1987-2 REG. No. 080175256

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS

Biblioteca de la Facultad de Ciencias.

VARIACION EN LA MORFOLOGIA DEL XILEMA EN MORFOESPECIES SILVESTRES Y CULTIVADAS DE NOPAL (Opuntia spp.) TUNERO

TESIS PROFESIONAL

PARA OBTENER EL TITULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A

TERESA DE JESUS ACEVES ESQUIVIAS

GUADALAJARA, JALISCO 1991

Biblioteca de la Facultad
de Ciencias.

EL AMOR ES LA ESENCIA DE DIOS

Y DIOS ES LA ESENCIA DE LA VIDA

DEDICATORIAS

A DIOS, por permitirme formar parte de su Universo.

A MI PADRE, en recuerdo a su memoria, por quedarse siempre conmigo.

A MI MADRE, gracias por todos los momentos de su vida que me ha dedicado y por enseñarme el valor que tiene el luchar por lo que se quiere.

A MIS HERMANOS, por contribuir en mi formación personal y profesional.

A MIGUEL, por su amor y comprensión.

Biblioteca de la Facultad de Ciencias.

A G R A D E C I M I E N T O S

Mi gratitud:

Al Dr. Eulogio Pimienta Barrios Profesor-Investigador de la Universidad de Guadalajara, por aceptar dirigir mi trabajo de Tesis y permitir que me integrará a su equipo de trabajo durante el tiempo en que se realizó este estudio.

Al Biólogo Miguel Angel Campa Molina, por su valiosa colaboración para la implementación de la técnica de montaje y por sus observaciones y sugerencias que contribuyeron al enriquecimiento del presente trabajo.

A mis compañeros del Laboratorio de Anatomía y Fisiología Vegetal de la Facultad de Ciencias Biológicas.

A todas aquellas personas que mostraron interés y que de alguna manera contribuyeron en la realización de este trabajo.

Biblioteca de la Facultad de Ciencias.

ESTA TESIS SE REALIZO EN EL LABORATORIO DE ANATOMIA Y FISIOLOGIA VEGETAL DE LA FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA.

DIRECTOR DE TESIS

Dr. Eulogio Pimienta Barrios

A S E S O R

Biól. Miguel Angel Campa Molina

I N D I C E

		INDICE DE FIGURAS	VII
		RESUMEN	VIII
1.		**INTRODUCCION**	1
2.		**REVISION DE LITERATURA**	4
2.1		DESCRIPCION DEL SUBGENERO	4
	2.1.1	CLASIFICACION Y DISTRIBUCION	4
	2.1.2	MORFOLOGIA	5
	2.1.3	TALLO	6
	2.1.4	HOJAS	7
	2.1.5	FLOR	8
	2.1.6	POLINIZACION	9
	2.1.7	FECUNDACUION	10
	2.1.8	FRUTO	11
	2.1.9	GENETICA	12
2.2		ANATOMIA DEL XILEMA	15
2.3		DIFERENCIACION DEL XILEMA	16
2.4		ESPECIALIZACION FILOGENETICA DEL XILEMA.	17
2.5		DISTINCION DEL XILEMA	22
2.6		EL XILEMA COMO ELEMENTO PARA ESTUDIAR EVOLUCION.	23
3.		**MATERIALES Y METODOS**	26
4.		**RESULTADOS**	32
5.		**DISCUSION**	47
6.		**CONCLUSIONES**	51
7.		**REVISION DE LITERATURA**	55
8.		**GLOSARIO**	57

INDICE DE FIGURAS

FIGURA		PAG.
1	PROCESO EVOLUTIVO DEL NOPAL TUNERO	14
2	DESARROLLO DE UN MIEMBRO DE VASO - CON PLACA DD PERFORACION SIMPLE.	20
3	ESTRUCTURA DE LA PARED SECUNDARIA DE LOS MIEMBROS DE VASO.	30
4	INCLINACION DE LAS PAREDES TERMINALES DE LOS MIEMBROS DE VASO.	31
5	PORCENTAJE TOTAL DE LOS DISTINTOS TIPOS DE PARED SECUNDARIA.	33
6	PORCENTAJE POR ESPECIES DE LA PA-- RED SECUNDARIA.	35
7	MIEMBROS DE VASO CON PARED SECUNDARIA DE TIPO ANULAR.	36
8	MIEMBROS DE VASO CON ESPESAMIENTOS DE TIPO HELICOIDAL.	38
9	MIEMBROS DE VASO CON PARED SECUNDARIA DE TIPO HELICOIDAL.	39
10	MIEMBROS DE VASO CON PARED SECUNDARIA DE TIPO ESCALARIFORME.	40
11	MIEMBROS DE VASO CON PARED SECUNDARIA DE TIPO ESCALARIFORME.	41
12	MIEMBROS DE VASO CON PARED SECUNDARIA DE TIPO ESCALARIFORME.	42
13	MIEMBROS DE VASO CON PARED SECUNDARIA DE TIPO RETICULADO.	43
14	PORCENTAJE TOTAL DE TIPO DE PARED TERMINAL DE LOS MIEMBROS DE VASO.	45
15	PORCENTAJE DE PLACAS DE PERFORA--- CION Y PAREDES TERMINALES POR ESPECIE.	46

R E S U M E N

En este estudio se evaluó la variación morfológica del Xilema de 10 especies de *Opuntia* para lo cual se estableció una escala morfológica evolutiva artificial del Xilema, en la que se consideran los siguientes atributos básicos: paredes secundarias, placas de perforación e inclinación de las paredes terminales. Para analizar el Xilema de las diferentes especies se utilizó la técnica de maceración, con lo que se logró separar el Xilema del resto de tejidos. Posteriormente se hicieron placas permanentes de Xilema para su observación y evaluación.

Se encontraron los siguientes tipos de pared secundaria: anular, helicoidal, escalariforme y reticulado; siendo los más abundantes los dos últimos. Las placas de perforación presentes son las de tipo simple, de las cuales el 59% se encuentran en vasos con paredes terminales oblicuas en transición a transversas y el 41% con paredes terminales transversas.

Se concluyó, que la secuencia evolutiva del Xilema de las especies que representan a *Opuntia* en este trabajo es especializado. Entre especies de nopal tunero silvestres y cultivadas no existe un gradiente evolutivo significativo que permita establecer diferencias evolutivas basadas en la morfológia del Xilema.

1. INTRODUCCION

El sistema vascular de la planta esta constituído por un - complicado sistema de tuberias internas, que va desde las más - pequeñas raíces, pasando por la raíz principal, el tallo y las hojas. Este tiene 2 componentes principales: el Xilema y el Floema, que desempeñan funciones diferentes aunque complementarias y poseen tipos celulares característicos adaptados a esas funciones (Curtis, 1975).

El Xilema es un tejido complejo; sus componentes más característicos son los elementos traqueales, también consta de fibras y células parenquimáticas.

Los elementos traqueales; son células más o menos alargadas exentas de protoplasto, con variedad de puntuaciones en sus membranas y con paredes secundarias lignificadas, las cuales -- traen como consecuencia variación en la ornamentación en dichos elementos. Estos elementos están relacionados con la conducción de agua y de las sustancias disueltas, algunos combinan la conducción con la función mecánica de sostén de las plantas. Existen dos tipos de células traqueales; las traqueidas y los miembros de vaso, difieren entre sí, en que las traqueidas son células sin perforación, de modo que, el pasaje del agua de célula

a célula ocurre a través de las puntuaciones; en cambio los miembros de vaso poseen perforaciones ya sea en sus extremos o en sus paredes laterales; estas perforaciones permiten el paso del agua y solutos y es por donde se conecta un miembro de vaso con otro formando una serie longitudinal de vasos (Esau, 1976).

Las fibras son los elementos especializados en el soporte de la planta; a veces pueden conservar sus protoplastos en el Xilema conductor y combinar así las funciones vitales, como es el almacenamiento de almidón con la función de sostén. Las células vivas parenquimáticas desarrollan diversas actividades vitales (Esau, 1982).

El régistro fósil del polen y Xilema son las principales evidencias anatómicas y morfológicas en angiospermas y gimnospermas que han sido fundamentales para poder especular acerca del origen y diversificación de las plantas superiores. Desde 1930, se estableció claramente el valor de las tendencias evolutivas hacia la especialización del Xilema secundario (Bailey, 1957). Una serie progresiva a partir de las traqueidas en gimnospermas hasta elementos vasculares especializados, se han diferenciado durante el curso evolutivo de las angiospermas. Estas series evolutivas de los elementos vasculares se han utilizado en combinación con otros caracteres morfológicos para desarrollar hipótesis sobre la filogenia en angiospermas (Jones, 1988).

Este trabajo forma parte de un estudio biosistemático del subgénero *Opuntia*, que se lleva a cabo en el Laboratorio de Anatomía y Fisiología Vegetal de la Facultad de Ciencias Biológicas.

Se plantea desarrollar con los siguientes objetivos:

GENERAL.

Determinar la variación en la morfología del Xilema en especies silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia spp.*).

PARTICULAR.

Establecer el grado evolutivo con respecto al Xilema en especies silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia spp.*).

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 DESCRIPCION DEL SUBGENERO.

2.1.1 CLASIFICACION Y DISTRIBUCION.

Los nopales tuneros pertenecen a la familia *Cactacea*, subfamilia *Opuntioideae*, tribu *Opuntieae*, género *Opuntia* y Subgénero *Opuntia*.

La taxonomía del subgénero *Opuntia*, es aún confusa porque la mayoría de las descripciones se han realizado en base a un solo ejemplar sin considerar la variabilidad existente en su hábitat original. Esto ha ocasionado diferenciación de especies que, en realidad, no son más que variedades o híbridos (Bravo 1978).

La distribución de nopaleras silvestres en México registra mayor abundancia en el centro y noroeste del país. Estas áreas han sido agrupadas por Marroquín (1964) en 3 zonas:

a) Nopaleras del noroeste de México, que incluyen el norte de Tamaulipas, Oriente de Nuevo León y parte de Coahuila.

b) Zona nopalera potosino-zacatecana, que incluyen partes territoriales de los estados de Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro, Jalisco y Durango.

c) Zona nopalera difusa, donde la distribución de los nopales se ve alterada por factores edáficos diversos que aparentemente impiden que lleguen a formarse nopaleras densas.

Las nopaleras cultivadas, se han incrementado significativamente en los últimos 5 años. Los principales estados productores de este tipo de nopaleras son Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato, Aguascalientes, Jalisco, Hidalgo, Puebla y México (Pimienta 1990).

Las nopaleras de solar, que constituyen pequeñas huertas en la vecindad de las casas en las poblaciones rurales, presentan una distribución amplia en las comunidades rurales de las zonas áridas y semiáridas de los estados de Coahuila, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes y Guanajuato (Pimienta 1990).

2.1.2 MORFOLOGIA.

En el subgénero *Opuntia* se encuentran gran cantidad de especies con hábitos de crecimiento arborescente, arbustivo y ras

trero. Este género presenta estructuras anatómicas altamente especializadas, cuyas formas son muy peculiares, que le han permitido adaptarse a las zonas áridas y semiáridas donde prevalecen factores limitantes entre los que se encuentran; el agua, los vientos fuertes y secos, los cambios bruscos de temperatura a través del día (Pimienta, 1990).

2.1.3 TALLO.

En el subgénero *Opuntia*, los cladodios (pencas), o tallos, son aplanados y pueden ser de forma lanceolada, elíptica abovada y hasta suborviculares (Bravo, 1978a).

La epidermis de los cladodios se encuentra revestida por una cutícula gruesa, que protege a la planta de la evaporación (Bravo 1978a). En las células epidermales de cladodios jóvenes se encuentra una capa de cristales de oxalato de calcio, que es refractaria y actua disminuyendo la absorción excesiva de energía luminosa. Debido a que el tallo es el principal órgano fotosintético del nopal, su epidermis tiene un número alto de estomas que participan en el intercambio de gases (CO_2 y H_2O) entre la planta y la atmósfera (Pimienta, 1990).

Debajo de la epidermis de los cladodios se distingue una capa de células de color verde intenso y que constituye el tejido-

de clorénquima, y que debe su color al abundante contenido de cloroplastos en sus células. En este tejido es donde se realiza la fotosíntesis. En la porción interna de los cladodios se encuentra un cilindro de células blancas que deben su color al reducido número de cloroplastos y a la presencia de vacuolas grandes, las cuales ocupan el 95% del volumen celular (Gibson y Nobel 1986). Técnicamente, a este tejido se le conoce con el nombre de parénquima medular, siendo su principal función el almacenamiento de agua; este tejido imparte el carácter de suculencia en el nopal (Pimienta, 1990).

En el clorénquima y en el parénquima medular se diferencian células mucilaginosas que almacenan mucílago, vulgarmente conocido como "baba" de nopal. Las células mucilaginosas se encuentran también en la cáscara de los frutos, ya que anatómicamente la cáscara se considera como un tallo modificado (Pimienta y Engleman, 1985).

2.1.4 HOJAS.

En la evolución de los nopales tuneros, una modificación importante para enfrentar las condiciones adversas, es la reducción en el tamaño de la lámina foliar (hojas). Las hojas del nopal se diferencian durante el desarrollo de los cladodios jóvenes y, después de 30 a 40 días, las hojas se desprenden del cla

dodios y son reemplazados por espinas, que son hojas modificadas esclerificadas (Pimienta, 1990). Las espinas se originan de estructuras vegetativas llamadas areólas, que se consideran como homólogas de las yemas laterales de un brote (Buxbaum, 1955). Además en las areólas se originan las flores, tallos, espinas, glóquidas, tricomas y raíces (Buxbaum, 1955; Bravo 1978a).

2.1.5 FLOR.

En las especies del subgénero *Opuntia*, las flores son hermafroditas, pues en la misma flor se encuentran los órganos reproductores de los dos sexos (estambre y carpelo). El perianto de la flor presenta cambios en el color durante la apertura y cierre de ésta. Los estambres son numerosos, en cantidades que oscilan entre 480-500 y se encuentran insertos en la cavidad receptacular u "ombligo". El estilo es ensanchado en la base y termina en un estigma lobulado amplio; es hueco y presenta un canal con epidermis glandular en la que se desarrollan los tubos polínicos. El ovario es ínfero y está rodeado por un tejido vegetativo que se interpreta como el receptáculo, el cual, a la madurez del fruto, constituye la cáscara. En la cavidad del ovario se diferencian los óvulos, que se encuentran dispuestos en una placentación parietal (Pimienta y Egleman, 1981).

2.1.6 POLINIZACION.

Un aspecto distintivo de la flor de nopal es que es efímera: se abre y se cierra el mismo día. Una vez que la flor se -- abre completamente, es polinizada la porción superior del estigma. El estigma de las flores de *Opuntia* tiene una estructura -- adecuada para el aterrizaje de algunos insectos, al estar situado en la mayoría de los casos en una posición superior a la de los estambres (Pimienta, 1990). Estas flores son visitadas principalmente por coleópteros, lepidópteros, dípteros e himenópteros, considerándose las abejas y escarabajos como los principales insectos polinizadores en *Opuntia* (Grant y Grant 1979).

Los estambres presentan sensibilidad tigmotrópica, ya que se doblan y mueven en respuesta al contacto, y por este motivo los insectos y el viento pueden causar movimientos en ellos --- (Grant, 1979). Las observaciones anteriores indican que en los estigmas de flores de nopal ocurre tanto la autopolinización como la polinización cruzada. La autopolinización empieza al mo-- mento de la apertura (polinización por contacto) y continúa en la flor abierta (polinización por insectos y por el viento). La polinización cruzada es llevada principalmente por insectos -- (abejas) (Pimienta, 1990). En ambos casos, el polen se puede depositar en la porción superior del estigma (Pimienta, 1985).

2.1.7 FECUNDACION.

El número de granos de polen por antera y por flor en *Opuntia* es en promedio de 412.7 y de 202 000 respectivamente. El número de óvulos por flor es de 388, por lo que la relación de número de granos de polen por óvulo es de 520.6, es decir, existen disponibles en la flor aproximadamente 520 granos de polen por óvulo (Pimienta, 1990).

La germinación de los granos de polen empieza relativamente rápido, ya que 24 horas después de la polinización es posible observar tubos polínicos que se desarrollan en la epidermis glandular del canal estilar. La fecundación de los óvulos empieza 48 horas después de la apertura de la flor. La fecundación es gradual y se prolonga hasta 10 días después de la apertura. Solamente un tubo polínico penetra en cada óvulo, a través del micrópilo, por lo que es una fecundación del tipo porogámico. El promedio de óvulos fecundados por flor va del 70 al 80% (Rosas y Pimienta, 1986).

Dado que en la flor de nopal se depositan granos de polen derivados de la autopolinización y la polinización cruzada y, además, que la fecundación de los óvulos se prolonga hasta diez días después de la polinización, se pudo deducir que en los frutos se forman semillas que potencialmente pueden dar origen a -

poblaciones homocigóticas y heterocigóticas. Esta versatilidad reproductiva puede representar una ventaja en la adaptación ecológica de *Opuntia* a condiciones ambientales con variaciones --- bruscas año con año (Pimienta, 1985).

2.1.8 FRUTO.

El fruto del nopal tunero ha sido descrito como una baya - unilocular, polispérmica y carnosa, que se origina de una flor con ovario ínfero (Bravo 1978a), cuyos óvulos están dispuestos en una placentación parietal (Pimienta y Engleman 1981). La porción comestible del fruto (pulpa), se origina de células papilares de la epidermis dorsal de la envoltura funicular y el funículo. La envoltura funicular contribuye con 90% de la parte comestible y el funículo con el 10% (Pimienta y Engleman 1985).

La curva de crecimiento del fruto es sigmoide simple, pudiendo ser de ciclo corto, intermedio y largo. En frutos de ciclo corto el período entre floración y maduración oscila entre 120 y 140 días; en los de ciclo intermedio de 140 a 160 días y en los de ciclo largo es entre 170 y 180 días (Cruz 1980; Robles 1987 citados por Pimienta 1990).

2.1.9 GENETICA.

El nopal tunero es una planta que presenta gran polimorfismo, el cual se observa al estudiar la variación morfológica en poblaciones silvestres y cultivadas (Pimeinta 1987). Se cree que una de las causas de esta variación es el frecuente flujo genético natural entre las diferentes especies de *Opuntia* (Gibson y Nobel 1986).

Se considera que el proceso evolutivo que posiblemente han seguido las formas de nopal para diferenciarse, involucra la hibridación entre especies distintas seguida por la poliploidia, lo que dio origen a individuos alopoides con dos genomas distintos (Sosa 1964).

El número básico de cromosomas en el subgénero *Opuntia* es de n=11 (Wedding y powell 1978). Se cree que las primeras especies de *Opuntia* fueron o son diploides; el cruzamiento entre ellas y la duplicación del número de cromosomas dieron lugar a que se generaran plantas con un primer nivel de alopoliploidia de 44 pares de cromosomas. Estas, al cruzarse nuevamente con otras especies silvestres (n=11) y duplicarse otra vez el número de cromosomas, originaron el segundo nivel de alopoliploidia con 66 pares de cromosomas. El proceso se repitió al cruzarse las plantas con 66 pares y las silvestres (n=11), dando lugar

al tercer nivel de alopoliploidia (n=88) (Figura 1) (Pimienta--1990).

Los nopales con los niveles más altos de poliploidia (6n y 8n) tienen mayor dispersión geográfica que los diploides (2n); de hecho, la mayoría de las variedades de nopal tunero que se - han dispersado en Europa, Africa, Australia y Sudamérica corres ponden a la especie *Opuntia ficus-indica,* que en la mayoría de sus formas y variedades son octaploides (Brustsch 1984).

Los crecientes niveles de ploidia en las diversas formas - de nopal tunero se reflejan en un incremento en el vigor de los cladodios, peso del fruto y tamaño de los estomas (Pimienta --- 1990).

Opuntia sp. (2n=22) silvestre X *Opuntia sp.* (2n=22) silvestre

↓ DUPLICACION DE CROMOSOMAS

Opuntia sp. (2n=22) silvestre X *Opuntia sp.* (2n=44) (PRIMER NIVEL ALOPLOIDIA)

↓ DUPLICACION DE CROMOSOMAS

Opuntia sp. (2n=22) silvestre X *Opuntia sp.* (2n=66) (SEGUNDO NIVEL ALOPLOIDIA)

↓ DUPLICACION DE CROMOSOMAS

Opuntia sp. (2n=88) (TERCER NIVEL ALOPLOIDIA)

Figura 1. Esquema del posible proceso evolutivo que han seguido para diferenciarse algunas formas de nopal tunero (Pimienta 1990).

2.2 ANATOMIA DEL XILEMA.

La estructura básica del Xilema esta conformada por dos sistemas diferentes; el axial y el radial. La ordenación de las células en ambos sistemas les confiere un aspecto característico. Los principales tipos celulares de que están formados se enlistan a continuación:

T I P O S C E L U L A R E S	FUNCION PRINCIPAL
SISTEMA AXIAL.	
Elementos traqueales	
Traqueidas	CONDUCCION DEL AGUA
Miembros de vaso	
Fibras	
Fibrotraqueidas	SOSTEN, A VECES ALMACENAMIENTO.
Fibras libriformes	
Células parenquimáticas	
SISTEMA RADIAL.	ALMACENAMIENTO Y TRASLADO DE SUSTANCIAS ERGASTICAS.
Células parenquimáticas (Traqueidas en algunas coníferas).	

El sistema axial (vertical) y el radial (transversal) es-

tán estrechamente relacionados por su origen, estructura y función. En el sistema conductor los radios contienen por lo general células vivas. El sistema axial consta según las especies de plantas, de una o más clases diferentes de elementos traqueales no vivos, fibras y células parenquimáticas. Las células vivas de los radios y las del sistema vertical están relacionadas entre sí por lo que puede hablarse de un sistema continuo de células vivas. Además este sistema se halla a menudo unido por medio de los radios con las células vivas de la médula, del floema y de la corteza (Esau 1982).

2.3 DIFERENCIACION DEL XILEMA.

Estudios morfogenéticos han suministrado la evidecia de un control hormonal en la diferenciación del Xilema. La auxina proveniente de hojas de desarrollo es normalmente el factor limitativo de la diferenciación del Xilema durante la regeneración de los haces vasculares (Esau 1965).

La diferenciación de los elementos traqueales es estudiada para aclarar las relaciones causadas en la morfogénesis. La célula que va a convertirse en elemento traqueal se origina por división celular. La futura célula traqueal formada por división celular se agranda; el núcleo se vuelve poliploide y aumenta de tamaño, es decir, el ADN puede sintetizarse en rela

ción con una reduplicación endomitótica de los cromosomas (Innocenti y Avanzi 1971). Luego, el material de la pared secundaria se sintetiza, se deposita contra la pared primaria y se lignifica. Hasta aquí, el protoplasto vivo ha participado activamente durante los cambios metabólicos, los acontecimientos específicos son regulados por hormonas específicas (Torrey, Fosket y Hepler 1971). Una vez que se ha depositado la pared secundaria los fenómenos de lisis se hacen dominantes en la célula. El protoplasto se desintegra, se forman perforaciones en la pared de un miembro de vaso, y las membranas de las puntuaciones se reducen a redes de fibrillas. La célula se ha hecho apta para la conducción (Esau 1982).

2.4 ESPECIALIZACION FILOGENETICA DEL XILEMA.

El Xilema ocupa una posición única entre los estudios de los tejidos vegetales, debido a que las líneas de especialización de las células se entienden mejor en este tejido que en cualquier otro. Entre las distintas particularidades estructurales del Xilema destaca la estructura de los elementos traqueales; de los que se han determinado sus variaciones morfológicas y explicado su significación atendiendo para ello a extensos estudios comparativos, los cuales indican; que las series ontogénicas de los elementos traqueales comienzan con los

provistos de espesamientos anulares, luego helicoidales, escalariformes, reticulados y terminan con el tipo punteado; también revelan que la especialización va de elementos largos y estrechos con extremos afilados a elementos anchos y cortos con paredes terminales transversales ligeremente inclinadas, las cuales casi siempre son eliminadas por perforación (Bailey 1953, 1957 y Cheadle 1953).

El estado menos especializado de los elementos traqueales es representado por traqueidas; éstas son la única clase de elementos hallados en plantas fósiles, en la mayoría de las plantas vasculares inferiores y en las gimnospermas; por lo que son consideradas más primitivas que los miembros de vaso (Frost 1930).

Las traqueidas no se eliminaron cuando los vasos evolucionaron, pero experimentaron cambios filogenéticos; se volvieron más cortos -no tan cortos como los miembros de vaso-, no aumentaron en espesor y la puntuación de sus paredes evolucionó paralelamente a la de los miembros de los vasos (Esau 1982).

Los miembros de vaso se originaron a partir de las traqueidas. Estos evolucionan independientemente en los distintos grupos de plantas vasculares. En las dicotiledóneas los vasos se originaron y especializaron primero en el Xilema secundario y luego en el Xilema primario (Cheadle 1953; Fahn 1954).

La secuencia evolutiva de los tipos de miembros de vaso - en el Xilema de las dicotiledóneas comenzó con traqueidas largas con puntuaciones de aspecto escalariforme, éstos fueron seguidos por miembros de vaso de forma larga y angosta con extremos afilados. Las células se acortaron progresivamente, se ensancharon y sus paredes terminales quedaron menos inclinadas y finalmente transversales.

La lámina perforada en los miembros de vaso derivados de traqueidas con puntuaciones escalariformes se desarrolla a -- partir de una porción de la pared celular provista de varias - puntuaciones, después dejan de desarrollarse los bordes de las mismas, finalmente son eliminadas las separaciones entre las - distintas aberturas. De esta manera, parte de una membrana con puntuaciones se convierte en lámina perforada escalariforme, - la cual se transforma en una lámina de perforación simple (Figura 2) (Esau 1982).

Las puntuaciones de las paredes longitudinales de los --- miembros de vaso también evolucionan. En las membranas situadas entre vasos los pares de puntuaciones areoladas circulares primero en disposición opuesta y más tarde alterna. En las paredes entre los vasos y parénquima los pares de puntuaciones pasan completamente rebordeadas a semirebordeadas, y finalmente a puntuaciones simples (Frost 1930).

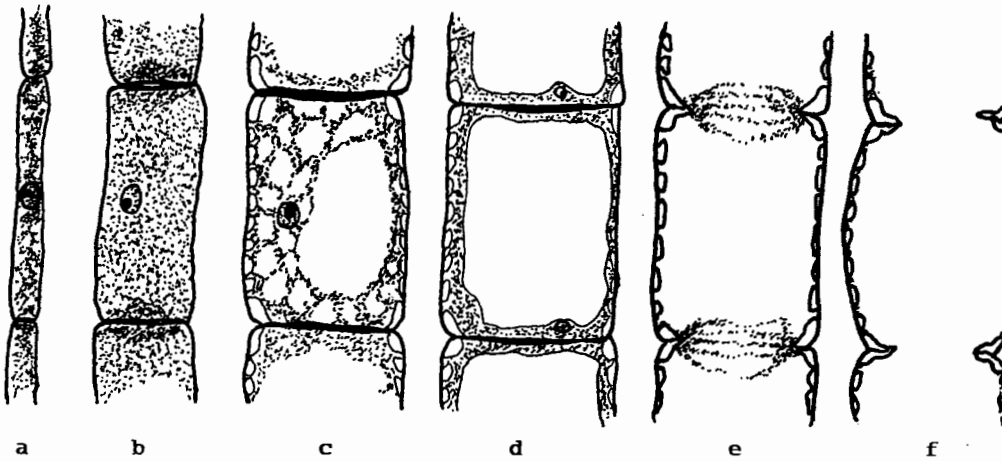


FIGURA 2. Desarrollo de un miembro de vaso con placa de perforación simple. a, cambio inicial. b, alargamiento de las células donde se deriva el Xilema. c, desarrollo de la pared secundaria que empieza con un engrosamiento de la extremidad de las paredes. d, adelgazamiento de las paredes del citoplasma. e, las paredes externas se desintegran y el citoplasma se deteriora. f, elemento de vaso maduro con placa de perforación simple. (Redrawn from Eames and MacDaniels, pag. 99).

Las diferentes tendencias de especialización de los elementos traqueales pueden ser aceleradas y otras retardadas, de forma que los caracteres más especializados y los menos especializados se presenten combinados. Además, las plantas pueden adquirir secundariamente características que parezcan primitivas debido a la pérdida evolutiva. Los vasos pueden desaparecer por no desarrollarse perforación en miembros de vaso potenciales (Bailey 1953; Cheadle 1956).

En las cactáceas la degeneración evolutiva de los miembros de vaso trae consigo una disminución en el diámetro de las células y la falta de desarrollo de las perforaciones. Las células imperforadas resultantes, al tener el mismo tipo de punteaduras que los asociados miembros de vaso, son designadas con el nombre de traqueidas vasculares. Sin embargo, a pesar de estas incongruencias, las principales tendencias de especialización de los vasos desempeñan un papel importante en la determinación de la especialización de otras estructuras del Xilema (Bailey 1953, 1957).

2.5 DISTINCION DEL XILEMA.

Desde el punto de vista de desarrollo es importante distinguir entre el Xilema primario y el secundario.

El Xilema primario es aquel que se diferencia en el cuerpo primario de la planta; el meristemo directamente relacionado con la formación de este tejido vascular primario es el procambium. El Xilema secundario se forma mediante la actividad del cambium, una vez que la planta a terminado el crecimiento primario y ha entrado a la segunda etapa de desarrollo; donde aumenta su espesor a causa de la adición lateral de nuevos tejidos a las partes axilares (Esau 1982).

El Xilema primario contiene los mismos tipos celulares básicos que el Xilema secundario; elementos traqueales, fibras y células parenquimáticas; sin embargo, no esta organizado en combinación de los sistemas axial y radial, porque no contiene radios. Mientras que el Xilema secundario se puede distinguir un sistema axial y radial en forma combinada.

Para reconocer el limite del Xilema primario del secundario es necesario considerar muchas características entre las que se encuentran la longitud de las células traqueales y la organización del tejido, por lo que la distinción debe hacerse

en relación al crecimiento de la planta o de un órgano (Esau - 1982).

2.6 EL XILEMA COMO ELEMENTO PARA ESTUDIAR EVOLUCION.

El sistema vascular de los tallos suculentos ofrece exe-- lentes oportunidades de investigación para el conocimiento de la evolución de los tejidos vasculares y por consiguiente la - adaptación que han tenido a hábitats secos.

Lo anterior se ha reflejado en los distintos estudios realizados por diversos investigadores; como el trabajo presentado por Carlquist (1971) en donde reporta que los cambios en la disponibilidad del agua pueden influir en la evolución del Xilema; las plantas que se encuentran dentro de una familia o género que se desarrollan en ambientes no áridos tienden a tener elementos de vaso más cortos y anchos que aquellas que se desarrollan en ambientes áridos.

Carlquist (1970) sugiere que las características juveni-- les presentes en el Xilema de algunas plantas se puede atri--- buir a la acumulación lenta del Xilema secundario, siendo esto una resultante directa de las condiciones secas; y en (1969), estableció que la variación morfológica tan evidente en tallos suculentos, puede en parte ser debido a una situación donde la

la fuerza mecánica del Xilema decrece en favor de una mayor -- eficiencia en la conducción.

Bailey (1944; 1953) considera que las funciones de conducción y de sostén de los elementos traqueales son antagónicas - cuando ocurren los cambios evolutivos en el Xilema de cactus. Además reporta que la reducción en el tamaño de las células -- iniciales cambiales generalmente ocurren en plantas Xerófitas.

Gibson (1973) reporta que el Xilema de las cactáceas ha - alcanzado altos niveles de especialización anatómica y que la estructura del Xilema secundario de los distintos grupos de -- plantas de esta subfamilia están cercanamente correlacionados con el hábitat. Además, determina que las similitudes y dife-- rencias anatómicas entre el Xilema de las cactáceas tienen tan solo una aplicación sistemática limitada. El Xilema secundario puede ser más similar en especies de géneros no relacionados - con el mismo hábitat que en especies de géneros con diferentes hábitos de crecimiento.

El estudio que presentan Muhammad y Sattler (1982), establecen las relaciones filogenéticas que exiten entre especies de las Gnetales y las angiospermas; las similitudes encontra-- das entre éstos dos grupos de plantas, en lo que se refiere a la morfología del Xilema; lo cual les permitió inferir en que

Gnetum es un posible ancestro de las angiospermas; para hacer más confiable su deducción consideran los estudios realizados por Trevisan (1980) en el polen de *Ephedripites*; puesto que - éste polen se relaciona con el de los Gnetales actuales.

3. MATERIALES Y METODOS

Este estudio se llevó a cabo en 10 especies de nopal tunero (*Opuntia spp.*); las cuales se enlistan a continuación:

NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE COMUN	TIPO DE NOPALERA.	ORIGEN
O. Ficus-indica	Pelon San Elías	C	San Elías SLP.
O. ficus-indica	Copo de Nieve	C	Chapingo, Méx.
Opuntia sp.	Blanca de Castilla	C	G. Godínez, Zac.
Opuntia sp.	Bca. Rincón de Romos	C	Tecamachalco,-Puebla.
Opuntia amyclaeae	Copena	C	Tecamachalco,-Puebla.
O. megacantha	Amarilla Huesona	C	Pinos, Zac.
O. streptacantha	Cardón	Si	Ojuelos, Jal.
O. robusta	Tapón de Mayo	Si	Pinos, Zac.
O. robusta	Tapón	Si	Ojuelos, Jal.
Opuntia sp.	Fafayuco	Si	Villa de Ramos, SLP.

C- Cultivada.
Si-Silvestre.

Parte de este material se colectó en el banco de germoplasma de nopal tunero que se encuentra establecido en el Campo Experimental de San Luis Potosí, dependiente del Centro de Inves-

tigaciones Forestales y Agropecuarias de San Luis Potosí, y en - poblaciones silvestres, de solar y cultivadas localizadas en los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Jalisco y Guanajuato. Los cladodios (Pencas) que se colectaron en las poblaciones antes citadas fueron establecidas en recipientes de plástico de capaci-- dad de 15 litros y depositadas en los jardines de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Guadalajara. Estas plantas fueron fertilizadas con 0.86 gr. de sulfato de amonio y 39.63 gr. de gallinaza; esta aplicación se realizó el 6 de Junio y el 28 de Septiembre de 1989.

Una vez elegidas las especies, se tomaron trozos de los cladodios con la ayuda de un sacabocados, los que posteriormente -- fueron macerados para separar el Xilema de los demás tejidos, -- utilizando la técnica de Jeffrey, descrita por Gifford (1978). Esta técnica se describe a continuación: los trozos de los cladodios de cada especie se colocarón en frascos en una solución formada por 5 partes de ácido acético glacial, 4 partes de agua destildada y una parte de peróxido de hidrógeno al 30%. Luego se colocaron en una estufa de incubación a una temperatura de 56 a 60°C, hasta que el tejido quedó totalmente blando y traslúcido. Cuando esta condición se cumplió se lavó con alcohol al 50% por 1 hora y se tiñó con safranina al 1% por 2 horas.

Se procedió al montaje de pequeñas cantidades del tejido ma

cerado de las distintas especies en una preparación de glicerogelatina.

Para preparar la glicerogelatina se utilizó el método de Kisser de la manera siguiente:

Se mezclaron 50 g. de grenetina, 125 ml. de agua destilada, 150 ml. de glicerina y 7 g. de cristales de fenol, se calentaron hasta que se fundieron y se dejó enfriar lentamente.

Cuando la preparación de glicerina se solidificó se tomó un trozo de ésta y se colocó en un tubo de ensaye el cual se puso en baño maría.

Posteriormente, en un portaobjetos se colocó con una pipeta pasteur 4 gotas del sedimento que contiene Xilema y 10 gotas de glicerogelatina, con un cubreobjetos se homogenizó la mezcla y se cubrió.

Las placas preparadas se colocaron en una estufa de incubación a la temperatura de 50°C para adelgazar la muestra y se sellaron con barnis de uñas.

La técnica de montaje se implemento con el propósito de obtener preparaciones permanentes y tener así material de referen

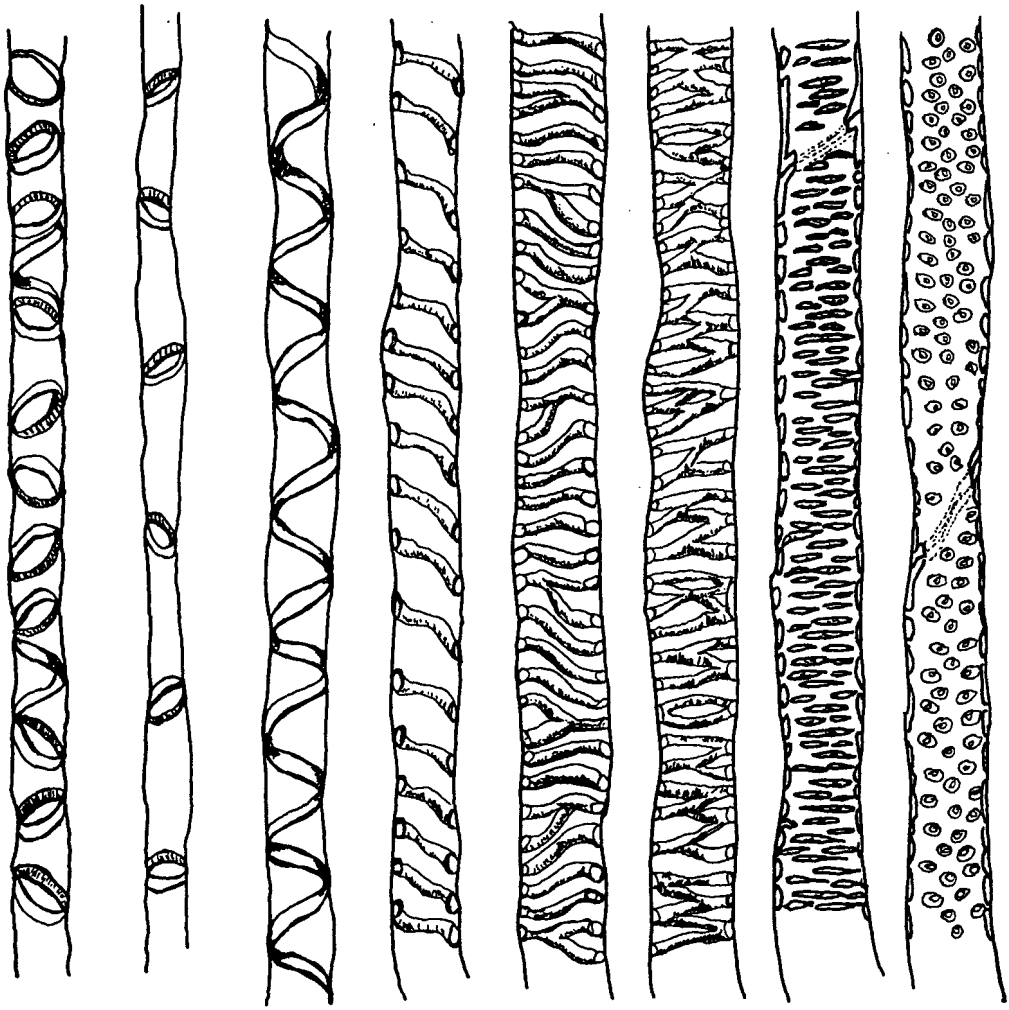
cia. Por cada especie se hicieron 10 placas las que se encuentran depositadas en el Laboratorio de Fisiología y Anatomía Vegetal de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Guadalajara.

Previamente se elaboró una escala morfológica evolutiva del Xilema apoyada en escalas ya establecidas (Frost 1930; Bailey 1953, 1957; Cheadle 1953, 1956; Esau 1976, 1982); en la que se consideran la ornamentación de las paredes secundarias, las placas de perforación y la inclinación de los miembros de vaso.

Las respectivas escalas morfológicas se ilustran en las Figuras 3 y 4. Con éstas escalas se evaluaron las variaciones morfológicas presentes en el Xilema de las especies en estudio.

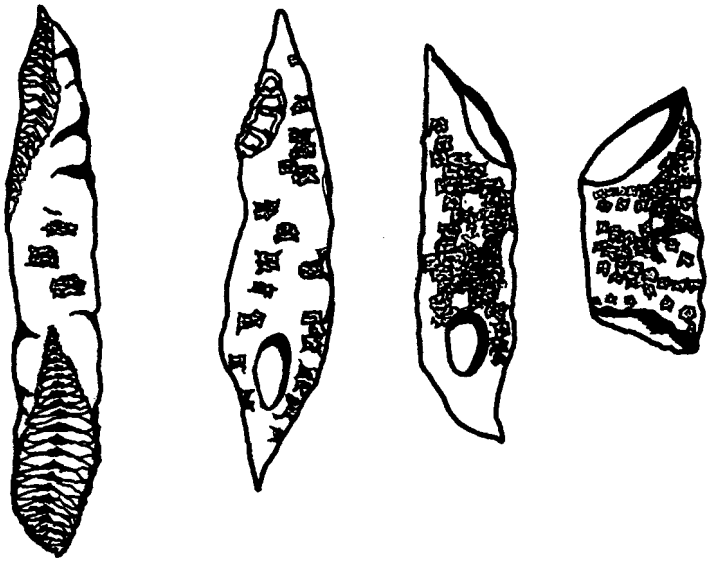
Se cuantificaron los tipos de cada una de las características consideradas y se determinó su porcentaje para establecer el grado evolutivo de *Opuntia* en relación al Xilema.

Las observaciones se realizaron en un microscopio Carl Zeizz modelo C-130.



1 2 3 4 5 6 7 8

Figura 3. Estructura de la pared secundaria de los miembros de vaso del Xilema. 1. ANULAR. 2. ANULAR después del alargamiento del vaso. 3, 4 y 5 HELICOIDAL. 6. ESCALARIFORME. 7. RETICULADO.



1 2 3 4

Figura 4. Inclinación de las paredes terminales.

1. Pared oblicua con placas de perforación escalariforme.

2. Pared oblicua con placas de perforación reticulada.

3. Pared oblicua con transición a pared -- transversa y placa de perforación sim-- ple.

4. Pared transversa con placa de perfora-- ción simple.

R E S U L T A D O S

Al realizar las evaluaciones de los atributos morfológi-- cos básicos del Xilema como son: las paredes secundarias, las placas de perforación e inclinación de las paredes terminales que se encuentran en especies de nopal tunero silvestres y cultivadas, se pudo recapitular los siguientes datos:

El Xilema esta formado por miembros de vaso los cuales exhiben variedad en sus formas, tamaño y clase; presentando similitud entre las diferentes especies.

En la ornamentación de las paredes secundarias de los --- miembros de vaso se pudo observar la presencia de los tipos: anular, helicoidal, escalariforme y reticulado. Del total ob-- servadas el 2% son de tipo anular, el 42% le corresponde al tipo helicoidal, el 31% para el escalariforme y el 25% para el - reticulado (Figura 5).

En la caracterización de las paredes secundarias no existe una evidencia convincente para asegurar si las plantas cultivadas son más especializadas que las silvestres, debido a -- que se presentaron porcentajes muy variables entre los dos grupos de plantas. La figura (6) muestra la frecuencia porcentual

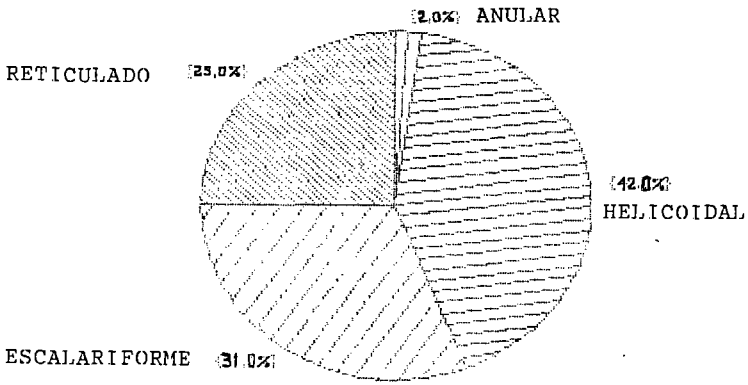


FIGURA 5. Porcentaje total de los distintos tipos de Pared secundaria de 10 especies de *Opuntia*.

por especie de cada uno de los tipos de pared secundaria. Sin embargo se pudo establecer el alto grado evolutivo de *Opuntia*, en relación a esta característica ya que se encontró el tipo de pared secundaria reticulada tanto en especies silvestres como cultivadas (Figura 6).

DESCRIPCION DE LAS PAREDES SECUNDARIAS.

El tipo anular se presenta en 2 formas celulares. En células más o menos alargadas donde los anillos están esparcidos ampliamente y orientados a lo largo del eje transversal. En ocasiones los anillos se encuentran adheridos unos con otros en este caso su orientación es oblicua. El otro tipo celular es más ancho en comparación con el anterior, contiene un promedio de 4 anillos gruesos; éste no forma una serie longitudinal de vaso, es decir, se presentan en unidades separadas; tal parece que estos miembros de vaso se ensanchan por sus partes medias pero no por sus extremos los cuales carecen de perforaciones y quedan como un proceso alargado de la pared a manera de apéndices (Figura 7).

Los elementos con espesamientos anulares son seguidos por elementos con espesamientos de tipo helicoidal; a manera de espiral en forma alargada y distribuida a través del vaso semejando un resorte; a veces en un elemento se halla presente más

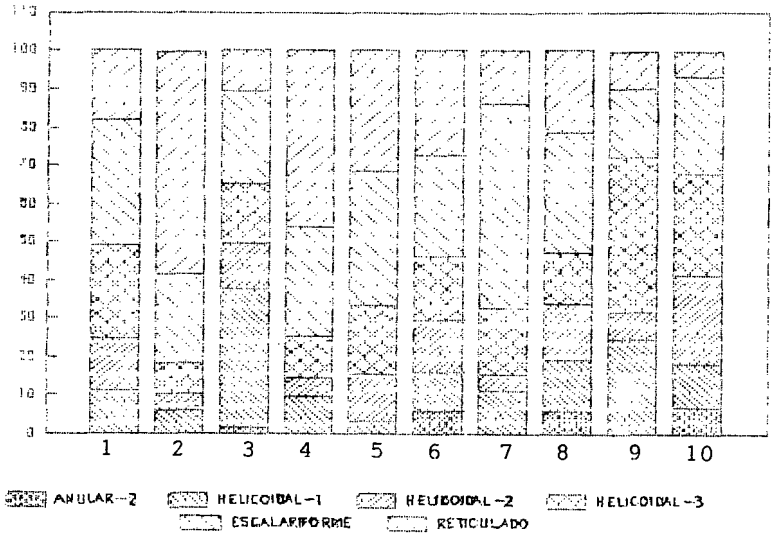


FIGURA 6. Porcentaje de la pared secundaria en 10 especies de *Opuntia* con diferentes grados de evolución de acuerdo a la escala evolutiva previamente esta-- blecida.

1.- Pelón San Elías *(Opuntia ficus-indica)*
2.- Copo de Nieve *(Opuntia ficus- indica)*
3.- Copena *(Opuntia amyclaeae)*
4.- Amarilla Huesona *(Opuntia megacantha)*
5.- Blanca de Castilla *(Opuntia sp.)*
6.- Blanca Rincón de Romos *(Opuntia sp.)*
7.- Tapón *(Opuntia robusta)*
8.- Tapón de Mayo *(Opuntia robusta)*
9.- Cardón *(Opuntia streptacantha)*
10.- Fafayuco *(Opuntia sp.)*

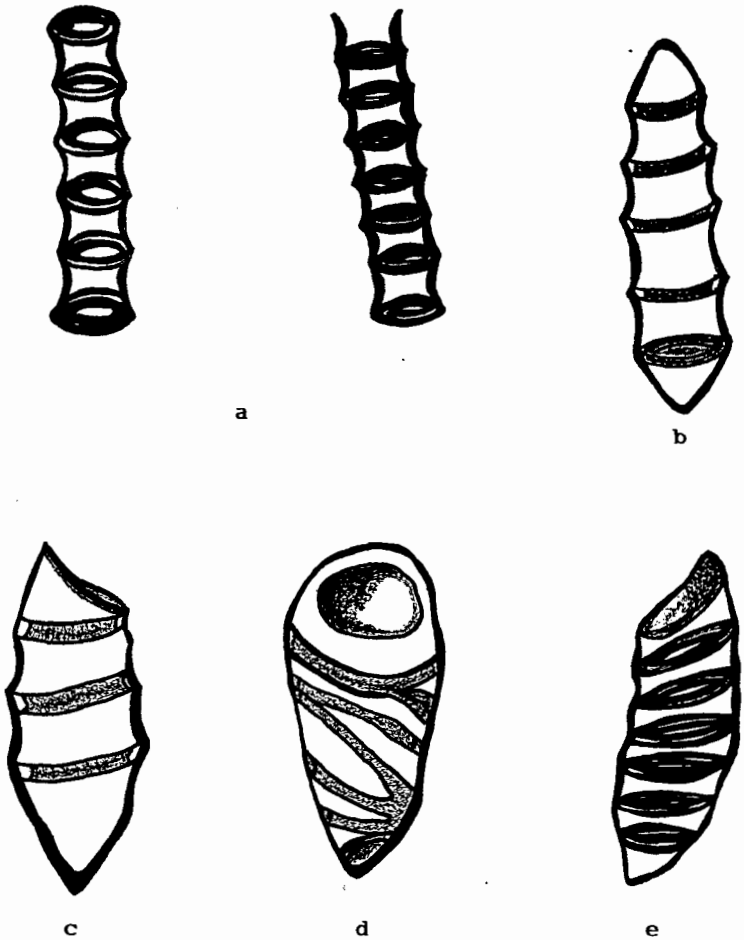


Figura 7. Miembros de vaso aislados del Xilema secundario de *Opuntia sp.* con pared secundaria de tipo anular. a, segmentos de miembro de vaso alargado y angosto. b-d, miembros de vaso anchos y cortos de *Opuntia robusta*. e, miembro de vaso corto y ancho con placa de perforación simple y anillos dispuestos en posición oblicua de *Opuntia streptacantha*.

de una hélice a lo largo del vaso o solo en una sección de éste. También las hélices se presentan más continuas y cerradas de esta manera la vista frontal semeja franjas en disposición oblicua; luego estas franjas se aprecian más juntas y en algunas de ellas aparecen bifurcaciones. Tanto los anillos como -- las hélices varían en espesor. La forma menos especializada de los tres tipos helicoidales se presenta en vasos menos anchos y más largos (Figura 8 y 9).

El espesamiento escalariforme se distingue por presentar hélices con vueltas interconectadas con mayor número de bifurcaciones. Los miembros de vaso que son caracterizados por este espesamiento son anchos y cortos. El grosor y la longitud es - variada aún en una misma especie (Figura 10, 11 y 12).

En el tipo reticulado las células son recubiertas casi en su totalidad por pared secundaria formando como una red. En -- ocasiones la malla de la red se alarga transversalmente lo que dificulta determinar si es escalariforme o reticulado (Figura 13).

En el tipo punteado no se presenta; sin embargo en algu-- nos miembros de vaso se observan formas de transición para el tipo reticulado, por lo que puede existir confusión en el mo-- mento de evaluar esta característica morfológica.

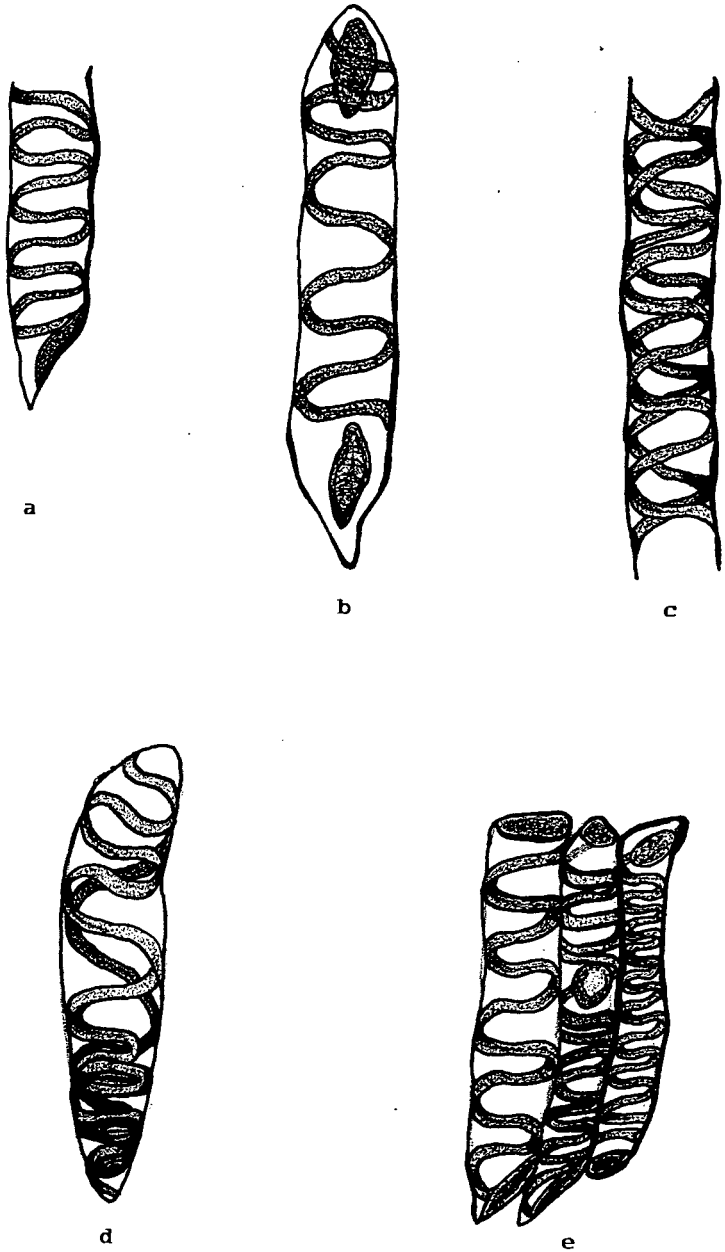


Figura 8. Miembros de vaso con espesamiento de tipo helicoidal del Xilema de *Opuntia sp.* y *O. amyclaeae.* c, d, doble espiral a lo largo - del miembro de vaso. a,b,e, placa de perforación oblicua en — transición a transversa.

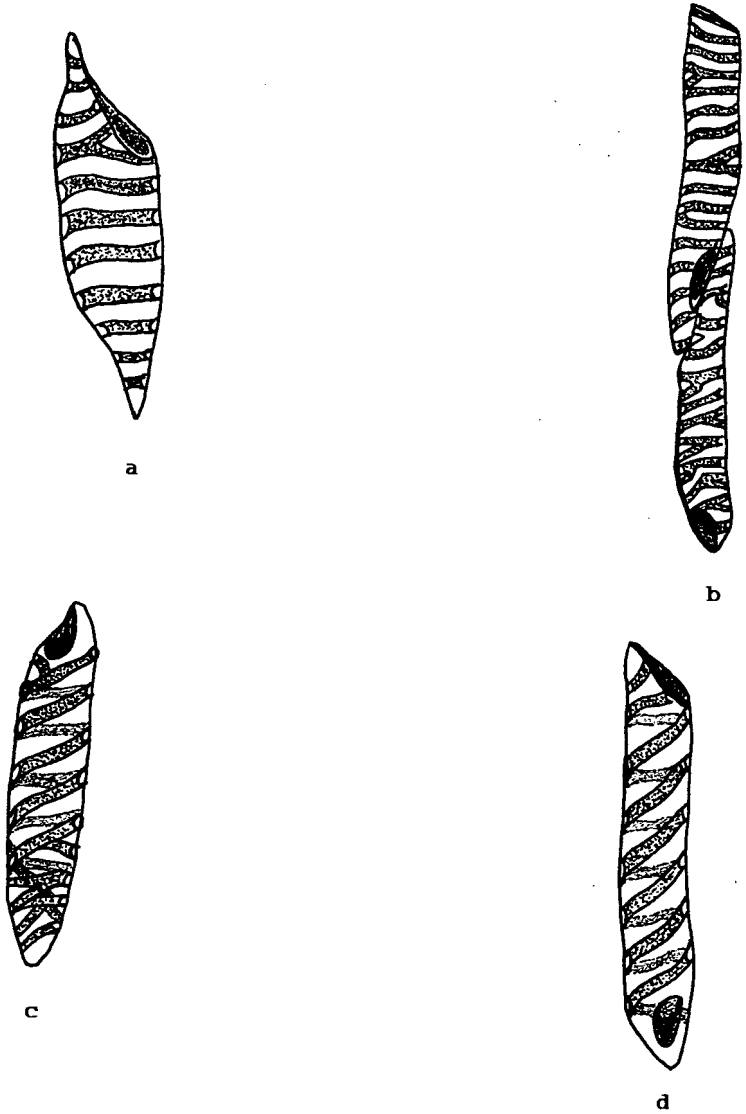
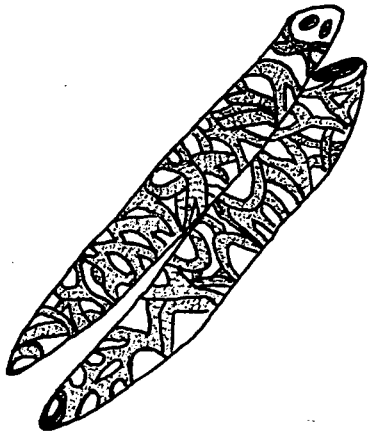
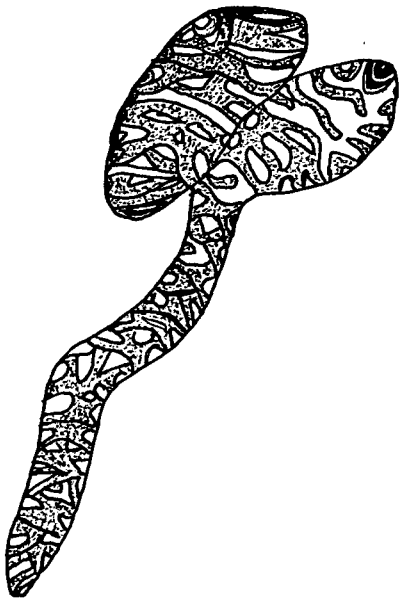


Figura 9. Miembros de vaso del Xilema disociado de *Opuntia megacantha* y *Opuntia sp.* con espesamientos de tipo helicoidal. a-d, placas de perforación simple con paredes terminales oblicuas en transición a transversas.



a



b

c

Figura 10. Miembros de vaso de tipo escalariforme del Xilema de *Opuntia - ficus-indica y Opuntia sp.* a-c, con placas de perforación simple. b, elemento de vaso de forma irregular conectados por una placa de perforación simple lateral, con paredes terminales — oblicuas y transversas.

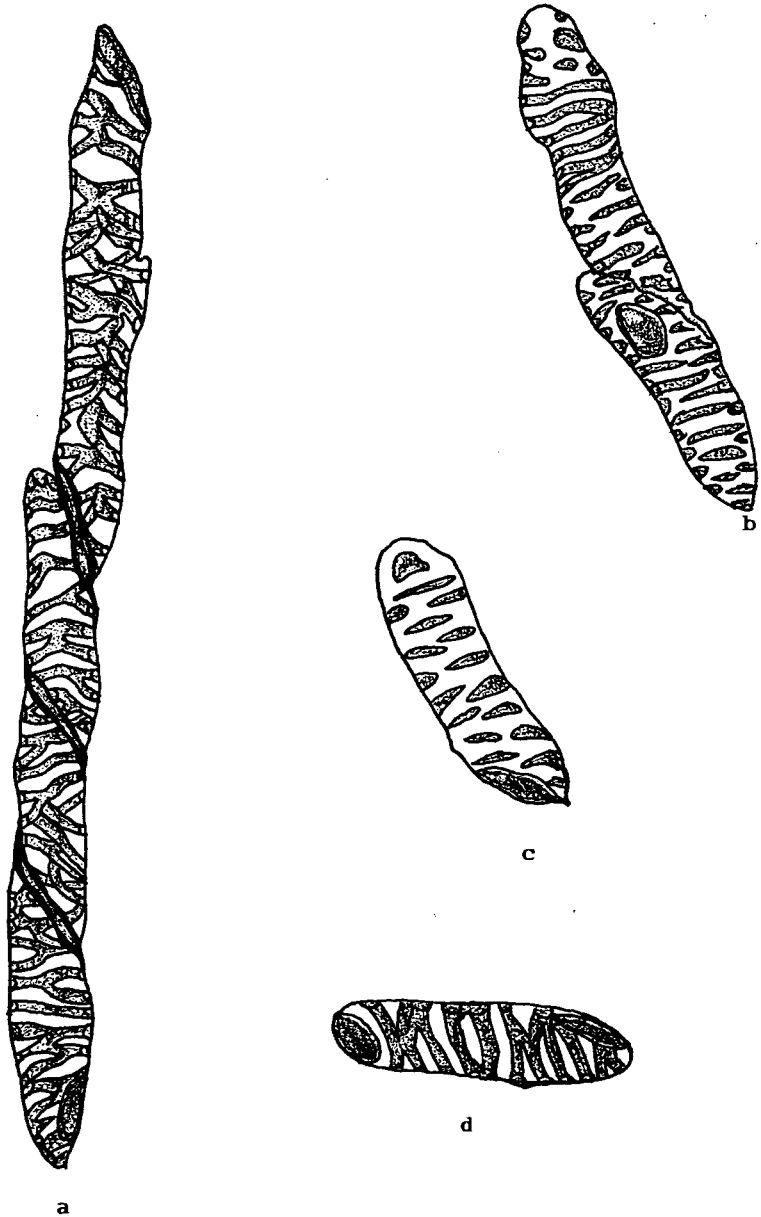
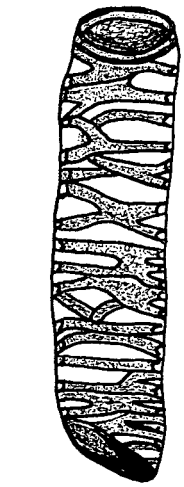
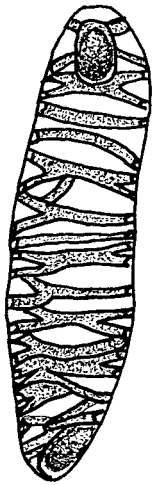


Figura 11. Vasos con espesamiento escalariforme de *Opuntia sp.* a, serie de vasos conectados por la placa de perforación simple con paredes terminales oblicuas. b, vasos conectados por placas de perforación simple lateral. c-d, paredes terminales oblicuas.



a

b



c

d

Figura 12. Miembros de vaso de *Opuntia sp.* con espesamiento de tipo escalariforme a, con placas de perforación simple transversa. b-d, con placas de perforación simple con paredes terminales oblicuas.

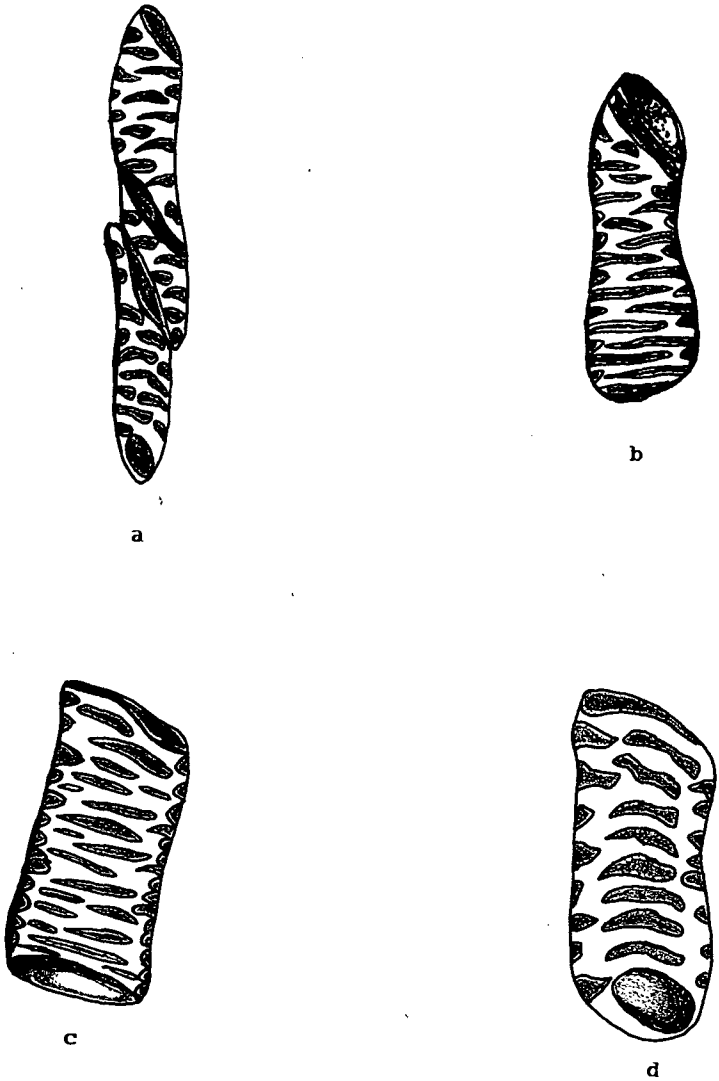


Figura 13. Miembros de vaso con espesamientos reticulados de *Opuntia ficus-indica* y *Opuntia sp.* a-b, con placas de perforación simple con paredes terminales oblicuas en transición a transversas. c-d, con placas de perforación simple y paredes terminales transversas.

Los espesamientos anulares y helicoidales se combinan en una misma serie longitudinal de miembros de vaso e incluso en un mismo elemento, de igual forma ocurre con los espesamientos escalariformes y reticulados. Además se presentan formas de -- tránsito entre los diferentes tipos de espesamientos.

PLACAS DE PERFORACION E INCLINACION DE LAS PAREDES TERMINALES.

Destaca la presencia de placas de perforación simple tanto en especies silvestres como cultivadas; las cuales son acompañadas por dos tipos de paredes terminales; las oblicuas en - transcición a transversas y transversas.

Se observaron un total de 1112 placas de perforación de - éstas el 56% tienen una pared terminal oblicua en transición a transversa y el 44% presentan una pared terminal transversa - (Figura 14).

En las especies cultivadas se encontró la mayor propor--- ción de paredes terminales transversas; en tanto que en las -- silvestres predominan las oblicuas en transición a transversa; por lo que se infiere que las silvestres presentan un grado mayor de especialización en esta estructura (Figura 15).

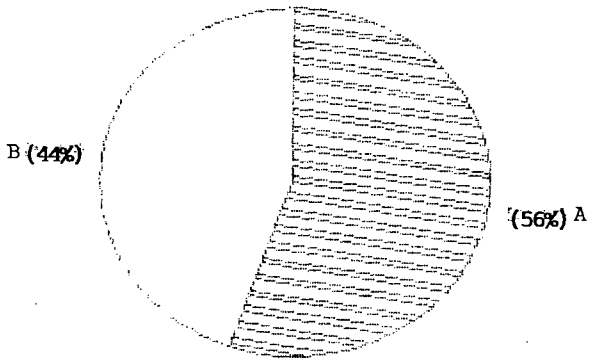


FIGURA 14. Porcentaje total de los tipos de paredes terminales de los miembros de vaso de 10 especies de *Opuntia*. A, paredes terminales oblicuas en transición a transversas. B, paredes terminales transversas.

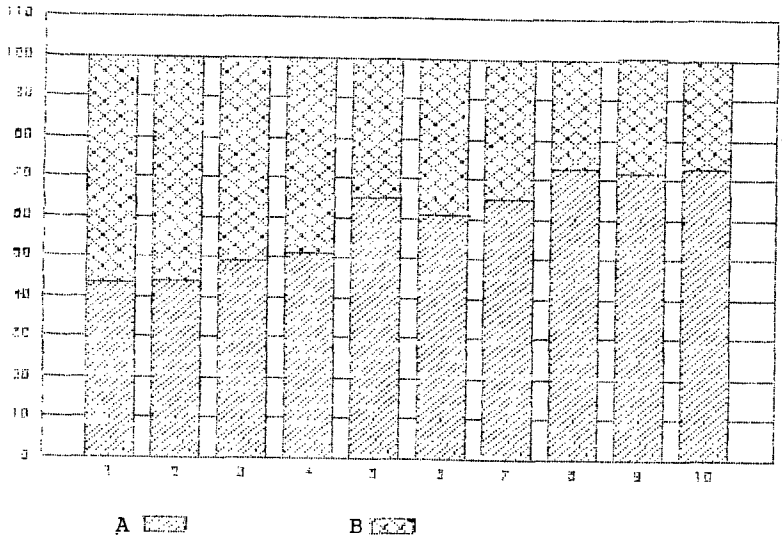


FIGURA 15. Porcentaje de placas de perforación en 10 especies de *Opuntia*. A, paredes terminales oblicuas en transición a transversas. B, paredes terminales transversas.

1.- Pelón San Elías *(Opuntia ficus-indica)*
2.- Copo de Nieve *(Opuntia ficus-indica)*
3.- Copena *(Opuntia amyclaeae)*
4.- Amarilla Huesona *(Opuntia megacantha)*
5.- Blanca de Castilla *(Opuntia sp.)*
6.- Blanca Rincón de Romos *(Opuntia sp.)*
7.- Tapón *(Opuntia robusta)*
8.- Tapón de Mayo *(Opuntia robusta)*
9.- Cardón *(Opuntia strepthacanta)*
10.- Fafayuco *(Opuntia sp.)*

5. DISCUSION

El estudio del Xilema de los tallos del nopal tunero (*Opuntia spp.*), permitió establecer su nivel de especialización.

De acuerdo a los esquemas de evolución de gimnospermas y angiospermas basados en la morfología del Xilema y con apoyo en los criterios establecidos por Frost (1930); Bailey (1953; 1957); Cheadle (1953; 1956); Fahn (1953); Esau (1976; 1982); se pudo inferir que las especies evaluadas presentan un alto grado evolutivo en lo que se refiere a su Xilema, ya que tanto en el Xilema de los nopales silvestres como en el de los cultivados se hallan presentes miembros de vaso, los cuales exhiben placas de perforación simple.

Lo anterior coincide con Gibson (1973), ya que este autor al realizar un estudio anatómico comparativo en el Xilema secundario de cactáceas, concluye que el Xilema de esta subfamilia tiene un alto grado de especialización anatómica.

El hecho de no encontrar en el Xilema del subgénero *Opuntia* estructuras que puedan caracterizarse como primitivas permite invalidar el estudio hecho por Bailey (1957); en el que reporta en forma generalizada que el Xilema de la familia de las cactáceas sufrió una modificación importante; los miembros

de vaso dejan de desarrollar placas de perforación, por lo que son desplazados por las traqueidas; éste cambio lo asocia con la reducción del tejido vascular.

Los resultados arrojados en este trabajo permiten confirmar que lo expuesto anteriormente no sucedió en *Opuntia* como podría esperarse por ser uno de los géneros que constituyen a las cactáceas. No obstante, la reducción de la lámina foliar del nopal como respuesta a los cambios en la disponibilidad del agua, que trae consigo la pérdida de sus tejidos vasculares; pero no sucede de igual forma con los tejidos vasculares de otros órganos, como es el caso de los tallos, que no hay pérdida ni regresiones evolutivas de su Xilema.

Carlquist (1970; 1971) al considerar que la demanda de agua viene a influir en la evolución del Xilema, es posible que se refiera de igual forma a como nos referimos en este trabajo, ya que este autor no reporta modificaciones regresivas en la morfología del Xilema.

La presencia de paredes secundarias de tipo reticulado proporciona otra evidencia que viene a ratificar el alto grado de especialización del Xilema del nopal tunero. Sin embargo es importante considerar que la caracterización de las paredes secundarias no es suficiente para establecer el grado de especia

lización de las especies cultivadas en relación a las silves-- tres. Esto se debe principalmente a que es difícil hacer una - distinción entre el Xilema primario y secundario; ya que la diferenciación entre ambos tejidos va en relación al crecimiento de la planta, y por consiguiente al origen y disposición de -- las células en dicho crecimiento.

Por otro lado, los resultados de este trabajo revelan que la morfología del Xilema no permite detectar gradiente evolutivo que nos ayude a establecer diferencias evolutivas basadas - en la morfología del Xilema, debido a que tanto en morfoespe-- cies silvestres como cultivadas fue común observar vasos cor-- tos con perforación simple, y la única diferencia marcada en - la morfología de estos vasos es que es más abundante la perfo- ración simple con paredes terminales inclinadas en las silves- tres; en contraste con las morfoespecies cultivadas en que la perforación simple es más común que se presente con paredes -- terminales transversas.

En cambio por meido de estudios citogenéticos si se ha podido establecer diferencias significativas entre nopales tune-- ros silvestres y cultivados. Estos estudios realizados por So- sa (1964) y Gibson y Nobel (1986); han revelado que en la mayoría de los casos los nopales silvestres son diploides (2n) y - tetraploides (4n) y que el grado más alto de poliploidia corres

ponde a los nopales tuneros cultivados (8n). Además sugieren - que problablemente el proceso evolutivo que han seguido para - diferenciarse las distintas especies de *Opuntia*, ha intervenido la hibridación entre las diferentes especies seguida por -- los cambios en los niveles de ploidia.

Lo antes expuesto permite suponer que el nivel más alto - de evolución se debe encontrar en las morfoespecies cultivadas debido a que su grado de especialización es más elevado que en las silvestres, ya que conforme se incrementa el aislamiento - reproductivo se eleva el nivel de ploidia, consecuencia directa de las aberraciones cromosómicas que son más comunes en las especies poliploides que diploides. Al haber un mayor grado de aislamiento reproductivo, se logra un mayor grado de especia-- ción, lo cual es un paso fundamental en la evolución de espe-- cies vegetales.

Se puede deducir entonces, que la evolución del Xilema se presentó antes de que en las especies silvestres ocurrieran -- cambios en los niveles de ploidia, que indudablemente ha jugado un papel importante en la evolución del subgénero *Opuntia*.

6. CONCLUSIONES

Las características observadas en el Xilema de las especies en estudio determinan que el grado evolutivo del Xilema de *Opuntia* esta entre los elevados.

La morfología del Xilema no permitió establecer un gradiente evolutivo para establecer diferencias evolutivas entre especies de nopal tunero silvestre y cultivado.

Los elementos traqueales que conforman el Xilema de *Opuntia* están representados exclusivamente por miembros de vaso, por lo que no existen traqueidas.

Los grados evolutivos de los miembros de vaso son determinados por diferentes tipos en la estructura de sus paredes secundarias, placas de perforación e inclinación de las paredes terminales.

Las paredes secundarias predominantes son de tipo escalariforme y reticulado que pertenecen a los grados 6 y 7 respectivamente de los 8 establecidos.

Las placas de perforación son de tipo simple que corresponden al mayor grado evolutivo en lo que se refiere a esta -

característica morfológica.

Las paredes terminales predominantes son oblicuas en transición a transversa y las transversas, representadas dentro de los 2 últimos grados evolutivos de los 4 establecidos en la escala.

7. LITERATURA CONSULTADA

A. F. Muhammad and R. Satiler, 1982. Vessel Structure of and - the Origin of Angiosperms. Amer J. Bot. 69 (6):1004-1021. Canada.

Bailey, I. W., 1953. Evolution of the Tracheary Tissue in land Plants. Amer J. Bot. 60:4-8.

Bailey, I. W. 1957. The potentialities and limitations of wood anatomy in the study of the phylogeny and classification of angiosperms. J. Arnold Arb. 38:243-254.

Bravo, H. H. 1978a. Las Cactáceas de México. México. UNAM. segunda edición 735 pp.

Brutsch, O. M., 1984 "Prickly pear *(Opuntia ficus-indica)* cultivation in Southern Africa". Symposium on Agricultural Use of Cactaceae. Prospects and Problems. 18th Congress of the International Organization for Succulent Plant Study. Frankfurt W. Germany. Manuscrito inédito.

Curtis, H., 1975. Biología Vegetal. Ed. Omega. 716 p.

Cheadle, V. I. , 1953. Independent Origin of Vessels in the Monocotyledons and Dicotyledons. Phytomorphology 3:23-44.

Cheadle, V. I., 1956. Research on Xylem and Phloem-progress in fifty year. Amer. J. Bot. 43:719-731.

Delevoryas, T. 1979. Diversificación Vegetal. CECSA. México -- 240 p.

Delgado, A. A., 1985. "Caracterización de la variación de algunos componentes químicos del fruto (tuna) de nopal *(Opuntia -- spp)* tunero en el altiplano potosino-zacatecano". Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Veracruzana. 141 p.

Esau, K., 1976. Anatomía Vegetal. Ediciones Omega. Barcelona. 779 p.

Esau, K., 1982. Anatomía de las Plantas con Semilla. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires. 512 p.

Fahn, A. Metaxylem elements in some families of the Monocotyledoneas New Phytol 53:530-540. 1954.

Foster, A. S. y E. M. Gifford. 1974. Comparative Morphology of Vascular Plants (WH Feeman Company, San Francisco) 751 p.

Frost, F. H. 1930. Specialization in secondary Xilem of Dicotyledons. II. Evolution of end walls of Vessel segment. Bot. Gas. 90: 198-212.

Gibson, C. A., 1973. Comparative Anatomy of Secondary in Cactoideae (Cactaceae). Biotropica 5(1): 29-65.

Gibson, C. A., 1986. The Cactus Primer. Cambridge, Harvard University Press, 286 p.

Gifford, E. M. 1978. Plant microtechique Couse Notes University of California Davis.

Grant, V., 1989. Especiación Vegetal. Editorial Limusa. Argentina 587 p.

Jones, B. S., 1988. Sistemática Vegetal Mc. Graw. Hill, Inc. - USA. 526 p.

Marroquin, S. J., L. Borja., C. R. Velazquez y J. A. de la --- Cruz., 1964. Estudio ecológico desonómico de las zonas áridas

del norte de México. Publ. esp. núm. 2, INIF, SAG, México, -- 166 p.

Pimienta, B. E. 1990. El Nopal Tunero. Universidad de Guadalajara. México. 246 p.

Pimienta, B. E. y E. M. Engleman., 1981. "Estudios del desarrollo de la yema floral y el fruto en nopal". III Congreso Nacional de Fruticultura, Guadalajara, Jal., 222 p.

Pimienta, B. E. y E. M. Engleman., 1985. "Desarrollo de la pulpa y proporción en volumen de los componentes del lóculo maduro en tuna (*Opuntia ficus-indica* (L) Miller)", Agrociencia, -- 62: 51-56.

Sosa, Ch. R., 1964. "Microesporogénesis, importancia económica y distribución de tres especies del género *Opuntia*". Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.

Torrey, J. G., D. E. Fosket, and P. K. Heplen. 1971. Xylem Formation: a paradigm of cytodifferentiation in higher plants. -- Amer. Sci. 59: 338-352.

8. GLOSARIO

ALOPOLIPLOIDIA. Poliploide estable producido mediante hibridación de dos especies de manera que se forman dos lotes diploides o de orden más elevado que el de las dos especies originarias.

CAMBIUM. Meristemo que por divisiones periclicles generalmente produce células en dos direcciones, que tienen una disposición en filas radiales. Término aplicado preferentemente sólo a los dos meristemos laterales, el cámbium y el del súber o - felógeno.

ESPECIALIZACION. Cambio en la estructura de una célula o tejido u órgano de la planta o la planta asociado con una restricción de las funciones, potencialidades o adaptabilidad a las condiciones cambiantes.

FLOEMA. Principal tejido conductor del alimento de la planta vascular compuesto fundamentalmente de elementos cribosos, diversos tipos de células parenquimáticas, fibras y esclereidas.

MERISTEMO. Tejido relacionado principalmente con la síntesis protoplasmática y la formación de nuevas células por división.

PARED SECUNDARIA. Pared celular que se desposita sobre algunas células sobre la pared primaria luego que ésta deja de -- aumentar de superficie.

PLACA DE PERFORACION. Parte de una pared de un miembro de -- vaso que se encuentra perforada.

PLACENTACION PARIETAL. Cuando las placentas se hallan en las paredes del ovarío.

PLOIDIA. Fenómeno concerniente al aumento del número de guarniciones cromosómicas. Cuando un organismo tiene más de dos - series completas de cromosomas.

PROCAMBIUM. Meristemo primario o tejido meristemático que se diferencia dando el tejido vascular primario.

PUNTUACION ALTERNA. En los elementos traqueales puntuaciones en filas diagonales.

PUNTUACION AREOLADA CIRCULAR. Puntuación areolada con apertura circular.

SISTEMA VASCULAR. La totalidad de los tejidos vasculares en - su disposición específica en una planta o en un órgano de una planta.

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
FACULTAD DE CIENCIAS

Sección .....
Expediente .....
Número ..0444/90.....

SRITA. TERESA DE JESUS ACEVES ESQUIVIAS
P R E S E N T E . -

Manifestamos a usted que con esta fecha ha sido aprobado el tema de Tesis "VARIACION EN LA MORFOLOGIA DEL XILEMA EN MORFOESPECIES SILVESTRES CULTIVADAS DE NOPAL (*Opuntia spp*) TUNERO" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos a usted que ha sido aceptado como Director de dicha Tesis al Dr. Eulogio Pimienta Barrios.

A T E N T A M E N T E
"PIENSA Y TRABAJA"
Guadalajara, Jal., Marzo 20 de 1990
EL DIRECTOR

ING. ADOLFO ESPINOZA DE LOS MONTEROS CARDENAS

FACULTAD DE CIENCIAS

EL SECRETARIO

M. EN C. ROBERTO MIRANDA MEDRANO

c.c.p. El Dr. Eulogio Pimienta Barrios, Director de Tesis.-Pte.
c.c.p. El expediente.

mjsd

Al contestar este oficio cítese fecha y número

Bulevar Gral. Marcelino García Barragán y Corregidora, S. R. Tels. 19-80-54 y 19-82-92 Guadalajara, Jalisco

Guadalajara, Jal., 15 de Marzo de 1991.

C. M. en C. Carlos Beas Ramírez
Director de la Facultad de Ciencias
Biológicas de la Universidad de Guadalajara,
P R E S E N T E.

Por medio de este conducto hago de su conocimiento que la Pasante de la Licenciatura en Biología TERESA DE JESUS ACEVES ESQUIVIAS, ha concluído el trabajo de tesis "VARIACION EN LA MORFOLOGIA DEL XILEMA EN MORFOESPECIES SILVESTRES Y CULTIVADAS DE NOPAL *(Opuntia spp.)* TUNERO" para obtener la Licenciatura en Biología.

Asimismo le informo que he revisado el manuscrito de la tesis y considero que cumple con los requisitos establecidos por la Facultad a su -- digno cargo, y no encuentro ningún inconveniente para que se imprima, solicitándole permita que se realicen los trámites necesarios para su examen correspondiente.

Quedo de Usted como su seguro servidor.

DR. EULOGIO PIMIENTA BARRIOS
DIRECTOR DE TESIS