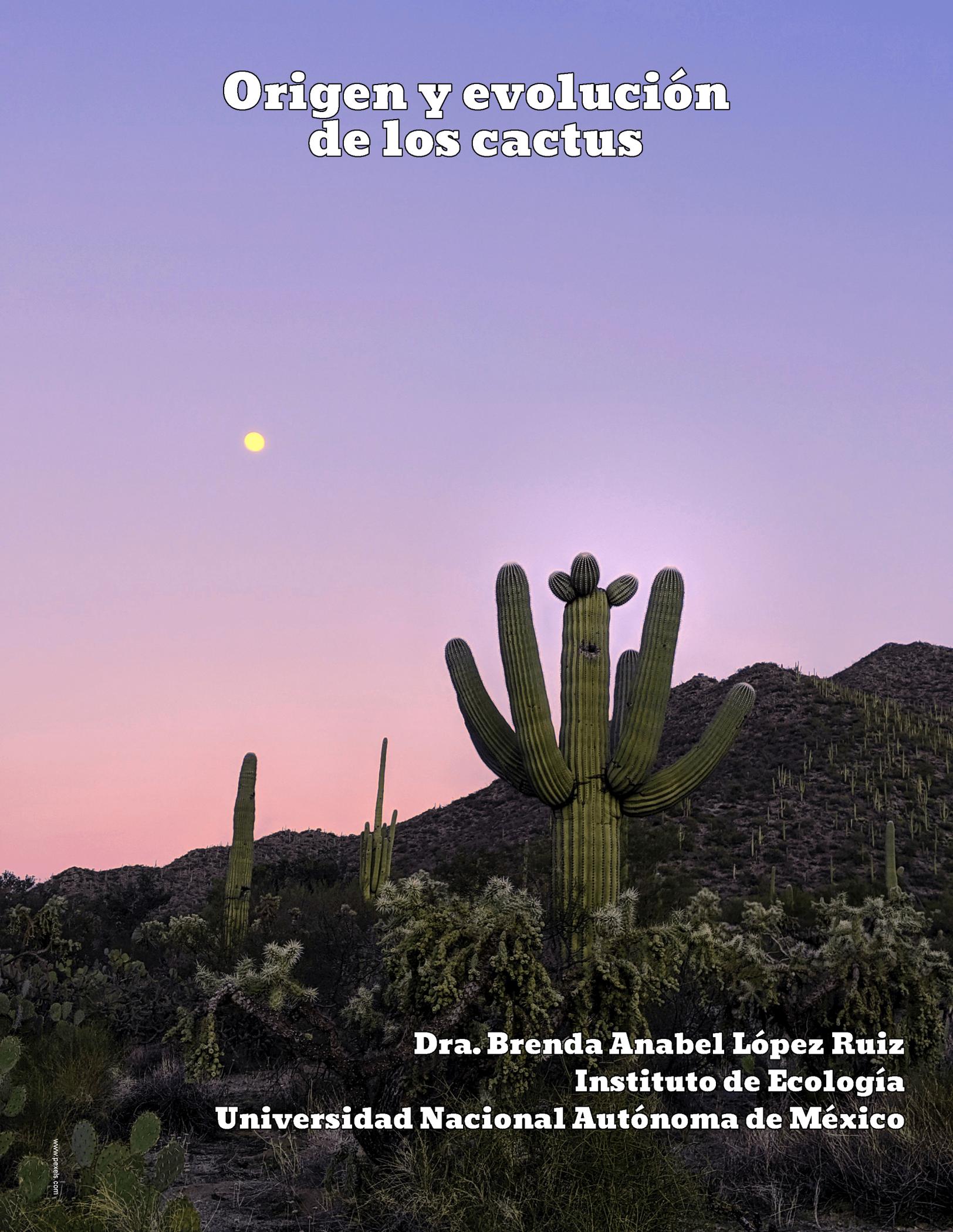


Origen y evolución de los cactus



Dra. Brenda Anabel López Ruiz
Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México

Abstract

The family Cactaceae comprises leafless plants with fleshy stems of different shapes and sizes on which are borne clusters of spines. This family includes approximately 130 genera with 1850 known species of the order Caryophyllales, the classification of the cactus family recognizes four subfamilies of which Pereskiae is basal within the Cactaceae and it is considered close to the ancestral species from which all cacti evolved. In this article, we will review how leafy plants evolved into the leafless succulent cactus. The first cacti are thought to have been slightly succulent like shrubs or small trees whose leaves performed photosynthesis and probably lived in tropical areas that experienced periodic drought. Besides, the first cacti already exhibited water use patterns that are similar to the leafless, stem-succulent cacti.

Key Words

Cactaceae, Pereskiae, leaf, first cactus.

Palabras Clave

Cactaceae, Pereskiae, hoja, primer cactus.

Introducción

Las plantas son organismos fascinantes y muy importantes en su papel de productores primarios. Lo primero que distinguimos en una planta es la presencia de hojas, apéndices que sobresalen de un tallo y pueden ser de formas muy variadas. Pero ¿has pensado en plantas sin hojas? Seguramente sí, los cactus son una tipo de plantas que comúnmente no poseen hojas laminares capaces de llevar a cabo la fotosíntesis, sino que las hojas se convirtieron en espinas especializadas. Existe una hipótesis que indica que los primeros cactus sí tenían

hojas y posteriormente muchos cambiaron a una arquitectura sin ellas, tal como los conocemos actualmente.

Características de los cactus

Los cactus se caracterizan por tener tallos suculentos, hojas reducidas o modificadas, a menudo reemplazadas por espinas o pelos que conducen a una estructura carnosa central y afelpada conocida como areola (**Fig. 1**) (Anderson, 2001).

Los cactus son un ejemplo de evolución adaptativa en las plantas, ya que muchos de ellos tienen la habilidad de sobrevivir largos periodos de sequía. Esta característica les permitió habitar de forma extensa los ecosistemas áridos y semiáridos de América. Las adaptaciones anatómicas y fisiológicas de los cactus incluyen: raíces superficiales para la rápida absorción del agua, células mucilaginosas en sus tallos que sirven para el almacén de agua y la apertura de estomas (estructuras que controlan la entrada del aire hacia la planta y, por lo tanto, controlan la fotosíntesis) en la noche para evitar la desecación (Anderson, 2001).

Una de las adaptaciones más sorprendentes de los cactus a los ambientes secos es la eliminación de hojas. En otras plantas, las hojas son estructuras temporales con una amplia superficie que permite perder el exceso del agua, pero en los cactus el no tener hojas constituye una ventaja para almacenarla.



Fig. 1. Características únicas de los cactus que permiten diferenciarlos de otras plantas

Clasificación de los cactus

Los cactus pertenecen a la familia Cactaceae, del orden de los Caryophyllales y se han descrito aproximadamente 1850 especies distribuidas en 130 géneros (Nyffeler and Eggli, 2010). Los cactus se encuentran únicamente en el continente americano (a excepción de *Rhipsalis baccifera* que es de origen africano) y se distribuyen de Canadá a Argentina, sin embargo la mayor diversidad y endemismo se encuentra en México (Basu et al., 2014).

La familia Cactaceae se clasifica en cuatro subfamilias: Pereskioideae (que sí tienen hojas), Opuntioideae (a la que pertenecen el nopal), Maihuenioideae (restringida a Argentina y Chile) y Cactoideae (que posee la mayor riqueza de especies) (Hunt et al., 2006).

La distribución de los cactus abarca diversos tipos de hábitats desde zonas desérticas o semidesérticas hasta bosques húmedos tropicales, a pesar de esto, la mayoría de los géneros se han descrito en zonas áridas (Anderson, 2001).

Origen de los cactus

Para determinar el origen de los organismos

nos apoyamos en el registro fósil, sin embargo, no existen registros fósiles de cactus (Anderson, 2001). Por tanto, los investigadores se apoyan en la biogeografía, la cual provee una remarcable información sobre el lugar donde los cactus se originaron, así como sus posibles ancestros.

Los cactus son plantas del Nuevo Mundo, ya que la familia Cactácea surgió al final del periodo Cretácico hace 65 millones de años (ma) cuando África y Sudamérica se encontraban suficientemente separados para prevenir la dispersión de organismos entre ambos continentes (Anderson, 2001) (**Fig. 2**). No obstante, los estudios moleculares más recientes sugieren un origen más temprano de los cactus, hace aproximadamente 35-30 ma durante el periodo Eoceno tardío o el Oligoceno temprano (Arakaki et al., 2011).



Fig. 2. Los cactus se originaron después de que Gondwana se separara en África y Sudamérica, lo que explica la restricción de los cactus únicamente en el continente Americano

Sudamérica, especialmente, fue muy diferente hace 100 ma, la cordillera de los Andes no se había elevado y muchas regiones que en la actualidad son desiertos, anteriormente eran zonas húmedas, cálidas y ocasionalmente secas. Justamente en este hábitat de Sudamérica surgió la subfamilia

Pereskioideae, la cual incluye los cactus con la morfología más aceptada de como lucía el primer cactus, como veremos más adelante (Anderson, 2001).

Posteriormente, hace 65 ma los Andes empezaron a elevarse, cambiando la topografía y el clima de Sudamérica y formando desiertos, primero en Bolivia y el Sur de Brazil y posteriormente en zonas de Chile y Argentina (Anderson, 2001). Esto probablemente incrementó la tasa de especiación de los cactus.

El movimiento de placas tectónicas que originaron México, el Caribe y parte de América central tomó su configuración actual hace 5 millones de años. Desde entonces, la migración de los cactus hacia el norte fue muy rápido, principalmente de especies de *Opuntia* hacia EU y Canadá. Por tanto, la actual diversidad de los cactus sucedió hace 10-5 millones (Araki et al., 2011).

Bosquejo de la evolución de los cactus

Para entender el origen de los seres vivos, incluidos los cactus, se utilizan estudios de reconstrucción filogenética lo que permite dar una hipótesis sobre la historia evolutiva de un grupo de organismos (Gorelick, 2008). De esta forma, los grupos de organismos con características comunes que resultan ser basales, se dice que reflejan una historia evolutiva temprana, ya que sufrieron menos cambios a lo largo de la evolución.

En 2005, usando datos moleculares, se encontró que los cactus más basales o ancestrales son los pertenecientes a la subfamilia Pereskioideae que incluye a los géneros *Pereskia* y *Leuenbergeria* (Edwards et al., 2005; Lodé, 2013) (**Fig. 3**).

Las especies del género *Leuenbergeria* se distribuyen principalmente alrededor del Golfo de México y el Mar Caribe y se caracterizan por desarrollar corteza de forma temprana (tallos no suculentos), sin estomas en su tallo y comúnmente tienen un hábito arbóreo (son arbustos y árboles) con hojas laminares (Edwards et al., 2005; Lodé, 2013).

Las especies del género *Pereskia*, por otra parte, se distribuyen al sur de la Cuenca de la Amazonia y sus miembros se describen por tener hojas, tienen un retraso en el desarrollo de la corteza, además de poseer estomas en su tallo, lo que lo convierte como el principal órgano para la fotosíntesis. Generalmente son arbustos o enredaderas (Edwards et al., 2005; Lodé, 2013).

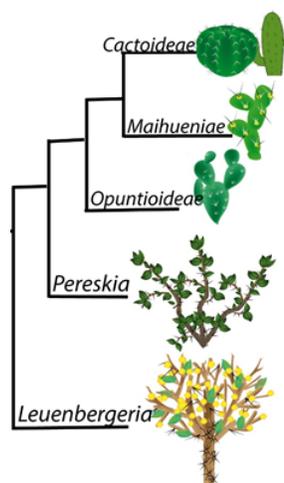


Fig. 3. Representación gráfica y resumida de la filogenia de la familia Cactaceae donde se muestra que los géneros de la subfamilia Pereskioideae: *Pereskia* y *Leuenbergeria* tiene una posición basal o ancestral, mientras las subfamilias *Opuntioideae*, *Maihueniinae* y *Cactoideae* son más recientes.

Utilizando la ecología y morfología de los integrantes de la subfamilia Pereskioideae se descubrió que este tipo de plantas usa patrones de uso de agua que son similares a los cactus que no tienen hojas y poseen un tallo suculento, es decir almacenan agua y los estomas regulan su pérdida. Con esto, los investigadores concluyeron que los miembros de Pereskioideae físicamente no parecen un cactus, pero se comportan como uno. Esto quiere decir que, estas características de uso de agua eran comunes en la familia cactácea antes de la evolución a un tallo suculento y la pérdida de hojas funcionales (Edward y Donoghue, 2006).

Aunque los miembros de la subfamilia Pereskioideae son similares a otros árboles y arbustos, empezaron a evolucionar en estrategias para almacenar agua, aunque habitaran en bosques tropicales secos, que no estaban sujetos a estrés por sequía. Se piensa que esta adaptación marcó el inicio de un cambio evolutivo para usar los tallos como órganos fotosintéticos con la presencia de estomas (Edward y Donoghue, 2006; Lode).

De esta forma, se cree que el primer cactus fue un tipo de arbusto o árbol pequeño ligeramente suculento, con hojas que aún llevaban a cabo la fotosíntesis. Además, vivió en un ambiente tropical, subhúmedo o semiárido y exhibió la estrategia del uso del agua como responder rápidamente a periodos de lluvia, mantener una tasa de transpiración baja, controlando la apertura de los estomas. También, probablemente los primeros ancestros de los cactus cambiaron de un mecanismo C3 (donde el dióxido de carbono es usado continuamente en la fotosíntesis) a un mecanismo CAM (cuando los estomas están cerrados y el dióxido de carbono producido por la respiración

es almacenado para usarlo después en la fotosíntesis).

Posteriormente, los cactus mostraron un incremento en la formación de tallos suculentos y fotosintéticos, acompañado por la pérdida de hojas. Las otras subfamilias de la familia cactaceae: Opuntioideae, cactoideae y maihueniae exhiben una mayor acumulación de agua en hojas (hay hojas presentes en algunas Opuntioideae y maihuenia), tallos y tejidos de raíz, lo que indica un cambio hacia el incremento de la succulencia (Edward y Donoghue, 2006).

En resumen, posiblemente el primer cactus evolucionó de una planta leñosa y con hojas a una suculenta y sin hojas. El desarrollo de estos rasgos (ausencia de hojas y tallo carnoso) no provocaron el uso eficiente de agua, sino que el origen de esta estrategia en sus ancestros promovió la evolución a estas características. El nicho ecológico de los cactus fue ocupado antes de la especialización morfológica y anatómica que conocemos actualmente en la mayoría de estas plantas (**Fig. 4**).

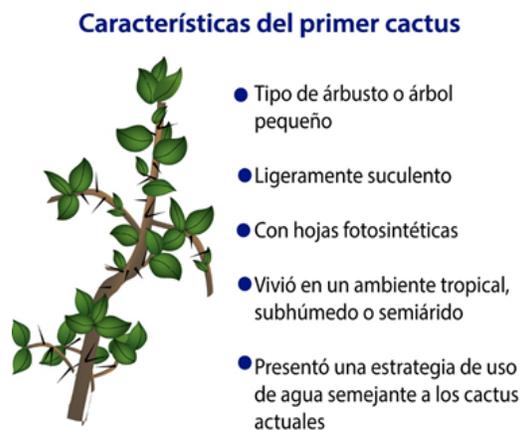


Fig. 4. Características que se piensa tuvo el primer cactus.

Referencias

Anderson, E. F., *The cactus family* (Vol. 776), Timber press, Portland, Oregon, 2001, pp. 18-39.

Arakaki, M., Christin, P. A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R. M. and Edwards, E. J., Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages, *PNAS*, 108[20], pp. 8379-8384, 2011.

Basu, S., Sengupta, R., Zandi, P., & Cetzal-Ix, W., Cactaceae: The cactus family, *The Encyclopedia of Earth*, pp. 1-11, 2014.

Edwards, E. J., and Donoghue, M. J., *Pereskia* and the origin of the cactus life-form, *The Amer. Naturalist*, 167[6], pp. 777-79, 2006.

Edwards, E. J., Nyffeler, R., and Donoghue, M. J., Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form, *American J. Bot*, 92[7], pp. 1177-1188, 2005.

Gorelick, R., Early cactus evolution, *Haseltonia*, 2008[14], pp. 3-6, 2008.

Hunt, D. R., Taylor, N. P., & Charles, G. (2006). *New cactus lexicon*. dh books.

Lodé, J., *Leuenbergeria*, a new genus in Cactaceae. *Cactus Aventures*, 97, pp. 25-27. 2013.

Nyffeler, R., & Eggli, U. (2010). A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia*, 6, 109-149.