



MORFOANATOMÍA DE ÓRGANOS VEGETATIVOS Y ASOCIACIONES MICORRÍZICAS EN *AYLOSTERA DEMINUTA* Y *REBUTIA MINUSCULA* (CACTACEAE, CEREAE): IMPLICANCIAS TAXONÓMICAS Y ECOLÓGICAS

MORPHOANATOMY OF VEGETATIVE ORGANS AND MYCORRHIZAL ASSOCIATIONS IN *AYLOSTERA DEMINUTA* AND *REBUTIA MINUSCULA* (CACTACEAE, CEREAE): TAXONOMIC AND ECOLOGICAL IMPLICATIONS

Gabriela M. Silenzi Usandivaras^{1#} , María de los A. Álvarez^{2#} , María I. Mercado^{2*} & Nora B. Muruaga^{3*}

1. Instituto de Genética y Microbiología, Dirección de Biología Integrativa, Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina

2. Instituto de Morfología Vegetal, Dirección de Botánica, Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina

3. Instituto de Taxonomía Vegetal y Palinología, Herbario Fanerogámico, Dirección de Botánica, Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina

*mimercado@lillo.org.ar,
nbmuruaga@lillo.org.ar

Citar este artículo

SILENZI USANDIVARAS, G. M., M. DE LOS A. ÁLVAREZ, M. I. MERCADO & NORA B. MURUAGA. 2026. Morfoanatomía de órganos vegetativos y asociaciones micorrízicas en *Aylostera deminuta* y *Rebutia minuscula* (Cactaceae, Cereae): implicancias taxonómicas y ecológicas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 61: 209-224.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v61.n2.51124>

Recibido: 12 Dic 2025

Aceptado: 3 Jun 2026

Publicado en línea: 25 Jun 2026

Publicado impreso: 30 Jun 2026

Editor: Luis Jorge Oakley

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: The taxonomic delimitation of species within genus *Rebutia* s. l. (Cactaceae, Cactoideae, Cereae) has been based primarily on molecular studies, while detailed morphoanatomical descriptions of diagnostic characters useful for field identification. In this context, the present study aims was to characterize and compare the stem and root morphoanatomy of *Aylostera deminuta* (Aylosterinae) and *Rebutia minuscula* (Rebutiinae), globular cacti from northwestern Argentina.

M&M: Stems, thorns and roots from individuals collected from natural populations at Tucumán Province were processed using conventional light microscopy and histochemical techniques.

Results: The two species show consistent differences in the morphology, number, and arrangement of spines, the structure of the areoles, and the abundance of mucilaginous idioblasts, allowing the establishment of reproducible diagnostic patterns. In addition, both species exhibited arbuscular mycorrhizae and ectomycorrhizae.

Conclusions: The morphological and anatomical characters surveyed provide robust evidence for distinguishing *A. deminuta* from *R. minuscula*. These findings contribute to a better understanding of structural variability within genera and offer useful tools for its classification, as well as for future ecological assessments related to their environmental adaptations and conservation.

KEY WORDS

Diagnostic characters, mycorrhizae, root, stem, taxonomy.

RESUMEN

Introducción y objetivos: La delimitación taxonómica de especies del género *Rebutia* s. l. (Cactaceae, Cactoideae, Cereae) se ha sustentado principalmente en estudios moleculares, mientras que existen escasos antecedentes de descripciones morfoanatómicas de caracteres diagnósticos confiables a campo. En este contexto, el objetivo fue caracterizar y comparar la morfoanatomía caulinar y radicular de *Aylostera deminuta* (Aylosterinae) y *Rebutia minuscula* (Rebutiinae), Cactáceas globulares del noroeste argentino.

M&M: Tallos, espinas y raíces provenientes de individuos de poblaciones naturales de la provincia de Tucumán, fueron procesados mediante técnicas de microscopía óptica tradicional e histoquímicas.

Resultados: Ambas especies presentan diferencias consistentes en la morfología, número y disposición de las espinas, estructura de las areolas y abundancia de idioblastos mucilaginosos, permitiendo establecer patrones diagnósticos reproducibles. Además, para ambas especies se identifica la presencia de micorrizas arbusculares y ectomicorrizas.

Conclusiones: Los caracteres morfológicos y anatómicos relevados proporcionan evidencias sólidas para la distinción entre *A. deminuta* y *R. minuscula*. Estos resultados contribuyen a la comprensión de la variabilidad estructural dentro de los géneros y ofrecen herramientas útiles para su clasificación, así como para futuras evaluaciones ecológicas adaptativas a los ambientes en que se encuentran y de conservación.

PALABRAS CLAVE

Caracteres diagnósticos, micorrizas, raíz, tallo, taxonomía.

INTRODUCCIÓN

Los representantes de la familia Cactaceae exhiben una distribución predominantemente neotropical, que se extiende desde el sur de Argentina hasta el norte de Canadá. Los principales centros de diversidad se localizan en el sudoeste de Estados Unidos, el México árido, los Andes centrales de Perú y Bolivia, y el este de Brasil. Ocupan una amplia gama de ambientes: selvas tropicales, bosques montanos, desiertos y hábitats fríos y áridos de alta montaña (Trevisson & Perea, 2016; de Vos *et al.*, 2025).

La subfamilia Cactoideae es una de las seis subfamilias actualmente reconocidas sobre la base de datos moleculares y filogenéticos, comprendiendo alrededor del 80 % de las 1660 especies de Cactáceas descritas (Nyffeler, 2002; de Vos *et al.*, 2025). Incluye especies terrestres, epífitas, arbóreas, arbustivas, con ausencia de gloquidios y hojas. Se reconocen para Cactoideae ocho tribus: Lymanbensoniae N. Korotkova & Barthlott, Copiapoeae Doweld, Fraileae B. P. R. Chéron, Cactae Rchb., Cereeae Salm-Dyck, Notocactae Buxb., Phyllocactae Sakm-Dyck y Rhipsalideae DC. (de Vos *et al.*, 2025).

La tribu Cereeae, a la que pertenecen los géneros *Rebutia* K. Schum. y *Aylostera* Speg., constituye un grupo monofilético bien respaldado y principalmente restringido a Sudamérica. Sin embargo, por la variabilidad de rasgos reproductivos y diversidad de hábitos carece de un carácter morfológico único que la defina en su conjunto (de Vos *et al.*, 2025).

Un estudio filogenómico sugiere que la historia evolutiva de los taxones dentro de Cereeae, se resolvería mejor aceptando clados subordinados monogénicos o con pocos géneros en el rango de subtribu (Romeiro-Brito *et al.*, 2023), lo que contrasta con el taxón parafilético Rebutiinae Donald, reconocido por Nyffeler & Eggli (2010). Siguiendo este criterio, de Vos *et al.* (2025) proponen una subdivisión en seis subtribus para Cereeae: Uebelmanniinae N. P. Taylor, Aylosterinae N. P. Taylor, Rebutiinae Donald, Gymnocalyciinae N. P. Taylor, Cereiinae Britton & Rose y Reicheocactinae Eggli, Nyffeler & J. M. de Vos.

Aylosterinae (Romeiro-Brito *et al.*, 2023), representada solo por el género *Aylostera* Speg., se caracteriza por la presencia de tricomas y

cerdas en las areolas ubicadas en las axilas de las escamas florales (de Vos *et al.*, 2025). En contraste, la subtribu Rebutiinae, comprende tres géneros: *Rebutia*, *Weingartia* Werderm. de tallos globosos y pequeños, hasta de 12 cm de diámetro, parcialmente geofíticos y *Browningia* Britton & Rose de tallos ramificados en forma de árbol, que muestran como único carácter en común la presencia de escamas florales con areolas desprovistas de tricomas o cerdas (de Vos *et al.*, 2025).

Las especies del género *Rebutia* generalmente se encuentran en quebradas abiertas, pastizales de altura, entre los 1000-3500 m s.n.m, en lugares sombreados a húmedos o expuestos a alta radiación solar, principalmente en verano. Presentan tallos que alcanzan hasta 8 cm de diámetro, con areolas oblongas, circulares o elípticas, subapicales, con surco adaxial, lo que implica un estrechamiento y alargamiento hacia el borde superior de la areola. Flores infundibuliformes, con cámara nectarial difusa (con límite superior no definido), pericarpelo y tubo floral con escamas anchamente triangulares, en cuyas axilas desarrollan areolas glabras o con escasos tricomas y cerdas, estilo soldado parcialmente entre 1 a 10 mm de longitud al tubo floral (Muruaga *et al.*, 2008; Muruaga, 2014), granos de polen tri-colpados (Garralla *et al.*, 2008) y semillas asimétricas con proyecciones cónicas. Por otra parte, las especies del género *Aylostera* habitan tanto en lugares sombreados a húmedos, como en laderas montañosas con baja disponibilidad hídrica, entre los 1700-3200 m s.n.m. Presentan tallos de 6 cm de diámetro (hasta 8 cm solo en *A. fiebrigii*), con areolas circulares de posición apical en los tubérculos, sin surco adaxial. Flores infundibuliformes a hipocrateriformes, con cámara nectarial abierta (cuyo límite superior se encuentra bien definido), pericarpelo y tubo floral con escamas triangulares a angosto-lineares en cuyas axilas desarrollan areolas con pelos y cerdas; estilo soldado en el tercio inferior del tubo corolino en más de 20 mm de longitud (Muruaga, 2014). Granos de polen pantocolpados (6-8-15 colpos) (Garralla *et al.*, 2008).

Ambos géneros comprenden entidades de delimitación compleja, particularmente cuando se analizan individuos obtenidos bajo condiciones de cultivo, tal es el caso de Mosti *et al.* (2011) quienes reconocieron 12 especies para *Rebutia* y 49 para

Aylostera. Asimismo, los trabajos de Muruaga (2008, 2010, 2014), basados en entidades naturales, no concuerdan con los conceptos específicos propuestos por diversos autores europeos. La realidad taxonómica de los grupos es más acotada, hay entidades que corresponden a otros géneros y otras se consideran sinónimos. En este sentido, resulta pertinente revisar la clasificación de las entidades pertenecientes a estos géneros, si bien la identificación de diferencias moleculares constituye una herramienta robusta, su elevado costo y su limitada aplicabilidad a campo refuerzan la importancia de los análisis de caracteres estructurales, que continúan siendo fundamentales en investigaciones taxonómicas y filogenéticas.

En particular, el uso de caracteres anatómicos caulinares ha demostrado tener valor diagnóstico significativo para la clasificación dentro de la subfamilia Cactoideae, y resulta especialmente informativo para la delimitación de géneros y clados subordinados (Terrazas & Arias, 2002; Martínez-Quezada *et al.*, 2020).

Los estudios anatómicos existentes sobre especies de la subfamilia Cactoideae globulares de pequeñas dimensiones, independientemente de la tribu a la que pertenezcan, se centran principalmente en el sistema dérmico: cutícula, células epidérmicas, tipos de estomas e hipodermis, y en las características del xilema (Terrazas & Arias, 2002; Mauseth, 2006a; Arruda & Melo-de-Pinna, 2010; Vázquez-Sánchez & Terrazas, 2011; Grego-Valencia *et al.*, 2014; Perotti *et al.*, 2022), siendo escasos los trabajos que abordan una caracterización caular completa (Terrazas & Arias, 2002; Mauseth, 2006b; Soffiatti & Angyalossy, 2007; Ávila-Escobar *et al.*, 2023; Soto Acosta *et al.*, 2023). Para *Rebutia* y *Aylostera*, la información disponible se limita a la descripción de caracteres epidérmicos en unas pocas especies (Muruaga & Guantay, 2012) y al estudio de adaptaciones caulinares asociadas a la sequía en *A. flavistyla* (F. Ritter) Mosti & Papini (Nuzhyna & Baglay, 2016).

La mayoría de los cactus que crecen en ambientes hostiles (suelos áridos, alta radiación solar, fuertes vientos o elevados niveles de salinidad, entre otros factores) presentan estrategias adaptativas fijadas a lo largo de la evolución, que les permiten sobrevivir y reproducirse (Schulze *et al.*, 2019). Entre ellas, se incluyen el desarrollo de vías fotosintéticas del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), la

suculencia de los tallos con presencia de mucílagos, la reducción de las hojas modificadas a espinas (Taiz *et al.*, 2018) y el establecimiento de simbiosis con microorganismos, principalmente bacterias y hongos micorrícicos (Carrillo-García *et al.*, 1999; Fracchia *et al.*, 2009; Soto Acosta *et al.*, 2023).

El objetivo del presente estudio plantea describir la morfología y anatomía de los órganos vegetativos, de *Aylostera diminuta* (F. A. C. Weber) Backeb. y *Rebutia minuscula* K. Schum., especies representativas de los respectivos géneros, con la finalidad de aportar caracteres de valor diagnóstico que ayuden a su identificación y posiblemente a la delimitación a nivel de género; además de identificar otros rasgos, como el status micorrícico, que contribuyan a la supervivencia de estas especies en los ambientes en los que crecen.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal estudiado

De cada especie se seleccionó a campo cuatro individuos en floración, de los cuales tres se fijaron en FAA (formol, alcohol etílico, ácido acético y agua, 100:300:50:35, v/v) y uno fue incorporado al herbario LIL-HbF como material de referencia.

Aylostera diminuta. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Burruyacú, Sierras del campo, 10-2024, Silenzi Usandivaras *et al.* s.n. (LIL 618696).

Rebutia minuscula. ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Burruyacú, Sierras del campo, 10-2024, Silenzi Usandivaras *et al.* s.n. (LIL 618695).

Anatomía caular y radicular

Para el análisis de las características epidérmicas, se obtuvieron fragmentos de epidermis de la región media del tallo, correspondientes a áreas con y sin areolas, mediante la técnica de raspados (D'Ambrogio de Argüeso, 1986; Zarlavsky, 2014), comprendiendo para cada área tres muestras por individuo (n= 9 por especie). Se separaron, además, conjuntos de 10 espinas por individuo (n= 30 por especie). El procesamiento de las muestras incluyó diafanización en hidróxido de potasio al 10 % durante tres días (Dizeo de Strittmatter, 1973), clarificación con hipoclorito de sodio al 50 %, tinción con violeta de cresilo al 1 % y montaje en agua-glicerina (1:1, v/v). El tipo de estomas se describió según la terminología de Eggli (1984) y

Ellis *et al.* (2009). El análisis cuantitativo incluyó número de espinas por areola, longitud y diámetro de las espinas, largo y ancho de los estomas y densidad estomática por unidad de superficie (mm^2).

Se tomaron muestras de la región apical, media y basal del tallo (semejante a un rizoma), así como de espinas y raíces de diferentes diámetros ($\leq 1 \text{ mm}$ y 3-4 mm) ($n= 3$ por especie). Todas las muestras fueron incluidas en parafina para la obtención de cortes permanentes, siguiendo los protocolos propuestos por D'Ambrogio de Argüeso (1986) y Zarlavsky (2014). Las muestras se deshidrataron en una serie ascendente de alcohol-xileno, se infiltraron e incluyeron en paraplast (58°C punto de fusión) y se seccionaron transversalmente a $15\text{-}20 \mu\text{m}$ de espesor con un micrótomos rotatorio Microm HM 315. El procesamiento de las secciones obtenidas incluyó desparafinado en una serie de alcoholes, tinción con safranina-verde rápido y montaje definitivo en medio sintético.

Con el objetivo de describir los elementos xilemáticos, se realizaron macerados de porciones de 2 cm de longitud de la región central de los tallos. Para ello, los segmentos de tallo se sumergieron en hidróxido de potasio al 10 % a 60°C durante 3 días, los mismos se disgregaron con ayuda de una pinza y agujas histológicas, se clarificaron con hipoclorito de sodio al 50 %, colorearon con azul Astra y safranina al 1 %, y finalmente montaron en agua glicerina (1:1, v/v).

Para determinar la naturaleza de contenidos celulares cortes realizados a mano alzada, fueron sujetos a test y coloraciones específicas. Los cristales se evaluaron mediante birrefringencia bajo luz polarizada y test de burbujeo con ácido clorhídrico 5 %. Se utilizó Lugol (IKI), azul de toluidina 1 %, cloruro férrico (ClFe_3) 10 % y Sudan IV a saturación en etanol 96° para la identificación de almidón, mucílagos, compuestos fenólicos y lípidos, respectivamente (D'Ambrogio de Argüeso, 1986; Zarlavsky, 2014). El análisis cuantitativo de idioblastos mucilaginosos incluyó 10 campos por individuo ($n= 30$ por especie), permitió calcular la densidad de idioblastos por unidad de superficie (mm^2).

Micorrizas

La presencia de ectomicorrizas (EM) se determinó mediante observación en estereomicroscopio. Los tipos morfológicos de las EM se describieron según

la terminología propuesta por Agerer (1999). La observación del manto y red de Hartig, propios de EM, se realizó sobre cortes transversales de raíces previamente fijadas. El material se seccionó ($15\text{-}25 \mu\text{m}$ de espesor) con micrótomos rotatorio Thermo Scientific™ HM 325 utilizando soportes de cera odontológica (Mercado & Ponessa, 2021). Las secciones obtenidas se decoloraron con hipoclorito de sodio al 50 %, lavaron con agua destilada, tñieron con coloración doble sucesiva de azul Astra-safranina y montaron en agua-glicerina (1:1, v/v).

Para evaluar la presencia de hongos micorrícicos arbusculares (MA), endófitos septados oscuros (ESO) y otros endófitos, las raíces se lavaron con agua corriente, clarificaron con hidróxido de potasio al 10 %, neutralizaron con ácido clorhídrico 0,1 N, colorearon con azul de tripán al 0,05 % en ácido láctico-glicerol y Sudan IV al 0,3 % (p/v) en etanol al 70 % (1:1, v/v) (Osuna Ávila *et al.*, 2021) y montaron en agua glicerina (1:1, v/v). Se analizaron fragmentos de 0,5-1,5 mm de diámetro y 1 cm de longitud aproximadamente.

Observaciones con estereomicroscopio y microscopía óptica (MO)

Los preparados se observaron con un microscopio estereoscópico Olympus SZ y con microscopio óptico Karl Zeiss Axiostar plus con filtro de luz polarizada y cámara fotográfica Zeiss Axiocam ERc 5s adosada.

Las mediciones cuantitativas de estructuras y tejidos se realizaron utilizando el software Axiostar Plus 4.8.2 (Carl Zeiss Ltd, Herts, UK)

Análisis estadístico

Para cada variable cuantificada se calcularon la media, el desvío estándar y la mediana. Dado que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad, la comparación entre especies se realizó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, considerando diferencias estadísticamente significativas cuando $p < 0,05$. Los análisis se efectuaron con el paquete estadístico Infostat versión 1.1 (Di Rienzo *et al.*, 2015).

Observaciones con microscopía electrónica de barrido (MEB). Técnica de preparación de las muestras.

Para la observación de MEB, espinas enteras,

fragmentos de tallos y raíces con EM de tres individuos se fijaron en glutaraldehído al 5 % en tampón de cacodilato de sodio 0,1 M, pH ajustado a 7, y posfijaron en tetróxido de osmio al 1,5 % en el mismo tampón ajustado a pH 7,2. Posteriormente se deshidrataron en una serie creciente de soluciones de acetona, se sometieron a secado mediante punto crítico utilizando CO₂, fueron adheridas a soportes de aluminio utilizando discos adhesivos de cinta de carbono y se recubrieron con oro (Fine Coat Ion Sputter JEOL JFC-1100). Las observaciones fueron realizadas en un microscopio electrónico de barrido ZEISS SUPRA-55VP (Carl Zeiss NTS GmbH, Germany), utilizando el software INCA SUITE V.4.13 en el Centro de Investigación y Servicios de Microscopía Electrónica (CIME), CONICET-UNT.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Morfoanatomía caulinar

Se registraron a campo individuos aislados de *Aylostera diminuta* y *Rebutia minuscula* (Fig. 1A-B) o en agrupaciones, observándose casos de coexistencia entre ambos taxones (Fig. 1C). Ambas especies presentaron tallos globosos deprimidos, cada uno con una región apical, media y basal. Esta última, se continúa con una estructura caulinar engrosada, discoidal y parcialmente subterránea, similar a un rizoma, desde la cual emergen raíces de aspecto adventicio y, en algunos casos, nuevos tallos aéreos globosos (Fig. 1D-E). De manera excepcional, *Rebutia minuscula* puede desarrollar tallos claviformes, sigmoides y péndulos hasta de 40 cm de longitud. Hernández-Hernández *et al.* (2011) y Vázquez-Sánchez *et al.* (2012, 2017) definen el predominio del ancho sobre la altura con un eje vertical comprimido para las formas de crecimiento globosas-deprimidas. Mientras que para el hábito claviforme predomina la longitud sobre el ancho, tal como lo describe Muruaga (2014) para algunos ejemplares de *R. minuscula*.

En ambas especies se presentan tubérculos dispuestos espiraladamente o alineados verticalmente aparentando costillas. Morfologías similares se han descrito en especies de dimensiones reducidas y formas de crecimiento globosas o globosas-deprimidas, tanto en las tribus Cereeae como en Cacteeae verticales (Mauseth, 2006b;

Muruga, 2014; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017). Esta característica morfológica se asocia con propiedades biomecánicas como la capacidad de compresión vertical (Mauseth, 2006b; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017).

La posición de cada areola vegetativa varía sutilmente entre *A. diminuta* de posición apical y central (Fig. 1F) comparada con *R. minuscula* de posición apical a subapical (Fig. 1G), con un surco adaxial en su extremo proximal el cual converge con los intercostales, en coincidencia con lo observado por Muruaga (2014). En ambas especies los tricomas de las areolas son pubescentes con tricomas uniseriados (Fig. 2F; H). En esta región de la areola, las células epidérmicas son poliédricas cuadrangulares, con cutículas lisas, paredes anticlinales de contornos lobulados y estomas paralelocíticos con dos a tres pares de células subsidiarias asimétricas (Fig. 2A-D) característicos de la subfamilia Cactoideae (Eggli, 1984). La densidad estomática fue mayor en *R. minuscula* $20,89 \pm 6,60$ estomas mm⁻² en relación a *A. diminuta* $15,83 \pm 3,16$ estomas mm⁻² ($p = 0,0453$). En tanto las células oclusivas fueron de mayores dimensiones en *A. diminuta* ($50,83 \pm 5,11$ µm de longitud por $32,86 \pm 2,15$ µm de ancho) en relación a *R. minuscula* ($38,45 \pm 3,63$ µm de longitud por $23,68 \pm 3,19$ µm de ancho) ($p < 0,0001$).

En *A. diminuta* cada areola presenta alrededor de $13,7 \pm 1,05$ espinas robustas, leñosas sub-rígidas, de $5,12 \pm 2,01$ mm de longitud por $0,28 \pm 0,09$ mm de diámetro, su epidermis es continua ornamentada con proyecciones cónicas cortas de ápice agudo, obtuso y en gancho (Fig. 2E-F). En contraste, en *R. minuscula* se observan $24,54 \pm 2,16$ espinas sub-rígidas, de aspecto más delicado y flexible, de $3,11 \pm 1,12$ mm de longitud y $0,16 \pm 0,04$ mm de diámetro, su epidermis es continua con o sin ornamentación, las células son lisas o presentan leves proyecciones de aspecto papilado (Fig. 2G-H). Las espinas de ambas especies presentan epidermis lignificadas y fibras homogéneas de paredes delgadas ($< 2-3$ µm de espesor), sin una marcada diferenciación entre espinas radiales y apicales. Tanto la morfometría como la anatomía (en particular caracteres como la textura, tamaño, número, forma y ornamentación de las espinas) tienen un alto valor en la clasificación y delimitación de especies (Mosco, 2009; Tapia *et al.*, 2016). Las diferencias morfométricas entre ambas

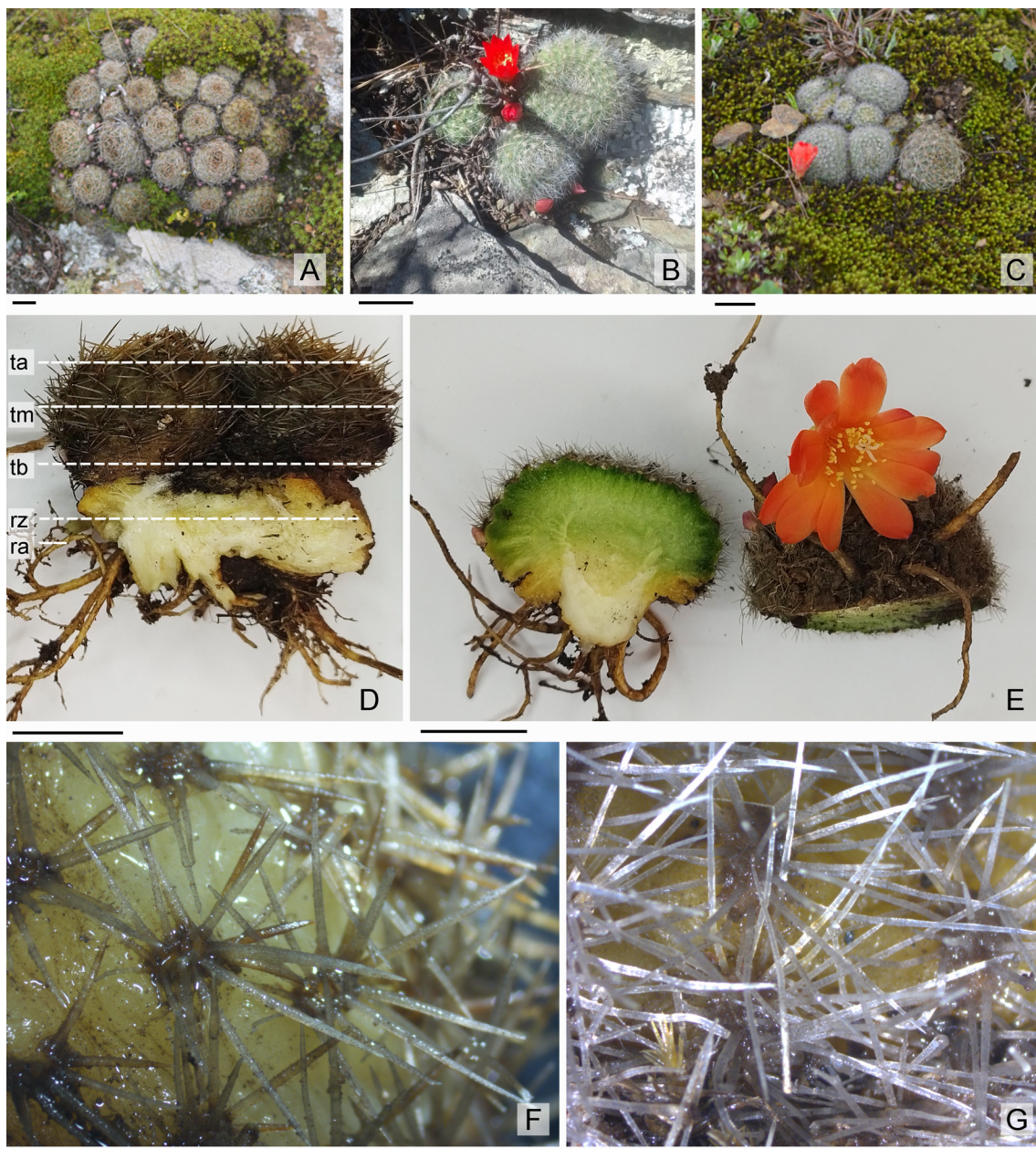


Fig. 1. Aspecto general de las plantas. **A, D, F:** *Aylostera deminuta*. **B, E, G:** *Rebutia minuscula*. **C:** Ambas especies coexistiendo en el filo de una ladera. **D-E:** Corte longitudinal del tallo y rizoma de *A. deminuta* y *R. minuscula*, respectivamente. **F-G:** Detalle del tubérculo con areola y espinas. Referencias= ta: tallo región apical; tb: tallo región basal; tm: tallo región media; ra: raíz; rz: rizoma. Escalas= A-E: 2 cm; F-G: 2 mm.

especies fueron significativas para el número de espinas por areola ($p = 0,0001$), la longitud de las espinas ($p = 0,0005$) y el diámetro de las espinas ($p < 0,0001$).

Una revisión exhaustiva sobre las funciones de las espinas, destaca que solo un pequeño porcentaje de las especies de Cactaceae fueron estudiadas, e identifica cinco funciones principales para estas

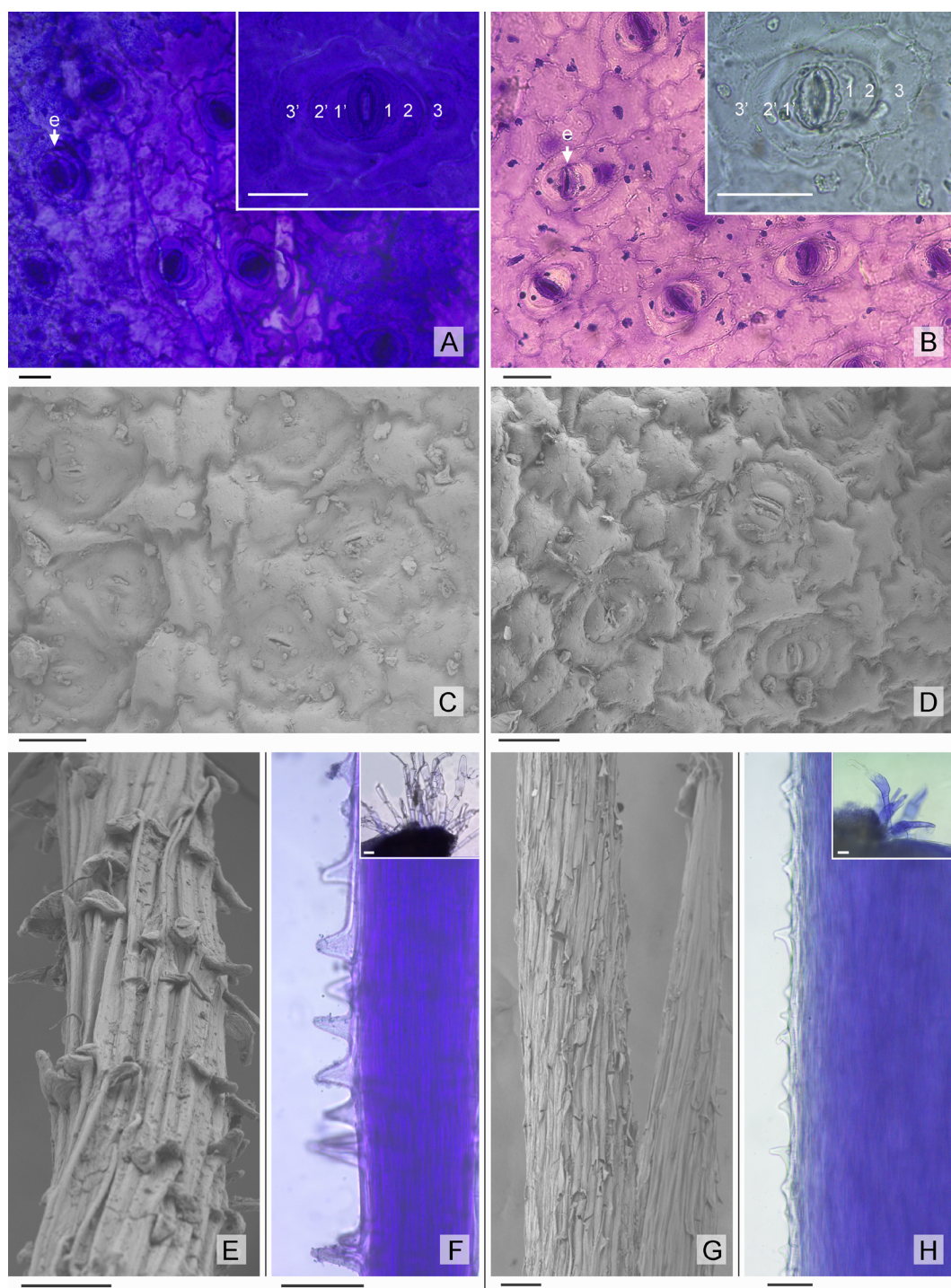


Fig. 2. Características epidérmicas. **A, C, E-F:** *Aylostera diminuta*. **B, D, G-H:** *Rebutia minuscula*. **A-D:** Superficie epidérmica, en microscopio óptico (MO) (A, B) y microscopía electrónica de barrido (MEB) (C, D). Detalle de estoma paralelocítico. **E-H:** Superficie de las espinas centrales, con MO (F, H) y MEB (E, G). Detalle de tricomas uniseriados en la base de la areola. Referencias= 1, 1', 2, 2', 3, 3': células subsidiarias asimétricas; e: estoma. Escalas= A-H: 50 µm.

estructuras: termorregulación, defensa contra la herbivoría, recolección de agua, dispersión y defensa antiparasitaria (Aliscioni *et al.*, 2021). Por otra parte, las espinas sub-coriáceas de esclerénquima homogéneo, como las descritas para estas especies, son poco frecuentes en la subfamilia Cactoideae y están restringidas a unos pocos géneros no relacionados (como *Leuchtenbergia* Hook., *Pediocactus* Britton & Rose, *Sclerocactus* Britton & Rose y *Turbinicarpus* Buxb. & Backeb.), lo que sugiere que representan un rasgo altamente derivado que ha evolucionado independientemente varias veces (Mosco, 2009).

En sección transversal la región apical y media de los tallos de ambas especies presenta contorno sub-circular tuberculado (Figs. 3A-E; 4A-E). Epidermis unistrata con cutículas delgadas (entre 2-3 μm de espesor), estomas a igual nivel que el resto de las células epidérmicas e hipodermis unistrata parenquimáticas de paredes delgadas (Figs. 3C; 4C; 5I, K). Características similares se reportan en tallos de otras especies globosas como *Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J. M. Coult., *L. diffusa* Croizat (Bravo), *Epithelantha micromeris* (Engelm.) F. A. C. Weber ex Britton & Rose, *Acharagma aguirreana* (Glass & R. A. Foster) Glass y *A. roseanum* (Boed.) E. F. Anderson, entre otras (Mauseth, 2006a, b). Las formas de crecimiento tuberculosas se distinguen por tener tejidos más flexibles con paredes celulares delgadas, epidermis e hipodermis no colenquimatosas, como en las especies de los géneros *Coryphantha* (Engelm.) Lem. y *Mammillaria* Haw. (Terrazas *et al.*, 2016; Ávila-Escobar *et al.*, 2023).

Por debajo de la hipodermis se observa el cortex parenquimático organizado en 4-5 estrados de parénquima en empalizada radial (menos evidentes en *R. minuscula*), seguidos por parénquima isodiamétrico, interrumpido por trazas vasculares areolares y haces vasculares colaterales abiertos aislados de posición cortical (HVC) (Figs. 3D-F; 4D-F). El sistema vascular presenta crecimiento secundario con grandes radios parenquimáticos, floema, cambium y xilema monomórfico en fascículos con elementos de vasos, parénquima y abundantes traqueidas de banda ancha, cuyas paredes secundarias presentan fuertes engrosamientos anulares y espiralados simples y dobles (Figs. 3E, H; 4E, H). La médula es amplia en ambas especies con haces vasculares colaterales

abiertos de posición medular (HVM) (Figs. 3E, G; 4G).

En la región basal del tallo y rizoma, en ambas especies la epidermis es reemplazada por peridermis, y se observa un mayor desarrollo del xilema secundario con crecimiento monomórfico, abundantes traqueidas de banda ancha y menor cantidad de parénquima radial (Fig. 3I-J; 4I-J).

A nivel del parénquima cortical y medular se observa almidón compuesto (Fig. 5A-C) y abundantes idioblastos mucilaginosos. La densidad de estos últimos fue significativamente mayor en *A. diminuta* ($9,88 \pm 3,94$ idioblastos mm^{-2}) que en *R. minuscula* ($3,50 \pm 0,93$ idioblastos mm^{-2} ; $p = 0,0002$) (Figs. 3A-E, I-J; 4A-E, I-J; 5E-H), esfero cristales de oxalato de calcio de diferentes formas y tamaños, refringentes bajo luz polarizada (Figs. 3D; 4D; 5L-O), y pequeñas gotas de lípidos sólo presentes en *A. diminuta* (Fig. 5J).

Los haces vasculares corticales y medulares son adaptaciones anatómicas importantes, considerados sinapormofias de la subfamilia Cactoideae, que incluye a la mayoría de los cactus globosos (Mauseth, 2006b). Los HVC forman una red que vasculariza el córtex, lo que permitió que este tejido evolucionara a una succulencia extrema no encontrada en otras especies adaptadas a ambientes xéricos como, por ejemplo, en la familia Euphorbiaceae (Mauseth, 2004). El sistema formado por HVC y HVM mantiene hidratados tejidos distantes al xilema y floema del cilindro vascular central, como clorénquima, parénquima cortical (o córtex), hipodermis, epidermis y la región de la médula, facilitando la circulación de nutrientes y el flujo de fotoasimilados desde el floema (Mauseth & Sajeve, 1992; Mauseth, 2006b; García *et al.*, 2012). En géneros de las tribus Cacteae y Trichocereae Buxb., con algunos representantes globosos, como *Coryphantha* (Escamilla-Molina, 2013), *Gymnocalycium* Pfeiff. ex Mittler (Soto Acosta *et al.*, 2023); *Mammillaria* (Loza-Cornejo *et al.*, 2017), *Turbinicarpus* (De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2018), diversos autores observaron la presencia de HVC, HVM, traqueidas de banda ancha, células mucilaginosas y esfero cristales.

La forma de crecimiento globosa con abundantes células mucilaginosas en córtex y médula, presencia de HVC, HVM, abundante parénquima xilemático y tejidos vasculares monomórficos con traqueidas de banda ancha y ausencia de fibras

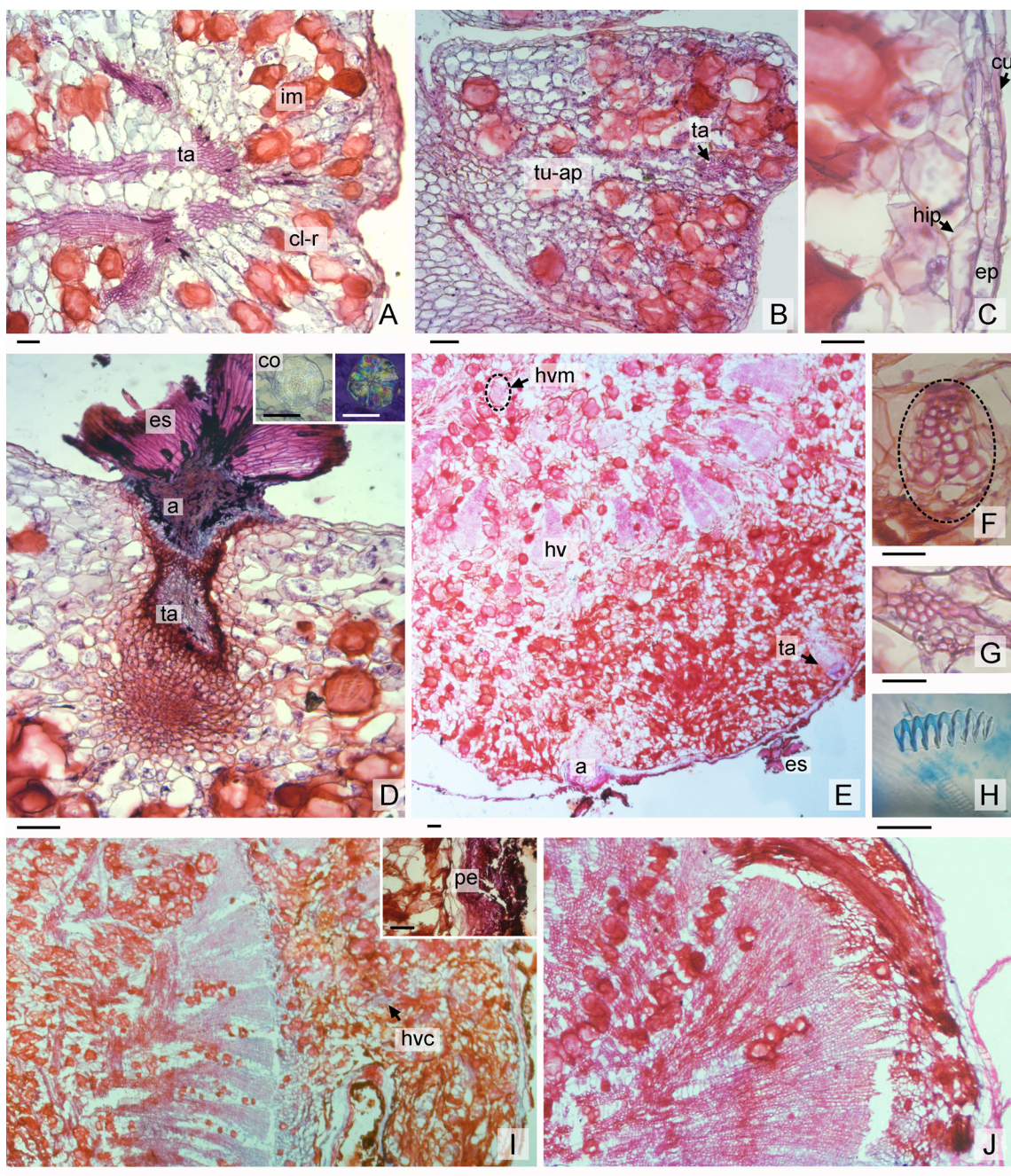


Fig. 3. Corte transversal de tallo de *Aylostera diminuta*. **A-C:** Región apical. **D-H:** Sección media. **D:** Areola. En detalle se muestran cristales de oxalato de calcio. **E:** Tallo. **F:** Haz vascular colateral medular. **G:** Haz vascular cortical. **H:** Detalle de traqueida de banda ancha. **I:** Región basal. Detalle de peridermis. **J:** Rizoma. Referencias= a: areola; cl-r: clorénquima radial; co: cristal de oxalato de calcio; cu: cutícula; ep: epidermis; es: espinas; hip: hipodermis; hv: haz vascular; hvc: haz vascular colateral; hvm: haz vascular colateral medular; im: idioblasto mucilaginoso; pe: peridermis; ta: traza areolar; tu-ap: tubérculo apical. Escalas= A-B, D-E, I-J: 100 μ m; C, F-H: 50 μ m.

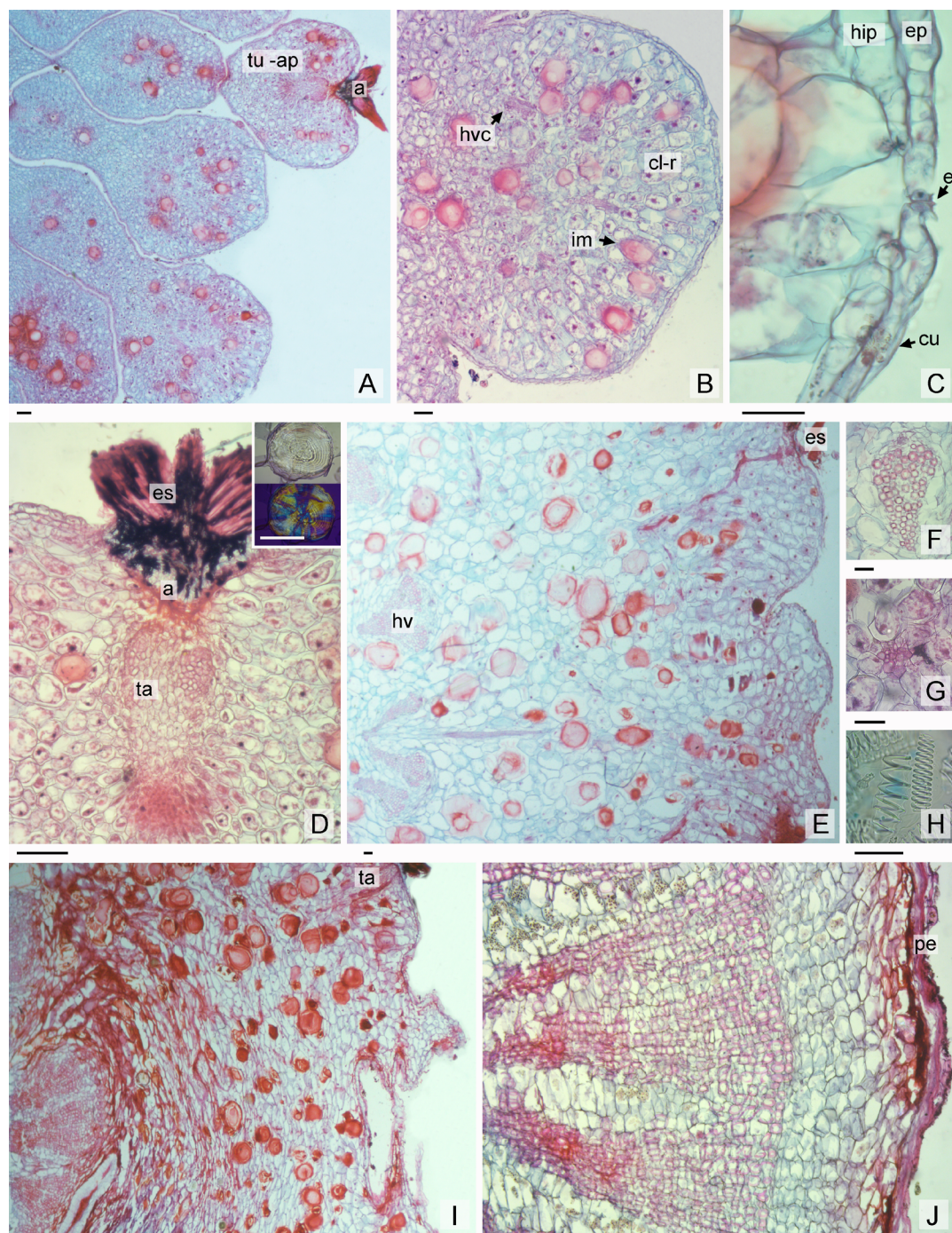


Fig. 4. Corte transversal de tallo de *Rebutia minuscula*. **A-C:** Región apical. **D-H:** Región media. **D:** Areola. Detalle de cristal de oxalato de calcio. **E:** Tallo. **F:** Haz vascular medular. **G:** Haz vascular cortical. **H:** Detalle de traqueida de banda ancha. **I:** Región basal. **J:** Rizoma. Referencias= a: areola; cl-r: clorénquima radial; cu: cutícula; ep: epidermis; es: espinas; hip: hipodermis; hv: haz vascular; hvc: haz vascular colateral cortical; im: idioblasto mucilaginoso; pe: peridermis; ta: traza areolar; tu-ap: tubérculo apical. Escalas= A-B, D-E, I-J: 100 μ m; C, F-H: 50 μ m.

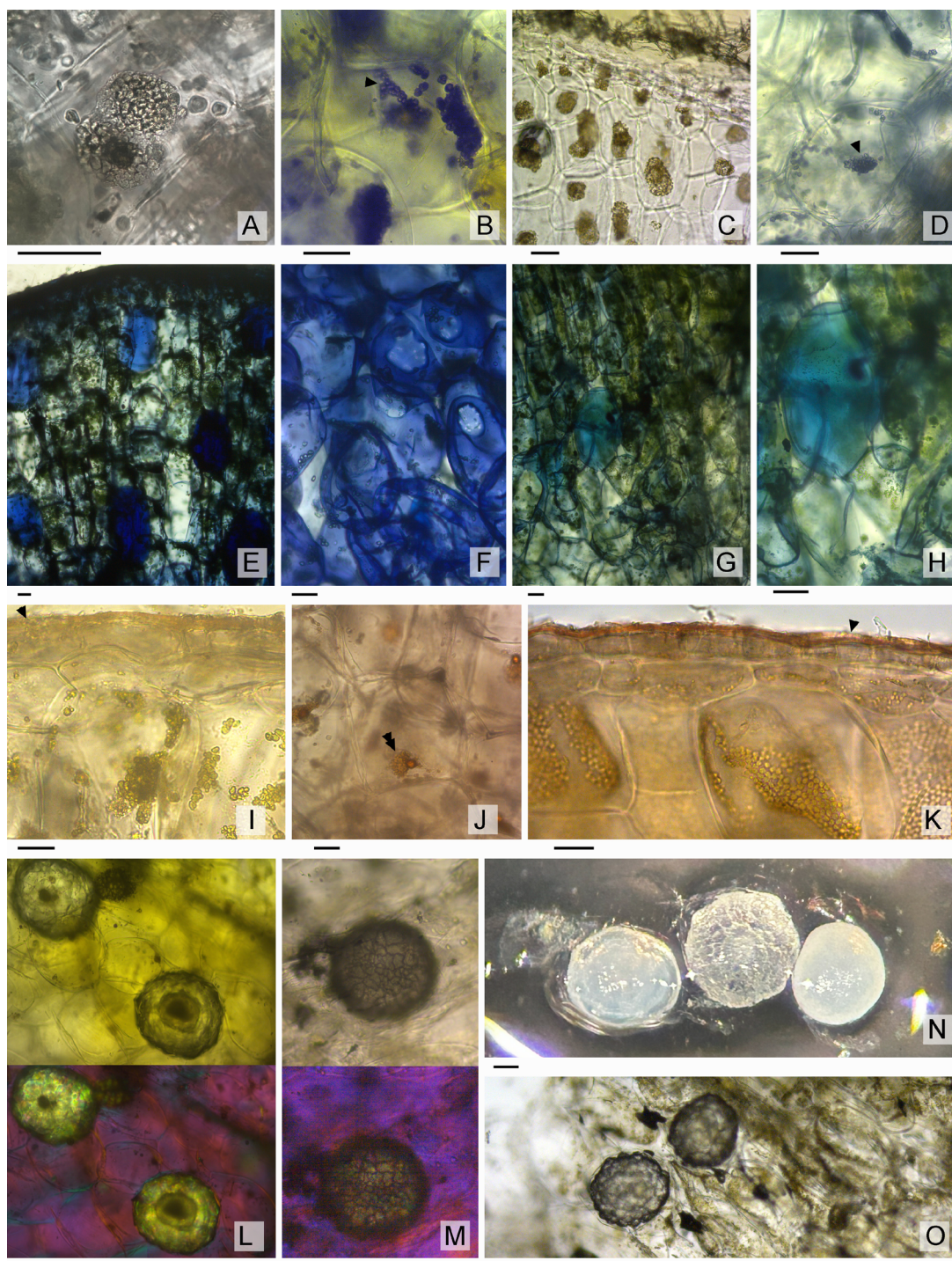


Fig. 5. Histoquímica. **A-B, E-F, I-J, L-M:** *Aylostera diminuta*. **C-D, G-H, K, N-O.** *Rebutia minuscula*. **A-D:** Granos de almidón compuesto (A, C), coloreados con lugol (B, D). **E-H:** Mucilagos coloreados con azul de cresyl. **I-K:** Cutícula y otros lípidos evidenciados con sudan IV (punta de flecha). **L-O:** Cristales de oxalato de calcio, microscopio óptico (L-M, O), luz polarizada (L-M) y lupa (N). Escalas= A-O: 50 μ m.

xilares (caracteres pedomórficos de la subfamilia Cactoideae) (Mauseth, 2004), se relacionan con la adaptación a hábitats xéricos extremos. Su función es almacenar agua, evitando la cavitación durante temporadas de sequía y manteniendo la estructura de la planta por turgencia (Mauseth *et al.*, 1995; Mauseth, 2006b; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017). Este tipo de estructura permite a los cactus globulares contraerse durante sequías prolongadas, ya que sus componentes celulares no presentan paredes lignificadas longitudinalmente (Mauseth, 2006b). Según Mauseth *et al.* (1995), las traqueidas de banda ancha constituyen un rasgo único de cactus que contribuyó a su éxito en ambientes áridos, representando una innovación estructural clave en la evolución de la familia.

Por otra parte, la presencia de cristales de oxalato de calcio, incluyendo la morfología de agregados esféricos (conocidos como cristales agregados, drusas, esfero cristales o esferulitos), es una característica común y taxonómicamente informativa de los cactus globosos, particularmente dentro de la subfamilia Cactoideae, como por ejemplo en los géneros *Coryphantha* (Ávila-Escobar *et al.*, 2023), *Mammillaria* (Loza-Cornejo *et al.*, 2017; López-Macías *et al.*, 2019), *Turbinicarpus* (De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2018) y *Gymnocalycium* (Perotti *et al.*, 2022). Es probable que la composición de estos cristales sea de oxalato de calcio mono (whewellita) o dihidratado (weddelita) (De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2018; López-Macías *et al.*, 2019). En plantas de ambientes xéricos, estos cristales se han asociado con la regulación del calcio y del balance osmótico, el almacenamiento de agua y carbono, el soporte estructural y la defensa frente a herbívoros (De la Rosa-Tilapa *et al.*, 2018; López-Macías *et al.*, 2019). En Cactáceas, Nuzhyna & Baglay (2016) sugirieron que una mayor acumulación de oxalatos podría estar vinculada con la resistencia a la sequía.

Micorrizas y morfoanatomía radicular

Se determinó en *Aylostera diminuta* y *Rebutia minuscula* la presencia de EM con morfología simple, en ambos casos el manto de hifas es laxo y abundante (Fig. 6A-F). Sin embargo, en *A. diminuta* se observa en sus extremos un hinchamiento, dándole un aspecto terminal globoso (Fig. 6A) mientras que *R. minuscula* sus terminaciones son rectas y cilíndricas (Fig. 6B). En ambas especies

se observan micorrizas arbusculares, con hifas intercelulares, arbusculos tipo *Arum* y vesículas (Fig. 6H, J, L, N-O). Además, *A. diminuta* presenta microesclerocios de hongos endófitos oscuros (Fig. 6K).

En sección transversal, las raíces de ≤ 1 mm de diámetro de ambas especies presentaron crecimiento secundario incipiente derivado de raíces primarias diarcas a poliarcas (Fig. 6G, I). En *A. diminuta*, se evidenció un manto de hifas sobre la peridermis (originada a partir del periciclo) e inmediatamente por debajo el cilindro vascular (Fig. 6G). En *R. minuscula*, se observó persistencia de la rizodermis unistrata y un córtex parenquimático uniestratificado, con hifas intercelulares que forman la red de Hartig. Internamente, el cilindro vascular se encontró delimitado por la endodermis pluristrata, seguida por un periciclo unistrato y los tejidos vasculares (Fig. 6I).

En ambas especies, las raíces de mayor diámetro (3-4 mm), mostraron crecimiento secundario avanzado, con persistencia de hifas del manto sobre la peridermis y xilema secundario monomórfico constituido por traqueidas de banda ancha, más frecuentes en *A. diminuta* (Fig. 6M) que en *R. minuscula* (Fig. 6P). En contraste con lo observado, Stone-Palmquist & Mauseth (2002) y Mauseth (2006b) indican que los cactus globosos suelen desarrollar madera fibrosa en las raíces, lo que contribuiría a evitar el deslizamiento de los individuos en el sustrato. Esta diferencia podría estar vinculada con el terreno arenoso y pedregoso en que se encuentran los individuos y al hábito de crecimiento agrupado que presentan ambas especies, lo que favorecería la estabilidad mecánica y la sujeción al sustrato. Sin embargo, no puede descartarse la influencia de otros factores, como otras características físicas del suelo o el estado de desarrollo de las raíces, aspectos que deberían evaluarse en futuros estudios.

Si bien las micorrizas arbusculares y los endófitos han sido ampliamente documentados en diversas especies de Cactaceae (Soto Acosta *et al.*, 2023), la presencia de ectomicorrizas fue registrada recientemente por primera vez para la familia, en el género *Gymnocalycium* (Soto Acosta *et al.*, 2023). La simbiosis microbiana cumple funciones esenciales en la adquisición de nutrientes, minerales y agua, probando a la asociación raíz-micorriza como un factor determinante tanto para la nutrición como

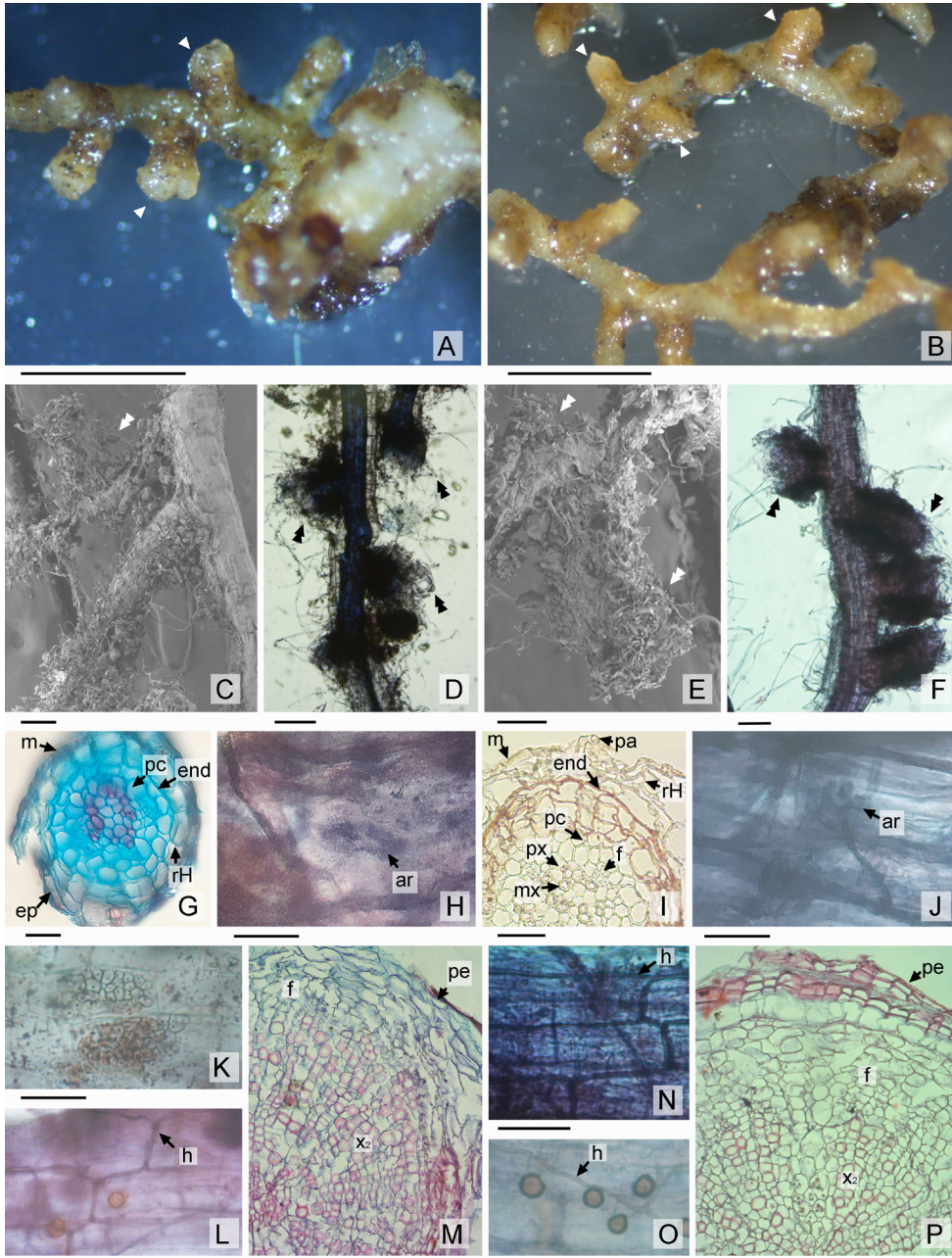


Fig. 6. Raíces. **A, C-D, G-H, K-M:** *Aylostera diminuta*. **B, E-F, I-J, N-P:** *Rebutia minuscula*. **A-B:** Raíces con estructuras simples de colonización ectomicorrízica (punta de flecha). **C-F:** Vista superficial en microscopía electrónica de barrido (C, E) y microscopía óptica (D, F) donde se aprecian las hifas del manto (doble punta de flecha) en las estructuras de colonización ectomicorrízica. **G, I:** Sección transversal de raíz con crecimiento primario. **H, J:** Micorrizas arbusculares. **K:** Microesclerocio de endófito septado oscuro. **L, N, O:** Hifas melánicas intercelulares de hongo endófito y esporas. **M, P:** Transcorte de raíz con crecimiento secundario. Referencias= ar: arbuscúlo; end: endodermis; ep: epidermis; f: floema; h: hifa; m: manto; mx: metaxilema; pa: pelo absorbente; pe: peridermis; px: protoxilema; rH: red de Hartig; x2: xilema secundario. Escalas= A-B: 1 mm; C-E: 100 µm; G, I: 50 µm; H, J-L, N-O: 20 µm; M, P: 50 µm

para la capacidad de respuesta al estrés ambiental. En este contexto, la detección de EM en *Aylostera deminuta* y *Rebutia minuscula* podría constituir un rasgo adaptativo que incrementa la tolerancia a ambientes xéricos (Soto Acosta *et al.*, 2023).

CONCLUSIONES

Este trabajo constituye el primer estudio morfo anatómico integral de los órganos vegetativos de *Aylostera deminuta* y *Rebutia minuscula*, permitiendo reconocer caracteres de valor diagnósticos que contribuyen a su identificación. La morfología externa de los tallos, junto a la forma y dimensiones de las espinas, aporta rasgos distintivos que permiten diferenciar con precisión ambos géneros, a pesar que a simple vista son semejantes. Asimismo, el estudio anatómico, permitió diferenciar una mayor densidad de idioblastos mucilaginosos en *Aylostera* respecto de *Rebutia* lo que complementa la evidencia disponible para su circunscripción. En relación con las asociaciones simbióticas, si bien las micorrizas arbusculares y los endófitos han sido ampliamente documentados en otras Cactaceae, los resultados aquí presentados constituyen el segundo registro de ectomicorrizas en la familia, ampliando el conocimiento sobre la diversidad y distribución de estas asociaciones en cactus globosos. La coexistencia de ectomicorrizas y micorrizas arbusculares, junto con la presencia de caracteres estructurales como idioblastos mucilaginoso, esferocristales y traqueidas de banda ancha, representan rasgos adaptativos que favorecen la tolerancia a condiciones xéricas, optimizando la adquisición de agua y nutrientes en ambientes áridos. Estos hallazgos enriquecen la comprensión de la anatomía, ecología y adaptación de *Aylostera* y *Rebutia* a ambientes xéricos, y proporcionan información relevante para la interpretación de su evolución y delimitación taxonómica dentro de la familia Cactaceae.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Patricia Liliana Albornoz por sus recomendaciones y sugerencias en relación a las micorrizas identificadas en el material.

Financiamiento: Proyectos CUP B-0001-1, B-0017-1 y BI-0013-1 Fundación Miguel Lillo.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

#GSMU y MAA tuvieron igual participación en el desarrollo de este trabajo. Todos los autores han realizado conjuntamente y equitativamente la toma de datos, su interpretación y redacción del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- AGERER, R. 1999. Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: An attempt towards a natural classification. En: VARMA, A. & B. HOCK (eds.), *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*, 2ª ed., pp. 633-682. Springer, Berlín.
- ALISCIONI, N. L., N. DELBÓN & D. E. GURVICH. 2021. Spine function in Cactaceae, a review. *J. Prof. Assoc. Cactus Dev.* 23: 1-11. <https://doi.org/10.56890/jpacd.v23i.325>
- ARRUDA, E. & G. F. MELO-DE-PINNA. 2010. Wide-band tracheids (WBTs) of photosynthetic and non-photosynthetic stems in species of Cactaceae. *J. Torrey Bot. Soc.* 137: 16-29.
- ÁVILA-ESCOBAR, J. E., M. S. JIMÉNEZ-NORIEGA & A. D. L. ROSA-TILAPA. 2023. Comparative stem anatomy of three species of *Coryphantha* (Cactoideae-Cactaceae). *Bot. Sci.* 101: 233-242. <https://doi.org/10.17129/botsci.3114>
- CARRILLO-GARCÍA, A., J. L. LEON DE LA LUZ, Y. BASHANL & G. J. BETHLENFALVAY. 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restor. Ecol.* 7: 321-335.
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. *Manual de Técnicas en Histología Vegetal*. Editora Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- DE LA ROSA-TILAPA, A., M. VÁZQUEZ-SÁNCHEZ & T. TERRAZAS. 2018. Stem anatomy of *Turbinicarpus* sl. (Cactaceae, Cactaceae) and its contribution to systematics. *Plant Biosyst.* 153: 600-609. <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1527791>
- DE VOS, J. M., U. EGGLI, R. NYFFELER, I. LARRIDON, ... & W. J. BAKER. 2025. Phylogenomics and classification of Cactaceae

- based on hundreds of nuclear genes. *Plant Syst. Evol.* 311: 28.
<https://doi.org/10.1007/s00606-025-01948-z>
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZÁLEZ, ... & C. W. ROBLEDO. 2015. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat. FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Disponible en: <https://www.infostat.com.ar>
- DIZEO DE STRITTMATTER, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15: 126-129.
- EGGLI, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Pl. Syst. Evol.* 146: 197-214.
<https://doi.org/10.1007/BF00989546>
- ELLIS, B. D., C. DALY, L. J. HICKEY, H. R. JOHNSON, ... & S. L. WING. 2009. *Manual of leaf architecture*. Cornell University Press, Ithaca.
- ESCAMILLA-MOLINA, R. M. 2013. *Análisis comparativo de los elementos traqueales del tallo y tubérculo de seis especies de Coryphantha (Cactaceae)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: <https://repositorio.unam.mx/contenidos/413739>
- FRACCHIA, S., A. ARANDA, A. GOPAR, V. SILVANI, ... & A. GODEAS. 2009. Mycorrhizal status of plant species in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina. *Mycorrhiza* 19: 205-214.
- GARCIA, J. D. S., E. SCREMIN-DIAS & P. SOFFIATTI. 2012. Stem and root anatomy of two species of *Echinopsis* (Trichocereae: Cactaceae). *Rev. Mex. Biodiv.* 83: 1036-1044.
<https://doi.org/10.7550/rmb.28124>
- GARRALLA, S., N. B. MURUAGA & G. CUADRADO. 2008. Morfología polínica de especies argentinas de *Rebutia* s. str. (Cactaceae-Cactoideae). *Darwiniana* 46: 270-278.
- GREGO-VALENCIA, D., T. TERRAZAS & M. VÁZQUEZ-SÁNCHEZ. 2014. *Ferocactus* (Cactaceae) epidermis: its systematic value. *J. Torrey Bot. Soc.* 141: 313-325.
<https://doi.org/10.3159/TORREY-D-1-00023.1>
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T., H. M. HERNÁNDEZ, J. A. DE-NOVA, R. PUENTE, ... & S. MAGALLÓN. 2011. Phylogenetic relationship and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *Amer. J. Bot.* 98: 44-61.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000129>
- KIESLING, R., M. SARAVIA, L. OAKLEY, D. METZING, ... & L. NOVARA. 2011. Cactaceae. Flora del Valle de Lerma. *Aportes botánicos de Salta-Ser. Flora.* 7: 1-104.
- LÓPEZ-MACÍAS, B. M., S. E. MORALES-MARTÍNEZ, S. LOZA-CORNEJO, C. F. REYES, ... & M. DE LA LUZ MIRANDA-BELTRAN. 2019. Variability and composition of calcium oxalate crystals in embryos-seedlings-adult plants of the globose cacti *Mammillaria uncinata*. *Micron* 125: 102731.
- LOZA-CORNEJO, S., X. APARICIO-FERNÁNDEZ, R. J. PATAKFALVI & G. H. ROSAS-SAITO. 2017. Caracteres anatómicos y fitoquímicos del tallo y raíz de *Mammillaria uncinata* (Cactaceae). *Acta Bot. Mex.* 120: 21-38.
<https://doi.org/10.21829/abm120.2017.1159>
- MARTÍNEZ-QUEZADA, D. M., S. ARIAS, N. KOROTKOVA & T. TERRAZAS. 2020. The phylogenetic significance of the stem morpho-anatomy in the *Hylocereeae* (Cactoideae, Cactaceae). *Plant Syst. Evol.* 306: 8.
<https://doi.org/10.1007/s00606-020-01639-x>
- MAUSETH, J. D. & M. SAJEVA. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. *Ann. Bot.* 70: 317-324.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088480>
- MAUSETH, J. D. 2006a. Wood in the cactus subfamily Opuntioideae has extremely diverse structure. *Bradleya* 2006: 93-106.
<https://doi.org/10.25223/brad.n24.2006.a10>
- MAUSETH, J. D. 2006b. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Ann. Bot.* 98: 901-926. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl133>
- MAUSETH, J. D. 2004. Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. *J. Plant Res.* 117: 69-76. <https://doi.org/10.1007/s10265-003-0131-5>
- MAUSETH, J. D., Y. UOZUMI, B. J. PLEMONS & J. V. LANDRUM. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. *J. Plant Res.* 108: 517-526.
- MERCADO, M. I. & G. I. PONESSA. 2021. Nuevo soporte para obtención de cortes de material vegetal en micrótopo rotativo. *Dominguezia* 37: 29-35.
- MOSCO, A. 2009. Micro-morphology and anatomy of *Turbinicarpus* (Cactaceae) spines. *Rev. Mex. Biodivers.* 80: 119-128.
- MOSTI, S., N. L. BANDARA & A. PAPINI. 2011. Further insights and new combinations in *Aylostera* (Cactaceae) based on molecular and morphological data. *Pak. J. Bot.* 43: 2769-2785.

- MURUAGA, N. B. 2014. *Taxonomía del género Rebutia (Cactaceae)*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- MURUAGA, N. B. 2010. Rebutias endémicas de la Argentina. *Bol. Soc. Latin. Carib. Cact. Suc.* 7: 15-21.
- MURUAGA, N. B. & M. E. GUANTAY. 2012. Aspectos epidérmicos en especies de *Rebutia* (Cactaceae: Cactoideae) de la Argentina. *Lilloa* 49: 52-58. Disponible en: <https://www.lillo.org.ar/journals/index.php/lilloa/article/view/1051>
- MURUAGA, N. B., M. R. FIGUEROA ROMERO & R. KIESLING. 2008. Circunscripción de *Rebutia minuscula* (Cactaceae-Cactoideae). *Darwiniana* 46: 318-327.
- NUZHYN, N. & K. BAGLAY. 2016. Anatomical structure of the stem and drought resistance of *Aylostera flavistyla*, *Mammillaria bocasana* and *Echinocactus grusonii*. *Mod. Phytomorphol.* 10: 47-52.
- NYFFELER R. & U. EGGLI. 2010. A farewell to dated ideas and concepts -molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia* 6: 109-151. <https://doi.org/10.5167/UZH-43285>
- NYFFELER, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *Am. J. Bot.* 89: 312-326. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.2.312>
- OSUNA ÁVILA, P., J. P. FLORES MARGEZ & B. CORRAL DÍAZ. 2021. Dinámica estacional de micorrizas arbusculares y hongos septados endofíticos oscuros en asociación con raíces de *Solanum elaeagnifolium* Cav. *Bot. Sci.* 99: 291-304. <https://doi.org/10.17129/botsci.2769>
- PEROTTI, S. B., N. L. ALISCIONI, N. E. DELBÓN, M. PEREA, ... & D. E. GURVICH. 2022. Biomass partitioning and morphoanatomical traits of six *Gymnocalycium* (Cactaceae) species occurring along a precipitation gradient. *Diversity* 14: 749. <https://doi.org/10.3390/d14090749>
- ROMEIRO-BRITO, M., N. P. TAYLOR, D. C. ZAPPI, M. C. TELHE, ... & E. M. MORAES. 2023. Unravelling phylogenetic relationships of the tribe Cereeae using target enrichment sequencing. *Ann. Bot.* 132: 989-1006. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad153>
- SCHULZE, E.D., E. BECK, N. BUCHMANN, S. CLEMENS, ... & M. SCHERER-LORENZEN. 2019. *Plant Ecology*, 2ª ed. Springer, Berlín/Heidelberg.
- SOFFIATTI, P. & V. ANGYALOSSY. 2007. Anatomy of Brazilian Cereeae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. *Acta Bot. Bras.* 21: 813-822. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000400006>
- SOTO ACOSTA, M. E., M. PEREA, A. I. RUIZ, M. HILAL, ... & M. I. ISLA. 2023. Adaptive strategies in *Gymnocalycium* species (Cactaceae) and the presence of ectomycorrhizae associated with survival in arid environments. *Plants* 12: 2774. <https://doi.org/10.3390/plants12152774>
- STONE-PALMQUIST, M. E. & J. D. MAUSETH. 2002. The structure of Enlarged Storage Roots in Cacti. *Int. J. Plant Sci.* 163: 89-98. <http://doi.org/10.1086/324551>
- TAIZ, L., E. ZEIGER, I. M. MOLLER, A. MURPHY. 2018. *Fundamentals of Plant Physiology*, 1st ed. Oxford University Press, Nueva York.
- TAPIA, H. J., S. ARIAS, L. YÁÑEZ-ESPINOSA & T. TERRAZAS. 2016. El uso de espinas del tallo en la identificación de las especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae). *Rev. Mex. Biodivers.* 87: 288-300. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.04.006>
- TERRAZAS, T. & S. ARIAS. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot. Rev.* 68: 444-473. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0444:CSAITS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0444:CSAITS]2.0.CO;2)
- TERRAZAS, T., R. ESCAMILLA-MOLINA & M. VÁZQUEZ-SÁNCHEZ. 2016. Variation in the tracheary elements in species of *Coryphantha* (Cactaceae-Cactoideae) with contrasting morphology: the bottleneck model. *Braz. J. Bot.* 39: 669-678. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0249-z>
- TREVISSON, M. & M. PEREA. 2016. *Cactus del Oeste de Argentina*, 1ª ed. L.O.L.A., Buenos Aires.
- VÁZQUEZ-SÁNCHEZ, M., T. TERRAZAS & S. ARIAS. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en Cactaceae (Cactaceae). *Bot. Sci.* 90: 97 -108. <https://doi.org/10.17129/botsci.477>
- VÁZQUEZ-SÁNCHEZ, M. & T. TERRAZAS. 2011. Stem and wood allometric relationships in Cactaceae (Cactaceae). *Trees* 25: 755-767.
- VÁZQUEZ-SÁNCHEZ, M., T. TERRAZAS, D. GREGO-VALENCIA & S. ARIAS. 2017. Growth form and wood evolution in the tribe Cactaceae (Cactaceae). *Willdenowia* 47: 49-67. <https://doi.org/10.3372/wi.47.47106>