima y otra reservante; la primera con células de parénquima en empalizada de forma rectangular principalmente y arregladas de forma radial en hileras de 3 a 5 y que al alejarse de la hipodermis pierden su arreglo. La región reservante está conformada de células de parénquima, con células de mucílago de forma redonda en todas las especies y con cristales lenticulares (Fig. 7A), aciculares y areniscas, en menor cantidad se depositan en el lumen celular de algunas células del parénquima.

Los haces vasculares corticales se observaron principalmente en la región reservante (Fig. 7B), son de tamaño variable y con crecimiento secundario. La región apical está conformada principalmente por células de parénquima en empalizada de forma rectangular; en todas las especies se observaron fibras sobre floema primario en la parte apical de las ramas (Fig. 7D).

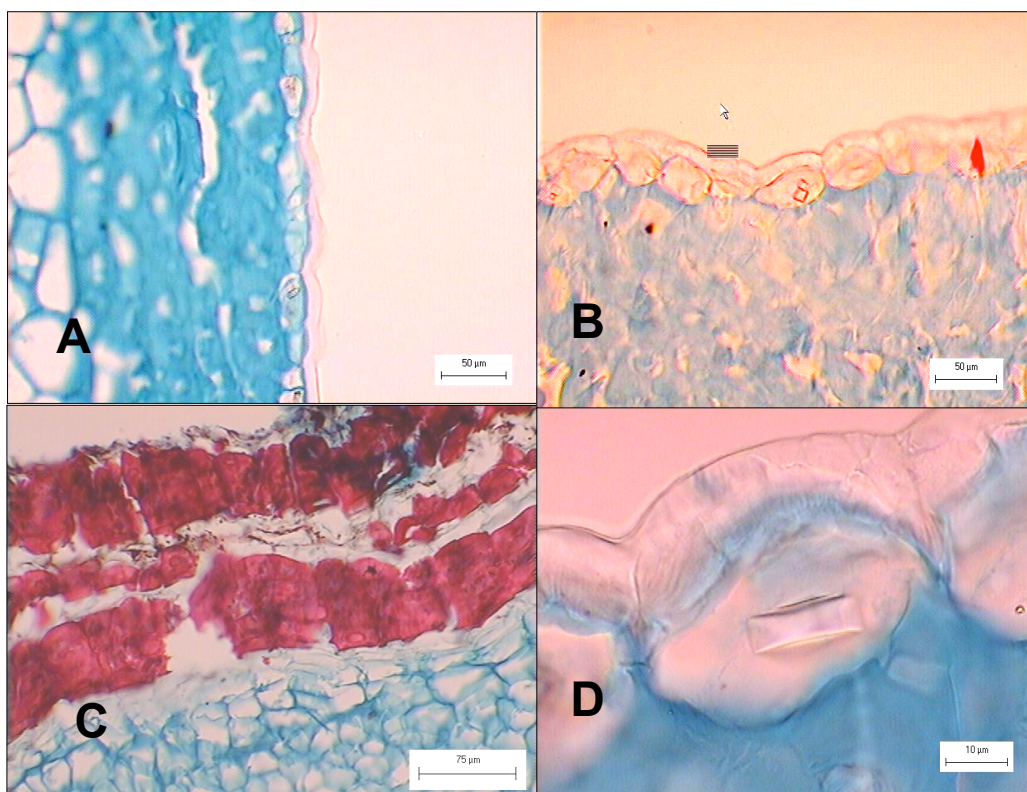


Figura 6. Cutícula, hipodermis y peridermis de algunas especies del género *Hylocereus*. Cortes transversales. **A.** Cutícula lisa (Grupo B). **B.** Hipodermis colenquimatosa de paredes gruesas (Grupo A). **C.** Peridermis unidireccional (Grupo A). **D.** Célula epidérmica con cristal prismático (Grupo A). Escala A, B=50 µm C,=75 µm y D=10 µm.

La médula presenta células de parénquima de forma isodiamétrica con granos de almidón, sin presencia de haces vasculares medulares en todas las especies estudiadas.

5.2.2. Tejido secundario

5.2.2.1. Peridermis. Las células epidérmicas sufren divisiones periclinales muy temprano en el desarrollo originando una peridermis unidireccional, por lo que se observan uno o más de seis estratos de células de felema en las aristas de las costillas principalmente cercanas al meristemo apical (Figura 6C). Adicional a la peridermis que se origina muy temprano en las aristas de las costillas, también la epidermis es reemplazada por completo por una peridermis unidireccional en la parte basal del tallo. El felógeno se origina de las células epidérmicas principalmente en las elevaciones de las costillas y se extiende hacia las depresiones de las mismas. El felema se caracteriza por tener células de paredes delgadas que se suberifican con el tiempo, de forma rectangular y, en ocasiones, se colapsan radialmente, además de estratos con células de pared gruesa.

5.2.2.2. Xilema secundario. Se observaron anillos de crecimiento inconspicuos (Fig. 8A, B). La porosidad es difusa con una densidad de vasos 23 vasos mm^2 en el Grupo A hasta 44 vasos mm^2 en el Grupo C. Más del 70% de los vasos se arreglan en agregados de dos a cuatro vasos y el resto son solitarios (Figura 8 A, B). Los vasos son comúnmente circulares, el diámetro tangencial con una media de $31.86 \pm 0.99 \mu\text{m}$ en el Grupo B hasta $38.91 \pm 1.51 \mu\text{m}$ en el Grupo C. La longitud de los elementos de vaso presenta una media de $211.13 \pm 5.77 \mu\text{m}$ en el Grupo C hasta $246.35 \pm 3.21 \mu\text{m}$ en el Grupo B (Cuadro 3); con placas de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas escalariformes y pseudoescalariformes (Fig. 8 C, D). Los valores del índice de vulnerabilidad son menores a uno en los Grupos B y C (Cuadro 4).

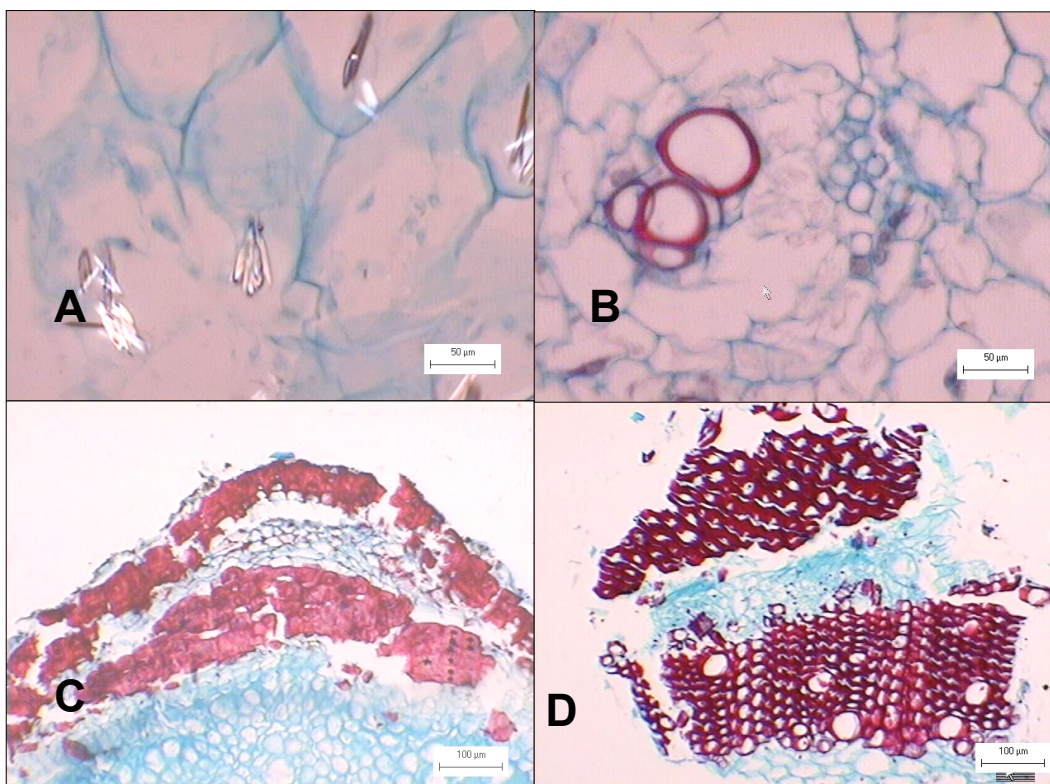


Figura 7. Córtez y tejido secundario de algunas especies del género *Hylocereus*. **A.** Región reservante con cristales lenticulares (Grupo A). **B** Haz cortical en la región reservante. **C.** Fibras sobre floema (Grupo B). **D.** Peridermis unidireccional (Grupo A). Escalas: A, B = 50 μm . C,D = 100 μm .

Cuadro 4. Media y error estándar para los atributos de los elementos de vaso e Índice de vulnerabilidad para algunos grupos morfológicos del género *Hylocereus* (Grupos A, B y C).

Especie	Longitud (μm)	Diámetro (μm)	Densidad de vasos/ mm^2	Índice de vulnerabilidad
Grupo A	242.40 ± 4.32	36.76 ± 1.36	23.63 ± 0.42	1.61
Grupo B	246.35 ± 3.21	31.86 ± 0.99	40.79 ± 0.62	0.84
Grupo C	211.13 ± 5.77	38.91 ± 1.51	44.89 ± 0.99	0.89

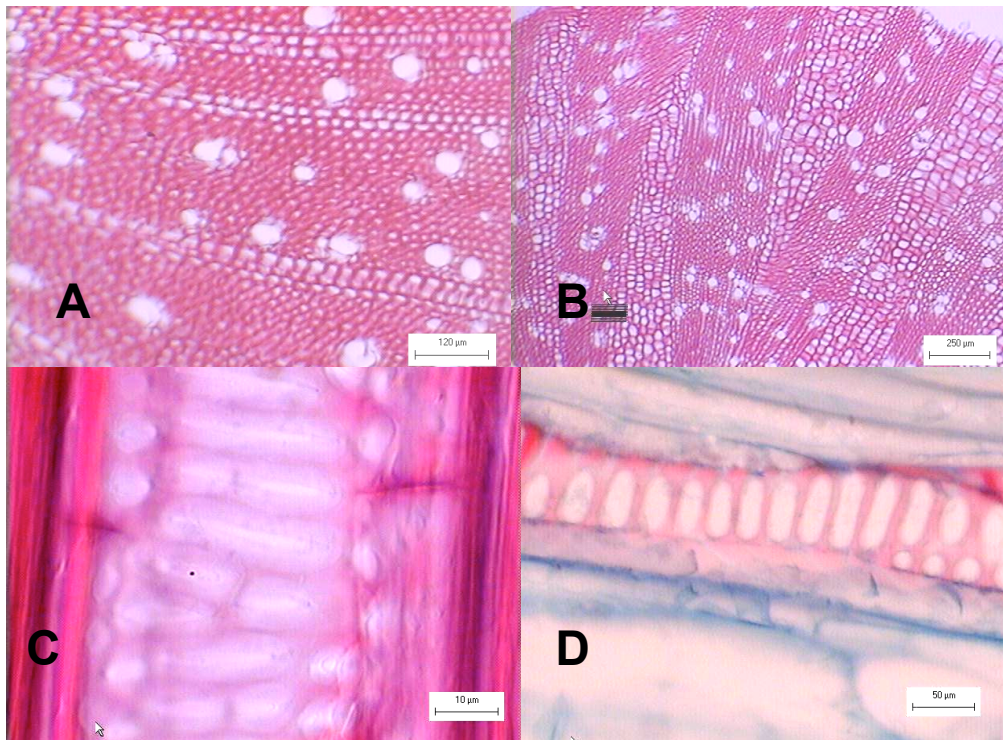


Figura 8. Xilema secundario de algunas especies del género *Hylocereus* (Grupos A y B). **A y B.** Porosidad difusa, vasos solitarios. **C y D.** Punteaduras alternas pseudoescalariformes, corte tangencial. Escalas; A 120 μm , B = 250 μm , C = 10 μm , D = 50 μm .

Las fibras son libriformes con punteaduras simples en la cara radial, una longitud de $423.48 \pm 10.17 \mu\text{m}$ en el Grupo C y de 541.14 ± 3.21 en el Grupo B (Fig. 9 A). El diámetro de la fibras tiene de $13.40 \pm 0.25 \mu\text{m}$ en el Grupo A y $14.15 \pm 0.22 \mu\text{m}$ en el Grupo B y los valores del grosor de la pared son semejantes en los tres grupos (Cuadro 5). Los valores del índice de Chattaway son mayores a 2 en dos de los grupos morfológicos (Cuadro 5).

El parénquima axial es de tipo paratraqueal escaso, con tres células por serie parenquimatosa sin contenidos celulares.

Cuadro 5. Media y error estándar para los atributos de las fibras y el índice de Chattaway para algunos grupos morfológicos del género *Hylocereus*.

Grupo morfológico	Longitud (μm)	Diámetro (μm)	Diámetro de lumen (μm)	Grosor de pared (μm)	Índice de Chattaway
Grupo A	435.10 ± 8.60	13.40 ± 0.25	6.85 ± 0.21	3.27 ± 0.07	1.85
Grupo B	541.14 ± 3.21	14.15 ± 0.22	7.25 ± 0.15	3.45 ± 0.07	2.30
Grupo C	423.48 ± 10.7	14.11 ± 0.46	7.81 ± 0.38	3.15 ± 0.08	2.10

Los radios son heterogéneos tipo III según la clasificación de Kribs (1935). La altura de los radios es de $1140.013 \pm 0.131 \mu\text{m}$ en el Grupo C hasta $2730 \pm 1.03 \mu\text{m}$ en el Grupo B, y con dos a nueve células de ancho (Cuadro 6, Fig. 9B, C). Las células de radio son erectas, cortas y procumbentes, y con células de parénquima no lignificado en las tres especies estudiadas (Fig. 9 D).

Cuadro 6. Media y error estándar para los atributos de radio, altura y anchura para algunos grupos morfológicos del género *Hylocereus*.

Grupo Morfológico	Altura de radio (μm)	Ancho de radio (μm)
Grupo A	2170 ± 0.47	80 ± 0.01
Grupo B	2730 ± 0.24	110 ± 0.00
Grupo C	1410 ± 0.13	140 ± 0.01

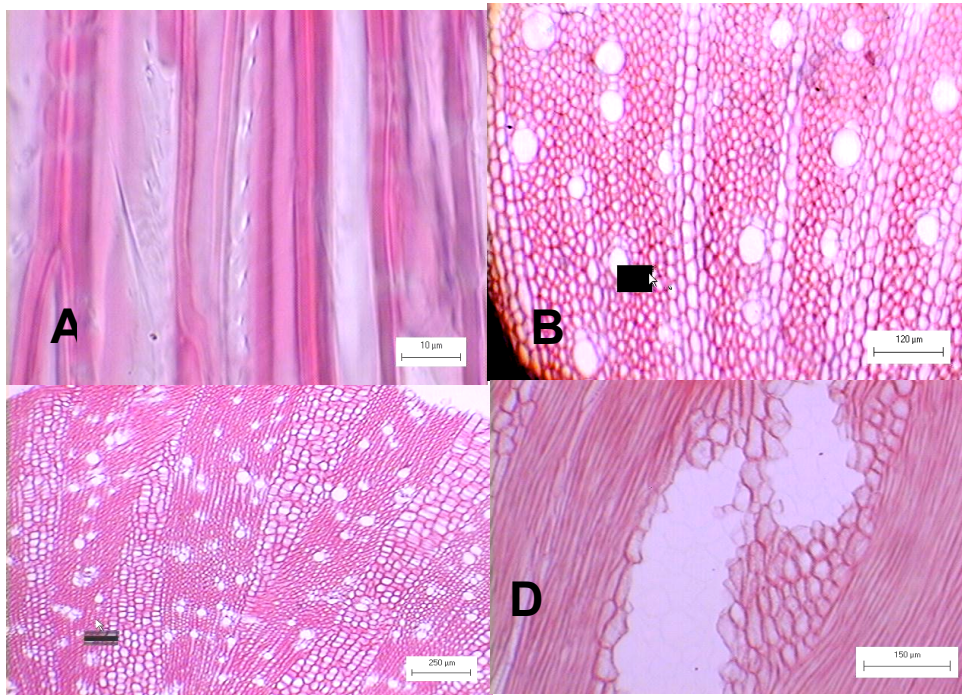


Figura 9. Fibras y radios del xilema secundario de *Hylocereus*. **A.** libriformes con punteaduras simples, corte radial. **B.** Radios en corte transversal, Grupo B. **C.** Radios en corte transversal Grupo C. **D.** Radios con células no lignificadas en Grupo A, corte tangencial. Escalas: A =10 μm , B =120 μm , C = 250 μm D = 150 μm .

5.3. Variación poblacional

5.3.1. Cutícula e hipodermis. El análisis de varianza detectó que existen diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones muestreadas para los atributos de espesor de la cutícula ($F= 211.46$, $gl=10$, $P\leq 0.0001$) e hipodermis ($F= 210.32$, $gl=10$, $P\leq 0.0001$). Las poblaciones que se ubican hacia el norte del país presentaron los valores más altos tanto para el espesor de la cutícula como para el espesor de la hipodermis (Cuadro 7), y comparativamente más altos para aquellas especies con distribución más sureña (Cuadro 8). En cuanto a los coeficientes de correlación, se obtuvo un resultado moderadamente significativo entre el espesor de la cutícula y la latitud (Cuadro 12).

Cuadro 7. Media y error estándar del espesor de la cutícula e hipodermis de algunas poblaciones de *Hylocereus*, estudiadas. Las poblaciones se ordenaron latitudinalmente de norte a sur. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Tukey, P<0.05).

Localidad	Espesor de la cutícula (µm)	Espesor de la hipodermis (µm)
Ixtlán del Río	10.89 ± 0.14 a	196.71 ± 1.70 b
Syngaita	11.14 ± 0.49 a	172.06 ± 2.59 c
Jala	11.75 ± 0.23 a	196.86 ± 0.23 b
La Piedad	8.62 ± 0.16 b	103.05 ± 2.71 e
Cerro Colorado	3.43 ± 0.29 c	287.13 ± 3.50 a
El Zapote	11.06 ± 0.19 a	196.64 ± 2.05 b
Rosas Moradas	3.16 ± 0.09 c	127.68 ± 2.50 d
Arteaga	11.31 ± 0.24 a	196.07 ± 2.99 b
Salitrera	2.83 ± 0.14 d	126.89 ± 6.55 d
Ocozocoautla	10.21 ± 0.22 a	158.77 ± 1.68 c

Cuadro 8. Media y error estándar del espesor de la cutícula e hipodermis de algunas especies de *Hylocereus* con distribución en América del sur. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Tukey, P<0.05).

Especies	Espesor de la cutícula (µm)	Espesor de la hipodermis (µm)
<i>H. triangularis</i>	7.87 ± 0.17 a	123.51 ± 2.93 a
<i>H. polyrhizus</i>	4.08 ± 0.12 b	122.45 ± 2.93 a
<i>H. lemaineri</i>	3.22 ± 0.09 d	49.89 ± 1.43 d
<i>H. trigonus</i>	4.66 ± 0.13 b	84.35 ± 2.47 b
<i>H. costaricensis</i>	6.95 ± 0.13 c	78.76 ± 2.84 c

5.3.2. Elementos de vaso. El análisis de varianza detecto diferencias estadísticamente significativas (F=16.32, gl=10; P=≤ 0.0001) para el atributo longitud del elemento de vaso entre las poblaciones muestreadas (Cuadro 9); también se observó una correlación positiva y medianamente significativa entre la densidad de vasos y la latitud; así como también, una correlación positiva entre la longitud del elemento de vaso y la temperatura máxima (Cuadro12).

Cuadro 9. Media y error estándar para los atributos del elemento de vaso e índice de vulnerabilidad para las poblaciones de *Hylocereus* estudiadas. Las poblaciones fueron ordenadas latitudinalmente de norte a sur. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.

Localidad	Longitud (μm)	Diámetro (μm)	Densidad (vasos/ mm^2)	Índice de Vulnerabilidad
Ixtlán del Río	257.58 \pm 4.06 a	33.69 \pm 0.91 c	42.21 \pm 0.56 a	0.83 \pm 0.03 d
Syngaita	246.35 \pm 3.21 b	31.86 \pm 0.99 d	38.88 \pm 0.54 b	0.87 \pm 0.03 d
Jala	243.61 \pm 4.33 b	33.44 \pm 1.08 c	30.19 \pm 0.72 c	1.25 \pm 0.05 b
La Piedad	157.13 \pm 3.82 d	36.29 \pm 1.54 b	27.26 \pm 0.69 d	1.37 \pm 0.06 b
Cerro Colorado	249.57 \pm 4.44 a	29.19 \pm 1.05 d	24.32 \pm 0.47 e	1.24 \pm 0.05 b
El Zapote	242.40 \pm 4.32 b	36.76 \pm 1.36 b	23.63 \pm 0.42 e	1.61 \pm 0.07 b
Rosas Moradas	257.05 \pm 3.75 a	40.01 \pm 1.02 a	24.47 \pm 0.50 e	1.73 \pm 0.06 a
Arteaga	272.41 \pm 6.61 a	27.97 \pm 2.00 e	26.45 \pm 0.77 d	1.11 \pm 0.09 c
Salitrera	254.61 \pm 6.74 a	30.02 \pm 1.22 d	45.21 \pm 1.09 a	0.68 \pm 0.03 d
Ocozocoautla	211.13 \pm 5.77 c	36.43 \pm 0.96 b	42.09 \pm 0.93 a	1.77 \pm 0.06 a

5.3.3. Fibras. El análisis de varianza detectó que existen diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones para la longitud de la fibra ($F=27.56$, $gl=10$ $P\leq 0.0001$) y entre algunas poblaciones (Cuadro 10). En cuanto a la correlación de los atributos de las fibras con algunas variables geográficas, el análisis reveló una correlación positiva y moderada con la longitud (Cuadro 13).

Cuadro 10. Media y error estándar para los atributos de la fibra e índice de Chattaway para las poblaciones de *Hylocereus* estudiadas. Las poblaciones fueron ordenadas latitudinalmente de norte a sur. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Tukey, $P < 0.05$).

Localidad	Longitud (μm)	Diámetro(μm)	Diámetro del lumen (μm)	Grosor de la pared (μm)	Índice de Chattaway
Ixtlán del Río	478.31 \pm 6.91 b	13.93 \pm 0.23 b	7.77 \pm 0.18 a	3.08 \pm 0.06 c	1.93 c
Syngaita	541.14 \pm 6.26 a	14.15 \pm 0.22 a	7.25 \pm 0.15 b	3.45 \pm 0.07 a	2.30 a
Jala	480.23 \pm 9.22 b	14.50 \pm 0.23 a	7.45 \pm 0.18 b	3.53 \pm 0.06 a	2.04 b
La Piedad	347.03 \pm 9.77 d	13.73 \pm 0.41 b	7.75 \pm 0.37 a	2.99 \pm 0.08 c	2.27 a
Cerro Colorado	494.42 \pm 7.77 b	13.60 \pm 0.28 b	6.96 \pm 0.23 c	3.32 \pm 0.06 b	2.04 b
El Zapote	435.10 \pm 8.60 c	13.40 \pm 0.25 b	6.85 \pm 0.21 c	3.27 \pm 0.07 b	1.85 c
Rosas Moradas	396.54 \pm 7.05 d	13.67 \pm 0.26 b	7.28 \pm 0.21 b	3.20 \pm 0.06 c	1.47 d
Arteaga	525.03 \pm 12.04 a	13.65 \pm 0.33 b	7.90 \pm 0.28 a	2.88 \pm 0.07 d	1.46 d
Salitrera	429.44 \pm 10.03 c	12.55 \pm 0.39 c	7.33 \pm 0.31 b	2.61 \pm 0.07 e	1.75 c
Ocozocoautla	423.48 \pm 10.27 c	14.11 \pm 0.46 a	7.81 \pm 0.38 a	3.15 \pm 0.08 c	2.10 b

5.3.4. Radios. El análisis de varianza mostró que la altura y ancho de los radios muestran diferencias estadísticamente significativas ($F = 21.06$, $gl = 10$; $P \leq 0.0001$) entre las poblaciones estudiadas. La altura de los radios se correlacionó positiva y significativamente con la longitud y la anchura se correlacionó negativamente con la longitud. Con las variables climáticas la altura de los radios se correlaciona positiva y significativamente con la temperatura máxima (Cuadros 13, 14).

Cuadro 11. Media y error estándar para los atributos alto y ancho de radios para algunas poblaciones del género *Hylocereus*. Las poblaciones fueron ordenadas latitudinalmente de norte a sur.

Localidad	Alto (mm)	Ancho (mm)
Ixtlán del Río	2.73 + 0.24 b	0.11 + 0.0 b
Syngaita	2.31 + 0.11 b	0.10 + 0.00 b
Jala	3.32 + 0.24 a	0.09 + 0.001 c
La Piedad	0.89 + 0.06 c	0.13 + 0.00 a
Cerro Colorado	-----	-----
El Zapote	-----	-----
Rosas Moradas	2.17 + 0.12 b	0.08 + 0.01 c
Arteaga	2.34 + 0.17 b	0.10 + 0.01 b
Salitrera	2.52 + 0.20 b	0.10 + 0.01 b
Ocozocoautla	1.96 + 0.23 b	0.09 + 0.00 c

5.4. Correlación de algunos caracteres anatómicos de algunos grupos morfológicos del género *Hylocereus*.

El análisis de correlación mostró que los coeficientes de asociación para la mayoría de los caracteres anatómicos fueron negativos y estadísticamente poco significativos (Cuadro 12). El diámetro de la fibra se asocio positivamente con el lumen y el grosor de la pared de la misma ($r_s=0.85$ y 0.66 $P \leq 0.0001$ respectivamente). El grosor de la pared del vaso se asocio positivamente con el lumen del mismo ($r_s=0.35$ $P < 0.0001$). El diámetro del vaso se asocio positivamente con el lumen y grosor de la pared del mismo elemento ($r_s=0.99$ y 0.45 $P \leq 0.0001$ respectivamente).

Cuadro 12. Coeficientes de correlación entre algunos caracteres anatómicos de los grupos morfológicos del género *Hylocereus* (Números en negritas P<0.0001, *=n.s). (Longfib) longitud de la fibra, (Longvas) longitud del elemento de vaso, (Lumfib) lumen de la fibra, (Grpfib) grosor de las paredes de la fibra, (Diamfib) diámetro de la fibra, (Lumvas) lumen de, elemento de vaso, (Grpvas) grosor de las paredes del vaso, (Diamvas) diámetro de elemento de vaso, (Densivas) densidad de vasos, (Altrad) altura de radio y (Anchrad) anchura de radio.

	Lonfib	Longvas	Lumfib	Grpfib	Diamfib	Lumvas	Grpvas	Diamvas	Densivas	Altrad	Anchrad
Longfib	1.0										
Longvas	0.199*	1.0									
Lumfib	0.006*	-0.04*	1.0								
Grpfib	0.006*	0.001*	0.182*	1.0							
Diamfib	0.000*	-0.03*	0.85	0.66	1.0						
Lumvas	-0.106*	-0.053*	0.029*	0.03*	0.04*	1.0					
Grpvas	-0.12*	-0.07*	-0.04*	0.02*	-0.01*	0.35	1.0				
Diamvas	-0.11*	-0.05*	0.02*	0.03*	0.03*	0.99	0.45	1.0			
Densitas	0.16*	0.06*	-0.00*	-0.07*	-0.04*	-0.04*	-0.15*	-0.05*	1.0		
Altrad	0.17*	0.26*	0.04*	0.08*	0.06*	-0.15*	-0.04*	-0.15*	0.14*	1.0	
Anchrad	0.05*	-0.06*	0.139*	-0.05*	-0.13*	-0.00*	-0.03*	-0.01*	0.13*	-0.04*	1.0

5.4.1. Correlación entre los caracteres anatómicos y algunas variables geográficas (latitud, longitud y altitud)

El análisis mostró que de los catorce caracteres anatómicos estudiados, sólo tres se relacionaron con la latitud, tres con la longitud y dos con la altitud. La cutícula y la densidad de vasos se correlacionaron positivamente con la latitud, en tanto que el índice de vulnerabilidad presentó una correlación negativa con esta variable geográfica. La altura de radio y la longitud de fibras se correlacionaron positivamente con la longitud, mientras que una relación negativa se observó con el ancho de radio. Sólo la longitud de la fibra y la densidad de vasos se correlacionaron negativamente con la altitud (Cuadro 13).

Cuadro 13. Coeficientes de correlación entre algunos caracteres anatómicos de los grupos morfológicos del género *Hylocereus* y latitud, longitud y altitud (** = $P \leq 0.0001$, *=n.s).

Carácter anatómico	Latitud	Longitud	Altitud
Cutícula	0.38**	0.053*	-0.146*
Hipodermis	0.23*	0.077*	0.066*
Longitud del elemento de vaso	0.085*	0.24*	-0.059*
Diámetro del elemento de vaso	-0.091*	-0.07*	0.01*
Densidad de vasos	0.311**	0.189*	-0.25**
Longitud de fibra	0.033*	0.267**	-0.324**
Diámetro de fibra	0.045*	0.021*	0.007*
Lumen de fibra	-0.025*	-0.01*	0.062*
Grosor de la pared de fibra	0.109*	0.061*	-0.071*
Altura de radio	0.178*	0.388**	-0.189*
Ancho de radio	-0.134*	-0.295**	0.067*
Índice de conductividad relativa	0.126*	0.051*	-0.007*
Índice de vulnerabilidad	-0.264**	-0.167*	0.149*
Índice de Chattaway	0.199*	0.022*	-0.164*

5.4.2. Correlación de algunos caracteres anatómicos con algunas variables ambientales (Temperatura y precipitación).

El análisis mostró una correlación positiva y medianamente significativa entre la altura de los radios y la temperatura máxima anual ($r_s=0.43$ $P \leq 0.0001$); así como una correlación inversa entre el ancho de los radios y la precipitación promedio anual ($r_s= -0.32$ $P \leq 0.0001$) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Coeficientes de correlación entre algunos caracteres anatómicos de los grupos morfológicos del género *Hylocereus* y la temperatura máxima anual, temperatura mínima anual y precipitación promedio anual (** = $P \leq 0.0001$; * n.s).

Carácter anatómico	Temperatura máxima(°C)	Temperatura mínima (°C)	Precipitación promedio (mm)
Cutícula	0.01*	-0.13*	-0.05*
Hipodermis	0.18*	-0.18*	0.12*
Longitud del elemento de vaso	0.28*	0.09*	0.12*
Diámetro del elemento de vaso	0.01*	-0.03*	-0.04*
Densidad de vasos	0.10*	-0.07*	0.00*
Longitud de fibra	0.12*	0.04*	0.14*
Diámetro de fibra	-0.01*	-0.04*	0.01*
Lumen de fibra	-0.01*	-0.02*	-0.03*
Grosor de la pared de fibra	-0.01*	-0.05*	0.09*
Altura de radio	0.43**	0.16*	0.25*
Ancho de radio	-0.15*	0.02*	-0.32**
Índice de conductividad relativa	0.06*	-0.08*	-0.00*
Índice de vulnerabilidad	-0.03*	0.02*	-0.06*
Índice de Chattaway	-0.12*	-0.03*	0.01*

5.4.3 Análisis de componentes principales.

El análisis de componentes principales mostró que cuatro componentes explican el 72.59 % de la variación total. El primer componente con un valor característico de 4.61 explicó el 28.85 % de la variación, las variables de mayor peso fueron el diámetro del elemento de vaso, el índice de vulnerabilidad el lumen y el índice de conductividad relativa. El segundo componente explicó el 18.59 % de la variación residual, donde la densidad de vasos y el lumen de la fibra contribuyeron a explicar dicha variación.

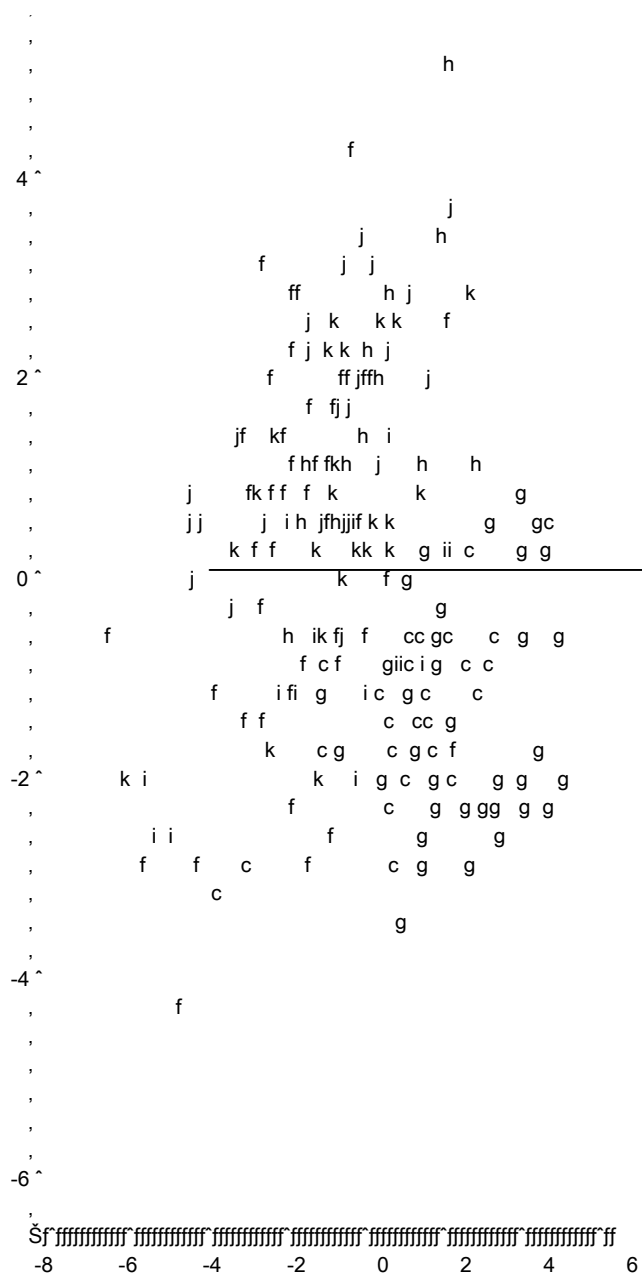
El tercer componente explicó el 13.60 % de la variación remanente, donde las variables de mayor peso fueron el grosor de la pared de la fibra y la altura de radio. El cuarto componente explicó el 11.56 % de la variación residual, donde la longitud de los elementos de vaso, longitud de la fibra e índice de Chattaway contribuyeron a explicar dicha variación (Cuadro 14).

Cuadro 15. Eigenvectores correspondientes al análisis de componentes entre algunos caracteres anatómicos de la madera de los grupos morfológicos del género *Hylocereus*.

Caracteres anatómicos	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4
Variación explicada %	28.58	18.59	13.60	11.56
Valor característico	4.61	2.97	2.17	1.84
Longitud del elemento de vaso	-0.001	0.081	0.201	-0.503
Diámetro del elemento de vaso	0.449	0.113	-0.043	0.056
Densidad de vasos	-0.122	0.535	0.138	-0.023
Longitud de fibra	-0.153	0.111	0.111	0.430
Diámetro de fibra	0.112	-0.170	0.601	0.109
Lumen de fibra	0.081	-0.205	0.500	0.076
Grosor de la pared de fibra	0.096	-0.020	0.453	0.105
Altura de radio	-0.094	0.064	0.219	-0.146
Ancho de radio	-0.032	0.131	-0.122	0.100
Índice de conductividad relativa	0.280	0.450	0.060	0.044
Índice de vulnerabilidad	0.396	-0.251	-0.120	0.031
Índice de Chattaway	-0.119	0.028	-0.056	0.697

En la figura 10 se muestra la representación gráfica de los primeros dos componentes, donde se observa una separación entre las poblaciones Syngaita (f), Ixtlán del Río (j) y Salitrera (k) de las poblaciones Rosas Moradas (g) y La Piedad (c); los individuos de las tres primeras poblaciones presentaron los valores más altos para los siguientes caracteres: longitud de elemento del elemento de vaso que fue de 478 μm a 541.14 μm , un índice de vulnerabilidad de 1.93 a 2.04, una longitud de la fibra 478.31 μm a 541.14 μm . En el caso de la población Rosas Moradas (g) presentó el valor más alto en el diámetro de elemento de vaso con un valor de 40.01 μm , La Piedad (c) registro el valor más bajo para el atributo longitud de la fibras que fue de 347.03 μm .

Componente 2



Componente 1

Figura 10. Representación gráfica de los componentes uno y dos que explican el 47.35 % de la varianza de la madera. Las letras corresponden a los acrónimos de las poblaciones (Cuadro 1).

Para el tercer componente se observó una separación clara entre las poblaciones Syngaita (f) y Salitrera (k); la primera de éstas con uno de los valores mínimos para las poblaciones muestreadas en el atributo diámetro del elemento de vaso con $31.86 \mu\text{m}$, y los valores más altos en los atributos grosor de la pared de la fibra e índice de Chattaway con $3.45 \mu\text{m}$ y 2.30, respectivamente (Fig. 11). El cuarto componente diferencia a las poblaciones Ixtlán del Río (j) y Syngaita (f) del resto de las poblaciones, para el atributo densidad de vasos, donde la primer población presentó uno de los valores más alto de las poblaciones muestreadas con 42.21 vasos mm^2 (Fig. 12).

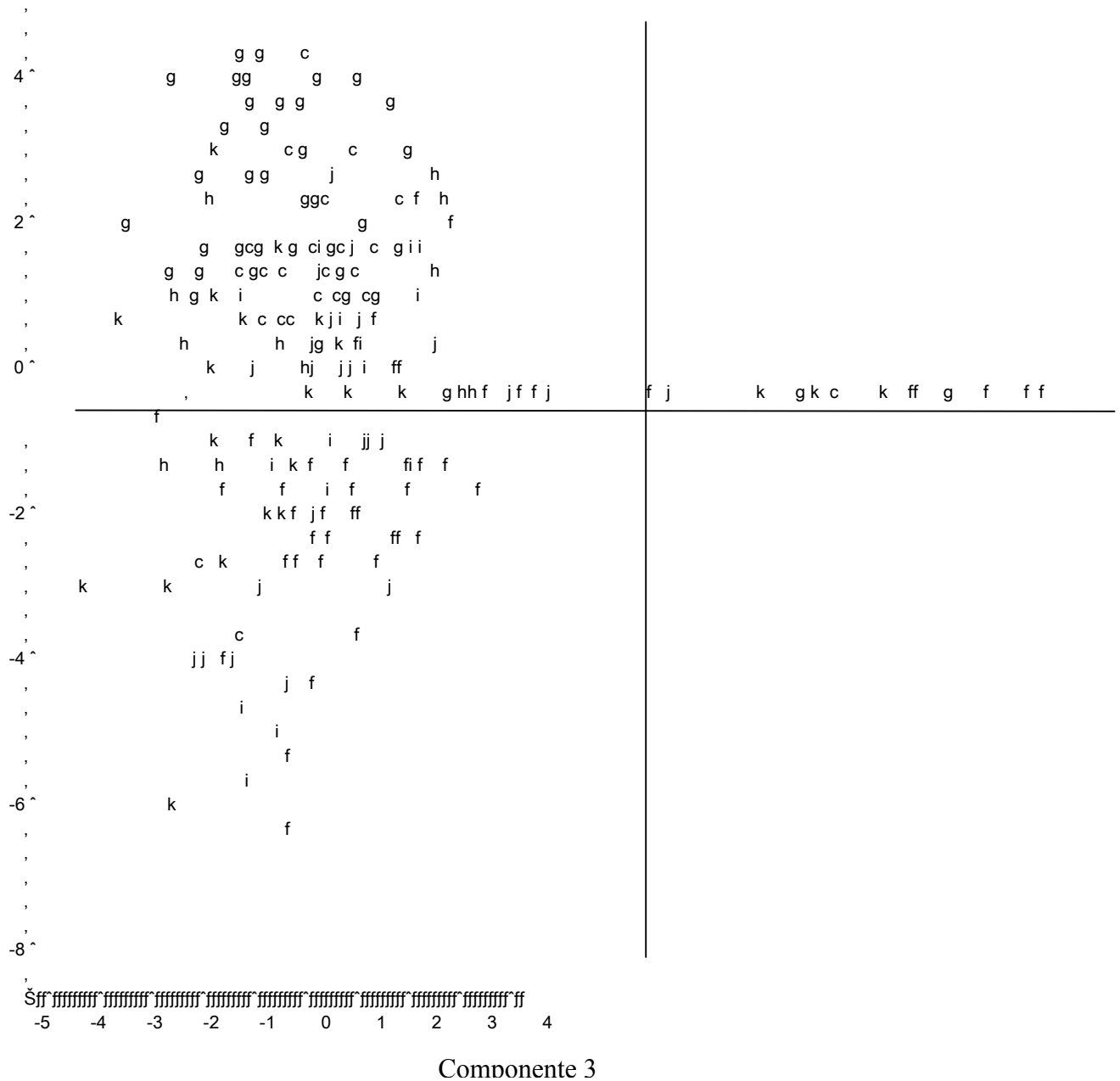
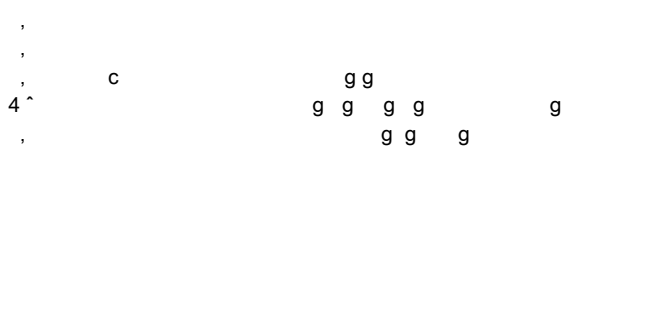
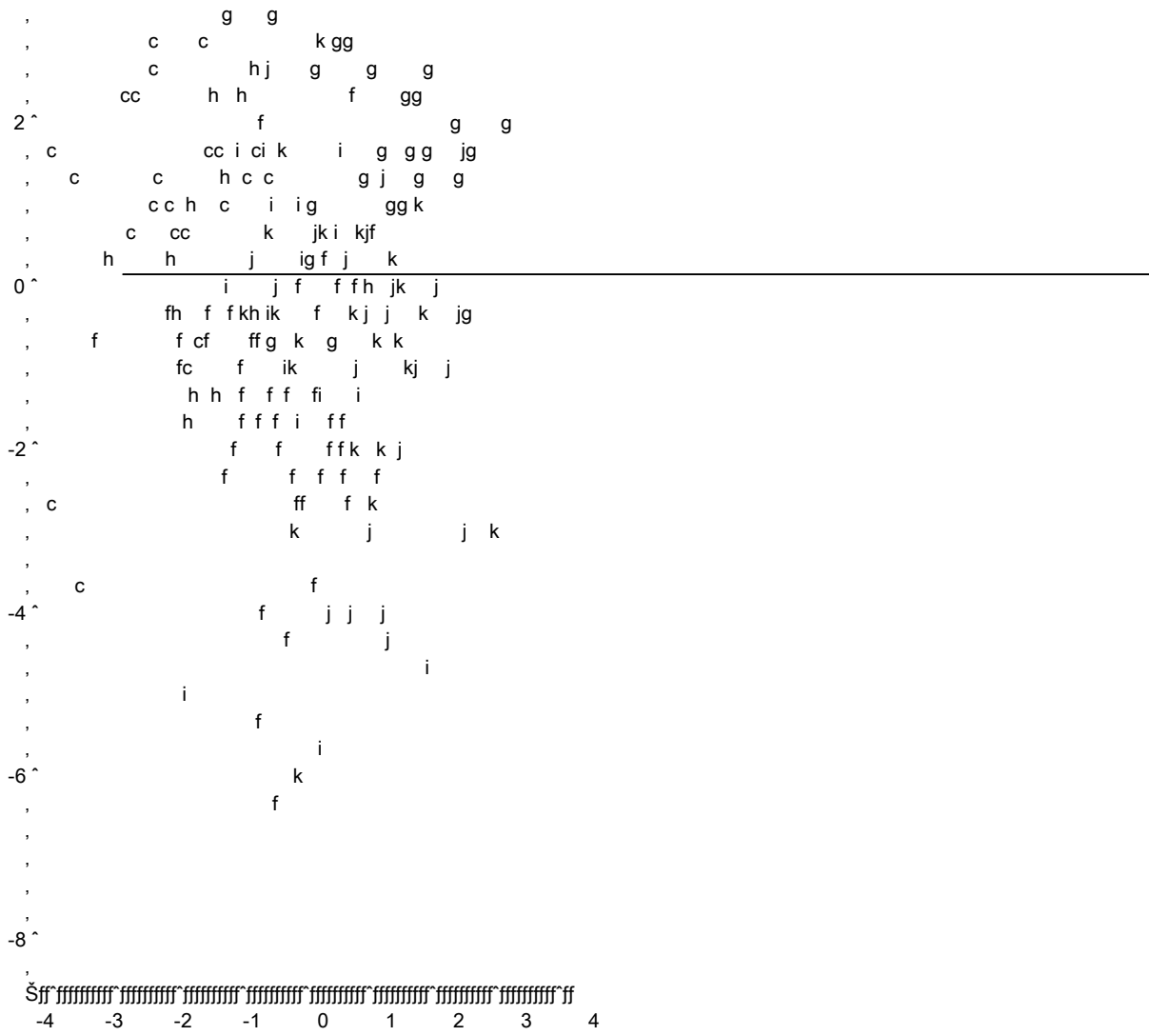


Figura 11. Representación gráfica de los componentes uno y tres que explican el 42.45 % de la varianza de la madera y su distribución. Las letras corresponden a los acrónimos de las poblaciones (Cuadro 1).

Componente 1





Componente 4

Figura 12. Representación gráfica de los componentes uno y cuatro que explican el 40.41 % de la varianza de la madera y de su distribución. Las letras corresponden a los acrónimos de las poblaciones (Cuadro 1).

5.4.5. Distribución

Las especies del género *Hylocereus* presentes en México se distribuyen principalmente en la vertiente del Pacífico, en los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero y Chiapas. Las

poblaciones de *H. purpusii* se distribuyen en dos grandes regiones; la primera en los estados de Nayarit y Jalisco y la segunda en el estado de Guerrero. *H. ocamponis* se distribuye principalmente en el estado de Michoacán; en tanto que *H. undatus* parece tener un margen de distribución más amplio, ya que fue colectada en la zona centro y sureste del país, probablemente por efecto del manejo y selección en huertos familiares y comerciales del que ha sido objeto. Como resultado de la sobreposición de mapas temáticos se logró obtener una aproximación en el conocimiento de las características climáticas y de vegetación de los sitios donde se distribuyen las especies del género *Hylocereus* en México. *H. ocamponis* se distribuye a una altitud de 710 a 1195 m.s.n.m., a una temperatura máxima promedio de 37 a 41 °C y una mínima de 5 a 17 °C; una precipitación de 600 a 1200 mm anuales. *H. purpusii* se distribuye de 15 a 2200 m.s.n.m.; con una temperatura máxima de 29 a 37 °C y mínima de 3 a 15 °C; una precipitación promedio de 800 a 1500 mm. *H. undatus* se distribuye de los 820 a 2262 m.s.n.m., a temperaturas máximas de 31 a 37 °C y mínimas de -3 a 11°C; una precipitación promedio de 600 a 1000 mm. El tipo de vegetación predominante para las especies *H. purpusii* e *H. ocamponis* es el bosque tropical caducifolio y bosque de coníferas y encinos; en tanto que para *H. undatus* se distribuye principalmente en el bosque tropical caducifolio y zonas de pastizal.

VI. DISCUSIÓN

6.1. Morfología

A partir de los resultados obtenidos se estableció que los individuos muestreados del género *Hylocereus* presentes en México tienen una variación morfológica importante; de los trece caracteres vegetativos observados en el presente estudio, siete fueron consistentes tanto para los

individuos expuestos totalmente a la radiación, como aquellos que se mantuvieron bajo condiciones de semi-sombreado. Estos caracteres permitieron la caracterización de tres grupos morfológicos básicos; siendo la cornificación, el número de costillas, la pruinosis, el diámetro, el número y la longitud de las espinas los caracteres más consistentes. Grimaldo (2001) encontró que seis caracteres morfológicos del tallo (la abertura al ángulo, altura al vértice, la ondulación, el número y longitud de espinas en la aréola) fueron los más importantes en la separación de 21 genotipos de *Hylocereus undatus* en cuatro grupos, siendo de mayor utilidad los caracteres del tallo que los caracteres florales. Los caracteres morfológicos que permitieron la caracterización de los grupos para el presente estudio no fueron los mismos que los reportados por este autor; esto se explica porque la variación genética generada a través de la domesticación, frecuentemente es distinta a la encontrada en plantas silvestres.

6.2. Variación fenológica

En el presente estudio se observó una expresión morfológica diferencial en las características de los tallos en función a la etapa fenológica de los individuos, principalmente la relacionada a los caracteres de pruinosis, cornificación de las costillas y succulencia o robustez de las ramas. Solórzano (1980) y Mendoza (1991) señalan que la variación fenotípica durante el desarrollo de los individuos puede ser el resultado de la interacción con los factores ambientales; así como de reacciones bioquímicas en los mecanismos fisiológicos impuestos por los requerimientos fenológicos de los organismos.

El número de costillas que presentaron los individuos estudiados generalmente fueron 3, aunque algunos ejemplares presentaron hasta cuatro o cinco costillas; Gibson y Nobel (1986) señalan que los tallos de *Hylocereus* no son estructuras ideales para el almacenamiento de agua,

aunque tienen suficiente capacidad de almacenaje en periodos cortos de sequía; son delgados para que una fracción de la radiación fotosintéticamente activa puede pasar de un lado a otro, estos mismos autores señalan que es común encontrar tallos con 4 ó 5 costillas en la base y dos costillas en la parte apical del tallo, como un mecanismo adaptativo para maximizar la interceptación de la radiación en hábitats sombreados donde crece. Sin embargo, en este trabajo, este comportamiento fue observado tanto en individuos expuestos totalmente a la radiación como en aquellos que se mantuvieron bajo condiciones de sombreado. Nerd y Mizrahi (1997) al trabajar con 23 genotipos de *Hylocereus* encontraron que cuando las plantas son sembradas a cielo abierto sufren decoloración y su crecimiento es inhibido, pero se recuperan después de ser sombreadas; en México se ha registrado un comportamiento similar en *Hylocereus undatus* (Ortiz, 1995). Los individuos estudiados tuvieron un comportamiento similar, además de mostrar una crenación muy pronunciada de las costillas, tal vez como un mecanismo de protección a las aréolas. Los individuos de los grupos morfológicos B y C fueron los que mostraron este comportamiento. Varios autores coinciden en que las características vegetativas (distancia entre aréolas, número de espinas por aréola y longitud promedio de éstas) son buenas variables descriptivas del tallo para distinguir genotipos de *Hylocereus undatus* (Maldonado, 2000; Grimaldo, 2001; Castillo, 2002), esta última autora menciona que, la altura de la ondulación entre aréolas adyacentes también resultó ser un carácter valioso, sin embargo, en el presente estudio se observó que este carácter depende de la exposición de los individuos a la radiación. Por ejemplo, aquellos ejemplares que fueron expuestos a cielo abierto presentaron las mayores alturas de ondulación en comparación con aquellos que se mantuvieron en condiciones de semi-sombreado; cabe mencionar que los ejemplares del grupo morfológico A presentaron la menor variación de este carácter en ambas condiciones.

Aquellos individuos que tuvieron contacto con algún tutor desarrollaron raíces adventicias y

presentaron las ramas de mayor longitud, si los individuos no tienen restricción de sostén o fijación pueden llegar a presentar ramas de más de 3 m de longitud. Según Ortiz (1995) el género *Hylocereus* puede presentar diversos hábitos de crecimiento, relacionado directamente a la etapa fenológica en que se encuentre; puede ser epífita, ya que es frecuente encontrarla en la copa de los árboles, donde en ocasiones las semillas germinan y logran establecerse, posteriormente al carecer de nutrimento suficientes, las raíces adventicias orientan su crecimiento hacia el suelo, comportándose entonces como raíces terrestres, transformando su hábito a hemiepífita. Si la semilla germina y se desarrolla en el suelo y crece sobre peñascos y rocas presenta entonces un hábito rupestre. De las observaciones realizadas en campo para el presente estudio se observaron los tres hábitos de crecimiento epífita, hemiepífita y rupestre.

6.3. Caracterización morfológica de las especies del género *Hylocereus* presentes en México.

Con base en el reconocimiento de los caracteres morfológicos consistentes (cuatro relacionados a la aréola y tres referentes a la rama) se logró la caracterización de tres grupos básicos (A, B y C), mismos que permitieron la identificación de las especies con base en las descripciones originales, y de los caracteres observados que apoyaron dichas descripciones (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978).

Los tres grupos morfológicos establecidos así como las especies de centro y sudamérica presentaron cornificación del margen de las costillas, siendo este carácter distintivo para las especies del género *Hylocereus* presentes en México. El número de costillas para los tres grupos morfológicos fue principalmente de tres. La pruinosidad se relacionó directamente con la coloración característica de los tallos en los grupos A y B, siendo el grupo C el único que no presentó dicha

característica. En lo referente a los caracteres de la aréola los grupos B y C comparten cierta similitud en el diámetro, la longitud y la forma de las espinas, no así el número de éstas, ya que el grupo B presentó un número mayor de espinas en la aréola; el grupo morfológico A es totalmente distinto ya que tanto el diámetro de la aréola, la forma y longitud de las espinas permiten identificarlo claramente. Con base en estas observaciones y a la caracterización de las especies distribuidas en México propuesta por Bravo-Hollis (1978) se pudo establecer que el grupo morfológico A corresponde a la especie *Hylocereus ocamponis*, el grupo B a *Hylocereus purpusii* y el grupo C a *Hylocereus undatus*.

Bravo-Hollis, (1978) indica para *Hylocereus purpusii* la presencia de tallos azulosos, glaucos, de tres a cuatro costillas, ligeramente ondulados; sin embargo, la autora no hace mención de la variabilidad que pueden presentar la crenación de las costillas; cabe mencionar que el color glauco (deposición de ceras sobre las costillas) al que se hace referencia en dicha descripción llega a ser poco conspicuo en individuos adultos por efecto del estrés. Para *Hylocereus ocamponis*, la presencia de tallos triangulares, al principio verdes y después glaucos, costillas onduladas con margen cornificado, aréolas distantes entre sí y situadas al principio de cada ondulación. En el presente estudio esta especie presentó la menor variación tanto en las características del tallo como de la aréola en individuos expuestos a radiación total y a semi-sombreado.

Para *Hylocereus undatus*, la presencia de tallos triangulares, verdes, más o menos glaucos; costillas casi siempre 3, anchas, delgadas, margen sinuado y con la edad córneo. En esta descripción Bravo-Hollis (1978) tampoco hace referencia a la gran variación morfológica de las estructuras vegetativas, sobre todo en la ondulación o crenación y succulencia de las costillas, que en el material estudiado fue la especie con mayor variabilidad; en la descripción se hace mención al

color glauco en algunos casos; sin embargo, los ejemplares estudiados nunca presentaron esta coloración, que fue característica en las especies anteriores. En cuanto a la aréola, ésta puede llegar a modificarse de manera importante por efecto de la crenación de las costillas, reduciendo drásticamente su diámetro y consecuentemente el número de espinas principalmente en estadios adultos.

Los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren la presencia de tres especies del género *Hylocereus* con distribución en México, con una importante variación morfológica. No concordamos con lo expresado por Cáliz (2004) en cuanto al número de especies distribuidas en nuestro país.

6.4. Anatomía

6.4.1. Tejido primario

La epidermis es simple, con presencia de cristales prismáticos, comúnmente de uno a tres por células, igual que para otras especies reportadas de la subfamilia Cactoideae (Terrazas y Mauseth, 2002). La cutícula es lisa, siendo *H. ocamponis* la que presentó el mayor grosor; se observó una relación significativa entre el grosor de cutícula y la latitud. Las especies estudiadas presentaron una hipodermis colenquimatosa y multiestratificada, característica en los miembros de la subfamilia (Gibson y Horak, 1978; Mauseth, 1996).

En el córtex de las especies estudiadas se observaron dos regiones, una de clorénquima y otra reservante, esta última con células de mucílago y haces corticales, caracteres típicos de la subfamilia Cactoideae (Sajeva y Mauseth, 1991); además de fibras sobre floema primario en la parte apical de la rama. En la médula se observaron células de parénquima y mucílago; (Terrazas y Mauseth, 2002) mencionan que es característico de esta subfamilia la presencia de haces medulares, sin

embargo en las especies estudiadas no están presentes.

La peridermis de las especies estudiadas para el género *Hylocereus*, correspondió a lo reportado en especies de Cactoideae; peridermis de origen epidérmico y desarrollo unidireccional (Terrazas y Arias, 2003). En las especies estudiadas, la peridermis se establece muy temprano en el desarrollo comenzando desde las aristas de las costillas, extendiéndose gradualmente hacia los valles de las mismas, aunque en algunos ejemplares llega a ser conspicuo hasta muy avanzado en el desarrollo.

6.4.2. Madera

La madera de las especies estudiadas del género *Hylocereus* presentó elementos de vaso con placas de perforación simple, punteaduras alternas pseudoescalariformes, fibras libriformes, parénquima axial escaso y radios heterogéneos, mismos que son característicos de la subfamilia Cactaieae (Gibson, 1973; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Terrazas y Mauseth, 2002). Además se clasifica como madera mesomórfica; es decir, madera sin el patrón característico de las especies que se desarrollan en sitios con limitantes de agua (Carlquist, 1988).

La longitud del elemento de vaso varió entre 211.13 y 242.40 μm , valores más altos a los señalados por Gibson (1973) como el valor promedio para la subfamilia Cactoideae con 114 a 137 μm ; aunque clasificados como cortos en comparación con otras dicotiledóneas (Van der Graff y Baas, 1974; Chalk, 1989).

En las especies estudiadas se encontraron fibras libriformes, características también de la subfamilia Cactoideae (Terrazas y Mauseth, 2002). La longitud de las fibras varió de 423 a 541 μm , consideradas como cortas en comparación con lo reportado para otras dicotiledóneas (Chalk, 1989). Se encontró una correlación alta y significativa entre el diámetro de la fibras y el lumen y grosor de la pared del mismo elemento, es decir, las fibras más amplias presentaron lúmenes y paredes más amplias; en tanto que las fibras con diámetros angostos, presentaron de manera general lúmenes angostos, asociación que coincide con lo encontrado en otras especies de cactáceas (Bernal-Salazar y Terrazas, 2005). Este comportamiento se explica, ya que las fibras libriformes en este género cumplen más la función de dar soporte mecánico que el almacenamiento de almidón.

Según Gibson (1973) y Gibson y Nobel (1986), en la subfamilia Cactoideae existe una relación alométrica entre el tamaño de los elementos traqueales y la altura de los individuos, donde las especies más altas presentan elementos de vaso más largos y anchos, mientras que la especies de talla corta tienden a presentar elementos cortos y angostos. Sin embargo esta relación no fue observada en las especies del género *Hylocereus*, dado que presentan hábitos de crecimiento hemiepífita.

El índice de Chattaway para las especies estudiadas mostró valores menores a 2.6 en todas las poblaciones muestreadas. Carlquist (1988) menciona que las especies que presentan valores \geq a 2.6 son aquellas que se especializan para alcanzar niveles óptimos en el sistema mecánico y por lo tanto presentan fibras largas. Este sugiere que las especies del género *Hylocereus* están más especializadas en la eficiencia en el transporte de agua que en el soporte mecánico, dado su hábito de crecimiento.

El parénquima axial para las especies estudiadas fue de tipo paratraqueal escaso, característico en las maderas fibrosas de las especies de Cactoideae (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1988; Terrazas y Mauseth, 2002). Los radios fueron heterogéneos tipo III, según la clasificación de Kribs (1935) y altos de 1140 a 2730 μm ; anchos 110 a 140 μm , siendo *H. ocamponis* la especie que presentó los radios más largos y más angostos de las especies estudiadas.

La longitud del elemento de vaso no se asoció significativamente con la latitud, comportamiento similar para otras especies de amplia distribución (Noshiro y Bass, 2000). Sin embargo, la densidad de vasos se asoció moderadamente con la latitud, las muestras colectadas más hacia el norte mostraron las mayores densidades, a excepción de los individuos colectados en la localidad de Salitrera, que presentó una de las mayores densidades con distribución un poco más sureña. Mauseth y Plemons-Rodríguez, (1998) mencionan que la madera fibrosa en Cactoideae presenta una variación media de vasos de 21 a 57 μm de diámetro, y una densidad de vasos de 137 y 199 vasos/ mm^2 ; para el presente estudio las especies de *Hylocereus* mostraron valores más bajos, con un diámetro que va de 29 a 40 μm y una densidad de 21 a 42 vasos, con una tendencia a disminuir la densidad con el aumento en el diámetro del elemento; es decir, vasos angostos correspondieron en un patrón general a mayores densidades. Este comportamiento ha sido reportado en otras especies de cactáceas (Bernal-Salazar y Terrazas, 2005); así como en especies con tallos no suculentos (Van den Oever *et al.*, 1981; Van der Graff y Baas, 1974).

En el presente estudio no se observó una tendencia de variación entre la longitud de la fibra con la latitud y longitud; este comportamiento no concuerda con lo señalado para otras especies de

cactáceas (Arias y Terrazas, 2001); sin embargo, el presente estudio coincide con estos autores en el sentido de no haber encontrado una asociación significativa entre el grosor de la pared de la fibra con la longitud del mismo elemento y las variables geográficas de latitud y longitud.

En cuanto a la correlación con algunas variables ambientales, se observó una relación positiva y significativa entre la altura de los radios con la temperatura y una correlación negativa y moderadamente significativa entre la anchura de los radios y la precipitación promedio. Gibson y Nobel (1986) mencionan que los radios en cactáceas son extremadamente variables, pero generalmente más amplios que en otras dicotiledóneas, dado que esta adaptación facilita el almacenamiento de agua. Los radios participan en el movimiento lateral de agua como tejido radial de almacenamiento (Arias y Terrazas, 2001).

El análisis de componentes principales (ACP) mostró que los caracteres de la madera asociados con la eficiencia en la conducción de agua (lumen y densidad del elemento del vaso, lumen y grosor de la pared de la fibra, los índices de ICR e IVA fueron los caracteres que permitieron explicar el mayor porcentaje de la variación encontrada para las tres especies estudiadas. Los resultados obtenidos mostraron que existen diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones estudiadas, siendo las poblaciones Ixtlán del Río, Rosas Moradas, Arteaga y Salitrera las que presentaron los valores más altos en la longitud del elemento de vaso, la longitud de la fibra y el índice de vulnerabilidad; los individuos colectados en estas poblaciones correspondieron a las especies *H. purpusii* e *H. ocamponis*. En el caso de la población Rosas Moradas presentó los valores más altos en el diámetro del elemento de vaso, correspondiente a la especie *H. ocamponis*; en tanto que la población de La Piedad mostró los valores más bajos para la longitud de la fibra, correspondiendo a la especie *H. untadus*. Otro de los caracteres anatómicos

que ayudó en menor grado a explicar la variación fue el ancho de los radios, siendo la especie *H. undatus* la que presentó los radios más anchos y cortos de las especies estudiadas.

En el presente trabajo el análisis de componentes principales reveló que los índice de conductividad relativa e índice de vulnerabilidad son los atributos anatómicos que más contribuyen a explicar la variación en las especies estudiadas, del mismo modo el análisis detectó valores negativos y estadísticamente significativos entre la precipitación promedio y la anchura de los radios; siendo *H. ocamponis* la especie que presentó los valores más altos en la altura de radio y el valor más pequeño para el ancho del mismo. Esto sugiere que las especies del género *Hylocereus* presentan una mayor especialización en la eficiencia del transporte de agua, en comparación con el transporte mecánico; lo que permite explicar porque *H. ocamponis* presenta un área de distribución bien definida, donde la precipitación promedio anual varía de 600 a 1000 mm uno de los valores más bajos para las poblaciones muestreadas; una de las temperaturas promedio más altas de 36 a 42 °C y una vegetación predominante de bosque tropical caducifolio y bosque de coníferas y encinos, caracterizada por una marcada estacionalidad.

6.4.3. Distribución

Las especies del género *Hylocereus* presentes en México forman parte de la vegetación de las selvas tropicales y subtropicales Ortiz (1995). En el presente estudio se estableció que las especies silvestres del género *Hylocereus* se distribuyen principalmente en la franja del Pacífico, mostrando zonas más o menos definidas; *H. purpusii* se distribuye en dos regiones, una que abarca los estados de Nayarit y Jalisco y otra, en el estado de Guerrero; *H. ocamponis* se distribuye casi

exclusivamente en el estado de Michoacán, en tanto que *H. undatus* parece tener la mayor área de distribución de las especies estudiadas, desde el centro al sureste del país (Figura 14). Cáliz (2004) establece que las especies pertenecientes al género se distribuyen de la Península de Yucatán, la Meseta Central de Chiapas, la costa del Golfo y del Pacífico, la Región del Bajío, la costa del Occidente, el Altiplano Potosino-Zacatecano y algunos estados del norte; y menciona que algunas especies presentan cierto endemismo a algunas regiones; por ejemplo, para *H. purpusii* menciona los estados de Colima, Chiapas, Durango, Guerrero, Estado de México, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz; y para *H. ocamponis* los estados de Colima, Estado de México, Michoacán y Morelos; sin embargo, este autor no hace una distinción entre las especies silvestres y las cultivadas.

Barcena (2002) propone mapas de distribución para el género *Hylocereus* en toda la República a partir de datos climáticos empleando Sistemas de Información Geográfica (SIG); sin embargo no hace un reconocimiento puntual de las especies presente en nuestro país, así como tampoco de su respectiva distribución. Esta autora extrapola y zonifica las áreas de distribución a partir de la caracterización climática de ejemplares colectados en Tehuacán, Puebla, siendo su enfoque principalmente agronómico.

Ortiz (1995) señala que recientemente en nuestro país se ha iniciado el cultivo y establecimiento de plantaciones comerciales de algunas especies de éste género, principalmente de *H. undatus* por ser considerado al igual que otras cactáceas con un alto potencial frutícola dada su aceptación en mercados internacionales. Algunos autores han hecho referencia a la gran capacidad

adaptativa de esta especie a distintas condiciones ambientales, llegando a prosperar tanto en regiones húmedas como en regiones cálidas, desde el nivel del mar, hasta las zonas frías y altas; este hecho ha ampliado las áreas de distribución del género en nuestro país (Barcena, 2002).

VII. CONCLUSIONES

- Las especies del género *Hylocereus* presentes en México muestran una considerable variación morfológica; sin embargo, se distinguen por los caracteres de la aréola (diámetro, longitud y forma de las espinas centrales y radiales).

- Existen atributos en la anatomía caulinar tale como el grosor de la cutícula e hipodermis y la altura y ancho de radio en el xilema secundario que permiten la separación de las especies del género *Hylocereus* en México.
- Los resultados del estudio anatómico del xilema secundario sugieren que las especies estudiadas, muestran mucho más especialización en la eficiencia del transporte, que en el soporte mecánico.
- Las especies silvestres del género *Hylocereus* se distribuyen principalmente en la vertiente de Pacífico mexicano en los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán y Guerrero.

VIII. LITERATURA CITADA

Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland.

Arias, S. y T. Terrazas. 2001. Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). Anales del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México.72:157-169.

- Backeberg, C. 1966. Cactus lexicon. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Bauer, F. 2003. A synopsis of the Hylocereeae F. Buxb. Cactaceae 17: 3-57.
- Barcena, A. P. 2002. Determinación de zonas potenciales para el establecimiento de plantaciones de Pitahaya (*Hylocereus sp.*). Tesis de Doctorado. Programa de Hidrociencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.
- Baas, P. 1986. Ecological patterns in xylem anatomy. En: Givinish T. J. (ed.) On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barthlott, W. y D. Hunt. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki. The families and genera of vascular plants. Springer-Verlag, Berlín.
- Berger, A. 1926. Die Entwincklungslinien der kakteen. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Bernal-Salazar, S. y T. Terrazas. 2005. Wood anatomical variation of *Neobuxbaumia tetetzo*: A columnar Cactaceae. Journal of Arid Environments 63:671-685.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1909. *Hylocereus* (Berger). Contributions from the National Herbarium. 12:482.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1920. The Cactaceae: Descriptions and illustration of plants of the cactus family. Vol. I. Carnegie Institution, Washinton DC.
- Bravo-Hollis, H. 1937. Las cactáceas de México. Universidad Autónoma de México. Instituto de Biología. Ciudad de México.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. 2nd edición, Vol. I. Universidad Autónoma de México, Ciudad de México.
- Buxbaum, F. 1958. The Phylogenetic division of the subfamily Cereoideae. Cactaceae. Madroño 14:177-216.
- Cáliz de Dios, H. 1996. Aspectos taxonómicos de la pitahaya En: Primer Curso Teórico Práctico sobre el cultivo de las pitahayas. Memorias. Castillo M. R. y H. Cáliz de Dios. (compiladores). Universidad de Quintana Roo, México. P. 35-48.

- Cáliz de Dios, H. 2004. Distribución geográfica de las pitahayas (*Hylocereus*) en la República Mexicana. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 49: 4-21.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64:887-896.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag, Berlin.
- Castillo, M. R. 2002. Caracterización morfológica, reproductora y fisiológica de genotipos de *Hylocereus undatus* (Cactaceae) de la Península de Yucatán. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias, México.
- Chalk, L. 1989. The effects of ecological conditions on wood anatomy. En: Metcalf, C. R. y Chalk, L. (ed.) *Anatomy of Dicotyledons*. Vol. 2. Oxford.
- Chattaway, M. M. 1936. The relation between fibre and cambial initial length in dicotyledonous woods. *Tropical Woods* 46:16-20.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Dickison, W.C. 1989. Steps toward the natural system of the dicotyledons: Vegetative anatomy. *Aliso* 12:555-556.
- Doweld, A. B. 2002. A tipification of the species of *Hylocereus* (Hylocereeae Cactaceae). *Turczaninowia*, 1:11-16.
- Gibson, A. C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5:29-65.
- Gibson, A.C y K. E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 65:999-1057.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge.

- Grimaldo, J. O. 2001. Caracterización citológica y morfológica de 21 genotipos de pitahaya (*Hylocereus undatus*). Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados, Instituto de Recursos genéticos y Productividad. Especialidad Genética, Montecillo, México.
- Guzmán, U.; S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Autónoma de México, Ciudad de México.
- Hunt, D. 1989. Notes on *Selenicereus* and *Aporocactus*. *Bradleya* 7:89-96.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *International Association of Wood Anatomist Bulletin* 10:219-332.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York.
- Kribs, D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96:547-557.
- Maldonado, P. L. 2000. Caracterización y clasificación de pitahaya blanca (*Hylocereus undatus*) (Haworth) Britton y Rose, en el estado de Yucatán. Universidad Autónoma Chapingo. Tesis de licenciatura, Chapingo, México.
- Mauseth, J. D. 1996. Comparative anatomy of tribes Cereeae and Browningieae (Cactaceae). *Bradleya* 14:66-81.
- Mauseth, J. D y J. Plemons-Rodríguez. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: A study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 84:209-218.
- Media Cybernetics. 1997. *Image-Pro Plus, 3.1. Referente Guide for Windows*. Silver Spring, Maryland.
- Mendoza, O. E. 1991. La enseñanza de la fisiotécnica vegetal en el Colegio de Postgraduados y en la Universidad Autónoma Chapingo. *Revista Fitotecnica Mexicana* 14:109-120.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons: Leaves, stems, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Vol 2. Clarendon Press, Oxford.
- Reyes, S. I. 2002. Anatomía del Sistema de Conducción de Agua y Respuesta Fisiológica de Aguacatero (*Persea americana* Mill.). Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados,

Montecillo, Texcoco.

Nerd, A. y Y. Mizrahi. 1997. Reproductive biology of cactus fruit crops. En: Janick, J (ed.), Horticultural Reviews Vol. 18, New York.

Noshiro, S. L.; L. Joshi y M. Suzuki. 1994. Ecological wood anatomy of *Alnus nepalensis* (Betulaceae) in East Nepal. Journal of Plant Research 107:399-408.

Noshiro, S. y P. Baas. 2000. Latitude trends in wood anatomy within species and genera: case study in *Cornus* S. L. (Cornaceae). American Journal of Botany 87:1495-1506.

Ochotorena, I. 1922. Las Catáceas de México. Monografías Mexicanas de Divulgación Biológica. Publicadas por la Escuela Nacional Preparatoria, Ciudad de México.

Ortiz, H. 1995. Avances en el conocimiento ecofisiológico de la pitahaya (*H. undatus*). Tesis de Doctorado en Ciencias. Programa Fisiología Vegetal. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.

Ortiz, H. 1999. Pitahaya un Nuevo cultivo para México. Colección Textos Politécnicos. Series Biotecnológicas, Ciudad de México.

Panshin, A. J. y C. de Zeeuw. 1980. Textbook of wood technology, Fourth edition, McGraw-Hill. New York

Sajeva, M. y J. D. Mauseth. 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. Annals of Botany 68:405-411.

SAS Institute. 1989. SAS procedure guide. Release 6.03. SAS Institute, Cary, North California.

Solórzano, V. E. 1980. Fenología y comportamiento de los componentes del rendimiento bajo condiciones ambientales contrastantes en 10 genotipos de haba (*Vicia faba*). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México.

Terrazas, T. y S. Arias. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. The Botanical Review 68:444-473.

Terrazas, T. y J. D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. En: Nobel, P.S.. Cacti: biology and uses. University of California Press, Berkeley.

Tell-Zur, N.; D. Abbo; D. Bar-Zvi y Y. Mizrahi. 2004. Genetic Relationships among *Hylocereus* and *Selenicereus* vine cacti (Cactaceae): Evidence From Hybridization and Cytological Studies. *Annals of Botany* 94:527-534.

Van den Oever, L.; P. Baas y M. Zandee. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *International Association of Wood Anatomist Bulletin new series* 2:3-24.

Van der Graaff, N. A. y P. Baas. 1974. Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea* 22:101-121.

Zimmermann, M. H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag. Berlin.

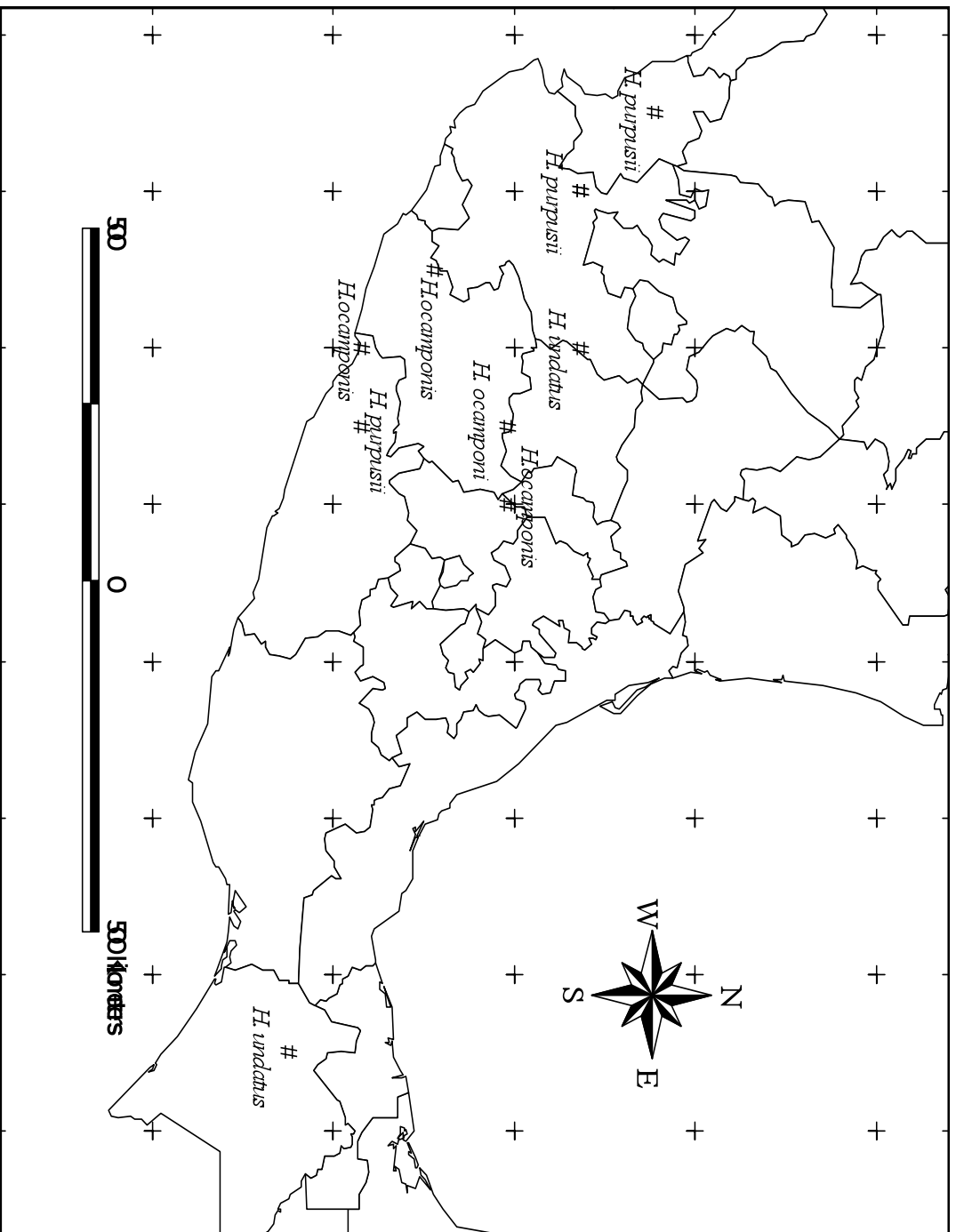


Figura 13. Distribución de las especies silvestres del género *Hylocereus* en México.