



BACKEBERGIA MILITARIS (AUDOT) H. BRAVO HOLLIS

INTRODUZIONE

Backebergia militaris (H. Bravo ex Sanchez-Mejorada, 1973) è una specie la cui collocazione tassonomica è sempre stata problematica. Inclusa nella tribù delle Pachycereeae Buxbaum, sottotribù delle Pachycereinae Buxbaum, si distingue tuttavia nella morfologia e nel ciclo vitale da ogni altro taxon ivi presente. Mostra inoltre un carattere unico nell'ambito dell'intera famiglia delle cactaceae, ovvero la produzione di un'infiorescenza geneticamente determinata nella crescita, decidua, che per tale caratteristica esclusiva si ritiene meritoria di un termine specifico, da me definito "Tiponche" (pron. tipònce), dal nome vernacolare con cui è conosciuta la specie nel

INTRODUCTION

Backebergia militaris (H. Bravo ex Sánchez-Mejorada, 1973) has always been a difficult plant for which to find a taxonomical position. It is included in the tribe Pachycereeae Buxbaum, sub-tribe Pachycereinae Buxbaum. However, its morphology and life cycle are distinct from those of all the other taxa included. Furthermore, it has a character which is unique in the whole Cactaceae family, that is, it bears an inflorescence with genetically determinate growth, a deciduous one, which for this exclusive character deserves a specific term, that I define as "Tiponche" (pron. teep-ònce), from the vernacular name by which the species is known in its distribution area.

suo areale.

In questo articolo, per la prima volta si descrive il carattere deciduo dell'infiorescenza e come tale adattamento influenzi la dinamica del ciclo vitale di *B. militaris*. Inoltre se ne ipotizza il significato funzionale, relativo ad un probabile, raffinato rapporto di simbiosi mutualistica che legherebbe queste piante ad un lepidottero piralide di specie non ancora determinata.

Il presente studio è il risultato di ricerche bibliografiche e di osservazioni condotte sia in natura, con un sopralluogo effettuato nel marzo del 1994 in una località dell'areale di distribuzione di *B. militaris*, sia mediante dissezione di campioni raccolti con autorizzazione¹ in tale occasione.

NOTE SUGLI STUDI CONDOTTI SU *BACKEBERGIA MILITARIS*

La scoperta della specie risale a circa 150 anni fa, ma a tutt'oggi le occasioni di incontro tra *B. militaris* e gli studiosi di flora messicana si contano a malapena sulle dita di due mani.

La ragione risiede nelle caratteristiche del vasto areale in cui la specie è distribuita; una delle zone più calde e insospite del Messico in cui la presenza umana è assai rarefatta, carente in vie di comunicazione e pressoché priva di un seppur minimo supporto logistico.

B. MILITARIS IN NATURA

La specie è conosciuta in natura col nome vernacolare di "Gorro de Grenadero" (=elmo? di granatiere) (Förster, 1886), "Organo de Gorro" e "Tipónche" (pron. tipónche).

Il margine più occidentale dell'areale di *B. militaris* è Jalisco, presso l'unica stazione oggi conosciuta per quello

The present paper describes for the first time the deciduous character of the inflorescence, and how this adaptation influences the dynamics of the life cycle of *B. militaris*. Furthermore, its functional significance is investigated, and related to a probable, sophisticated mutual symbiosis between the plant and a lepidopteran of the Pyraloidea, of a yet undetermined species.

This study is the result of bibliographic research and of observations carried out both in the wild, during a survey in March 1994 in a locality within the distribution area of *B. militaris*, and with the dissection of authorized¹ samples collected on the same occasion.

NOTES ON THE STUDIES CARRIED OUT ON *BACKEBERGIA MILITARIS*

The species was discovered some 150 years ago, but the encounters between *B. militaris* and scholars of Mexican flora can still be counted on your fingertips. The reason for this are the features of the wide distribution area of the species; one of the hottest and most inhospitable regions of Mexico, vary scarcely inhabited, with barely any roads and practically no place to stay.

B. MILITARIS IN HABITAT

The species is known in habitat with the vernacular name "Gorro de Grenadero" (= grenadier's helmet) (Förster, 1886), "Organo de Gorro" and "Tipónche" (pron. teepónche).

The westernmost edge of the distribution area of *B. militaris* is Jalisco, in the only known location for that State: Jilotlán de los Dolores. The site is located in the valleys that open into the Balsas depression, below 600 m of altitude. Going downhill towards south-east,

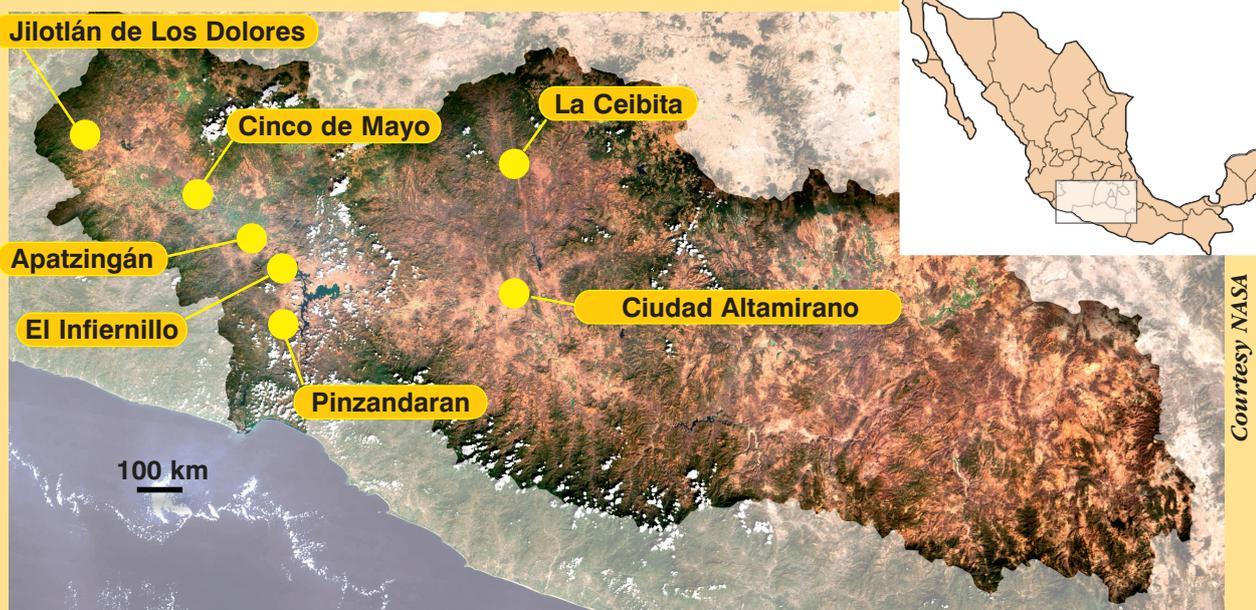
¹ Permit number 09112 released by SEMARNAT the 9th of February 1994

Mappa 1 - Località di *B. militaris*

Colima: Citato senza dati specifici (H. Bravo-Hollis, 1978), non verificato. **Jalisco:** Pico de Colima (Lemaire, 1847, forse l'attuale Nevado de Colima), probabilmente riferito alla vicina stazione di Jilotlán de los Dolores (Chazaro, 1995 e Jean-Marc Chalet, com. pers.). **Michoacán:** Località tipo: bacino del Fiume Tepalcatepec, presso Apatzingán e, più a sud-est, la diga "El Infiernillo" (H. Bravo-Hollis, 1953); Pinzandaran; La Ceibita; Cinco de Mayo (Jean-Marc Chalet, 2003). **Guerrero:** Bacino del Fiume Balsas, varie ubicazioni (non specificate, Anderson, 1994), forse relative a Ciudad Altamirano (H. Bravo-Hollis, 1953). La località di Petatlán (Sánchez-Mejorada cit. in H. Bravo-Hollis, 1978) non è stata verificata e si ritiene un errore (è fuori dall'areale).

MAP 1 - Localities of *B. militaris*

Colima: Cited with no specific data (H. Bravo-Hollis, 1978) - not confirmed. **Jalisco:** Pico de Colima (Lemaire, 1847, perhaps today's Nevado de Colima), probably referred to the nearby location of Jilotlán de los Dolores (Chazaro, 1995 and Jean-Marc Chalet, pers. comm.) **Michoacán:** Type Locality: Basin of the Tepalcatepec river - near Apatzingán and, more to the south-east, the 'Infiernillo' dam (H. Bravo-Hollis, 1953). Pinzandaran, La Ceibita, Cinco de Mayo (Jean-Marc Chalet, 2003). **Guerrero:** Basin of the Balsas River - several locations (not specified, Anderson 1994), perhaps relative to Ciudad Altamirano (H. Bravo-Hollis, 1953); Petatlán (Sánchez-Mejorada cit. in H. Bravo-Hollis, 1978) - not confirmed, probably a mistake (it is outside the species' area of distribution)



Stato: Jilotlán de los Dolores. La località si situa nelle valli che si aprono sulla depressione del Balsas, sotto i 600 metri di altitudine. Scendendo verso sud-est, lungo il fiume Tepalcatepec si incontrano varie popolazioni presso Apatziguán de la Constitución, fino ad arrivare nei pressi del lago artificiale prodotto dalla diga “El Infiernillo”, in cui lo stesso Tepalcatepec si riversa. Continuando verso sud-est si risale il fiume Balsas, entrando nello Stato di Guerrero, confine naturale con Michoacán. Anche lungo questo fiume si segnala la presenza della specie, in particolare nei pressi della città di Ciudad Altamirano, e più a nord.

In tutte le sue ricorrenze, la presenza di *B. militaris* è discontinua e localizzata in popolazioni d'estensione relativamente limitata. Tra le segnalazioni in bibliografia, quella di Petatlán (Guerrero) citata da Bravo-Hollis nel suo “Las Cactaceas de México” (1978) e riferita a Sánchez-Mejorada non è stata verificata e si ritiene un errore, in quanto ubicata prossima alla costa, ove le condizioni climatiche sono assai differenti da quelle in cui si rinviene la specie.

I dati a disposizione indicano che l'areale è contenuto nella zona eco-orografica conosciuta come “La depressione del Balsas”. Le caratteristiche geologiche, climatiche e vegetazionali fanno di questo luogo una sorta di ‘isola’ naturale ben distinta dal resto del Paese.

along the river Tepalcatepec several populations are found near Apatziguán de la Constitución, down to the surroundings of the artificial lake formed by the “El Infiernillo” dam, into which the Tepalcatepec flows. Continuing towards south-east you go up along the Balsas river, entering the State of Guerrero, natural border with Michoacán. The species is reported also along this river, particularly near the town of Ciudad Altamirano and further to the north. The occurrence of *B. militaris* is discontinuous and broken into populations with a relatively limited extension. Among the reports in the literature, the one of Petatlán (Guerrero) quoted by Bravo-Hollis in *Las Cactaceas de México* (1978) and referred to Sánchez-Mejorada, has not been confirmed and is considered a mistake, since it is located near the coast, where the climatic conditions are quite different from those of the areas where the species is found. The available data indicate that the distribution area falls within the eco-orographic region known as “the Balsas depression”. The geological, climatic and vegetational characters make this place a sort of natural ‘island’, quite distinct from the rest of the country.

Tabella 1. I molti cambiamenti di status, sinonimie e le scorrettezze nomenclaturali relative a *Backebergia* la pongono ai primi posti nel guinness dei rebus tassonomici.

1836/	<i>Pilocereus militaris</i> Hort.		
1839	<i>militaris</i> = per la somiglianza dell'infiorescenza con l'elmo dei granatieri inglesi, citato in Förster, C. - <i>Handbuch der Cacteenkunde</i> , p. 652, (1886). Anno della scoperta della specie, avvenuta grazie all'esploratore Joseph Vandick di Anversa, che raccoglie e spedisce alcuni campioni al collezionista M. de Jonghe di Bruxelles. Le piante vengono osservate dall'orticoltore francese M. Cels, che conia il primo nome.		
1845	<i>Cereus militaris</i> Audot, in <i>Revue Horticole</i> 2: 307	L'orticoltore francese Audot esegue la prima descrizione valida della specie.	
1845	<i>Pilocereus niger</i> Neumann, in <i>Revue Horticole</i> II, 2: 289	Nella stessa pubblicazione il botanico Neumann esegue la descrizione di una nuova specie di cactacea osservata presso il Jardin des plantes di Parigi. Si tratta di campioni, donati dal politico naturalista messicano Melchor Ocampo, della stessa specie scoperta da Vandick.	
1847	<i>Pilocereus chrysomallus</i> Lemaire, in <i>Flore des Serres et des Jardins de l'Europe</i> 3: 242	<i>chrysomallus</i> = testa o capo giallo	
		L'erbario di M. Galeotti si arricchisce di alcuni campioni di cactus provenienti dalla località “Pico de Colima” (forse l'attuale Nevado de Colima in Jalisco). Lemaire non riconosce la stessa specie descritta da Audot e Neumann e ne esegue una nuova descrizione.	
1849/	<i>Pilocereus militaris</i> Hort. ex Salm-Dyck, <i>Cact. Hort. Dyck.</i> ed. II.		
1850	40. Nome descritto in modo invalido		
1880	<i>Cereus chrysomallus</i> (Lemaire) Hemsley, in <i>Biologia Centrali-Americani, Botany</i> 1: 541	Hemsley include <i>Pilocereus chrysomallus</i> nel genere <i>Cereus</i> , creando una nuova combinazione del nome di Lemaire.	
1894	<i>Cephalocereus chrysomallus</i> (Lemaire) Schumann, in <i>Engler et Plantl, Pflanzenfam.</i> 3 (6°), 182	Schumann ricombina <i>Pilocereus chrysomallus</i> come <i>Cephalocereus chrysomallus</i> e pone <i>Pilocereus militaris</i> Hort., <i>Cereus chrysomallus</i> Hemsley e <i>Pilocereus chrysomallus</i> in sinonimia. Pico de Colima diviene la località tipo per la specie.	
1920	<i>Pachycereus chrysomallus</i> Britton & Rose non Lemaire, 1847 in <i>The Cactaceae</i> , Washington DC.	Britton & Rose credono che <i>Pilocereus fulviceps</i> Weber (<i>Cereus fulviceps</i> sensu Berger) di Puebla (Tehuacán) sia la stessa specie descritta come <i>Pilocereus chrysomallus</i> da Lemaire e proveniente da Pico de Colima. Quando creano il nuovo genere <i>Pachycereus</i> vi includono anche <i>Pilocereus fulviceps</i> , ma col nome sbagliato di “ <i>chrysomallus</i> ” appartenente alla pianta descritta da Lemaire, e pongono quindi in sinonimia <i>Pilocereus chrysomallus</i> Lemaire,	
		<i>Cereus chrysomallus</i> Hemsley, <i>Cephalocereus chrysomallus</i> Schumann, <i>Pilocereus fulviceps</i> Weber e <i>Cereus fulviceps</i> Berger. Includono nella lista anche <i>Cereus militaris</i> Audot e <i>Pilocereus militaris</i> Schumann come probabili sinonimi.	
1942	<i>Mitrocereus chrysomallus</i> Backeberg, in <i>Cact. J. DKG</i> , 48: 77	Curt Backeberg ritiene che la formazione del cefalio caratteristica della specie di Tehuacán (<i>Pilocereus fulviceps</i> Weber) sia un carattere sufficiente a distaccarla da <i>Pachycereus</i> e la include in <i>Cephalocereus</i> , nel sottogenere <i>Mitrocereus</i> , da lui proposto, di cui diviene la specie tipo. Anche Backeberg si basa sulla descrizione errata di Britton & Rose; non si cura di compiere osservazioni su campioni d'erbario e utilizza l'epiteto <i>Pilocereus chrysomallus</i> . In questa data Backeberg eleva il sottogenere <i>Mitrocereus</i> a rango di genere e la specie tipo diventa <i>Mitrocereus chrysomallus</i> : la specie di Britton & Rose di Tehuacán.	
1953	<i>Backebergia chrysomallus</i> (Lemaire) H. Bravo, in <i>An. Inst. Biol. Mex.</i> 24:230 (1953)	Helia Bravo-Hollis riscopre la specie dopo quasi centosei anni e decide di rinominarla sulla base della descrizione di <i>Pilocereus chrysomallus</i> di Lemaire, chiarendo il malinteso di Britton & Rose e creando quindi un nuovo genere monospecifico.	
1961	<i>Mitrocereus militaris</i> (Audot) H. Bravo ex Buxbaum in <i>Bot. Stud.</i> 12: 54	Buxbaum dichiara la specie <i>Pilocereus chrysomallus</i> Lem., su cui è basata la descrizione di Bravo, un <i>nomen confusum</i> e rinomina la specie in accordo con i regolamenti di nomenclatura, che impongono l'uso dell'ultimo nome ritenuto valido.	
1973	<i>Backebergia militaris</i> (Audot) H. Bravo ex Sánchez-Mejorada in <i>Cact. and Succ. J. US</i> 155: 171	Sánchez-Mejorada dimostra l'inesattezza di Buxbaum, che si è riferito ad un nome di genere attribuibile ad un'altra specie. Tuttavia condivide la necessità di abbandonare il nome specifico <i>chrysomallus</i> . Adotta nuovamente il nome <i>Backebergia</i> associandolo al nome specifico <i>militaris</i> .	
1975	<i>Cephalocereus militaris</i> (Audot) H.E. Moore, in <i>Baileya</i> 19 (4): 166	Moore segue D. Hunt nell'ampliamento del genere <i>Cephalocereus</i> e vi include <i>Backebergia militaris</i> insieme a <i>Mitrocereus fulviceps</i> .	
1987	<i>Pachycereus militaris</i> (Audot) D. Hunt, in <i>Bradleya</i> 5: 93	David Hunt ripara all'errore di Britton & Rose, riconoscendo valida l'inclusione della specie nel loro genere <i>Pachycereus</i> e l'epiteto specifico di Audot. Non propone alcuna giustificazione per tale revisione.	

Geologia

Il Messico è attraversato da una catena vulcanica (El Cinturón Volcanico Trans-Mexicano), dovuta all'attività tettonica della faglia del pacifico. L'areale di *B. militaris* si trova lungo il limite meridionale della catena, ad un'altitudine che varia dai 100 ai 600 m s.l.m.

Pedologia

In questa zona il suolo è costituito da depositi sedimentari d'origine effusiva che, già dal cretaceo superiore, hanno colmato le valli del fiume Tepalcatepec e Balsas. Si presenta normalmente roccioso, poco o per nulla evoluto, con limitati accumuli di particelle fini tra le rocce in cui si insediano le piante. Poveri e brulli, incapaci di sostenere una copertura vegetale significativa, i terreni sono molto esposti all'erosione superficiale. Lungo il fiume Tepalcatepec è diffuso anche il carsismo.

Clima

Il clima messicano offre spesso condizioni di elevata aridità e calore, tuttavia è solo lungo le coste meridionali che tali condizioni permangono in inverno. La depressione del Balsas rappresenta un prolungamento delle condizioni climatiche costiere nell'entroterra: anche qui la tempe-

Geology

Mexico is crossed by a volcanic range (El Cinturón Volcanico Trans-Mexicano), formed by the tectonic activity of the Pacific fault. The distribution area of *B. militaris* is located along the southern limit of the range, at an altitude varying between 100 and 600 m a.s.l.

Pedology

The soil in the region consists of sedimentary deposits of effusive origin, that have filled the valleys of the Rivers Tepalcatepec and Balsas already since the upper Cretaceous. This soil is generally rocky, little or not at all evolved, with limited accumulation of fine particles among the rocks where the plants grow. Poor and bare, unable to sustain a significant vegetation cover, the soils are exposed to superficial erosion. Along the river Tepalcatepec karst phenomena are also common.

Climate

The Mexican climate is often very dry and hot, however these conditions persist in winter only along the southern coasts. The Balsas depression prolongs coastal cli-

- 1836/ *Pilocereus militaris* Hort.
 1839 *militaris* = for the resemblance of the inflorescence to the helmet of English grenadiers, quoted in Förster, C. - *Handbuch der Cacteenkunde*, p. 652, (1886).
 Year of the discovery of the species, by the explorer Joseph Vandick from Antwerp, who collects some specimens and sends them to the collector M. de Jonghe in Brussels. The plants are observed by the French horticulturist M. Cels, who gives them their first name.
 1845 *Cereus militaris* Audot - in *Revue Horticole* 2: 307
 The French horticulturist Audot writes the first valid description of the species.
 1845 *Pilocereus niger* Neumann - in *Revue Horticole* II, 2: 289
 In the same publication the botanist Neumann describes a new cactus species seen at the Jardin de Plantes in Paris. They are samples donated by the Mexican politician and naturalist Melchor Ocampo, belonging to the same species discovered by Vandick.
 1847 *Pilocereus chrysomallus* Lemaire, in *Flore des Serres et des Jardins de l'Europe* 3: 242
chrysomallus = with a yellow head
 M. Galeotti's herbarium is enriched with some cactus samples coming from the locality "Pico de Colima" (perhaps today's Nevado de Colima in Jalisco). Lemaire doesn't recognize the same species described by Audot and Neumann and writes a new description.
 1849/ *Pilocereus militaris* Hort. ex Salm-Dyck, in *Cact. Hort. Dyck.*
 1850 ed. II. 40. Invalid name
 1880 *Cereus chrysomallus* (Lemaire) Hemsley, in *Biologia Centrali-Americani, Botany* 1: 541
 Hemsley includes *Pilocereus chrysomallus* in the genus *Cereus*, creating a new combination of Lemaire's name.
 1894 *Cephalocereus chrysomallus* (Lemaire) Schumann, in *Engler et Plantl, Pflanzenfam.* 3 (6^o), 182
 Schumann recombines *Pilocereus chrysomallus* as *Cephalocereus chrysomallus* and places *Pilocereus militaris* Hort., *Cereus chrysomallus* Hemsley and *Pilocereus chrysomallus* as synonyms. Pico de Colima becomes the type locality for the species.
 1920 *Pachycereus chrysomallus* Britton & Rose non Lemaire, 1847, in *The Cactaceae*, Washington DC
 Britton & Rose reckon that *Pilocereus fulviceps* Weber (*Cereus fulviceps* sensu Berger) from Puebla (Tehuacán) is the same species described as *Pilocereus chrysomallus* by Lemaire and coming from Pico de Colima. When they create the new genus *Pachycereus* they include also *Pilocereus fulviceps* in it, but with the wrong name "*chrysomallus*" belonging to the plant

described by Lemaire, and therefore they place in synonymy *Pilocereus chrysomallus* Lemaire, *Cereus chrysomallus* Hemsley, *Cephalocereus chrysomallus* Schumann, *Pilocereus fulviceps* Weber and *Cereus fulviceps* Berger. They include in the list also *Cereus militaris* Audot and *Pilocereus militaris* Schumann as probable synonyms.

- 1942 *Mitrocereus chrysomallus* Backeberg - in *Cact. J. DKG*, 48: 77
 Curt Backeberg reckons that the formation of the cephalium, characteristic of the species from Tehuacán (*Pilocereus fulviceps* Weber), is a character sufficient to separate it from *Pachycereus*, and therefore he includes it in *Cephalocereus*, subgenus *Mitrocereus*, of which it becomes the type species. Also Backeberg's work is based on Britton & Rose's erroneous description; he doesn't bother to observe herbarium specimens and uses the epithet *Pilocereus chrysomallus*. At this date Backeberg raises subgenus *Mitrocereus* to the rank of genus and the type species becomes *Mitrocereus chrysomallus*: Britton & Rose's species from Tehuacán.
 1953 *Backebergia chrysomallus* (Lemaire) H. Bravo, in *An. Inst. Biol. Mex.* 24:230 (1953)
 Helia Bravo-Hollis rediscovers the species after almost 106 years and decides to rename it on the basis of Lemaire's description of *Pilocereus chrysomallus*, clearing Britton & Rose's mistake and therefore creating a new monospecific genus.
 1961 *Mitrocereus militaris* (Audot) H. Bravo ex Buxbaum, in *Bot. Stud.* 12: 54
 Buxbaum declares that the species *Pilocereus chrysomallus* Lem., on which Bravo's description is based, is a *nomen confusum* and renames the species according to the rules of nomenclature, which impose the use of the last name considered valid.
 1973 *Backebergia militaris* (Audot) H. Bravo ex Sánchez-Mejorada, in *Cact. & Succ. J. US* 155: 171
 Sanchez-Mejorada points out that Buxbaum has wrongly referred to the name of a genus attributed to another species. However, he agrees with the need of abandoning the specific name *chrysomallus*. He adopts again the name *Backebergia* associating it with the specific name *militaris*.
 1975 *Cephalocereus militaris* (Audot) H.E. Moore, in *Baileya* 19 (4): 166
 Moore follows D. Hunt in widening the genus *Cephalocereus*, and includes in it *Backebergia militaris* together with *Mitrocereus fulviceps*.
 1987 *Pachycereus militaris* (Audot) D. Hunt, in *Bradleya* 5: 93
 David Hunt makes up for Britton & Rose's mistake, recognizing as valid the inclusion of the species in their genus *Pachycereus* and Audot's specific epithet. He does not offer any justification for such a revision.

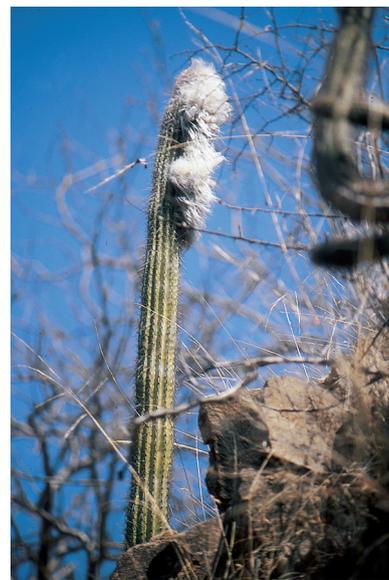
Table 1. The many changes in status and synonymy, and nomenclatural mistakes regarding *Backebergia* place it among the first positions in the Guinness of taxonomical rebuses.



Sopra / Above:
Fig. 1. La flora associata a *Backebergia militaris* è tipicamente quella del Bosco Tropical Caducifolio ~ The flora associated with *Backebergia militaris* is typical of the Tropical Deciduous Wood.

Al centro / Center:
Fig. 2. *Stenocereus fricii*: un grande esemplare ~ a large specimen

A destra / Right:
Fig. 3. *Pilosocereus purpusii*.



ratura è sempre molto elevata. Nelle zone prossime alla diga 'El Infiernillo' non ci sono mai giorni con massime inferiori ai 26 °C, mentre i giorni più caldi possono raggiungere e superare facilmente i 46 °C! Le minime assolute invernali sono prossime ai 5° C. Data la conformazione orografica, che vede una valle aperta su una grandissima estensione, le correnti d'aria soffiano costantemente da nord-ovest verso sud-est, e con buona intensità durante tutto l'anno. Spesso si verificano cicloni stagionali (media annuale di 25-41 cicloni-anno). La piovosità va dai 400 ai 1200 mm all'anno con eventi piovosi consistenti, ma l'evaporazione dovuta al calore e alle correnti d'aria va ben oltre i 2000 mm di acqua all'anno, causando un'elevata umidità atmosferica (65-75 %) e un elevato indice di aridità [Indice di Lang - P(mm)/T(°C) > 30 corrispondente ad un clima semiarido o semisecco].

matic conditions inland: the temperature there is always very high. In the areas near the 'Infiernillo' dam, daily maximum temperatures never go below 26 °C, while the hottest days can easily reach and go over 46 °C! Absolute minimum winter temperatures are near 5 °C. Because of the orographic conformation, a valley opening onto a huge extension, winds blow constantly and with a certain strength from north-west to south-east, all year round. Seasonal hurricanes often occur (25-41 per annum). Annual rainfall is between 400 and 1200 mm, with consistent rainstorms, but evaporation due to heat and wind is above 2000 mm of water in a year, so there is high relative humidity (65-75%) and a high drought index [Lang Index - P(mm)/T(°C) > 30, corresponding to a semi-arid or semi-dry climate].

Vegetazione

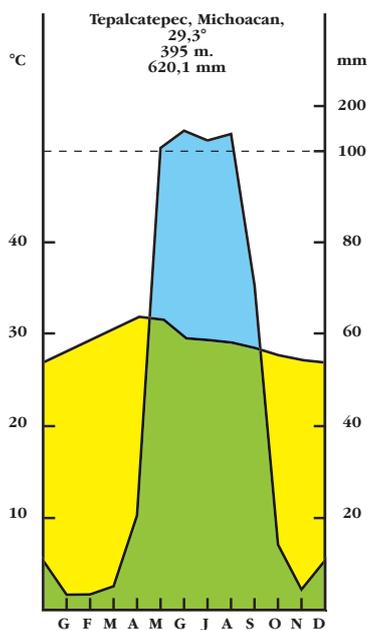
Dal punto di vista della flora, *B. militaris* si trova in quella che è conosciuta come la "Provincia della Depressione del Balsas" (vedi mappa 1).

La vegetazione di quest'area è collegata a quella della costa pacifica attraverso una stretta valle fluviale che forma un istmo, ed è isolata dai territori interni della federazione da una serie di catene montuose di antica genesi. Tali condizioni hanno favorito la nascita di endemismi locali, tra cui almeno tre generi: *Backebergia* delle Cactaceae, *Haplocalymma* delle Asteraceae e *Pseudolopezia* delle Onagraceae (Rzedowski, 1994) e circa 350 specie di varie famiglie (Rodríguez J.C., 2001). La provincia è dominata dalla famiglia delle Burseraceae, qui presente nella sua massima diversificazione per l'intero Paese, e il cui numero di specie è addirittura superiore a quello delle leguminose, generalmente dominanti in Messico. All'interno della provincia *B. militaris* si trova associata al tipico 'Bosco Tropical Caducifolio', caratterizzato appunto da specie arbustive e arboree che perdono le foglie duran-

Vegetation
From the floristic point of view, *B. militaris* grows in the area known as the "Balsas depression Province" (see map 1). The vegetation in this area is connected to the one on the Pacific coast through a narrow fluvial valley forming an isthmus, and it is isolated from the inner territories of the federation by a series of ancient mountain ranges. These conditions have favored the occurrence of local endemisms, with at least three genera: *Backebergia* of the Cactaceae, *Haplocalymma* of the Asteraceae and *Pseudolopezia* of the Onagraceae (Rzedowski, 1994) and about 350 species belonging to several families (Rodríguez J.C., 2001). The Province is dominated by the Burseraceae family, that here shows the largest diversification in the whole country, and whose number of species is even higher than that of the legumes, usually dominant in Mexico.

Within the province, *B. militaris* is in association with the typical 'Tropical Deciduous wood', characterized by bushy and arboreal species, whose leaves fall off during the winter dry

Fig. 4. Diagramma ombrotermico di Tepalcatepec, Michoacan (da Rzedowski 1994, ridis.) ~ Ombrothermal diagram of Tepalcatepec, Michoacan (ex Rzedowski 1994, modif.)





A sinistra/Left:

Fig. 5.
Mammillaria benekei.

A destra/Right:

Fig. 6.
Ferocactus lindsayi.

te il periodo secco invernale, che dura almeno sei mesi. La specie si trova anche associata ad una forma poco definita di 'Bosco Spinoso' caratterizzato da specie arbustive ed arboree spinose [tra cui il Mezquite, *Prosopis laevigata* (Willd.) M. Johnston] (Rzedowski, 1994).

Flora associata

Nella stazione presso la diga 'El Infiernillo' *B. militaris* predilige posizioni in leggera pendenza in boschi radi. Le caducifoglie sono soprattutto Burseraceae, e sono presenti altri cactus colonnari [*Pachycereus marginatus* (DC.) A. Berger & Buxb., *Stenocereus kerberi* (K. Schum.) A.C. Gibson & K.E. Horak, *S. standleyi* (J.G. Ortega) Buxb., e *Isolatocereus dumortieri* (Scheidweiler) Backeb.]. La specie evita di colonizzare le falesie erose su cui può difficilmente ancorarsi, dominate da cactaceae di taglia ridotta come *Pilosocereus purpusii* (Britton & Rose) Byles & G.D. Rowley e *Ferocactus lindsayi* H. Bravo. Tra le rocce è facile imbattersi in pulvini compatti di *Mammillaria benekei* Ehrenberg.

Per l'areale, la letteratura riporta anche: *Stenocereus fricii* Sánchez-Mejorada, *S. quevedonis* (J.G. Ortega) H. Bravo, *Pereskiaopsis rotundifolia* (DC.) Britton & Rose (H. Bravo, 1991); *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose, e *Acanthocereus occidentalis* Britton & Rose (Chalet, 2003); *Pachycereus tepamo* S. Gama-López & S. Arias (Anaya, 2000); *Bursera fagaroides* var. *purpusii* (Brandege) McVaugh & Rzedowski, *Stenocereus chrysocarpus* Sánchez-Mejorada (McCarten, 1973).

Impatto umano

La regione è interessata da attività agricole che ne hanno alterato la copertura vegetale, soprattutto nelle zone raggiungibili da irrigazione. Ampi tratti di vegetazione di Bosco tropicale Caducifolio sono soggetti a diradamento per l'attuazione di coltivazioni seccagne e per l'allevamento tradizionale. In generale, a causa del clima poco salubre il livello di disturbo è limitato alle zone di fondovalle e ad alcune aree di altopiano.

Stato di conservazione

Attualmente si ritiene che la specie goda di ottima salute, dato che le popolazioni conosciute sono integre e ben conservate in un'area di distribuzione molto ampia. A par-

period, that lasts at least six months. The species is also associated with a not well defined form of 'Thorny Wood' with thorny bushy and arboreal species [among which Mezquite, *Prosopis laevigata* (Willd.) M. Johnston] (Rzedowski, 1994).

Associated flora

In the location near the 'Infiernillo' dam *B. militaris* prefers slightly sloping positions in open woods. The caduceous species are mainly Burseraceae and there are also other columnar cacti [*Pachycereus marginatus* (DC.) A. Berger & Buxb., *Stenocereus kerberi* (K. Schum.) A.C. Gibson & K.E. Horak, *S. standleyi* (J.G. Ortega) Buxb., and *Isolatocereus dumortieri* (Scheidweiler) Backeb.]. The species avoids the eroded cliffs where it is difficult to anchor, and where the vegetation is dominated by small sized cacti like *Pilosocereus purpusii* (Britton & Rose) Byles & G.D. Rowley e *Ferocactus lindsayi* H. Bravo. Among the rocks it is easy to find compact cushions of *Mammillaria benekei* Ehrenberg. In the same distribution area the literature also reports: *Stenocereus fricii* Sanchez-Mejorada, *S. quevedonis* (J.G. Ortega) H. Bravo, *Pereskiaopsis rotundifolia* (DC.) Britton & Rose (Bravo, 1991); *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose, and *Acanthocereus occidentalis* Britton & Rose (Chalet, 2003); *Pachycereus tepamo* S. Gama-López & S. Arias (Anaya, 2000); *Bursera fagaroides* var. *purpusii* (Brandege) McVaugh & Rzedowski, *Stenocereus chrysocarpus* Sanchez-Mejorada (McCarten, 1973).

Human impact

Agriculture is practiced in the region, and the activities have altered the vegetation cover, especially in those areas that can be irrigated. Wide zones of 'Tropical Deciduous wood' have been cleared to make room for drought tolerating plantations and for traditional livestock breeding. Generally, because of the unhealthy climate, disturbance is limited to the valley beds and some areas of the plateau.

Conservation status

To date the species is considered in good health, since



Sopra / Above: Gli esemplari adulti di *B. militaris* si notano anche a notevole distanza, grazie alla brillantezza delle infiorescenze ~ Adult specimens of *B. militaris* may be noticed even at great distance, thanks to their shiny inflorescences

A destra / Right: Abbattimento metodosico della vegetazione arborea per far posto a elettrodotti e pascoli. At right ~ Systematic cutting of tree vegetation to make place for long-distance power lines and pastures.

tire dagli anni '70 e a più riprese, la popolazione ubicata presso la diga 'El Infiernillo', in Michoacán, è stata interessata da raccolte frequenti mediante asportazione delle porzioni terminali dei rami fioriferi, per cui la specie è stata inclusa nell'Appendice I della CITES. Il controllo delle importazioni, unitamente alle difficoltà di raccolta, imballaggio e spedizione, oltre alla breve durata dell'infiorescenza hanno convinto i raccoglitori illegali di piante a cessare quest'attività. Ultimamente è stata fatta richiesta di retrocessione della specie dall'Appendice I all'Appendice II della CITES.

Al fine di esprimere un parere personale in merito ho fatto le seguenti considerazioni:

1. Nonostante la vasta estensione dell'areale dell'intera specie, le popolazioni sono disgiunte e relativamente circoscritte.
2. Alcune popolazioni sono particolarmente esposte alla possibilità di raccolta illegale, a causa dell'ubicazione prossima a strade asfaltate di facile percorrenza.
3. La località è militarizzata, ma il controllo sul braccaggio è limitato o assente.
4. Non esistono coltivazioni di questa specie in cattività, certificate o meno dalle autorità CITES.
5. Il mercato è sempre più aggressivo nei confronti di specie di piante succulente fuori dall'ordinario e di provenienza illegale.
6. La specie ha attirato l'attenzione di industrie farmaceutiche multinazionali, forse a causa di alcuni principi attivi la cui composizione e attività non è stata resa di pubblico dominio. Può quindi costituire una risorsa naturale da preservare negli interessi del Paese.

Sulla base di queste considerazioni, e nonostante il fatto che lo stato di conservazione sia buono, il mio parere è

known populations are intact and well preserved throughout a very wide distribution area. Starting in the seventies and on repeated occasions, the population close to the 'Infiernillo' dam, in Michoacán, has been subject to frequent collection of the terminal portion of flowering branches, so the species has been listed in CITES Appendix I. The control of importation, together with the difficulty of collection, packaging and posting, and the short life of the inflorescence, have convinced illegal collectors to abandon such activity. There has recently been a request to pass the species from CITES Appendix I to Appendix II.

My personal considerations on the issue are the following:

1. Notwithstanding the vast extension of the distribution area of the species as a whole, the populations are disjunct and relatively limited.
2. Some populations are particularly exposed to the risk of illegal collection, because they are located near easily accessible paved roads.
3. The locality is militarized, but control on poaching is limited or absent.
4. The species is not cultivated anywhere, either with or without CITES certification.
5. The market is ever more aggressive with regard to uncommon and illegally collected succulent plants.
6. The species has caught the interest of multinational pharmaceutical firms, maybe because of some active compounds whose composition and function is not revealed to the public. It could therefore be a natural resource that should be preserved in the interest of its country of origin.

On the basis of these considerations, and notwithstanding the fact that its conservation status is good, in my opinion *B. militaris* should not be moved from its current position in the list of CITES species, that is Appendix I.

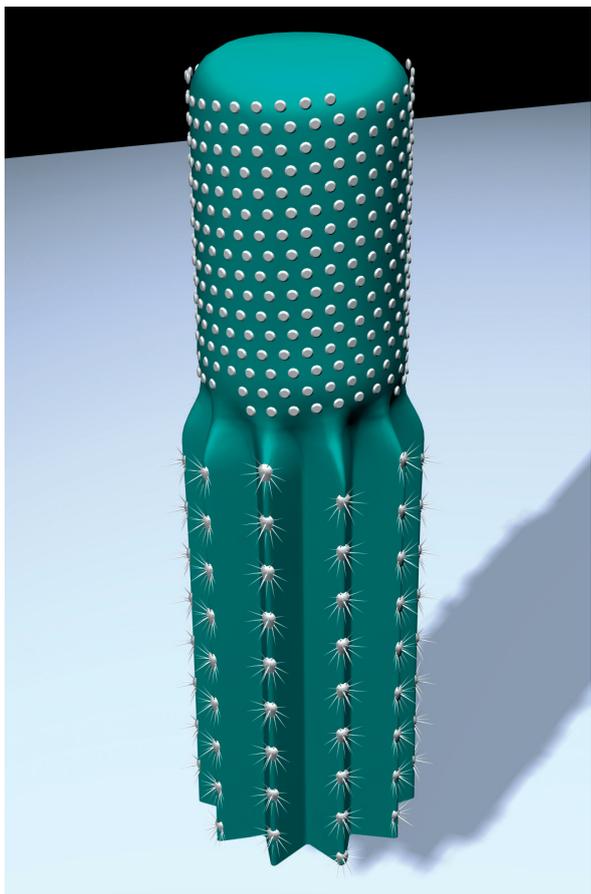
PLANT USES

According to information casually picked up on location, the plant is known and perhaps used in traditional medicine as a not better identified remedy.

MORPHOLOGICAL NOTES

Stem

The stem of *B. militaris* has a diameter of 12-15 cm and has 9-11 ribs. It grows rapidly, over a meter per year, and each new growth is revealed by a constriction, caused by the alternation of growth and rest phases. The development 'in segments' is found in other columnar species and in many African succulent trees (*E. ammak*, *E.*



quello di *non variare* la posizione che *B. militaris* occupa attualmente nella lista delle specie incluse nella CITES, ossia l'appendice I (Allegato A nella regolamentazione UE).

USO DELLA PIANTA

Da informazioni raccolte casualmente *in loco*, risulta che la pianta è conosciuta e forse usata nella medicina tradizionale come rimedio non meglio specificato.

NOTE MORFOLOGICHE

Fusto

Il fusto di *B. militaris* ha un diametro di 12-15 cm e presenta 9-11 costole. La sua crescita è rapida, superando il metro/anno e ogni nuova produzione si evidenzia per la presenza di costrizioni, causate dall'alternanza tra la fase di crescita e quella di stasi. Lo sviluppo 'per segmenti' si ritrova similmente in altre specie colonnari e in numerose succulente arboreescenti africane (*E. ammak*, *E. eritrea*, *E. pseudocactus*, ecc.) per le quali è quindi possibile stimare il tasso di crescita annuale e l'età di ogni ramo. La variazione del diametro dei fusti nei rami giovani è anche un indicatore dell'andamento delle precipitazioni avvenute durante la loro crescita. Gli esemplari più grandi e quelli più anziani presentano molti fusti spezzati e la presenza di costrizioni crea punti di rottura preferenziali.

Negli esemplari che non hanno ancora raggiunto la maturità riproduttiva le spine sono chiare e mediamente più fitte, dato il minor diametro del fusto, e non ci sono ramificazioni secondarie; a dire che le piante crescono solitarie fino all'altezza di tre metri circa.

Nelle piante adulte e in quelle anziane il fusto mostra un ingrossamento basale, dato dall'accrescimento secon-

eritrea, *E. pseudocactus*, etc. ...), for which it is therefore possible to estimate the annual growth rate and the age of each branch. The variation in diameter of the stem of young branches is also a sign of the amount of rain fallen during their growth. The larger and older specimens have many broken branches, and stems break most easily where there are constrictions.

In the specimens that haven't yet reached the reproductive stage, the spines are light coloured and on average more dense, due to the smaller diameter of the stem, and there are no secondary branches; plants grow solitary until they are about three meters high.

In adult and old plants the stem is enlarged at the base, since there is secondary growth that forms a showy foot, dark brown due to the abundant production of periderm.

The stems bear areoles. These are small, with 2-4 central spines about 1 cm long, gray and strong, and about 10 thinner radial spines, of the same length, with scarce and little persistent basal wool. In cultivation a rudimentary leaf may be seen at the base of the areole, but it falls off early and doesn't reach one millimeter in length.

From stem to reproductive structure

At maturity the apical growth of the stem changes deeply; at this stage the areoles are transformed from protective, sterile organs to fertile organs with a reproductive function (flowering organs). This transformation involves both the spines and the basal wool of the areole; at the same time there is a sudden increase in density, so the branch must rapidly change its developmental scheme to make place for them. This increase goes from the 9-11 initial orthostichies (rows of areoles arranged on the ribs) to the over 60 final orthostichies of the inflorescence, organized in 16 contact parastichies (see Fig. 9). The ribs initially break up into tubercles, that quickly flatten occupying all the available surface. Within 3-5 centimeters the stem is transformed into a cylindrical turion bearing sunken areoles, from now on designated as the 'tiponche rachis'. The modifications of the areoles occur both in the spines (the central ones getting thinner and elongated along with the radial ones, until they all become bristly, glassy, yellow and about 5 cm long), and in the basal wool, that becomes more abundant and thick, with fibers about 2 cm long. The transition from sterile branch to inflorescence may be sudden and equilateral, or asymmetric, occurring first on one side of the stem.

Tiponche structure

Observing a section of the tiponche it is possible to recognize several concentric layers, proceeding inwards. Externally there is a mass of bristly golden yellow spines, shiny and prickly, impenetrable because they are densely entwined. Their arrangement, together with the light colour and glassy shine, determines an interesting phenomenon of light reflection: when the sun rests on the inflorescences they appear lighted up, as if from the inside. Perhaps because of photochemically induced oxidative reactions of the chemical compounds in the spines, the colour does not remain constant in time, but it gradually darkens. Year after year the golden colour turns to hues of orange, burnt red, dark brown and finally black. This phenomenon caus-

Fig. 9. Ricostruzione virtuale dell'infiorescenza di *B. militaris*. L'occultamento delle setole permette di evidenziare il passaggio dell'organizzazione delle areole dal fusto all'infiorescenza. ~ Virtual reconstruction of the inflorescence of *B. militaris*. Deleting the bristles allows to picture the change in the organization of the areoles from stem to inflorescence.

Da sinistra a destra /
Left to right:



Fig. 10.
Giovane pianta di *B. militaris* in natura.
~ Young plant of *B. militaris* in the wild.

Fig. 11.
Una giovane pianta all'emissione del suo primo tigonche. L'infiorescenza comincia a svilupparsi unilateralmente, ma presto abbraccia tutta la circonferenza del fusto. ~ A young plant forming its first tigonche. The inflorescence starts developing unilaterally, but soon embraces the entire circumference of the stem.



Fig. 12.
Esemplare adulto. ~ Adult specimen.



dario che produce un piede vistoso, di colore marrone scuro per l'abbondante produzione di periderma.

Sui fusti sono recate le **areole**. Sono piccole, costituite da 2-4 spine centrali lunghe 1 cm circa, grigie e robuste, e da circa 10 spine radiali più sottili, di uguale lunghezza, con lanugine basale modesta e poco persistente. In coltivazione, alla base delle areole è evidente una foglia rudimentale, presto caduca, che non arriva al millimetro di lunghezza.

Dal fusto alla struttura riproduttiva

All'aggiungimento della maturità riproduttiva la crescita apicale del fusto si altera profondamente; in questa fase le areole si trasformano da organi sterili con semplice funzione protettiva a organi fertili con funzione riproduttiva (floriferi). Tale trasformazione interessa sia le spine sia la lanugine basale all'areola, inoltre si registra l'improvviso incremento della loro densità, per cui il ramo ha la necessità di riorga-

es the appearance of darker and darker bands, 15-20 cm high, each representing one year's growth. By counting them it is possible to establish the age of the inflorescence. The darkening of the spines is not exclusive of the species, but in its case it is quite rapid. Even though it is difficult to interpret the function of this phenomenon*, it can be observed that the pale yellow

**B. militaris* is one of those species where darkening of an exposed wound occurs. This phenomenon has been related to the hydrolysis of a glucoside, lemairin, occurring in the presence of an enzyme or a strong acid like malate. The reaction gives a sugar (D-glucose) and an aglycon (3,4-dihydroxy-b-phenylethanol) that darkens rapidly when exposed to air (Gibson, 1986). If it were possible to demonstrate that the aglycon impregnates the bristles during their formation, the darkening of the spines could be traced back to the same phenomenon that brings about the darkening of the stem, occurring in a longer time due to the low permeability of the spines to oxygen.

DA DOVE VIENE?

Tra le specie più affini a *B. militaris* potrebbe esserci *Pachycereus pecten-aboriginum*. Le giovani piantine da seme delle due specie mostrano un alto grado di somiglianza (Fig. 13 *B. militaris*, Fig. 14 *P. pecten-aboriginum*): cotiledoni molto grandi, 7-8 costole, spine aciculari bianche numerose.

Da un precursore provvisto di frutti spinosi (A), sarebbero derivate sia *P. pecten-aboriginum* (a



13

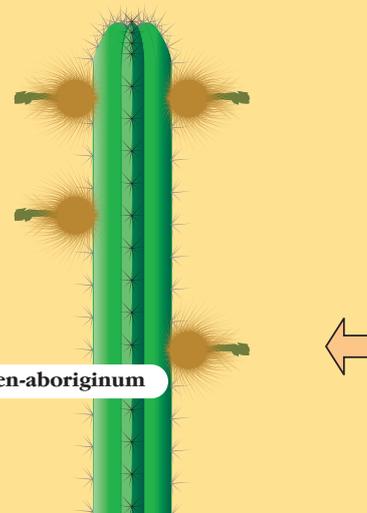


14

WHERE DOES IT COME FROM?

Among the species closest to *B. militaris* there could be *Pachycereus pecten-aboriginum*. The young seedlings of the two species are quite similar (Fig. 13 *B. militaris*, Fig. 14 *P. pecten-aboriginum*): very large cotyledons, 7-8 ribs, numerous white acicular spines.

Both *P. pecten-aboriginum* (on the left) and *B. militaris* (on the right) would have originated



P. pecten-aboriginum



nizzare rapidamente la geometria del suo sviluppo per poterle accomodare. Questo incremento vede il passaggio dalle iniziali 9-11 ortostiche (le fila di areole organizzate nelle costole) alle 60 e più ortostiche finali dell'infiorescenza organizzate in 16 parastiche da contatto (si veda la fig. 9). Le costole inizialmente si rompono in tubercoli, che subito si appiattiscono per accomodarsi su tutta la superficie disponibile. Nello spazio di tre-cinque centimetri, il fusto si è trasformato in un turroncino cilindrico che reca le areole infestate, da qui in poi definito **'rachide del tiponche'**.

Le modificazioni a carico delle areole avvengono sia nelle spine (quelle centrali si assottigliano e si allungano assieme alle radiali, fino a che diventano tutte setolose, di lucente lanugine vitrea, di colore giallo e lunghe circa 5 cm), sia nella lanugine basale, che diventa molto più abbondante e compatta, con fibre lunghe circa 2 cm. Il passaggio ramo sterile-infiorescenza può essere improvviso ed equilatero oppure asimmetrico, interessando prima una porzione

flowers appear only on the portion of the inflorescence that is at least one year old, where they contrast better with the spiny background.

Beneath the thick net of spines there is the soft and compact woolly matrix, about 2 cm thick, so dense that it is difficult to pass. There the flower buds develop, well protected, since they remain covered for a long period. Beneath the wool there is the inflorescence rachis. The part nearest the apical bud is slightly green, because of the sunlight reaching through the spines and the wool, that at this point are not as dense as along the inflorescence. The epidermis is thin, but 2-3 cm below the apex it becomes covered by a corky, conspicuous periderm, surrounding the areoles to form a semirigid involucre. This kind of suberification may be noticed also in species with a pseudocephalium, like *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado, 1998), and in *B. militaris* it is so consistent that it contributes to the mechanical support of the whole inflorescence.

Like the areoles of the stem, those of the tiponche have a rudimentary leaf, slightly longer (± 2 mm) and soon falling off. The character appears to be shared with *Cephalocereus columna-trajani* (Karw.) K.Schum. and *C. senilis* Pfeiffer (Arias S., pers. comm.).

Beneath the epidermis there is no chlorenchyma. The cortex is conspicuous, thick about 1/3 of the rachis diameter and made of spongy water-storage parenchyma, soft to the touch. The cambium is barely evident, and it delimits the pith that occupies the remaining third of the rachis diameter. Since the vascular bundles are quite fine, it looks as if their fibers have a limited role in mechanical support.

The tiponche grows 10-15 cm a year, until it is 5-7 years old. At this point a strange and peculiar phenomenon occurs: it stops growing, degenerates, dies and falls from the plant to the ground.

Observations carried out in the wild on tiponches at their terminal stage, still on the plant or recently fallen to the ground (see Fig. 21), have shown that the most

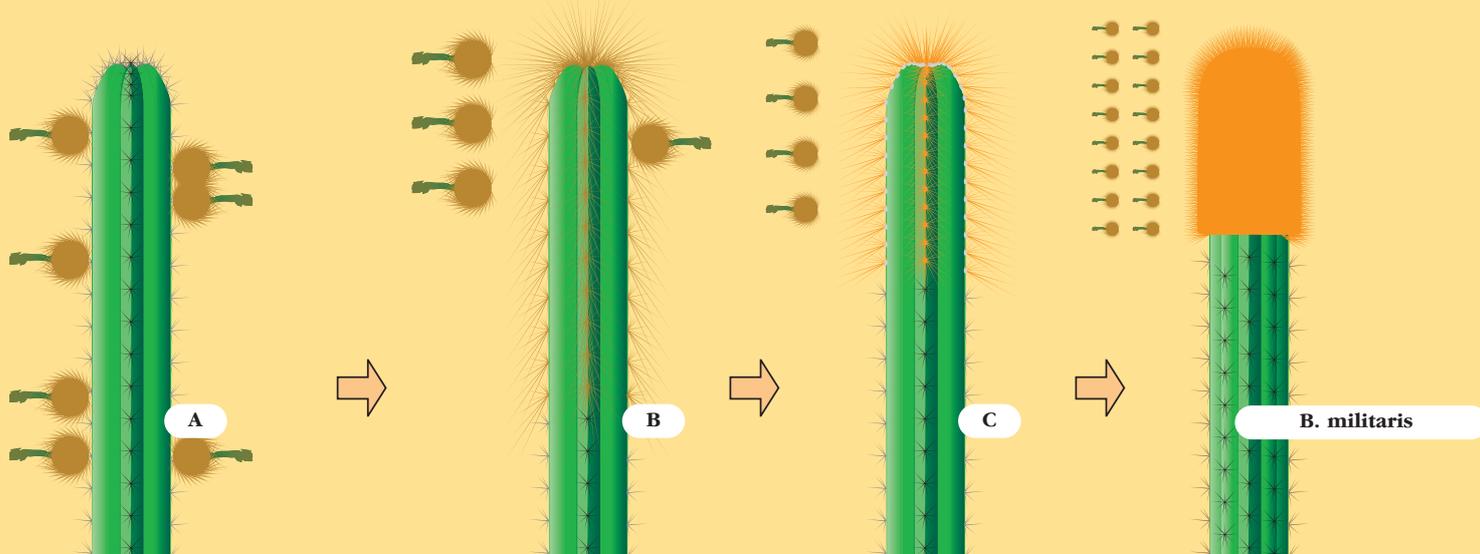
Fig. 12-bis. La brillantezza dei tiponche risalta in questa foto di A. Anaya, ripresa in controluce ~ The tiponches shine out in this picture by A. Anaya, taken with the light behind them.

sinistra), sia *B. militaris* (a destra). Qui, la formazione dell'infiorescenza è avvenuta grazie alla coevoluzione con un insetto lepidottero, mediante il passaggio attraverso uno pseudo-tiponche (B) (similmente a quanto mostrato oggi dalla specie *Pachycereus schottii* di Sonora), per arrivare, a seguito della sempre maggior concentrazione di areole fertili all'apice del fusto (C), al tiponche vero e proprio.

Le due linee evolutive portano a risultati opposti nel numero e nella dimensione dei frutti e nella concentrazione dei fiori lungo il fusto.

from an ancestor with spiny fruits (A). In *B. militaris*, the formation of the inflorescence occurred thanks to the co-evolution with a lepidopteran insect, through the stage of a pseudo-tiponche (B) (similarly to what can be seen today in the species *Pachycereus schottii* of Sonora), till it reached, due to the greater and greater concentration of fertile areoles at the apex of the stem (C), the stage of a true tiponche.

The two evolutionary lines lead to opposite results in the number and size of fruits and in the concentration of flowers along the stem.



Da sinistra a destra, particolari della struttura del tiponche / Left to right, details of the structure of the tiponche

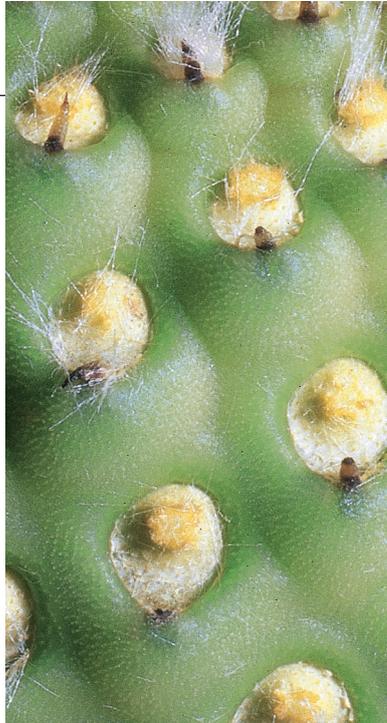


Fig. 15.

Close up che mostra la presenza di foglie rudimentali e l'epidermide verde, in grado di svolgere la fotosintesi ~ Close up showing rudimentary leaves and green epidermis, which are able to photosynthesize

Fig. 16.

A pochi centimetri dall'apice il rachide si riveste di uno spesso periderma che limita lo svolgimento della fotosintesi ~ A few centimeters from the apex the rachis is covered by a thick periderm, limiting photosynthetic activity

laterale del fusto.

Struttura del tiponche

Sezionando il tiponche si riconoscono vari strati concentrici, dall'esterno verso l'interno. Esternamente è presente una massa di spine setolose di colore giallo oro, lucenti e pungenti, la cui impenetrabilità è garantita dal loro intrecciarsi. La loro disposizione, oltre che il colore chiarissimo e la lucentezza vitrea, causa un interessante fenomeno di riflessione della luce: quando il sole colpisce le infiorescenze esse appaiono luminose, come se fossero dotate di luce propria. Forse a causa di reazioni ossidative fotochimicamente indotte a carico di composti chimici presenti nelle spine, il loro colore non si mantiene uguale col passare del tempo ma va incontro a un processo di imbrunimento progressivo. Anno dopo anno il colore dorato muta in toni arancione, rosso bruciato, castano scuro e infine nero. Questo fenomeno causa la formazione di bande via via più scure, alte circa 15-20 centimetri, ognuna delle quali rappresenta un anno di crescita. La loro conta permette di risalire all'età dell'infiorescenza.

L'imbrunimento delle spine non è un fenomeno esclusivo di questa specie, ma in questo caso è assai rapido. Sebbene sia difficile dare un'interpretazione funzionale a tale fenomeno, si osserva che i fiori, anch'essi di colore giallo chiaro, sono recati solo dalla porzione di oltre un anno d'età dell'infiorescenza, sulla cui matrice spinosa scura appaiono con maggior contrasto*.

* *B. militaris* è una di quelle specie che presenta la caratteristica di imbrunire la superficie esposta all'aria di una ferita inferta al tessuto vivente. Questo fenomeno è stato riferito all'idrolisi di un glucoside, la lemairina, che avviene in presenza di un enzima o un acido forte come il malato. Dalla reazione si forma uno zucchero (D-glucosio) e un aglicone (3, 4 - diidrossi - b - feniletanolo) che imbrunisce rapidamente se esposto all'aria (Gibson, 1986). Se fosse dimostrabile che l'aglicone impregna le setole durante la loro formazione, l'imbrunimento delle spine sarebbe riconducibile allo stesso fenomeno di imbrunimento del fusto, che avverrebbe in tempi più lunghi data la bassa permeabilità delle spine all'ossigeno.

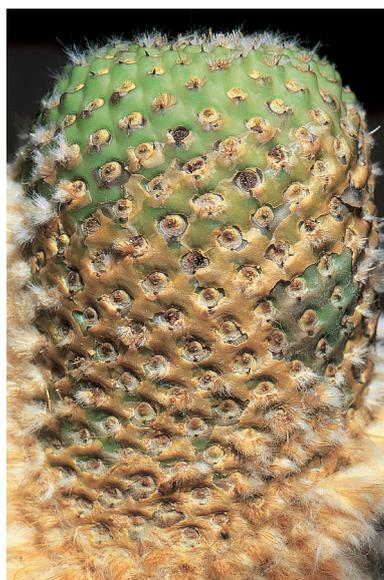


Fig. 17.

L'impacchettamento dei tricomi contrasta la penetrazione di luce lateralmente al tiponche ~ The packed trichomes prevent light from penetrating laterally the tiponche

frequent cause for degeneration is soft rot; cases of branches broken off probably by the wind are not rare. The collection and careful observation of numerous inflorescences found at the base of the plants, carried out especially on recently fallen material, still in decomposition, has not shown the presence of any seeds.

Blooming and flowering

Flowering occurs in March and April, with the new vegetative season. The flowers appear, solitary and casually distributed, on the portion of inflorescence formed in the years preceding the new vegetative phase (therefore in the older part, where the rachis is already well suberized).

In most cases the flower tube crosses through the whole width of the external bristles, extending outwards for a few centimeters; just enough to complete anthesis, which is nocturnal and lasts until the first hours of the morning.

Flowers are not produced all at the same time, but gradually, so that every day there is a certain number of open flowers, for a period of perhaps one or two months.

Apart from nocturnal anthesis, the flowers have a shape that specializes them for attracting moths: they are rather small, produce a limited amount of pollen and the fruit has few seeds (10-20).

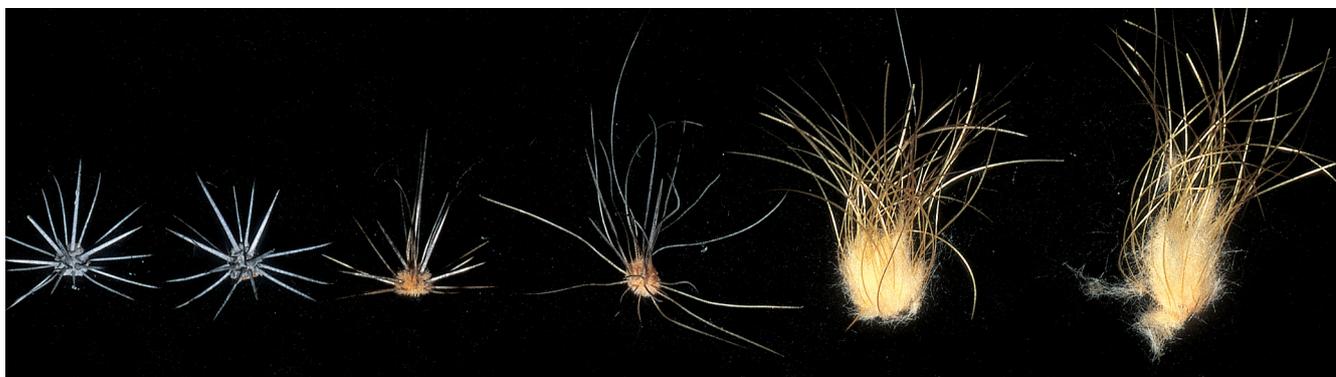
Pollination, fruit-setting and seed dispersal

It is inferred that pollination is indeed carried out (preferentially) by moths, as explained in the paragraph on symbioses.

The small fruits ripen in less than a month, and their scalar maturation allows seed dispersal over a large interval of time, during the first period of the rainy season that begins in April.

The fruit is a berry 2 cm wide and 3 cm long. The

Fig. 18. Variazioni morfologiche delle areole nel passaggio dalla forma sterile a quella fertile ~ Morphologic variations of the areoles in passing from the sterile to the fertile form





Al di sotto dell'intrico consistente di spine è presente la matrice soffice e compatta della lanugine, spessa circa 2 cm, che è talmente densa da non lasciarsi attraversare facilmente. In essa si sviluppano, ben protetti, i boccioli dei fiori che ne rimangono ricoperti per un lungo periodo.

Al di sotto della lanugine si incontra il rachide dell'infiorescenza. Il tratto più prossimo alla gemma apicale presenta una leggera colorazione verde, dovuta alla penetrazione della luce solare attraverso le spine e la lanugine, che in questo punto non sono così dense come lungo l'infiorescenza. L'epidermide è sottile, ma a 2-3 cm di distanza dall'apice di crescita si ricopre di un periderma suberoso, cospicuo, che ingloba tutte le areole fino a costituire un involucro semirigido. Questo tipo di suberificazione si nota anche in specie dotate di pseudocefalio come *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado, 1998), e in *B. militaris* è tale da contribuire al sostegno meccanico di tutta l'infiorescenza.

Come le areole del fusto, anche quelle del tiponche sono dotate di una foglia rudimentale, leggermente più lunga (± 2 mm) e presto caduca. Il carattere sembra essere condiviso con *Cephalocereus columna-trajani* (Karw.) K.Schum. e *C. senilis* Pfeiffer (Arias S., com. pers.).

Al di sotto dell'epidermide non c'è clorenchima. La corteccia, cospicua, ha spessore pari a un terzo del diametro del rachide ed è costituita da parenchima acquifero spugnoso, cedevole al tatto. Il cambio è appena percettibile, e delimita il midollo che interessa il terzo rimanente del diametro del rachide. Data l'esilità dei fasci vascolari, si ha l'impressione che la loro dotazione in fibre con funzionalità meccaniche sia alquanto limitata.

Il tiponche si sviluppa per 10-15 cm all'anno, fino a un'età di 5-7 anni. A questo punto avviene un fenomeno curioso e del tutto originale, ossia smette di crescere, degenera, muore e si distacca dalla pianta per cadere a terra.

Le osservazioni condotte in natura su tiponche in stato terminale, ancora sulla pianta o caduti a terra da poco tempo (cfr. Fig. 21), hanno mostrato che la causa più frequente di tale degenerazione è un marciume molle; non sono rari i casi di abbattimento di rami dovuti alla probabile azione del vento.

La raccolta e l'osservazione attenta di numerose infiorescenze reperite alla base delle piante, ed eseguita soprattutto su materiali ancora in stato di decomposizio-



pulp is mainly made up of the net of long, succulent seminal funicles. The pericarp is coriaceous and not showy, with scaly leaves on its surface, bearing wool and many bristly spines at their axils. The remains of the dry flower adhere to the fruit and extend outwards from the inflorescence's bristles.

The system of seed dispersal still needs to be studied. Possible candidates are birds, that could extract the fruit from the inflorescence by pulling on the dry flower remains emerging from the bristles; however, these are quite prickly and apparently give no place to hold on to.

Another possible candidate is some kind of ant: in nature I have observed a species of these insects with the habit of building narrow mud tunnels along the stems of *Backebergia*, up to the inflorescence.

Since the tiponche is deciduous, it seems obvious that seed self-dispersal by gravity may occur. However, the observation of the total absence of seeds in some inflorescences and the almost complete absence of young plants near the adult ones leads me to reject this hypothesis.

Symbioses

The tiponche attracts a tiny fauna that lives amidst its bristles, well protected from the dangers of climate and possible predators. The fauna is made up of a certain number of arthropods, among which ants, mites and pseudoscorpions. With the exclusion of ants, that are perhaps commensal on *Backebergia*, these organisms do not live in symbiosis with the plant.

The ripening fruits and the tiponche rachis, instead, host a particular insect that I have studied in detail. After dissecting an inflorescence of *B. militaris*, I noticed the presence of a tunnel going through the rachis, starting from an areole with the remains of an old fruit, emptied and dried up before ripening. The walls of the tunnel were covered with suberized cicatrization tissue, continuing with the periderm surrounding the rachis. Right near the fruit residue, protected by the bristly spines, I found a cocoon with the recent remains of a chrysalis. The remains were very light, translucent and amber-red, while the cocoon was made of a delicate, silky web. By carefully removing all

A sinistra / Left:

Fig. 19. La sezione dell'apice del tiponche mostra quanto sia poco evidente la presenza di cambio fibrovascolare, a causa del limitato ispessimento secondario ~ Dissecting the tiponche apex shows that the fibro-vascular cambium is poor, due to scarce secondary thickening

Sopra / Above:

Fig. 20. Humberto Fernandez showing a tiponche with completely decayed rachis, collected from a plant and stuck on the tip of his machete ~

ne (di caduta recente) non ha rilevato la presenza di semi.

La fioritura e il fiore

In marzo e aprile, con la nuova stagione vegetativa si ha la fioritura. I fiori appaiono, solitari e distribuiti in maniera casuale sulla porzione di infiorescenza sviluppata negli anni precedenti a quello della nuova fase vegetativa (quindi nella parte più vecchia, il cui rachide è già ben suberificato).

Nella generalità dei casi il tubo fiorale attraversa le setole esterne per tutto il loro spessore, estendendosi all'esterno per pochi centimetri; quanto basta a completare l'antesi, che è notturna e si protrae nelle prime ore del mattino.

La produzione dei fiori non è contemporanea ma avviene con una gradualità tale da assicurare un certo numero di fiori aperti ogni giorno, per una durata che si ipotizza di uno o due mesi circa.

A parte l'antesi notturna, i fiori presentano una conformazione che li rende specializzati nell'attrazione delle falene: hanno dimensioni modeste, producono quantità limitate di polline e il frutto possiede pochi semi (10-20).

Impollinazione, fruttificazione e dispersione dei semi

Si ipotizza che effettivamente l'impollinazione avvenga preferenzialmente ad opera di farfalle notturne (falene), come illustrato nel paragrafo dedicato alle simbiosi.

La maturazione dei piccoli frutti avviene in meno di un mese, e la loro scalarità di maturazione consente la dispersione dei semi durante un buon arco di tempo che interessa le prime fasi della stagione piovosa, che ha il suo inizio in aprile.

Il frutto è una bacca larga 2 cm e lunga 3. La polpa è sostanzialmente costituita dal groviglio dei funicoli seminali, lunghi, succulenti. Il pericarpo è coriaceo e non appariscente, e sulla sua superficie presenta foglie scagliose, alla cui ascella sono recate lanugine e spine setolose abbondanti. Il residuo del fiore secco rimane aderente al frutto e sporge al di fuori delle setole dell'infiorescenza.

Il sistema di dispersione dei semi è ancora da studiare. Tra i possibili candidati che l'attuerebbero vi sono gli uccelli, che potrebbero estrarre il frutto strappandolo dall'infiorescenza con i residui floreali secchi sporgenti dalle setole; tuttavia queste sono assai pungenti e non sembrano offrire alcun appiglio.

Un altro candidato possibile è qualche tipo di formica: in natura ho potuto osservare una specie di questi insetti, abituata a costruire strette gallerie di fango lungo i fusti di *Backebergia* fino a raggiungerne l'infiorescenza.

Data la caducità del taponche, pare ovvio che la pianta possa operare l'autodispersione dei semi per gravità. L'osservazione della totale assenza di semi in alcune infiorescenze e la virtuale assenza di giovani piante in prossimità degli adulti mi fa scartare questa ipotesi.

Simbiosi

Il taponche attrae una fauna minima, che vive ben protetta tra le sue setole contro le insidie del clima e di possibili predatori. Si tratta di un certo numero di artropodi, tra cui formiche, acari e pseudoscorpioni. Ad esclusione delle formiche, che sono forse commensali su *Backebergia*, questi organismi non contraggono alcuna simbiosi con essa. Invece, i frutti in maturazione e il rachide del taponche ospitano un insetto particolare su cui ho compiuto osservazioni dettagliate.

the bristles from the taponche I found some ripening fruits. Some of them hosted a single larva of a lepidopteran, intent on feeding on immature seeds and their fleshy funicles. All the old taponches found at the base of adult plants showed unmistakable signs of the tunnels made by the larva of this moth, so that its presence in *B. militaris* cannot be considered an accident. I believe that this hypothesis is further sustained by the fact that already Lemaire had found this insect, as results from his 1847 description of plants coming from Jalisco: "... *et in nonnullis ovariis plane dissecatis larvas cujusdam insecti observavi*".

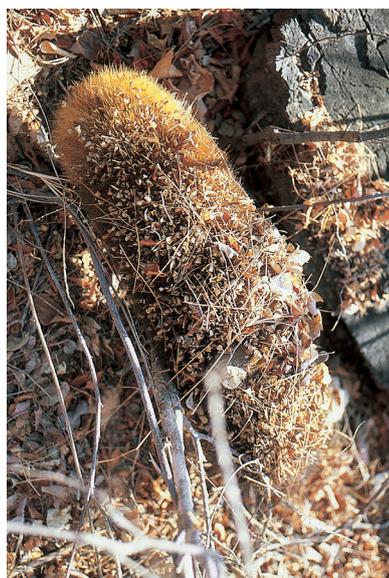
My observations lead me to suppose that the larvae of this predator are born from an egg laid in the flowers when the adult visits them for feeding on nectar. After the egg hatches, the insect spends its immature stage living on a maturing fruit. This phase probably lasts a year, during which the larva must migrate into the rachis of the inflorescence it is feeding on, digging a tunnel in which it remains all summer, autumn and winter. This migration is necessary because of the small size of the fruit. During the new flowering season, the adult emerges from the tunnel and visits the flower to feed on nectar and deposit eggs within the calyx, at the same time pollinating the flower and completing its life cycle.

DISCUSSION

Production optimization in columnar cacti

In columnar cacti, the vertical exposure of epidermis and chlorenchyma cells, and the wool shading the vegetative apex, allow protection from excessive heat. In this way, there is minimum heat accumulation when the sun is at the zenith during the warmest period of the year, while sunlight is used at its best for photosynthesis when it is at the horizon (early in the morning and late in the afternoon). This adaptation on one hand reduces the risk of heat damage, but on the other causes an under-optimal photosynthetic yield (Gibson & Nobel, 1986). In the specific case of *B. militaris*, the production of a large, non photosynthetic taponche causes a strong and sudden shift of productivity towards net carbon loss. The need to optimize the absorption of photosynthetically active radiation (PAR)* must be evaluated on the basis of the particular ecological conditions in which the plants of this species grow, within their distribution area. To this regard, it may be useful to consider the adaptation of another columnar cactus species living at similar latitude: *Cephalocereus columna-trajani*. This species forms a pseudo-cephalium, usually towards north-east, and the apex also bends in the same direction. When photosynthetic yield decreases because of the pseudo-cephalium, there is a compensation due to the inclination of the upper part of the stem to north-west, causing an increase in PAR absorption. This inclination allows a lower absorption of radiation during the summer solstice (reducing heat accumulation) and a greater absorption during the September equinox, the period when growth is most pronounced. The inclina-

*Of the whole range of electromagnetic radiation that make up the solar spectrum, only a portion is absorbed by photosynthetic pigments; this range, defined as Photosynthetically Active Radiation (PAR), is normally comprised between the wavelengths of 400 and 700 nanometers.



In seguito a dissezione di un'infiorescenza di *B. militaris* ho rilevato la presenza di una galleria che ne attraversava il rachide, dipartendo da un'areola recante i resti di un vecchio frutto svuotato e seccato prima di giungere a maturazione. Le pareti della galleria erano rivestite di un tessuto cicatriziale suberoso che contraeva continuità con il periderma che rivestiva il rachide. Nell'immediata prossimità del residuo di frutto, protetto dalle spine setolose, ho poi rinvenuto un bozzolo con i residui recenti di una crisalide. I residui erano leggerissimi, traslucidi e di colore rosso-ambrato, mentre il bozzolo era composto da una tenue ragnatela setacea. Con la rimozione scrupolosa di tutta la copertura di setole del tiponche ho potuto localizzare alcuni frutti in maturazione. Alcuni ospitavano una singola larva di lepidottero, intenta a nutrirsi dei semi immaturi e dei loro funicoli carnosì.

Tutti i vecchi tiponche reperiti alla base di piante adulte mostravano la presenza inequivocabile delle gallerie provocate da queste larve, per cui la loro presenza in *B. militaris* non si può considerare casuale. Tale ipotesi mi appare tanto più fondata, per il fatto che già Lemaire si era imbattuto in questo insetto, come risulterebbe dalla sua descrizione compiuta nel 1847 osservando campioni di piante provenienti da Jalisco: "... *et in nonnullis ovaris plane dissecatis larvas cujusdam insecti observavi*". Dalle osservazioni compiute ipotizzo che le larve di questo predatore nascano da un uovo deposto nei fiori quando l'adulto li visita per suggerirvi il nettare. Alla schiusa dell'uovo seguirebbe la fase preimmaginale dell'insetto, che vive a spese di un frutto in corso di maturazione. Tale fase dura probabilmente un anno, durante il quale la larva è obbligata a migrare nel rachide dell'infiorescenza, di cui si nutre scavando una galleria in cui permane per tutto il periodo estivo, autunnale e invernale. Tale migrazione sarebbe obbligata a causa delle esigue dimensioni del frutto.

Durante la nuova stagione di fioritura dalla galleria emerge l'adulto, che visita i fiori per nutrirsi del nettare e deporre le uova all'interno del calice, impollinandoli e completando il suo ciclo vitale.

DISCUSSIONE

Ottimizzazione della produttività nei cactus colonnari

tion of the stem and the exposure to the north of the pseudo-cephalium have important effects also on the reproduction of the species: flowering occurs during the dry season, so the flower blossoms need more protection from excessive transpiration and from the sun-rays during the day (anthesis is nocturnal). To conclude, in this species with huge stems easily blown down by the wind, deprived of secondary branches, the inclination of the stem is the only way to increase reproductive performance, without compromising the normal development of the plant (Zavala-Hurtado, 1998).

B. militaris occurs over a wide area, sub-horizontally elongated between the latitudes 19° 11' north (Jilotlán de los Dolores) and 18° 19' north (Ciudad Altamirano), and thus including also the area of *C. columna-trajani*, extending briefly to the north. In both cases light conditions are practically identical as for the incidence of sunrays, while with regard to temperature the habitat of *B. militaris* has higher mean temperatures in all seasons. With respect to *C. columna-trajani*, *B. militaris* could have greater problems of heat accumulation in the vegetative organs exposed to the sunrays. This factor may be critical for the life of a plant, especially if air temperature is above 46 °C, as in the Balsas depression. From this point of view, the morphology of the tiponche appears to be a better adaptation against overheating than that of the pseudo-cephalium. This is even more so if you consider that the tiponche allows the protection of probably the most important part of the plant, that is the reproductive organs.

In many columnar cacti, layers of at least 10 mm of wool around the apex allow the decrease in temperature of living tissues down to 10 °C below air temperature during the summer (Gibson & Nobel 1986, Nobel 2002). In this case, both the thickness (> 50 mm), and the density (100%) of the bristles and hairs of *Backebergia*, allow a more effective insulation than that occurring in most of the species of columnar cacti with woolly crowns.

On the basis of this evaluation, one of the advantages coming from an inflorescence like that of *B. militaris* with respect to the pseudo-cephalium of *C. columna-trajani*, appears to be the achievement of a better

Da sinistra a destra/From left to right:

Fig. 21. I tiponche di buone dimensioni sono colpiti da un marciume molle che ne determina l'arresto vegetativo e la degenerazione precoce ~ The good-sized tiponches are affected by soft rot that stops their growth and causes early decay.

Figs. 22 & 23. Dopo che il rachide si è totalmente decomposto, i tiponche rimangono a terra per anni, conservandosi integri grazie al cilindro di periderma suberoso che cementa le areole tra loro ~ After the rachis decays completely, tiponches lie on the ground for years, remaining whole due to the cylinder of suberous periderm that cements the areoles together.



Sopra / Above: Nei cactus colonnari, l'esposizione verticale dell'epidermide e delle cellule del clorenchima, e l'apice vegetativo schermato da lanugine, consentono il minor accumulo possibile di calore in relazione all'esposizione ai raggi incidenti del sole allo zenit durante il periodo più caldo dell'anno, permettendo il miglior sfruttamento possibile della luce del sole prossimo all'orizzonte (mattino e sera) per svolgere la fotosintesi. Questo adattamento da una parte diminuisce il rischio di danni da surriscaldamento, ma dall'altra causa una resa sub-ottimale nello svolgimento della fotosintesi (Gibson & Nobel, 1986). Nel caso specifico di *B. militaris*, la produzione del grosso tiponche incapace di fotosintesi causa un improvviso quanto sostenuto sbilanciamento della produttività della pianta verso una perdita netta. Le sue necessità di ottimizzare la resa nell'assorbimento di radiazioni fotosinteticamente attive (PAR)² devono essere valutate sulla base delle particolari condizioni ecologiche cui sono sottoposte le piante della specie nel loro areale. A tal proposito è utile considerare l'adattamento cui è giunta un'altra specie di cactus colonnare che vive a simili latitudini: *Cephalocereus columna-trajani*. Questa specie è dotata di uno pseudocefalio che si sviluppa preferenzialmente verso nord-est e presenta una tipica inclinazione del suo apice nella stessa direzione. A fronte della diminuzione nella resa della fotosintesi, causata dalla presenza dello pseudocefalio, si ha una compensazione data dall'inclinazione della parte alta del fusto a nord-ovest, in cui si ha un incremento di assorbimento della PAR. Tale inclinazione permette un minor assorbimento di radiazioni durante il solstizio estivo (minimizzando l'accumulo di calore), e un maggior assorbimento durante l'equinozio di settembre, il periodo in cui la crescita è più attiva. L'inclinazione del fusto e l'esposizione a nord dello pseudocefalio determinano effetti importanti anche sulla riproduzione della specie; infatti la fioritura avviene durante la stagione secca e quindi i boccioli dei fiori richiedono una maggiore protezione dalla traspirazione eccessiva e dai raggi solari durante il giorno (l'antesi è notturna). In

Fig. 24. Il fiore sporge appena oltre la cortina delle setole pungenti ~ The flower barely emerges from the spiny bristles.

Al centro / Center: **Fig. 25.** Il tiponche intatto prima della sua dissezione: si notino i residui fiorali ancora sporgenti dalle setole ~ Intact tiponche before dissection: note the flower residues still emerging from the bristles.

A destra/Right: **Fig. 26.** Eliminando le setole risulta evidente come la pianta produca i suoi fiori solo nella porzione più vecchia del tiponche. I frutti erano totalmente nascosti ~ Eliminating the bristles makes it clear how the plant produces its flowers only from the older part of the tiponche. The fruits were totally hidden.



seed production, both for its adaptation to local ecological conditions and for the amount of fruits that can potentially ripen.

However, it is also true that the tiponche has a decidedly higher cost for the plant.

How much does a tiponche cost in terms of energy?

As already mentioned, the vertical stem of columnar cacti on one hand reduces the risk of overheating, on the other reduces the photosynthetic yield to sub-optimal levels.

Columnar cacti show morphological characters which have evolved in order to optimize the absorption of PAR; among these characters are the presence of ribs and their depth (having an effect on the ratio volume/photosynthetic surface), the ability to form branches and the spatial organization of these branches (Gibson, 1986; Nobel 1988).

In *B. militaris*, the main character influencing the developmental behaviour of the plant is the self-limitation of growth due to the fact that all vegetative apices turn into tiponches. The tiponche is an organ that weighs heavily on the productivity of the individual as a whole and that, in comparison with a pseudo-cephalium or a non-specialized branch, requires a greater investment of resources (direct costs in terms of water, nutrient and dry matter consumption, and indirect costs in terms of reduced productivity due to the absence of chlorenchyma). In the end, the result is a growth habit with life phases corresponding to distinct morphological stages, and a sympodial branching pattern, anomalous for the large modern cacti within the whole Cactaceae family.

LIFE CYCLE

The life cycle of *B. militaris* in the wild comprises an immature stage, a juvenile stage, a mature stage and a senescent stage.

The **immature stage** starts with germination, and in this phase the plant has a single stem with a shape similar to that of any other columnar cactus. The spines are denser and paler than those of the adult plants and no flowers are formed.

* Di tutta la gamma di radiazioni elettromagnetiche che compongono lo spettro solare, solo una porzione è assorbita dai pigmenti fotosintetici; tale gamma, definita radiazione fotosinteticamente attiva (Photosynthetically Active Radiation - PAR), è normalmente compresa i 400 e i 700 nanometri di lunghezza d'onda.

conclusione, in questa specie che (caratterizzata da fusti enormi e suscettibili all'abbattimento da parte del vento) non ha l'opportunità di produrre ramificazioni secondarie, l'inclinazione del fusto è l'unico espediente possibile che permette il miglioramento della performance riproduttiva, senza compromettere il normale sviluppo delle piante (Zavala-Hurtado, 1998).

B. militaris si localizza in un'area ampia, allungata sub-orizzontalmente tra le latitudini 19° 11' nord (Jilotlán de los Dolores) e 18° 19' nord (Ciudad Altamirano), che quindi comprende anche quelle di *C. columna-trajani*, estendendosi brevemente verso nord. Le condizioni di luminosità nei due casi sono pressoché identiche per ciò che concerne l'incidenza dei raggi solari, mentre riguardo alla temperatura l'habitat di *B. militaris* si distingue per medie molto più elevate in tutte le stagioni. Rispetto a *C. columna-trajani*, *B. militaris* potrebbe essere maggiormente soggetta al problema dell'accumulo di calore negli organi vegetativi sottoposti ai raggi incidenti del sole. Questo fattore può essere critico per la vita di una pianta, soprattutto se il calore dell'aria supera i 46 °C, come avviene nella depressione del Balsas. Da questo punto di vista, la morfologia del taponche appare un adattamento migliore rispetto allo pseudocefalio, nei confronti del pericolo di surriscaldamento. Questo è tanto più vero se si considera che il taponche consente la protezione della porzione verosimilmente più importante della pianta, ossia i suoi organi riproduttivi.

In molti cactus colonnari la presenza di lanugine in strati di almeno 10 mm a protezione dell'apice consente l'abbassamento della temperatura dei tessuti viventi di 10 °C rispetto alla temperatura dell'aria nel periodo estivo (Gibson & Nobel 1986, Nobel 2002). In questo caso, sia lo spessore (>50 mm), sia la densità (100%) delle setole e della pubescenza di *Backebergia*, permettono un isolamento ben più efficace di quanto avvenga nella maggioranza delle specie di cactus colonnari dotate di lanugine apicali. (Si veda la Tabella 2)

Sulla base di questa valutazione, uno dei vantaggi derivanti dall'azione di un'infiorescenza concepita come in *B. militaris* rispetto allo pseudocefalio di *C. columna-trajani* sembra essere il raggiungimento di migliori prestazioni nella produzione di semi, sia dal punto di vista adattativo alle condizioni ecologiche locali, sia in termini di quantità di frutti che potenzialmente possono giungere a maturazione. Tuttavia, è altresì vero che il taponche rappresenta un costo nettamente superiore per la pianta.

Quanto costa un taponche in termini energetici?

Come già osservato, il fusto verticale dei cactus colonnari diminuisce da una parte il rischio di danni da surriscaldamento, ma dall'altra causa una resa sub-ottimale nello svolgimento della fotosintesi. I cactus colonnari presentano alcune caratteristiche morfologiche che si sono evolute proprio in funzione di ottimizzare l'assorbimento della PAR: alcune di queste caratteristiche sono la dotazione di un certo numero di costole e la loro profondità (che incidono sul rapporto volume/superficie fotosintetica), la capacità di produrre ramificazioni e il modo in cui tali ramificazioni si organizzano nello spazio (Gibson, 1986; Nobel 1988).

In *B. militaris*, il fattore decisivo che influenza il comportamento della pianta nel suo sviluppo è l'auto-limitazione nella crescita imposta dalla terminazione di tutti gli



Fig. 27
Ontogenesi florale e
del frutto ~
Ontogenesis of
flower and fruit.

TAXA

A destra / Right: apici vegetativi che si convertono in tiponche, un organo che grava pesantemente sulla produttività dell'intero individuo e che, rispetto ad uno pseudocefalo o a un ramo non specializzato, richiede un investimento più elevato di risorse (costi diretti in termini di consumo di acqua, nutrienti e sostanza secca, e indiretti in termini di mancata produttività per l'assenza di clorenchima). Alla fine, ne risulta un comportamento di crescita che si caratterizza per fasi vitali a cui corrispondono stati morfologici distinti, e un modello di ramificazione di tipo simpodiale, anomalo per i grandi cactus moderni nell'ambito dell'intera famiglia delle cactaceae.

Fig. 28. Galla di callo cicatriziale in una porzione di tiponche trovata al suolo ~ Gall of cicatrization callus in a portion of tiponche found on the ground

Fig. 29. Galleria che attraversa la zona corticale del tiponche dissezionato ~ Gallery going through the cortical zone of the dissected tiponche

Sotto / Below: *B. militaris*: un esemplare senescente ~ a senescing specimen

Figs. 30, 31. Ramificazioni ridotte a poche unità ~ Ramifications reduced to a few branches

Fig. 32. Base lignificata e ricoperta di periderma ~ Lignified base covered with periderm

Dal momento della germinazione si avvia la fase **immatura**, durante la quale la pianta è caratterizzata dal fusto singolo di forma del tutto simile a qualsiasi altro cactus colonnare. Le sue spine sono più fitte e chiare rispetto alle piante adulte e non possono essere prodotti fiori. La fase **giovane** inizia quando la pianta raggiunge l'età di 18-20 anni e l'altezza di 2,5-3 metri circa. La porzione apicale rallenta il tasso di crescita (le costrizioni del fusto sono meno distanziate) e al suo apice comincia rapidamente a svilupparsi un'infiorescenza, che può iniziare lateralmente ma che nel giro di pochi centimetri interessa tutta la circonferenza (Fig. 11). Questo processo incide immediatamente sulla produttività dell'individuo: la pianta continua a crescere immobilizzando grandi quantitativi di carboidrati nella lignina e cellulosa che compongono le spine e i tricomi della lanugine, ma la nuova porzione di fusto (il rachide del tiponche) non può più svolgere la fotosintesi, per cui tale costo è tutto a carico della porzione verde del fusto immaturo. Il costo diventerà ancor più consistente con la produzione dei fiori, dei frutti e dei semi, per cui la pianta ha l'urgenza di produrre un certo numero di nuovi rami verdi, molto attivi nella fotosintesi. La pianta allora produce nuove ramificazioni, localizzate a circa mezz'altezza del fusto principale. Morfologicamente tali rami sono distinti da quelli della fase giovanile per recare spine più rade, e poca o nessuna lanugine. Di fatto sembrano più

CICLO VITALE

Il ciclo di *B. militaris* in natura contempla una fase immatura, una fase giovanile, una fase di maturità e una fase senescente.

Dal momento della germinazione si avvia la fase **immatura**, durante la quale la pianta è caratterizzata dal fusto singolo di forma del tutto simile a qualsiasi altro cactus colonnare. Le sue spine sono più fitte e chiare rispetto alle piante adulte e non possono essere prodotti fiori.

La fase **giovane** inizia quando la pianta raggiunge l'età di 18-20 anni e l'altezza di 2,5-3 metri circa. La porzione apicale rallenta il tasso di crescita (le costrizioni del fusto sono meno distanziate) e al suo apice comincia rapidamente a svilupparsi un'infiorescenza, che può iniziare lateralmente ma che nel giro di pochi centimetri interessa tutta la circonferenza (Fig. 11).

Questo processo incide immediatamente sulla produttività dell'individuo: la pianta continua a crescere immobilizzando grandi quantitativi di carboidrati nella lignina e cellulosa che compongono le spine e i tricomi della lanugine, ma la nuova porzione di fusto (il rachide del tiponche) non può più svolgere la fotosintesi, per cui tale costo è tutto a carico della porzione verde del fusto immaturo. Il costo diventerà ancor più consistente con la produzione dei fiori, dei frutti e dei semi, per cui la pianta ha l'urgenza di produrre un certo numero di nuovi rami verdi, molto attivi nella fotosintesi. La pianta allora produce nuove ramificazioni, localizzate a circa mezz'altezza del fusto principale. Morfologicamente tali rami sono distinti da quelli della fase giovanile per recare spine più rade, e poca o nessuna lanugine. Di fatto sembrano più



The **juvenile stage** begins when the plant is 18-20 years old, with a height of about 2.5-3 meters. The growth of the apical part slows down (stem constrictions are closer) and an inflorescence develops rapidly at the apex, starting perhaps laterally but in a few centimeters interesting the whole circumference (Fig. 11).

This process immediately affects the productivity of the individual: the plant keeps on growing, immobilizing large amounts of carbohydrates in the lignin and cellulose that form the spines and trichomes of the wool, but the new portion of the stem (the tiponche rachis) cannot photosynthesize, so the cost is all on the green part of the immature stem. The cost will become even higher with the production of flowers, fruits and seeds, so the plant has an urgent need to produce a certain number of new, green, photosynthetically very active branches. Therefore the plant produces new branches, at about mid-height of the main stem. From the mor-





efficienti nel condurre la fotosintesi. Nella stagione primaverile che segue l'anno in cui si è formata, l'infiorescenza produce i suoi primi fiori (lateral). Dopo la maturazione e la dispersione dei semi (estiva), si ha la crescita di un nuovo tratto di tiponche, simultaneamente ai rami secondari, che dura per tutto l'autunno e parte dell'inverno. Questo processo prosegue per alcuni anni (da cinque a sette) durante i quali continua la produzione di fiori lungo tutto il tiponche (anche nelle porzioni più vecchie), poi questo si avvicina a raggiungere le dimensioni massime che gli sono consentite, mentre i rami laterali cominciano a produrre il loro proprio tiponche. Di nuovo, la pianta deve produrre rami, che allora saranno di terzo ordine, per sostenere le nuove infiorescenze.

Dopo cinque-sette anni il primo tiponche arriva quindi alla conclusione del suo 'mandato'. Il suo peso non può più essere sostenuto dall'esile struttura del rachide, sprovvisto com'è di fibre di sostegno. Sottoposto alle raffiche di vento che attraversano la regione durante le turbolente estati e indebolito dalle frequenti infezioni batteriche che ne devastano le carni, si spezza e cade a terra. Di lì a pochi anni, l'indebolimento dovuto all'esaurimento fisiologico e la diffusione di malattie batteriche ereditate dal tiponche portano anche il ramo che lo sosteneva a degenerare e a spezzarsi a livello di una strozzatura prossima al punto di ramificazione. Talvolta in questo processo sono coinvolti rami sani, che allora possono radicare e generare una nuova pianta. Mentre il primo tiponche degenera, quelli appena giunti a maturità cominciano a fiorire, innescando un ciclo che perdura per tutta la fase giovanile e matura della pianta. Da questo momento in poi, i costi della pianta in termini di produttività si moltiplicheranno ogni qualvolta saranno prodotti nuovi tiponche, secondo una progressione logaritmica che è funzione del numero di nuovi rami che la pianta deve produrre per sostenere ogni nuova infiorescenza.

A questo punto giova riferirsi ad un modello matematico attinente a quanto osservato in natura, sulla cui base poter fare delle considerazioni.



A sinistra / Left:

Fig. 33.
Gallerie in residui di vecchi tiponche ~ Galleries in the residues of old tiponches

A destra / Right:

Fig. 34.
Fase giovanile di una larva emergente dai resti del frutto di cui si è nutrita ~ Juvenile phase of a larva emerging from the remains of the fruit on which it fed

phological point of view, these branches differ from the juvenile stage for having sparser spines, and little or no wool. They appear to be more efficient for photosynthesis. In the spring of the following year, the inflorescence produces its first (lateral) flowers. After seed maturation and dispersal, in the summer, a new portion of tiponche forms, simultaneously with secondary branches, and growth lasts for all autumn and part of the winter. This process continues for a few years (five to seven) during which flower production continues along all the tiponche (even in the older portions); eventually the tiponche reaches its maximum possible size, while the lateral branches begin producing their own tiponches. Again, the plant must form branches, of third order, to sustain the new inflorescences.

After five-seven years the first tiponche ends its 'term'. Its weight can no longer be supported by the slender rachis structure, lacking mechanical fibers. Weakened by frequent bacterial infections that destroy its flesh, it breaks and falls under the gusts of wind that blow across the region during the stormy summers. After a few years, also the branch that carried the tiponche breaks at a constriction near its branching point, being by now physiologically weakened and affected by bacterial diseases inherited from the tiponche. Sometimes healthy branches break off in the process, and in this case they may root and generate a new plant.

While the first tiponche degenerates, those that have just reached maturity begin to flower, starting a cycle that lasts for the whole juvenile and mature stages of the plant.

From this moment on, the costs for the plant in terms of productivity will multiply each time a new tiponche is formed, following a logarithmic progression that is a function of the number of new branches that the plant must produce to sustain each new inflorescence.

At this point it is useful to refer to a mathematical model of what occurs in nature, on the basis of which it will be possible to make some considerations.

TAXA



1



2



3



4

CEFALIO VS. PSEUDOCEFALIO VS. TIPONCHE

Piante con
cefalio/Plants with
cephalium:

- 1: *Melocactus matanzanus*
- 2: *Trixanthocereus blossfeldiorum*
- 3: *Espostoa guentheri*
- 4: *Espostoa ritteri*

Piante con
pseudocefalio/Plants
with
pseudocephalium:

- 5: *Cephalocereus columna-trajani*

Piante con cefalio
apparente / Plants
with an apparent
cephalium:

- 6: *Cephalocleistocactus* sp. (*ritteri*?)
- 7: *Discocactus borstii*

In molti cactus si assiste a un evidente dimorfismo tra areole sterili, che sono funzionali solo alla produzione di spine, setole e tricomi, e areole fertili, che possono anche produrre una gemma a fiore. In varie specie di piccoli cactus globulari le areole fertili si sostituiscono totalmente a quelle sterili dal momento in cui la pianta raggiunge la maturità riproduttiva. Esse si distinguono perché presentano spine più robuste e cospicue (*Coryphantha*) oppure spine trasformate in setole frammentate ad abbondante lanugine (*Discocactus*). In questi casi un'esemplare che raggiunge la maturità riproduttiva presenta tutte le areole della porzione apicale differenti da quelle della porzione basale, con alterazioni inconsistenti a carico della morfologia del fusto. In altri casi, la produzione di areole fertili è relativa solo ad una fase (periodo di fioritura) nella crescita della pianta, che poi torna a produrre areole sterili. In tal caso si ha un falso cefalio, formato da questi gruppi di areole fertili, che possono essere laterali (*Cephalocleistocactus*) o apicali (*Arrojadoa*, *Stephanocereus Neodawsonia*). In altri casi ancora, il dimorfismo non è relativo alle sole areole, ma si estende ad interessare anche una porzione del fusto, la cui morfologia si modifica sensibilmente. In tal senso si distinguono due diversi modelli: lo pseudocefalio e il cefalio.

Lo **pseudocefalio** si è evoluto indipendentemente in alcuni generi appartenenti alle tribù Pachycereae (*Cephalocereus*) e Cereae (*Micranthocereus*, *Coleocephalocereus*). Consiste nel gruppo di areole fertili, densamente pubescenti, che si sviluppano preferenzialmente lungo un lato del fusto di cactus colonnari. La corteccia del fusto in loro corrispondenza giunge a pieno sviluppo, e talvolta si determina la produzione di uno spesso periderma che ne irrigidisce l'epidermide e

CEPHALIUM VS. PSEUDOCEPHALIUM VS. TIPONCHE

In many cacti there is evident dimorphism between sterile areoles, producing only spines, bristles and trichomes, and fertile areoles, that can also produce a flower bud.

In many species of small globular cacti the fertile areoles completely substitute the sterile ones when the plant reaches reproductive maturity. They can be distinguished by their stronger and more conspicuous spines (*Coryphantha*) or for their spines transformed in bristles amidst abundant wool (*Discocactus*). In these cases, in a specimen reaching reproductive maturity all the areoles of the apical portion are different from those of the basal one, with little alterations in stem morphology. In other cases, the production of fertile areoles occurs only during a certain phase (flowering period) of plant growth, after which sterile areoles are produced again. In this instance there is a false cephalium, formed by these groups of fertile areoles, that may be lateral (*Cephalocleistocactus* sensu Ritter) or apical (*Arrojadoa*, *Stephanocereus*, *Neodawsonia*).

In other cases still, dimorphism does not refer only to the areoles, but it also interests a portion of the stem, giving rise to evident morphological changes. Two different models may be distinguished: pseudo-cephalium and cephalium.

The **pseudo-cephalium** has evolved independently in some genera belonging to the tribes Pachycereae (*Cephalocereus*) and Cereae (*Micranthocereus*, *Coleocephalocereus*). It is the group of fertile, densely pubescent areoles that develop preferentially along one side of the stem of columnar cacti. There the cortex is fully developed, and sometimes a thick periderm is produced, which stiffens the epidermis and therefore inhibits photosynthesis. When present, the periderm is produced after

Tabella 2.
Confronto tra la
morfologia adattativa
di *B. militaris* e *C.
columna-trajani*,
funzionale alla
protezione contro il
surriscaldamento e
alla fitness di
fioritura

Caratteri	Organo fiorifero	
	Tiponche (<i>Backebergia militaris</i>)	Pseudocefalio (<i>Cephalocereus columna-trajani</i>)
Abbassamento delle perdite da evaporazione grazie ad uno strato di aria ferma trattenuta dalle setole	su tutta la circonferenza	soprattutto in corrispondenza dello pseudocefalio (10 % della circonferenza del fusto)
Limitazione del surriscaldamento mediante la riflessione dei raggi incidenti ad opera di setole riflettenti	su tutta l'infiorescenza e in particolare al suo apice	limitata all'apice vegetativo della pianta
potenzialità nella produzione di fiori	su tutta la circonferenza del tiponche (100%)	limitatamente alla parte di circonferenza occupata dallo pseudocefalio (10%)
protezione degli organi riproduttivi nelle ore più calde del giorno	ottimale su tutta la circonferenza del tiponche	ottimale su tutto lo pseudocefalio
protezione dei frutti in maturazione	ottimale perché all'interno della massa di setole	limitata perché esposti alla predazione



la priva della capacità di svolgere la fotosintesi. Quando presente, il periderma è prodotto *dopo* che il fusto ha raggiunto il suo pieno sviluppo, e salda assieme tutte le areole fertili.

Il **cefalio** si è evoluto indipendentemente in alcuni generi appartenenti alle tribù Trichocereae (*Espostoa*, *Espostoopsis*, *Facheiroa*, *Trixanthocereus*) e Cereae (*Melocactus*). Consiste nel gruppo di areole fertili, densamente pubescenti, che si sviluppano lateralmente nelle specie colonnari e all'apice di quelle globulari. La sua maturazione è precoce (presso l'apice vegetativo) e in sua corrispondenza la corteccia termina presto di ispessirsi, così che il suo accrescimento non è congruo a quello della restante parte del fusto (Mauseth, 1999); nel caso delle specie colonnari il cefalio rimane infossato nel fusto, mentre nel caso di *Melocactus*, in cui è apicale, il suo diametro è solo una porzione di quello del fusto. Nel confronto con i due casi descritti, l'infiorescenza di *Backebergia* è morfologicamente simile al cefalio di *Melocactus*. Tuttavia le sue caratteristiche ontogenetiche l'avvicinano a uno pseudocefalio. Anche in questo caso, infatti, il fusto del rachide può raggiungere il massimo sviluppo in diametro, che è analogo a quello del fusto, prima che avvenga la produzione del periderma (si veda il paragrafo sulla descrizione della struttura del tiponche). Nonostante tale analogia, dal presente studio emergono fattori morfologico-funzionali assolutamente originali (il fenomeno della caducità 'programmata' dell'infiorescenza con i suoi annessi e connessi), al punto da farmi ritenere l'infiorescenza di *Backebergia* una struttura altamente sofisticata e NON omologa al cefalio e allo pseudocefalio. Talmente originale, anzi, da meritare una definizione distinta. A tal fine ho scelto il termine 'TIPONCHE' (pron. Tipónche), che deriva dal nome vernacolare con cui sono popolarmente indicate le piante di *B. militaris* nel loro areale.

the stem has fully developed, and fuses together all fertile areoles.

The **cephalium** has evolved independently in some genera belonging to the tribes Trichocereae (*Espostoa*, *Espostoopsis*, *Facheiroa*, *Trixanthocereus*) and Cereae (*Melocactus*). It is the group of fertile, densely pubescent areoles that develop laterally on columnar species and on the apex of globular ones. It matures precociously (near the vegetative apex) and there the cortex soon stops thickening, so that growth is not congruous with the rest of the stem (Mauseth, 1999). In the case of columnar species the cephalium remains sunken in the stem, while in the case of *Melocactus*, where it is apical, its diameter is only a portion of that of the stem.

In comparison with the two cases described, the inflorescence of *Backebergia* is morphologically similar to the cephalium of *Melocactus*. However, its ontogenetic characters bring it closer to a pseudocephalium. Indeed in this case too, the stem of the rachis can reach its maximum development in diameter, analogous to that of the stem, before the production of periderm (see the paragraph on tiponche structure).

This analogy notwithstanding, the present study brings evidence to absolutely original morphologic and functional factors (the phenomenon of 'programmed' detachment of the inflorescence, with all that this implies), that lead me to consider the inflorescence of *Backebergia* as a highly sophisticated structure, NOT homologous to cephalium nor to pseudocephalium. So original, indeed, as to deserve a distinct definition.

For this reason I have chosen the term 'TIPONCHE' (pron. Teepónche), coming from the vernacular name with which the plants of *B. militaris* are commonly called in their distribution area.

Character	Floriferous organ	
	Tiponche of <i>Backebergia militaris</i>	Pseudo-cephalium of <i>Cephalocereus columna-trajani</i>
Decrease in transpiration loss due to a layer of still air trapped by the bristles	On all the circumference of the tiponche	Mostly in correspondence of the pseudo-cephalium (10 % of the stem circumference)
Limitation of overheating due to reflection of incident sunlight by reflecting bristles	On all the inflorescence and particularly at its apex	Limited to the vegetative apex of the plant
Potential of flower production	On all the circumference of the tiponche (100%)	Limited to the part of the circumference occupied by the pseudo-cephalium (10%)
Protection of reproductive organs during the hottest hours of the day	Optimal on all the circumference of the tiponche	Optimal on all the pseudo-cephalium
Protection of ripening fruits	Optimal because within the mass of bristles	Limited because exposed to predation

Table 2. Comparison of the adaptive morphology in *B. militaris* and *C. columna-trajani*. Its function is to protect from overheating and achieve flowering fitness.

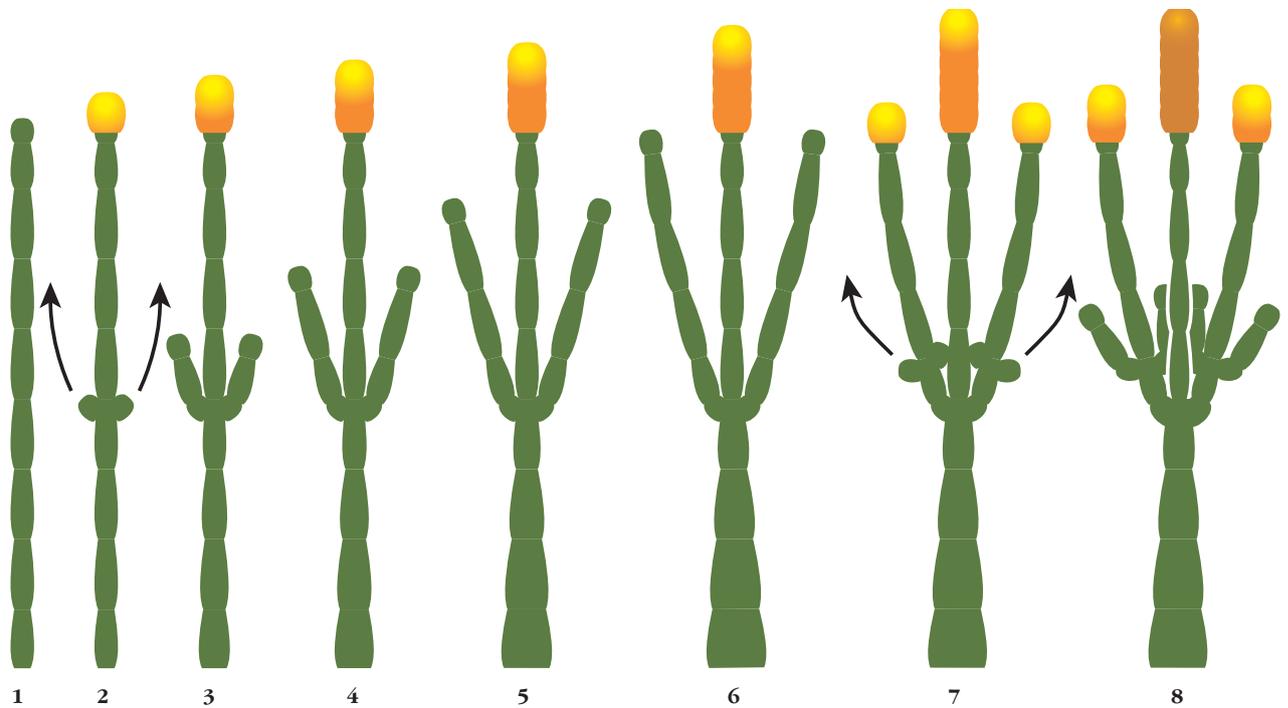


Fig. 35. Ciclo vitale di *B. militaris*:
 1: fase giovanile.
 Da 2 a 12: fase adulta.
 Quando è prodotto il tiponche la pianta è stimolata a produrre rami secondari per aumentare la produttività (2, 7, 12).
 Una volta degenerato, il tiponche cade a terra, seguito dal segmento di fusto che lo sosteneva (9, 10, 11), che può radicare e dar luogo a propagazioni vegetative. ~
 Life cycle of *B. militaris*:
 1: Juvenile phase.
 From 2 to 12: Adult phase.
 When the tiponche is formed the plant is induced to branch, in order to increase productivity (2, 7, 12).
 Once it degenerates, the tiponche falls to the ground, followed by the portion of the stem that supported it (9, 10, 11); the latter may root and give rise to vegetative propagation.

Ipotizzando che

- un ramo di secondo ordine impiega cinque anni esatti a produrre un nuovo tiponche
- un tiponche impiega cinque anni esatti a raggiungere la sua massima dimensione, dopo di che degenera
- il costo in termini di risorse necessario a mantenere un tiponche richiede la produzione di almeno due nuovi rami;

un esemplare di *B. militaris* svilupperà una chioma di rami il cui numero aumenta esponenzialmente:

età	numero rami	numero infiorescenze
20	3	1
25	6	2
30	12	4
35	24	8
40	48	16
45	96	32
50	192	64

Questa rappresentazione è abbastanza in linea con quanto osservato in natura, nel senso che gli esemplari più grandi non raggiungono il centinaio di rami, e che il numero di tiponche attivi è abbastanza prossimo a un terzo delle ramificazioni presenti. Ad un certo punto però subentrano altri fattori, che modificano questa tendenza.

Quando un esemplare di *B. militaris* raggiunge una certa stazza, la domanda di risorse determinata dalle nuove infiorescenze diventa talmente elevata da non poter più essere soddisfatta dalla produzione di nuovi rami, perché è raggiunto il limite fisiologico di produttività della pianta.

In teoria, a questo punto subentra una **fase di maturità**, in cui il rapporto tra il numero dei nuovi tiponche prodotti e di nuovi rami sterili tende a uno. Questa fase, presumibilmente di breve durata, segna l'innesco di una crisi fisiologica che limita fortemente la produzione di rami giovani.

Subentra allora una **fase senescente**: per un certo periodo è possibile che la pianta riesca a recuperare produttività dalla degenerazione di molte infiorescenze non più attive, riuscendo così a sostenere le ultime infiorescenze fino alla fine del loro ciclo. La situazione si aggrava ulteriormente per il fatto che le porzioni fotosintetica-

Let us suppose that:

- a second order branch produces a new tiponche in exactly five years
- a tiponche reaches its full size after exactly five years, after which it decays
- the cost in terms of resources necessary to sustain a tiponche requires the production of at least two new branches

Then, a specimen of *B. militaris* will form a set of branches whose number increases exponentially:

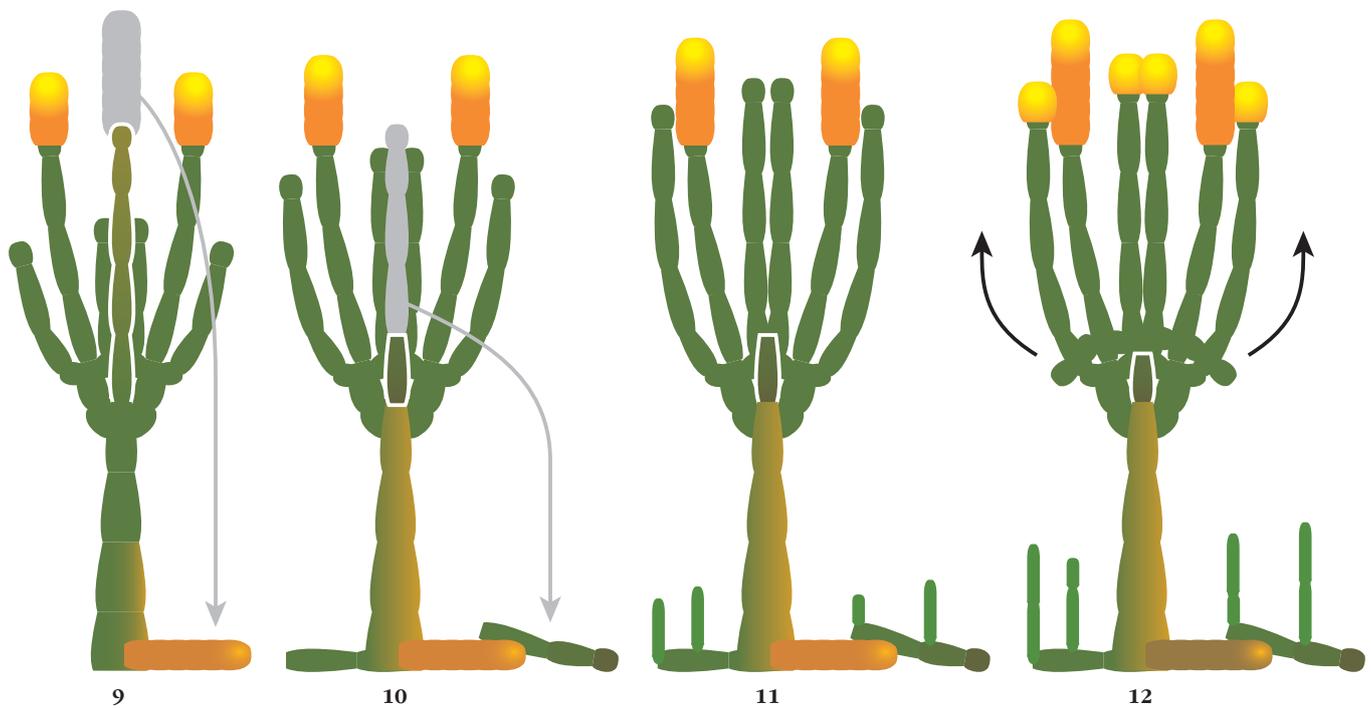
Age	N° of branches	N° of inflorescences
20	3	1
25	6	2
30	12	4
35	24	8
40	48	16
45	96	32
50	192	64

This model predicts rather closely what is observed in nature, in the sense that the larger specimens do not reach a hundred branches and that the number of active tiponches is close to a third of the branches present; at a certain point, though, other factors occur, modifying the trend.

When a specimen of *B. militaris* reaches a certain size, the demand for resources due to new inflorescences becomes so high that it can no longer be satisfied by the production of new branches, because the physiological limit of plant productivity has been reached.

In theory, at this point the **stage of maturity** begins, when the ratio between the number of new tiponches and new sterile branches tends to one. This stage, likely brief, marks the beginning of a physiological crisis that strongly limits the production of young branches.

This is the start of the **senescent stage**: for a certain period it is possible that the plant manages to recover productivity by losing many inactive inflorescences, and sustaining the last inflorescences till the end of their cycle. The situation becomes worse because the photosynthetic parts of the stem are by now old and covered with periderm, so they are also unproductive biomasse. One by one the last tiponches



mente attive del fusto sono ormai vecchie e ricoperte di periderma, costituendo a loro volta una carica di biomassa improduttiva. Ad uno ad uno gli ultimi tiponche si esauriscono, lasciando il vecchio esemplare con pochi rami sparuti, ritorti o ridotti al solo scheletro legnoso, fino a che si ha la morte definitiva della pianta.

La dinamica appena descritta ricalca in modo abbastanza verosimile quanto è stato desunto dalle osservazioni compiute in campo. Tuttavia sono necessari ulteriori studi per verificare il processo nei dettagli. Ciò che ritengo importante osservare è che alla fine, per dar luogo alla produzione del tiponche, la specie abbia dovuto modificare sostanzialmente il modello di ramificazione generalmente diffuso tra le cactaceae più evolute, che è quello monopodiale, per approssimarsi al tipo simpodiale. Rispetto agli altri rari esempi di simpodio presenti tra le cactaceae (vedi Figs. 38,39), il caso in esame è tuttavia ben distinto, in quanto la sua architettura è chiaramente funzionale a portare lo sviluppo di tutti i tiponche ad un'altezza analoga. Per tale ragione la ramificazione in *B. militaris* può dirsi pseudosimpodiale.

Un'infiorescenza decidua. Perché?

Il fatto che la produzione di una vera e propria infiorescenza decidua sia stata talmente importante da aver modificato sostanzialmente il modello di crescita, e l'intero ciclo vitale della specie, pone interessanti quesiti.

A che pro avere perfezionato una struttura altamente produttiva, se poi il ciclo vitale che questa determina limita fortemente la longevità degli individui?

E soprattutto, perché questo adattamento non ha altri riscontri nell'intera famiglia delle cactaceae, così caratterizzata da casi di convergenza evolutiva a tutti i livelli?

È vero che questo organo consente di ottimizzare la produzione di fiori, e quindi di semi, in condizioni ostili, ma è anche vero che *B. militaris* convive con numerose altre specie di cactus colonnari che non mostrano la necessità di simili adattamenti, e conducono con successo il loro ciclo vegetativo.

SIMBIOSI PARASSITARIE

Nello svolgere le osservazioni in campo e sui campioni di tiponche sezionati, inizialmente avevo sottovalutato ciò che si è poi rivelato un elemento assai importante ai fini di

reach their end, leaving the old plant with a few gaunt, bent branches, some only woody skeletons, until the plant finally dies.

The above mentioned dynamics follow rather precisely what has been observed in the field; however further studies are necessary to verify the details of the process.

I would like to point out that in the end, in order to produce the tiponche, this species has had to substantially change the branching model common among the more evolved cacti, that is the monopodial one, and go towards a sympodial one. However, the case under consideration is quite distinct from the other few examples of sympodial branching in the Cactaceae (see Figs. 38,39), since its architecture has clearly the function of bringing the development of all the tiponches to the same height. For this reason branching in *B. militaris* may be defined as pseudo-sympodial.

A deciduous inflorescence. Why?

Interesting questions arise from the fact that the production of a true deciduous inflorescence has been so important as to substantially modify the growth model and the life cycle of this plant.

Why has a highly productive structure been perfected, if the life cycle that this determines heavily limits its longevity of individuals?

And most of all, why is this the only case in the whole Cactaceae family, where convergent evolution occurs at all levels?

It is true that the tiponche allows optimal flower, and therefore seed, production in harsh conditions, but it is also true that *B. militaris* lives beside many other columnar cactus species that seem not to need such adaptation, and successfully complete their life cycle.

PARASITIC SYMBIOSES

Carrying out observations in the field and on sectioned tiponche samples, at first I undervalued a factor that has become quite important for this publication. In the wild, plants of *B. militaris* seem particularly susceptible to a bacterial infection that causes soft rot. The queer thing is that this infection occurs usually in well developed tiponches, close to their final size; I have

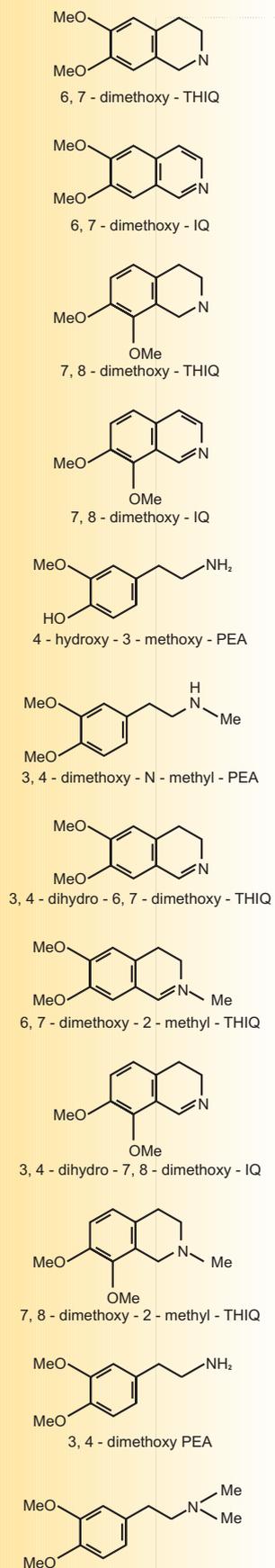


Fig. 36: Alcaloidi presenti ~ Available alkaloids in *B. militaris*

THIQ: tetraidroisochinolina
 IQ: isochinolina
 PEA: feniletilammina

questa pubblicazione. In natura, le piante di *B. militaris* sembrano particolarmente pronte a un'infezione batterica che causa un marciume molle. La cosa curiosa è che tale infezione si localizza solitamente proprio nei tiponche ben sviluppati e prossimi al loro massimo sviluppo, e ho potuto verificare che solo in un secondo tempo, dopo che il tiponche stesso è caduto a terra, si diffonde anche lungo il ramo che lo supportava e che degenera (si veda Fig. 21).

Ritengo che il problema sia associato alla presenza delle larve che solitamente sembrano infestare i tiponche, analogamente a quanto avviene in *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose (Saguaro), un'altra specie inclusa nelle Pachycereinae che è soggetta ad un problema simile. In quest'ultimo caso si tratta di un batterio, *Erwinia carnegiana*, e si ipotizza che la sua diffusione all'interno dei fusti del cactus sia causata da un vettore specifico, la larva di una falena (*Cactobrosis fernaldialis*, Lepidotteri Piralidi). Le larve inizialmente si alimentano dei semi all'interno del frutto in via di maturazione, per poi aprire una cavità nell'epidermide e migrare all'interno del fusto, in cui scavano una galleria. Generalmente il Saguaro risponde a questa presenza producendo un callo cicatriziale che isola la cavità scavata dal bruco, ma molto spesso il foro di penetrazione praticato nell'epidermide permette alle spore del patogeno di penetrare e scatenare un'infezione che potrà rivelarsi fatale (Gibson R., 2002). Dopo la sua morte, il Saguaro lascia sul terreno i residui di quelle gallerie formate dal callo cicatriziale. Nel caso del Saguaro, si tratta di un'affezione molto pericolosa, che costituisce il primo motivo di decesso causato da patologia microbica, e colpisce individui di ogni età.

Se la presenza di *Cactobrosis fernaldialis* nel Saguaro potrebbe essere considerata una pura simbiosi parassitaria, e la batteriosi una conseguenza casuale, lo stesso potrebbe dirsi a riguardo del tiponche e della larva del lepidottero che lo infesta, e che sarebbe la causa della penetrazione dell'infezione. In effetti la raccolta dettagliata di dati su questo fenomeno è stata eseguita proprio con lo spirito di dare un quadro il più possibile complessivo dell'ecologia di *B. militaris*, che potesse contemplare anche la presenza di parassiti in natura.

SIMBIOSI MUTUALISTICHE

Con la pubblicazione degli studi di Holland & Fleming (1999) sulla simbiosi tra *Pachycereus schottii* (Engelm.) D.R. Hunt (Senita) e la falena *Upiga virescens* Lepidotteri Piralidi (falena del Senita), il ruolo dell'insetto da me osservato in *B. militaris* ha assunto un'importanza totalmente diversa. Gli autori citati concludono che il rapporto Senita - falena del Senita è di tipo mutualistico, in quanto esiste un certo equilibrio tra il numero di frutti che sono consumati dall'ospite e il numero di quelli che completano la maturazione, e tale costo è un buon compromesso per la pianta che si assicura la presenza

observed that only later, after the tiponche itself has fallen to the ground, does the infection spread to the rest of the branch, which then decays (see Fig. 21).

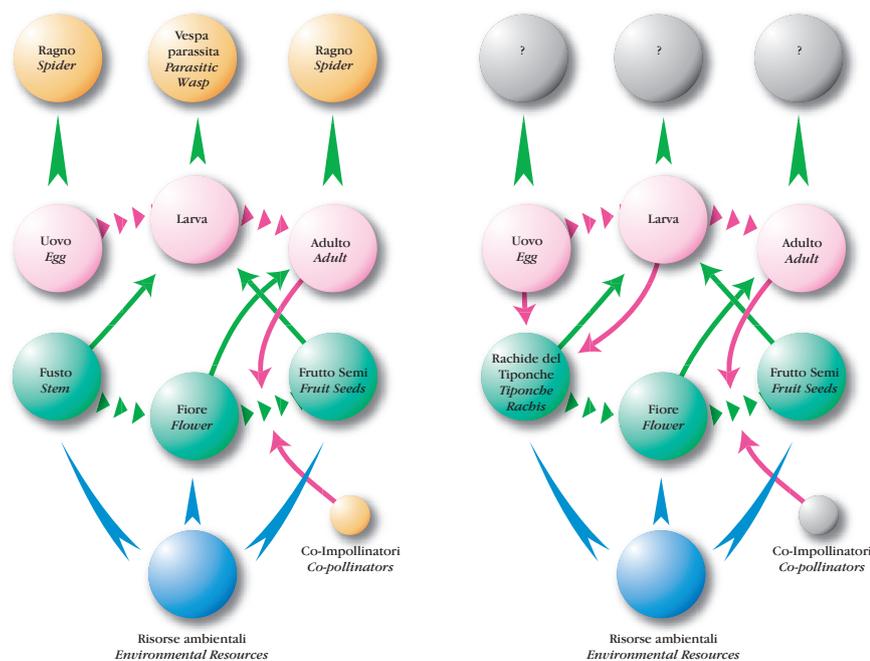
I believe that this problem is to be related to the larvae that usually infest the tiponche, similarly to what occurs in *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose (Saguaro), another species of the Pachycereinae, that has a similar problem. In the latter case the infecting bacterium is *Erwinia carnegiana*, and the specific vector causing its diffusion within the cactus stems is supposed to be the larva of a moth (*Cactobrosis fernaldialis* Lepidoptera Pyraloidea). The larvae start feeding on the seeds in the ripening fruit, then they bore a hole in the epidermis and migrate to the stem, where they dig tunnels. Usually the Saguaro responds to their presence by forming a cicatrization callus that isolates the cavity dug by the caterpillar, but very often the hole in the epidermis allows the entrance of the spores of the pathogen, with a subsequent infection that may be fatal (Gibson R., 2002). After its death, the Saguaro leaves on the ground the remains of the tunnels formed by cicatrization calluses (see photo xx). In the case of the Saguaro, this kind of infection is very dangerous, being the first cause of death due to microbial pathology and affecting individuals of all ages.

If the presence of *Cactobrosis fernaldialis* in Saguaro may be considered as a pure parasitic symbiosis, and the bacterial infection a casual consequence, the same might be said for the tiponche and the moth larva that infests it, which would be the cause of the subsequent infection. Indeed, the collection of detailed data on this phenomenon was aimed to give the most comprehensive picture of the ecology of *B. militaris*, contemplating also the presence of natural parasites.

MUTUAL SYMBIOSES

With the publication of Holland & Fleming's work (1999) on the symbiosis between *Pachycereus schottii* (Engelm.) D.R. Hunt (Senita) and the moth *Upiga virescens* Lepidoptera Pyraloidea (Senita moth), the role of the insect I had observed in *B. militaris* has acquired a completely different relevance. These authors conclude in their work that the relation between Senita and Senita moth is of a mutual kind, since there is a certain balance between the number of fruits consumed by the larvae and those reaching maturity, and that this cost is a good compromise for the plant, ensuring the timely presence of an ideal pollinator at flowering time. More recently, this phenomenon has been compared with other analogous cases of mutual symbiosis between plants and insects specialized for their pollination, which reproduce in the inflorescences (Dufaÿ, 2003). In all cases, the importance of plant control on insect larvae is clear, since they may be hosted only after completing pollination, otherwise the mutual symbiosis degenerates into simple parasitism.

In the two known cases of 'perfect' mutual symbiosis, that is fig (*Ficus ss.pp.*) - wasp and *Yucca baccata* Torrey - moth, the insect's eggs are deposited in the flowers during pollination and the larvae develop at the expense of parts of the plant. In the case of the fig, the wasp larvae grow only in male flowers, and when the adult insects leave they are covered with pollen; these are the only ones able to come out of the inflorescence and transport it to the female flowers,



Confronto tra la rete d'interazioni Senita-falena del Senita e tiponche-lepidottero del tiponche. Nel primo caso (a sinistra) le popolazioni dell'insetto sono condizionate dalla predazione (cerchi di color arancione), dall'antesi dei fiori e dall'allegagione dei frutti. Nel secondo caso tutte le fasi delle popolazioni dell'insetto sono condizionate dalla pianta (frecche rosa verso il basso) che sovrintende direttamente al loro controllo indipendentemente dalla possibile esistenza di fattori esterni ancora da verificare (cerchi di color grigio) ~ Comparison between the interaction nets Senita- Senita moth and tiponche- tiponche lepidopteran. In the first case (left) the insect populations are conditioned by predation (orange circles), by flower anthesis and fruit setting. In the second case all the stages of the insect population are conditioned by the plant (downward pink arrows) that controls them directly, independently from possible external factors that still need to be verified (gray circles).

Fig. 37 - Adattato dagli appunti per il corso di - Adapted from the Lectures of the Course in Conservation Ecology, Dr. Jay Diffendorfer (Spring 2003) - College of Sciences, San Diego State University

puntuale di un pronubo ideale, nel momento della fioritura. Più recentemente, il fenomeno è stato messo a confronto con altri casi analoghi di simbiosi mutualistica tra piante e insetti specializzati nella loro impollinazione, che si riproducono nelle infiorescenze (Dufaÿ, 2003). In tutti i casi, è evidente l'importanza del controllo della pianta ospite sulle generazioni larvali degli insetti, che deve innescarsi dopo che gli adulti hanno fatto il loro dovere di impollinatori, per non far degenerare la simbiosi mutualistica in semplice parassitismo.

Nei due casi di simbiosi mutualistica 'perfetta' ad oggi conosciuti, ossia fico (*Ficus* sp.) - vespa e *Yucca baccata* Torrey) - falena, le uova dell'insetto sono deposte nei fiori durante l'impollinazione, e le larve si sviluppano a spese di parti della pianta. Nel caso del fico, le larve della vespa crescono solo nei fiori maschili, e quando gli insetti adulti ne escono sono carichi di polline; questi sono gli unici in grado di uscire dall'infiorescenza per trasportarlo nei fiori femminili, che ne saranno fecondati senza permettere alle vespe la deposizione di uova. Nel caso della *Yucca*, le falene giungono a maturità nei fiori ermafroditi prima della maturazione delle antere, quindi sfarfallano per eseguire le impollinazioni e la deposizione di uova nei fiori stessi. Nel 70% dei casi, però, le larve non potranno crescere a spese dei semi della pianta, a causa della produzione di una barriera di ovuli sterili, la cui presenza protegge quelli fecondati. In casi di simbiosi meno evoluta, il controllo delle larve non avviene mediante la loro uccisione ma con altri meccanismi che ne limitano lo sviluppo, come avviene in altre specie di yucca ove la pianta ospite regola la sopravvivenza delle larve da lei allevate con l'aborto del frutto, se questo reca troppe larve o troppo poco polline, oppure con la regolazione del numero di semi commestibili per ogni larva.

Nel caso della simbiosi occorrente tra il cactus *Senita* e la falena del *Senita* le larve si sviluppano a spese dei semi, degli ovuli e addirittura di porzioni di fusto della pianta, senza che vi sia alcun apparente meccanismo di controllo. Se qui non subentra un vero e proprio parassitismo

that will be fecundated without allowing the deposition of eggs. In the case of *Yucca*, the moths reach maturity in hermaphrodite flowers before anther maturation, so they flutter away and then pollinate and deposit eggs in the same flowers. In 70% of the cases, though, the larvae cannot grow at the expense of the seeds, because of the production of a barrier of sterile ovules, protecting the fertilized ones.

In less evolved symbioses the control of larvae does not take place by suppressing them, but with other mechanisms limiting their development, as in other yucca species where the host plant regulates larvae survival by fruit abortion, if it carries too many larvae or too little pollen, or by regulating the number of seeds available for each larva.

In the case of the symbiosis between the *Senita* cactus and the *Senita* moth, the larvae develop at the expense of seeds, ovules and even parts of the stem of the plant, with no apparent control mechanism. If proper parasitism does not occur in this case, it is due to the fact that immature populations of the moth are limited in their proliferation by other factors, such as drought, that provokes the abortion of many fecundated flowers and the death of eggs and young larvae, also predated by spiders (in the case of eggs) and wasps (parasites of the moth larvae) (Holland, 1999). For these reasons, this case of symbiosis is considered as a non mature step towards mutualism (Dufaÿ, 2003).

Comparing the description of the symbiosis between *Senita* cactus and *Senita* moth with the observations on the sectioned tiponches from *Backebergia*, I have found some very interesting similarities (Table 3)

From these similarities I infer that also *B. militaris* establishes a relation of mutual symbiosis with a lepidopteran of a yet undetermined species (see Table 4).

A comparison of the characteristics of the symbioses between the two cacti and their respective insects leads to consider *B. militaris* and its moth as a more evolved model, while the relation between *senita* and

Fig. 38. La ramificazione simpodiale è presente solo in alcuni tipi di cactus 'ancestrali' (*Opuntia*) o in piccoli cactus epifiti di derivazione recente (gruppi più attuali delle Rhypsalideae, come *Schlumbergera*, *Hattiora* e *Rhypsalis*) ~ Sympodial branching is present only in some types of 'ancestral' cacti (*Opuntia*) or in small, recently derived epiphytic cacti (the most recent groups of Rhypsalideae, like *Schlumbergera*, *Hattiora* and *Rhypsalis*)

tismo lo si deve solo al fatto che le popolazioni preimmaginali della falena sono limitate nel loro diffondersi da fattori estranei alla simbiosi, come la siccità, che causa l'aborto spontaneo di molti fiori fecondati e la morte delle uova e delle giovani larve, che sono anche predate da ragni (nel caso delle uova) e da vespe (parassiti delle larve della falena) (Holland, 1999). Per tali ragioni, questo caso di simbiosi è considerato uno stato non maturo di specializzazione verso il mutualismo (Dufaÿ, 2003).

Confrontando la descrizione delle modalità con cui avviene la simbiosi tra il cactus Senita e la falena del Senita, e quanto osservato sezionando il tiponche di *Backebergia*, ho colto alcune somiglianze molto interessanti (si veda la tabella 3)

Sulla base di queste similitudini ipotizzo che anche *B. militaris* contragga un rapporto di simbiosi mutualistica con un lepidottero di specie non ancora determinata (si veda la Tabella 4).

Mettendo in relazione le caratteristiche delle simbiosi intercorrenti tra i due cactus e i loro rispettivi insetti, si ottiene un quadro che sembra indicare in *B. militaris* e nel suo ospite il modello evolutivamente più elevato, rispetto al quale il rapporto tra il Senita e la sua falena sembra quasi essere una forma primitiva.

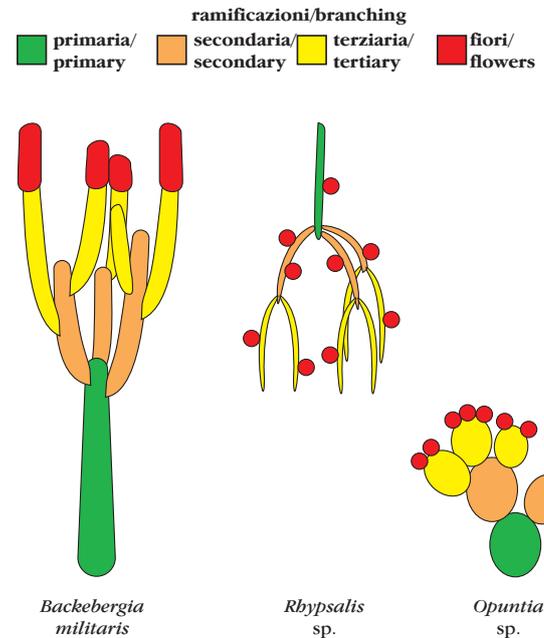
Oltre alle caratteristiche elencate nella tabella, ve ne sono due che vale la pena approfondire, ossia gli effetti collaterali alla presenza delle larve nella pianta e i meccanismi di controllo che influenzano le popolazioni delle larve.

Come avviene per il Saguaro, l'attività di larve che ledono l'epidermide della pianta ospite la espongono alla penetrazione di spore batteriche pericolose. Nel caso del Senita, le larve che non possono più essere nutrite dai frutti in maturazione sono in grado di migrare nel fusto, di cui si nutrono scavandovi le loro gallerie. Questo espone tessuti sani e fotosinteticamente attivi alla distruzione operata dalle larve, anche se le piante si proteggono più o meno efficacemente da possibili agenti patogeni mediante la produzione di un callo cicatriziale (Holland, com. pers.) Anche in *B. militaris*, una volta esaurito il cibo disponibile nel frutto la larva migra nel rachide del tiponche; ma si tratta di un tessuto non fotosintetico, e la larva se ne può nutrire scavandovi la sua galleria senza incidere negativamente sulla produttività della pianta, una condizione simile a quella di varie specie di *Chamaerops* in cui le larve di curculionidi simbiotici sono ospitate nel rachide secco delle infiorescenze (cit. in Dufaÿ, 2003). E anche *B. militaris* reagisce alla presenza delle larve producendo un callo cicatriziale.

Con un'incidenza da verificare, la presenza delle larve presto o tardi innesca processi infettivi che portano alla distruzione dell'infiorescenza, e alla lunga causano anche la perdita di interi rami. Alla luce del tipo di ciclo vitale descritto, l'eliminazione precoce del tiponche stimola la neoformazione di altre infiorescenze della pianta.

Se è vero che nello studio della simbiosi mutualistica intercorrente tra il cactus senita e la sua falena emerge un punto debole, costituito dal fatto che non è stato ben chiarito come la pianta eserciti il controllo sullo sviluppo delle larve che si nutrono a sue spese (come avviene nel caso della yucca e del fico), nel caso della simbiosi tra *B. militaris* e il suo ospite questo potrebbe essere determinato dalla caducità programmata dell'infiorescenza.

Rifacendoci al nostro modello matematico, in base al quale si ipotizza la perdita del 30% delle infiorescenze ogni cinque anni, e supponendo realisticamente che nel-



its moth appears almost as a primitive form.

In addition to those listed in the Table, there are two other characters that should be observed in more detail, that is the side-effects of the presence of larvae in the plant and the control mechanisms that affect the larval populations.

As with the Saguaro, larvae that damage the epidermis of the host plant expose it to the entrance of dangerous bacterial spores. In the case of Senita, the larvae that can no longer feed on the ripening fruits move to the stem, that they eat while digging their tunnels. This exposes healthy and photosynthetically active tissues to destruction, even though the plants try to protect themselves more or less effectively from possible pathogens by forming cicatrization tissue (Holland, pers. comm.).

Also in *B. militaris* the larvae, once they finish the available food in the fruit, move to the tiponche rachis, but this is a non-photosynthetic tissue, so the larva can feed itself and dig its tunnels without negatively affecting plant productivity. This is a condition similar to that of several *Chamaerops* species, where larvae of symbiotic weevils are hosted in the dry rachis of their inflorescences (cit. in Dufaÿ, 2003). And also *B. militaris* reacts to the presence of the larvae by forming cicatrization tissue.

With an incidence that still needs to be verified, the presence of larvae results, sooner or later, in infective processes that lead to the destruction of the inflorescence, and on the long run to the loss of whole branches. According to above described life cycle, the early elimination of the tiponche stimulates the production of new inflorescences.

Admittedly, the mutual symbiosis between the Senita cactus and its moth appears to have a weak point: it is not yet clear how the plant controls the development of the larvae growing at its expenses (as it is instead known in the case of yucca and fig). On the other hand, in the case of the symbiosis between *B. militaris* and its moth the control factor may be the programmed fall-off of the inflorescence.

Referring to our mathematical model, according to which every five years a 30% loss of inflorescences

l'ambito delle popolazioni di *B. militaris* ogni anno un numero pressoché uguale di individui raggiunga tale momento cruciale, si potrebbe ipoteticamente concludere che ad ogni stagione di fioritura una parte cospicua di infiorescenze, prossima al 30% del totale, venga a mancare, assieme ad una pari quota di larve.

Questa ipotesi si basa sul presupposto che tutte le larve siano preferenzialmente ospitate sull'infiorescenza, come lascia supporre l'insorgenza di marciumi molli che interessano solo tale organo, presumibilmente causati dalle lesioni provocate sull'epidermide dalle larve.

La loro presenza esclusiva in questa parte della pianta sarebbe dovuta primariamente alla concentrazione dei fiori, probabile sito di deposizione delle uova dell'ospite, che avverrebbe durante l'impollinazione, e secondariamente ad una serie di fattori positivi ai fini della sopravvivenza delle larve e degli adulti, quali:

- migliori condizioni alimentari per la presenza dei frutti che costituiscono il primo alimento delle larve
- protezione dalle temperature elevate e dalla disidratazione, consentita dalla morfologia dell'infiorescenza
- massima protezione contro parassiti e predatori che non possono raggiungere l'imboccatura delle gallerie (ad es. nel cactus *Senita*, nelle aperture delle gallerie penetrano delle vespe endoparassite che uccidono le larve).

Meccanismo di controllo sulle popolazioni di larve

Il meccanismo di controllo identificato in questo ipotetico caso di simbiosi mutualistica sarebbe insito nel fenomeno della caducità dell'infiorescenza, e risulterebbe auto-regolato, nel senso che ad un incremento nella popolazione di larve corrisponderebbe una maggiore incidenza nella diffusione di marciume molle, che secondariamente causerebbe la perdita prematura di un maggior numero di infiorescenze.

Inversamente, la diminuzione nel numero di larve provocherebbe il prolungamento della vita dei taponi, con un relativo incremento nella produzione di fiori.

Ne deriva un'interessante quanto azzardata congettura, ossia che la simbiosi mutualistica ipotizzata potrebbe non essere limitata all'interazione di due organismi (pianta-insetto), ma si potrebbe allargare ad un sistema complesso, in cui da una parte vi è la pianta ospite, e dall'altra un sistema insetto-batteria infettivo del tipo *Erwinia* sp., che diventa un terzo fattore d'importanza fondamentale. A questo punto rimarrebbe da chiarire se l'insorgenza di infezioni batteriche sia in qualche modo regolata da fattori endogeni alla pianta o intrinseci alla simbiosi pianta-insetto, oppure totalmente dipendente da condizioni esterne a tali sistemi che comunque sono veicolati dall'insetto ospite.

Non si esclude che questo modello possa essere esteso anche alla simbiosi mutualistica accertata nel caso del cactus *Senita*.

Fattori di selezione specie-specifica

Un'altro aspetto che sarebbe necessario approfondire riguarda la natura specie-specifica dell'interazione tra i due cactus, *Pachycereus schottii* e *B. militaris*, e le loro falene, che metterebbe in luce ulteriori elementi a sostegno dell'ipotesi che si tratti di casi analoghi di simbiosi.

A questo proposito sappiamo che sui fiori del cactus *Senita* sono deposte anche le uova di un'altra falena, *Cactobrosis fernaldialis*, già citata in rapporto al marciume molle del saguaro, ma che in questo caso si nutre solo

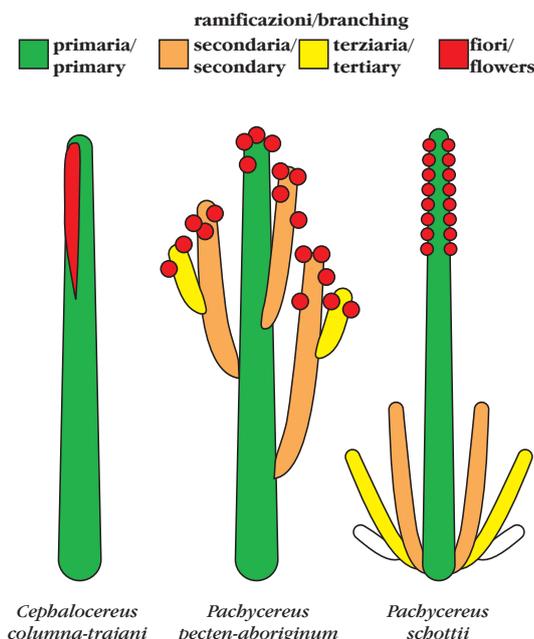


Fig. 39. Confronto tra il monopodio di *Pachycereus pecten-aboriginum* e *P. schottii* e il simpodio di *B. militaris* ~ Comparison between the monopodium of *Pachycereus pecten-aboriginum* and *P. schottii* and the sympodium of *B. militaris*.

occurs, and realistically assuming that within the populations of *B. militaris* the same number of individuals reaches this crucial point every year, it may be inferred that during each flowering season about 30% of the inflorescences are lost, together with their quota of larvae.

This guess is based on the assumption that all the larvae are preferentially hosted within the inflorescence, as may be gathered by the presence of soft rot only in these organs, presumably due to the fact that the larvae damage the epidermis. Their presence only in this part of the plant could be due primarily to the concentration of flowers, the probable site of egg deposition by the moth, which should occur during pollination. Another reason could be the following series of factors favourable to larva and adult survival:

- Better feeding conditions, because the fruits are the first source of food for the larvae;
- Protection from high temperatures and dehydration due to the morphology of the inflorescence;
- Maximum protection against parasites and predators that cannot reach the entrance of the tunnels (for example, in the *Senita* cactus, endoparasitic wasps enter the tunnels and kill the larvae).

Control mechanisms of the larval populations

The control mechanism identified in this hypothetical mutual symbiosis could be self-regulated, in the sense that an increase in larval populations gives rise to an increase in soft rot, that would cause the premature loss of a larger number of inflorescences. Conversely, the decrease in the number of larvae would cause a longer life span of the taponches, with an increase in flower production.

An interesting and somewhat daring conjecture may be derived: the hypothetical mutual symbiosis could be not just limited to the interaction of two organisms (plant-insect), but it might involve a complex system, having on one side the host plant, and on the other an insect-infectious bacteria system including *Erwinia* sp., that becomes a third factor of fundamental importance. At this point it remains to be understood whether bacterial infections are regulated by endogenous or plant-insect symbiotic factors, or are totally dependent on external factors, carried by the insect.

In alto a sinistra /
Above, left:

Fig. 40.
Calli cicatriziali
provocati da
Cactobrosis fernaldialis in *Carnegiea gigantea* ~
Cicatrization calli
caused by
Cactobrosis fernaldialis in *Carnegiea gigantea*.



© Michael J. Fargaschik
© John Crossley



In alto a destra /
Above, right:

Fig. 41.
Pachycereus schottii
(Senita)

In basso a sinistra /
Below, left:

Fig. 42.
Larva di *Upiga virens* in un frutto ~
Larva of *Upiga virens* in a fruit



© Nathaniel Holland



In basso a destra /
Below, right:

Fig. 43.
Adulto nell'atto di
visitare un fiore. ~
An adult visiting a
flower.

dei frutti ed evita accuratamente di penetrare il fusto preferendo impuparsi altrove, nell'ambiente (Holland, 1999). Vari studi hanno dimostrato che nel clorenchima del fusto del Senita e di altri cactus che vivono nel Deserto di Sonora [*Pachycereus pringlei* Britton & Rose, *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb., *Stenocereus gummosus* (Engelm.) A.C.Gibson &

I do not exclude that this model could be extended to the mutual symbiosis ascertained in the case of the Senita cactus.

Factors of species-specific selection

Another object of further study should be the species-specific interaction between the two cacti *Pachycereus*

Tabella 3.
somiglianze tra le
caratteristiche della
simbiosi Senita-Falena
del Senita e le
osservazioni condotte
sui campioni viventi
di *B. militaris*.

Table 3.
Similarities between
the characters of the
Senita-Senita moth
symbiosis and the
observations carried
out on living
specimens of *B.
militaris*.

	Caratteri		Tipo di interazione		Characters		Kind of interaction	
	Tiponche - lepidottero del Tiponche	Senita - falena del Senita	Tiponche - lepidottero del Tiponche	Senita - falena del Senita	Tiponche moth	Senita - Senita moth	Tiponche moth	Senita - Senita moth
fioritura notturna	sì	sì	Nocturnal flowering	Yes	Yes	Yes	Yes	
periodo di fioritura	marzo - aprile	aprile - giugno	Flowering period	March - April	April - June	Yes	Yes	
adulti dell'ospite che di giorno rimangono protetti dai predatori stazionando tra le lunghe spine setolose prodotte dalle areole fertili	da verificare	sì	Adult moths keep safe from predators during the day remaining among the long bristly spines formed by fertile areoles	To be verified	Yes	Yes	Yes	
presenza di larve solo in una parte dei frutti	sì	sì	Larvae present only on a part of the fruits	Yes	Yes	Yes	Yes	
presenza di una larva per ogni frutto occupato	sì	sì	One larva present for each colonized fruit	Yes	Yes	Yes	Yes	
larva che si nutre dei semi e del pericarpo	sì	sì	Larva feeding on seeds and pericarp	Yes	Yes	Yes	Yes	
larva che dopo aver esaurito la riserva alimentare del frutto attraversa il suo punto di contatto col fusto in cui prosegue le restanti fasi vitali scavandovi una galleria	sì	sì	After feeding on the reserves of the fruit, the larva passes into the stem, digging a tunnel where it passes its following life stages	Yes	Yes	Yes	Yes	
impupamento nelle gallerie scavate nella porzione di fusto prossima alle areole fertili	sì	sì	It pupates in the tunnels dug in the part of the stem near the fertile areoles	Yes	Yes	Yes	Yes	
sfarfallamento degli adulti durante la fioritura	sì	sì	Adults come out of their cocoon during flowering	Yes	Yes	Yes	Yes	

Opportunità	Tipo di interazione	
	Senita - falena del Senita	Tiponche - lepidottero del Tiponche
disponibilità di nutrienti alla popolazione di larve	minore <i>semi, pericarpo e fusto (clorenchima e parenchima)</i>	maggiore <i>semi, funicoli seminali e abbondante parenchima acquifero dell'infiorescenza</i>
protezione delle larve da predatori, dalla disidratazione e dall'accumulo di calore a seguito dell'esposizione alla luce solare	bassa <i>setole lunghe ma meno abbondanti</i>	elevata <i>massa di setole e lanugine cospicua, riflessione luminosa elevata delle setole, direzione dell'infiorescenza parallela ai raggi solari</i>
protezione degli adulti dell'insetto ospite e loro accessibilità ai fiori	elevata <i>gli adulti stazionano sulle lunghe spine che sono prodotte dalle stesse areole fiorifere, nelle immediate prossimità dei fiori</i>	potenzialmente elevata <i>gli adulti possono stazionare nell'intrico delle lunghe spine che sono prodotte dalle stesse areole fiorifere, nelle immediate prossimità dei fiori</i>
incidenza della presenza delle larve sulla perdita di produttività (intesa come assimilazione di CO ₂) della pianta	sensibile <i>le larve si nutrono del tessuto sottostante il frutto, predisponendo l'insorgenza di marciume molle a carico di interi fusti</i>	nessuna <i>le larve si nutrono del parenchima del tiponche, che è un tessuto improduttivo. L'insorgenza di marciumi è limitata a quest'organo</i>
controllo della popolazione delle larve degli impollinatori	climatico e parassitario <i>Le larve sono limitate nello sviluppo da fattori ambientali</i>	determinato dalla pianta ospite <i>L'arresto vegetativo e la degenerazione delle infiorescenze limitano la diffusione delle popolazioni delle larve.</i>

Tabella 4.
Relazione tra la simbiosi cactus Senita- falena Senita e tiponche-lepidottero tiponche

Table 4.
Relation between the Senita cactus / Senita moth and the tiponche / tiponche moth symbioses

Opportunity	Interaction	
	Senita - Senita moth	Tiponche - Tiponche insect
Availability of nutrients for the larvae population	Lower <i>Seeds, pericarp and stem (chlorenchyma? and parenchyma)</i>	Higher <i>Seeds, seed funicles and abundant water parenchyma of the inflorescence</i>
Protection of the larvae from predators, dehydration and overheating due to direct sunlight	Low <i>Long but less abundant bristles</i>	High <i>Mass of bristles and conspicuous wool, high light reflection from the bristles, inflorescence parallel to sunrays</i>
Protection of the adults of the insect and their accessibility to the flowers	High <i>The adults stay close to the flower on the long spines produced by the fertile areoles</i>	Potentially high <i>The adults could find a more protected site by staying inside the spiny tiponche, very close to the flowers</i>
Incidence of the presence of larvae on the loss of productivity (as CO ₂ assimilation) of the plant	Sensible <i>Larvae feed on the tissue below the fruit, destroying a part of clorenchyma and therefore leading the spreads of infections</i>	None <i>Larvae feed on the parenchyma of the tiponche, a non-productive tissue. Infections are here circumscribed</i>
Control of the population of pollinator larvae	Climatic and parasitic <i>Larvae are limited in their development by environmental factors</i>	Primarily from the host plant <i>The vegetative halt and the decay of the inflorescences curb the diffusion of the larval populations</i>

K.E.Horak], si trova un gran numero di alcaloidi tossici presenti in notevole concentrazione (nel Senita, il 15-20% del peso secco), la cui presenza ha causato la selezione di determinate specie di mosca drososila, ognuna delle quali vive nei tessuti in decomposizione di determinate specie, e non delle altre (Fogleman, 2001).

Ciò induce a ipotizzare che anche nella falena *Upiga virescens* si sia determinata una resistenza agli alcaloidi o un adattamento che le permettano di non subire gli effetti letali, le consentano di nutrirsi del fusto del Senita in cui scava le sue gallerie per impuparsi, diversamente da quanto accade per il parassita generico *Cactobrosis*.

Anche *B. militaris* presenta un elevato numero di alcaloidi ad alta concentrazione. Tuttavia mancano ricerche che ne attestino la concentrazione in una porzione di tessuto definita, e soprattutto se la porzione del tiponche ne sia provvista o meno.

Se risultasse che anche in questa specie, come in tutte

schotti, B. militaris and their moths. This would further support the claim that these are analogous cases of symbiosis.

To this regard we know that another moth, *Cactobrosis fernaldialis*, already mentioned in the case of the saguaro soft rot, deposits eggs on the Senita cactus flowers; however in this case the larvae feed on the fruits, but do not penetrate the stem, and they pupate elsewhere (Holland, 1999).

Several studies have shown that the chlorenchyma of the stem of Senita and other cacti of the Sonoran Desert [*Pachycereus pringlei* Britton & Rose, *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb., *Stenocereus gummosus* (Engelm.) A.C. Gibson & K.E. Horak] contains a high concentration of toxic alkaloids (in Senita, 15-20% of the dry weight). This has caused the selection of certain species of drososila flies, each living in the rotting tissues of a single species, and not in others (Fogleman, 2001).

le altre Pachycereae, le sostanze tossiche sono concentrate nei fusti in corrispondenza del clorenchima, si potrebbe pensare che i tessuti del rachide del tiponche ne contengano in concentrazioni limitate, con l'eccezione dell'apice vegetativo, che essendo dotato di tessuto verde ne presenterebbe una certa quantità. Se fosse verificata, questa caratteristica sarebbe indicativa di un adattamento che favorisce la crescita delle larve dell'ospite solo in corrispondenza del tiponche, ad esclusione del suo apice vegetativo, la cui crescita sarebbe protetta.

Resta quindi da definire se la presenza di alcaloidi sia da mettere in relazione con l'esigenza, da parte di questa specie, di determinare una selezione specie-specifica dell'insetto ospite.

CONCLUSIONI

Sulla base delle ipotesi sin qui raccolte, sono giunto alla conclusione che *B. militaris* sia una specie in cui, a seguito della coevoluzione con un insetto lepidottero con cui potrebbe essersi realizzata una simbiosi mutualistica, si sia determinata l'evoluzione di una struttura riproduttiva specializzata, definibile come un'infiorescenza decidua (dalla crescita geneticamente determinata), il cui sviluppo ontogenetico la pone vicino allo pseudocefalio di *Cephalocereus*.

Which leads to suppose that also the moth *Upiga virescens* has adapted in order to resist the lethal effects of the alkaloids, so it may feed on the Senita stem while digging the tunnels where it pupates, differently from what happens with the generic parasite *Cactobrosis*. Also *B. militaris* has a high alkaloid content; however, there are no studies reporting the alkaloid concentration in specific tissues, and it is not known whether the tiponche contains any.

Therefore, it still remains to be investigated whether the presence of alkaloids can be related to the need of these plants to specifically select the species of symbiotic insect.

CONCLUSIONS

The above considerations lead me to conclude that *B. militaris* is a species that has evolved a specialized reproductive structure, due to the co-evolution with a possibly symbiotic lepidopteran insect. This structure may be defined as a deciduous inflorescence (with genetically determined growth), whose ontogenetic development relates it closely to the pseudocephalium of *Cephalocereus*.

The morphology of this structure could optimize both plant reproduction and life cycles of the insect,

LA COLTIVAZIONE DI *B. MILITARIS*

Dopo la sua riscoperta avvenuta ad opera della professoressa Helia Bravo-Hollis, questa specie ha attirato il mondo dei collezionisti, ma solo agli inizi degli anni '70 è cominciata la raccolta e la messa in commercio di talee del tiponche. Probabilmente, qualche esperto raccoglitore di rarità botaniche aveva notato che un ramo dotato di infiorescenza, una volta caduto a terra era in grado di radicare e attecchire al substrato, per poi crescere normalmente.

È stato riportato che nel 1979, nei vivai texani ubicati presso il confine con il Messico, era possibile reperire centinaia di talee in vendita 'a strappo', ossia a radice nuda o da radicare. Queste piante furono distribuite un po' per tutto il mondo a costi inaccessibili per la maggioranza dei semplici collezionisti, e finirono per diventare l'attrazione del commerciante locale, che poteva mostrare il suo esemplare gelosamente custodito e rigorosamente non in vendita. Dopo qualche tempo, chi ebbe la 'fortuna' di acquistare queste piante interessanti si accorse presto che il loro mantenimento era oltremodo difficoltoso: dopo aver prodotto qualche fiore, le piante non continuavano a produrre la meravigliosa infiorescenza ma cominciarono volentieri ad eziolare, oppure emettevano nuovi rami del tutto simili a qualche tipo di cereus, ma nella maggior parte dei casi arrestavano totalmente la crescita e lasciavano morire l'infiorescenza, di cui rimaneva solo un triste ricordo nella forma di una massa collassata di setole annerite. Alla luce di quanto ho scritto è facile immaginare che queste talee non potessero sopravvivere: l'elevata richiesta di sostanze nutritive elaborate ne causava una crisi immediata, e a nulla valeva il loro tentativo di allungarsi in modo spropositato, nel tentativo di convertire il ramo fiorifero in un ramo capace di condurre la fotosintesi.

La pianta di *Backebergia* sprovvista di tiponche cresce invece senza problemi particolari. Trattata come una qualsiasi specie colonnare originaria dei tropici 'caldi', come *Pilosocereus*, si avvantaggia di concimazioni adeguate e cresce rapidamente. Per far sì che fiorisca è necessario disporre di una serra molto alta, in cui mantenere temperature elevate in ogni periodo dell'anno (le piante giovani sopportano temperature prossime allo zero). L'unico caso conosciuto di coltivazione di questa specie fino alla fase di maturità riproduttiva è quello dell'orto botanico di La

B. MILITARIS IN CULTIVATION



After being rediscovered by Helia Bravo-Hollis, this plant has attracted collectors, but only at the beginning of the '70s did the collection and commerce of tiponche cuttings start. Probably, some expert collector of botanical rarities had noticed that a fallen off branch with inflorescence could root and grow normally.

It is reported that in 1979, nurseries in Texas, close to the Mexican border, sold hundreds of cuttings

with naked roots, or still to root. These plants were spread here and there throughout the world, but at costs too high for most of the common collectors, so that they became the attraction of the local merchant, who could show off his jealously kept and strictly not-for-sale specimen.

After a while, those who had the 'luck' of buying these interesting plants soon found out that they were extremely difficult to keep alive: after producing a few flowers, the plants did not keep on forming the lovely inflorescence, but they became etiolated, or they grew new branches quite similar to those of any cereus. However, in most cases they stopped growing and the inflorescence died, leaving only, as a sad memory, a collapsed mass of blackened bristles.

In view of what I have written above, it is easy to imagine that these cuttings could not live for long: the high request for organic matter caused an immediate crisis, and it was no use for them to elongate, trying to change a flowering branch into a photosynthetic one.

The *Backebergia* plant with no tiponche, instead, grows without any particular problem. It can be treated as any columnar species from the 'hot' tropics, such as *Pilosocereus*, it

Fig. 45. Quando il mercato è stato interessato di un certo numero di esemplari di *B. militaris* d'importazione illegale era possibile trovare nei vivai piante che presentavano l'intera infiorescenza (non più vitale da anni) annerita, come doveva essere apparsa a Neumann quando diede a questa specie il nome di *Pilocereus niger*. ~ When there was a certain number of illegally imported *B. militaris* on the market, one could find in the nurseries plants with the whole inflorescence blackened (no longer vital since years), as it must have appeared to Neumann when he named the species *Pilocereus niger*.

La morfologia di tale struttura sarebbe funzionale a ottimizzare sia la riproduzione della pianta, sia i cicli vitali dell'insetto ospite, le cui larve vivono a spese della pianta stessa, alimentandosi di una certa quota dei suoi semi e di porzioni dell'infiorescenza.

La caducità dell'infiorescenza, la cui durata è influenzata dalla presenza delle larve dell'ospite, costituisce il meccanismo che consente alla pianta di mantenere la simbiosi in un regime di tipo mutualistico, determinando un controllo demografico delle popolazioni di larve per impedire che subentri un regime di tipo parassitario.

Per la sua originalità, tale struttura riproduttiva merita un termine esclusivo, da me definito "tiponche", dal nome vernacolare con cui è indicata *B. militaris* in natura. Nell'ambito della tribù delle Pachycereinae, il tiponche si ritiene un carattere apomorfo esclusivo di questa specie, convergente con il carattere della porzione apicale dei rami fertili di *Pachycereus schottii* (Senita), anch'essa adattativa nei confronti della simbiosi mutualistica contratta con una specie di falena (*Upiga virescens*). In quest'ultimo caso, tuttavia, l'adattamento che ha portato al dimorfismo dei fusti sarebbe meno specializzato, sicché la loro la porzione fertile andrebbe indicata col termine di pseudo-tiponche.

A dispetto delle vicissitudini tormentate che hanno

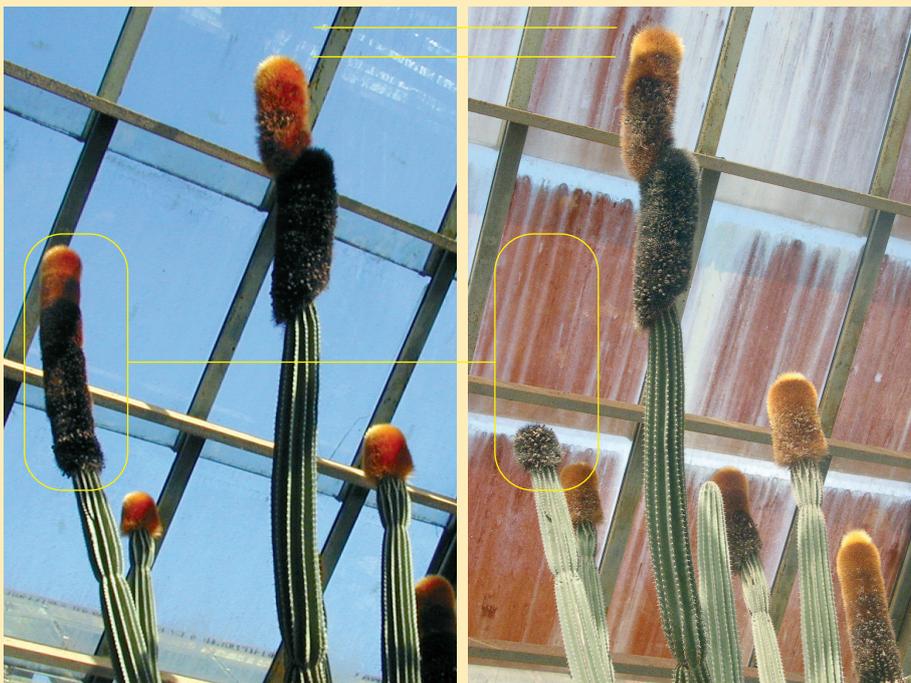
whose larvae live at the expenses of the plant, feeding on a certain number of seeds and on portions of the inflorescence.

The inflorescence is deciduous, lasting on the plant for a period depending on the presence of the larvae, and this allows the symbiosis to be of a mutualistic kind, since by falling off it checks the larval population, avoiding a parasitic regime.

Because of its originality, this reproductive structure deserves its own nomenclature, and I have called it "tiponche", from the vernacular name by which *B. militaris* is known in habitat.

Within the tribe Pachycereinae, the tiponche is considered an apomorphic character, unique to this species, converging with the characters of the apical portion of the fertile branches of *Pachycereus schottii* (Senita). This structure too is to be considered as an adaptation to the mutual symbiosis with a moth species (*Upiga virescens*). In the Senita case, however, the adaptation leading to stem dimorphism is less specialized, and thus the fertile portion should be termed pseudo-tiponche.

Even though the classification of *B. militaris* has a tormented history, I believe that its position within the genus *Pachycereus* (Hunt, 1987) should be ques-



31/7/2002 @ Alan Vanden

25/10/2003 @ Gerard Ardisson

Fig. 46.
B. militaris in coltivazione presso l'orto botanico di La Habana, Cuba. Le due foto scattate a distanza di un anno l'una dall'altra, mostrano la crescita dei tiponche e la rottura di uno di questi al raggiungimento del settimo anno di vita. È interessante notare che in un caso l'infiorescenza ha arrestato la sua crescita, ma sulla stessa si è generato un ramo laterale. ~ *B. militaris* cultivated at the botanical garden of La Habana, Cuba. The two pictures, taken after a one year interval, show the growth of the tiponches and the breaking of one of them at age 7. It is interesting to notice that in one case the tiponche has stopped growing, but it has formed a lateral branch.

Habana, a Cuba. Nonostante le buone condizioni del clima cubano l'esemplare in questione è mantenuto in serra, probabilmente per proteggere la collezione di cactus dagli eccessi di pioggia. Ciò ha sicuramente determinato il successo nella coltivazione di questo esemplare, che localmente è conosciuto col nome di "Soldato Russo", per la presenza del tiponche. Si tratta di un esempio interessante, poiché rende possibile lo studio del ciclo vitale della pianta in una località non soggetta ai fattori ecologici locali.

enjoys adequate fertilization and grows rapidly.

In order to flower, it needs a very tall greenhouse, where the temperature must be high all around the year (young plants can stand temperatures close to zero). The only known plant of this species who has reached reproductive maturity in cultivation is to be found in the botanical garden of La Habana, Cuba. Even though the climatic conditions in Cuba are fine, the specimen is kept in the greenhouse, probably to protect the cactus collection from too much rain. This has certainly determined the success in cultivation of this plant, known locally as the 'Russian Soldier', for its tiponche. This is an interesting example, because it allows the study of the life cycle of the plant in a location that is not subject to the local climatic conditions.

accompagnato la classificazione di *B. militaris*, credo che la sua sistemazione all'interno del genere *Pachycereus* (Hunt, 1987) sia da mettere nuovamente in discussione. Questa specie si caratterizza per l'assoluta originalità di caratteri morfologici rispetto all'intera famiglia delle cactaceae, come l'infiorescenza decidua e il modello di sviluppo pseudo-simpodiale da questa imposto.

Inoltre, lo studio comparativo basato sull'analisi del DNA all'interno del gruppo di specie più affini (*Pachycereinae*) ne rileva tratti ben distinti, tali da suggerire la resurrezione del genere *Backebergia* (Arias, 2003).

SVILUPPI FUTURI DELLA RICERCA

Sulle base delle intuizioni qui riportate, si reputa importante sottoporre a ulteriori studi l'ecologia riproduttiva di *B. militaris*, la sua morfologia e il suo ciclo vitale. Di particolare interesse potranno essere le ricerche volte a verificare l'occorrenza della simbiosi qui ipotizzata e soprattutto il regime mutualistico della stessa. In tale ambito occorrerebbe approfondire le conoscenze sull'insetto e indagare la possibile esistenza di meccanismi selettivi specie-specifici sia in *B. militaris* nel caso della sua ipotetica simbiosi, sia in *Pachycereus schottii* nel caso della sua simbiosi mutualistica con la falena *Upiga virescens*.

Studi demografici e popolazionali anche su base genetica, estesi a tutto l'areale di distribuzione della specie, saranno essenziali per definire oggettivamente il suo stato di conservazione.

RINGRAZIAMENTI

La fase di ricerca sul campo e di osservazione sui campioni di raccolta in habitat è stata eseguita nell'ambito delle attività ecologiche svolte dall'associazione civile CAN TE³ di San Miguel de Allende, per la quale dal '92 al '94 ho svolto alcune attività di consulenza tecnica per studi sulla flora messicana rara e minacciata di estinzione. Ringrazio quindi Federico Gama, allora presidente di detta associazione per l'ospitalità e il sostegno logistico offerto in quell'occasione, e l'amico Humberto Fernández della medesima associazione, che mi ha affiancato nel sopralluogo al sito di *B. militaris* contribuendo anche all'organizzazione del viaggio. Un ultimo ringraziamento va alla memoria del naturalista esperto in piante succulente Charles Glass, senza il cui personale interessamento non avrei potuto svolgere lo studio sul campo.

Nella fase di raccolta di informazioni ho gradito l'aiuto degli amici Salvador Arias, ricercatore presso l'Università Autonoma del Messico UNAM, che mi ha fornito informazioni e fonti bibliografiche, e James Mauseth, docente di botanica ad Austin, Texas, che mi ha offerto alcune fotografie relative alle proprie osservazioni condotte in campo. Ringrazio inoltre i ricercatori Nathaniel Holland e John Nason per le informazioni di prima mano riguardanti la simbiosi mutualistica tra il cactus Senita e la falena del Senita. A Roy Mottram (Whitestone Gardens, U.K.), Carol Brittnacher (libreria Elisabeth Miller, Seattle, WA, USA) e ai ricercatori Dr. Francisco Molina Fraener (Istituto de Ecologia UNAM, Sonora, Messico), Prof. Kathleen Parker (Dept. of Geography, Univ. of Georgia, USA), Dr. Teresa Terrazas Selgado (Colegio de Postgraduados, Montecillo, Messico) vanno i miei ringra-

³ CAN TE è stata l'associazione che ha realizzato il parco botanico "El Charco del Ingenio" che è possibile visitare proprio a San Miguel de Allende.

tioned. The species has morphological characters, such as the deciduous inflorescence and the pseudo-sympodial architectural model, that are absolutely original within the whole Cactaceae family. Furthermore, the comparative studies based on DNA analysis within the group of closest species (*Pachycereinae*) shows well distinct traits, so that the resurrection of genus *Backebergia* may be proposed (Arias, 2003).

FUTURE RESEARCH

On the basis of the above considerations, it seems important to deepen the study of the reproductive ecology of *B. militaris*, its morphology and its life cycle. It would be particularly interesting to verify the occurrence of the above discussed symbiosis and to check whether it is truly mutualistic. To this end, it would be necessary to study the insect and the possible existence of species-specific selective mechanisms both in *B. militaris* and in the case of the symbiosis between *Pachycereus schottii* and the moth *Upiga virescens*.

The definition of the actual conservation status of the species needs demographic and population studies, carried out also on a genetic basis, and extended to the whole distribution area.

ACKNOWLEDGEMENTS

Field research and observation of field collected samples have been carried out within the activities of the association CAN TE³ of San Miguel de Allende, for which I have been a technical consultant from '92 to '94, studying rare and endangered Mexican flora. I therefore thank Federico Gama, at the time President of the association, for hospitality and logistic support on that occasion, and my friend Humberto Fernández, also member of the association, who accompanied me on the survey of the site of *B. militaris* and helped with the organization of the trip. A last acknowledgement in memory of the naturalist and succulent plant expert Charles Glass: without his personal concern I could not have made the field study.

While collecting information, I received the welcome help of my friends Salvador Arias, researcher at UNAM (Autonomous University of Mexico), who gave me information and references, and Jim Mauseth, Professor of botany at Austin, Texas, who offered me some of his pictures taken in the field. I also thank the researchers Nathaniel Holland and John Nason for first-hand information on the mutual symbiosis between the Senita cactus and the Senita moth.

Thanks are also due to Roy Mottram (Whitestone Gardens, U.K.), Carol Brittnacher (Elisabeth Miller Bookshop, Seattle, WA, USA) and to the researchers Dr. Teresa Terrazas Selgado (Colegio de Postgraduados, Montecillo, Mexico), Dr. Francisco Molina Fraener (Istituto de Ecologia UNAM, Sonora, Mexico), Prof. Kathleen Parker (Dept. of Geography, Univ. of Georgia, USA), for giving me important literature references.

Finally, special thanks go to my friend Massimo Meregalli, researcher at the University of Turin, Italy, and to Professor Gian Gabriele Franchi, teacher in Botany to the University of Siena, Italy, who have kindly

³ CAN TE is the association that founded the botanical park "El Charco del Ingenio", open to visitors at San Miguel de Allende.

ziamenti per la fornitura di importanti fonti bibliografiche.

Infine, uno speciale ringraziamento va all'amico Massimo Merregalli, ricercatore presso l'Università di Torino, che ha gentilmente accettato l'invito a revisionare il manoscritto, e i cui consigli e suggerimenti sono stati di grande aiuto nel completamento del lavoro.

reviewed the manuscript, and whose advice and suggestions have greatly helped me in completing this work.

BIBLIOGRAFIA ~ REFERENCES

- Anaya A.**, 2000. An excursion to Infiernillo – Michoacan, in the mid-western part of México: Failure and success, *Cactus & Co.* 4: 180-190.
- Anderson E.F.**, 1994. *Threatened Cacti of Mexico*, pp. 72-73, RBG Kew.
- —, 2001. *The Cactus family*, Timber Press, Oregon, USA.
- Arias S. M., Terrazas T., Cameron C.**, 2003. Phylogenetic Analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on Chloroplast and Nuclear DNA Sequences, *Syst. Bot.* 288, 3: 547-557
- —, **Terrazas T.**, 1999. Cephalium in subtribe Pachycereinae (Cactaceae), Abst. 5748 from XVI Int. Bot. Con. S.Louis Miss. USA.
- Arreola Nava H. J. et Al.**, 1998. *Ordenamiento ecologico territorial del estado de Jalisco: grupo flora*, p. 14, Zapopan, Jalisco, Mexico.
- Atlas Nacional de México** 1990-1992. Inst. Geog. UNAM, Mexico.
- Britton, N.L. & J.N. Rose**, 1919-1923. *The Cactaceae*, Vol. II, pp. 72-73.
- Buxbaum F.**, 1958. Pachycereae trib. nov. *Madroño* 14 (6): 186.
- Buxbaum F.**, 1963. Gattung *Pachycereus*, 15.IV. CIIIb, in *Die Kakteen*, ed. H. Krainz. Stuttgart: Franckh's che Verlagshandlung.
- Buxbaum F.**, 1975. Gattung *Backebergia*, C.III, in *Die Kakteen*, ed. H. Krainz. Stuttgart: Franckh'sche Verlagshandlung.
- Chazaro Basáñez M. et Al.**, 1995. *Antología Botánica del Estado de Jalisco*, p. 85, Guadalajara.
- Chalet J.-M.**, 2003. Excursion dans le sud-ouest de l'État de Michoacan, *Pachycereus*, (*Backebergia*) *militaris* (Helia Bravo-Hollis), *Mammillaria karwinskiana* ssp. *beiselii* (Diers) et *Ferocactus alamosanus* ssp. *reppenbagenii* (Unger), *Succulentas* 4.
- Dufaÿ, M. and Anstett, M.-C.**, 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variation on a theme, *Oikos* 100: 3-14.
- Fleming T.H. & Holland J.L.**, 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyrilidae), a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* (Cactaceae), *Ecology*, 80: 2074-2084
- Fleming T.H & Valiente-Benuet A.**, 2002. *Columnar Cacti and Their Mutualists*, University of Arizona Press.
- Fogleman J.C. & Danielson P.B.**, 2001. Chemical Interactions in the Cactus-Microorganism - *Drosophila* Model System of the Sonoran Desert, *American Zoologist*, Vol. 41, No. 4: 877-889.
- Föster C.**, 1886. *Handbuch der Cacteenkunde*: 652.
- Gibson A.C.**, 1986. The Ever-changing Landscape of Cactus Systematics, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 532-555.
- — & **P.S. Nobel**, 1986. *The Cactus Primer*, Harward University Press.
- Gibson R.**, 2002. Bacterial Soft Root of Saguaro, 2003 *Garden & Landscape September Newsletter*, Univ. Arizona Cooperative Extension, College of Agriculture and Life Sciences.
- Hartmann S., J.D. Nason, D. Bhattacharya**, 2002 - Phylogenetic origins of *Lophocereus* (Cactaceae) and the Senita Cactus - Senita Noth Pollination Mutualism, *American Journal of Botany* 89 (7): 1085-1092.
- Helia Bravo-Hollis**, 1953. Un Nuevo Genero de la Familia de las Cactaceas - *Backebergia*, *An. Inst. Biol. Méx.* XXIV, 2: 215-232.
- —, 1955. A new Genus in the Cactaceae Family - *Backebergia*, *Cact. & Succ. J. US*, XVII, 1: 3-12.
- —, 1961. Las flores de *Backebergia militaris*, *Cact. y Suc. Mex.* IV, 4: 90.
- —, 1978. *Las Cactáceas de México*. I: pp. 662-666, UNAM, Messico
- —, 1991, *Las Cactáceas de México*. II: p. 285, UNAM, Messico
- Hernando Sánchez-Mejorada R.**, 1973. The correct name of the Grenadier's Cap, *Cact. & Succ. J. US* XIV: 171-174, USA.
- Holland N., T.H. Fleming**, 1999. Mutualistic interactions between *Upiga Virescens* (Piralidae), a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* (Cactaceae), *Ecology* 80: 2074-2084.
- Hunt D.**, 1987. New and unfamiliar names of Cactaceae to be used in the European Garden Flora, *Bradleya* 5: 91-94.
- —, 1989. *The European Garden Flora* 3, pp. 228-229.
- Hunt D. & Taylor N.**, 1990. The Genera of Cactaceae: progress towards consensus, *Bradleya* 7: 85-107.
- Mauseth, J.**, 1999. Comparative Anatomy of *Espostoa*, *Pseudoespostoa*, *Trixanthocereus* and *Vatricania* (Cactaceae), *Bradleya* 17: 27-37.
- McCarten N.**, 1973. A visit to the valley of little hell, *Cact. & Succ. J. US* XLV: 103-107.
- Moore H.E.**, 1975. In Nomenclatural notes for Hortus Third, *Baileya* 19 (4): 165.
- Nobel P.S.**, 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*, Cambridge University Press.
- —, 2002. *Cacti, Biology and Uses*, p. 36. Univ. Calif. Berkeley, USA.
- —, 2002. *Physiological Ecology of Columnar Cacti, in Columnar Cacti and Their Mutualists*, University of Arizona Press.
- Rodríguez J.C. & al.**, 1991. *Estudio del elemento endémico de la Cuenca del Río Balsas*, Poster presented at the "XV Congreso Mexicano de Botánica" 13-21/10/2001.
- Rzedowski J.**, 1994. *Vegetación de México*, Limusa Ed. Mexico.
- Taylor N.P.**, 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America, *Bradleya* 9:1-80.
- Von Willert D.J., Eller, B.M., Werger M.J.A., Brinckmann E., Ihlenfeldt D.D.**, 1982. *Life strategies of Succulents in Deserts*, Cambridge University Press.
- Zavala-Hurtado J.A., Vite F. Ezcurra E.**, 1998. Stem titling and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): a functional interpretation, *Ecology*, 79(1): 340 - 348.