



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE
Echinocereus SECCIÓN *Triglochidiati*
(CACTACEAE)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

DANIEL SÁNCHEZ CARBAJAL

DIRECTOR DE TESIS: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

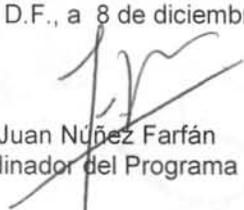
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **SÁNCHEZ CARBAJAL DANIEL** con número de cuenta **98097807** con la tesis titulada **"SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE *Echinocereus* SECCIÓN *Triglochidiati* (CACTACEAE)"**, realizada bajo la dirección del **DR. SALVADOR ARIAS MONTES**:

Presidente: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
Vocal: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Secretario: DR. SALVADOR ARIAS MONTES
Suplente: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Suplente: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 8 de diciembre de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación recibida y el apoyo otorgado durante mis estudios de maestría.

Al CONACYT por la beca de manutención otorgada durante la realización de esta investigación. Al Programa de Fomento a la Graduación de los alumnos de Posgrado de la UNAM por el apoyo otorgado. A DGAPA, UNAM por el financiamiento del proyecto “Sistemática filogenética de *Echinocereus* y consolidación de la colección de cactáceas” (PAPIIT/IN220608).

Al Comité Tutorial por su asesoría y apoyo brindado durante la investigación: Dr. Salvador Arias Montes, Dra. Teresa Terrazas Salgado y Dra. Sonia Vázquez Santana.

Al Dr. Salvador Arias Montes por compartir su conocimiento, tiempo, paciencia; por fomentar mi interés en la biología de la familia Cactaceae y por otorgarme todas las facilidades para el desarrollo de este trabajo.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado por asesorarme en todo momento, especialmente en los análisis estadísticos y el trabajo anatómico; por compartir su pasión por la anatomía vegetal; por la revisión y comentarios realizados a esta tesis.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana por sus apuntes y sugerencias realizados durante el desarrollo de esta investigación; por la revisión y comentarios hechos a esta tesis; por el interés de seguir formando a su alumno.

A los herbarios ARIZ, ASU, CIIDIR, IBUG, MEXU y UNM por el préstamo de ejemplares.

Al Jardín Botánico el Charco del Ingenio A.C. por el préstamo de ejemplares de su colección viva de cactáceas.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación recibida a lo largo de estos años. Al Instituto de Biología de la UNAM y al Jardín Botánico del IBUNAM por infundirme el entusiasmo por la investigación de la diversidad botánica.

A la Dra. Helga Ochotorena Booth quien enriqueció este trabajo con sus atinados comentarios y correcciones; por aceptarme en su curso como oyente y por sus valiosas enseñanzas.

A la Dra. Martha Juana Martínez Gordillo por los atinados comentarios y correcciones hechos a este trabajo y por el conocimiento compartido como profesora.

A los encargados del herbario MEXU, especialmente a la M. en C. María del Rosario García y la Biól. Gilda Ortiz.

A la M. en C. Berenit Mendoza por el apoyo en el microscopio electrónico de barrido.

A la maestra Elvia Esparza por la ilustración realizada.

A Dalia Grego por su ayuda en el trabajo anatómico.

A Mario Mendoza por las facilidades otorgadas durante el trabajo realizado en el Jardín Botánico el Charco del Ingenio.

A los biólogos David Aquino y Yolanda Morales por la ayuda en el campo y en la colección de plantas vivas; a la M. en C. Susana Gama por el trabajo en la base de datos y orden de los ejemplares de herbario generados; quienes comparten con la M. en C. Balbina Vázquez, Alejandra Escamilla y la M. en C. Patricia Novoa, la virtud de ser excelentes colegas y compañeros.

Al *cuasi* Dr. Alfredo Saynes por compartir su conocimiento y experiencias; a la M. en C. Monserrat Sánchez por sus comentarios y discusiones acerca del la sistemática de familia Cactaceae.

A la M. en C. Margarita Ponce por su amistad y enseñanzas constantes.

A la *cuasi* M. en C.B. Ariana Istar por su ayuda en general, sus comentarios y conocimientos compartidos.

A todos mis amigos por hacer agradable e interesante la vida fuera del laboratorio, especialmente a Ariana Istar, Luis Antonio, Mariana Vallejo, Gabi Ramírez, Pedro David, Elia Matías, Dalia Grego, Jesús Armando, Dafne Vavel, María Fernanda, Monse Sánchez, Alma Yadira y Laura Liliana.

DEDICATORIA

A mis padres por todo su amor, trabajo, apoyo y confianza. A mi madre María Guadalupe por su incalculable cariño, por sus esfuerzos dentro y fuera del hogar para que éste se mantenga como tal. A mi padre José Calixto por su cariño y confianza, por su curiosidad por lo que hago, por su esfuerzo y ejemplo de trabajo.

A mis hermanos Juan y Javier por su gran compañía y afecto.

Ariana Istar por su amor, amistad, comprensión y principios inculcados. Por estar “ahí” de alguna u otra forma, siempre inspirándome. Ari, ya sabes.

Al Dr. Arias por su excelente apoyo académico y por la amistad generada a lo largo de estos años.

A mis hermanos Ángel y Gustavo y a sus respectivas familias.

ÍNDICE

RESUMEN	6
1. INTRODUCCIÓN	8
2. ANTECEDENTES	10
El género <i>Echinocereus</i> Engelm.	10
Descripción del género <i>Echinocereus</i> Engelm.	11
Ubicación taxonómica de <i>Echinocereus</i> Engelm.	13
<i>Echinocereus</i> Engelm. sección <i>Triglochidiati</i> Bravo	14
3. OBJETIVOS	18
4. MATERIAL Y MÉTODO	19
Revisión y análisis de literatura	19
Trabajo de campo.	19
Revisión de ejemplares	21
Trabajo de laboratorio	21
Análisis estadístico	23
Análisis filogenético	24

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	29
5.1 DELIMITACIÓN DE LAS ESPECIES DE <i>Echinocereus</i> SECCIÓN <i>Triglochidiati</i> EN MÉXICO	
RESULTADOS	29
DISCUSIÓN	39
5.2 ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE <i>Echinocereus</i> SECCIÓN <i>Triglochidiati</i>	
RESULTADOS	48
DISCUSIÓN	78
6. CONCLUSIONES	92
7. BIBLIOGRAFÍA	93
8. ANEXOS	100
ANEXO 1. Ejemplares examinados de las especies de <i>Echinocereus</i>	100
ANEXO 2. Clave para las especies de <i>Echinocereus</i> sección <i>Triglochidiati</i> que se distribuyen en México	112
ANEXO 3. Matriz de datos generada para el análisis filogenético	113

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Número de especies y secciones en <i>Echinocereus</i> y especies en la sección <i>Triglochidiati</i> , según varios autores	12
Cuadro 2. Localidades de <i>Echinocereus</i> sección <i>Triglochidiati</i> visitadas para este estudio y acrónimos empleados por localidad	20
Cuadro 3. Caracteres morfométricos utilizados en el análisis de funciones canónicas discriminantes	29
Cuadro 4. Especies de la sección <i>Triglochidiati</i> referidas para México por diversos autores	30
Cuadro 5. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre los pares de especies en el análisis de funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos	33
Cuadro 6. Análisis discriminante clasificatorio para especies utilizando caracteres vegetativos	33
Cuadro 7. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre los pares de especies en el análisis de funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos	36
Cuadro 8. Análisis discriminante clasificatorio para especies utilizando caracteres vegetativos y florales	37
Cuadro 9. Análisis discriminante clasificatorio con una nueva propuesta de especies utilizando caracteres vegetativos y florales	38
Cuadro 10. Lista de especies propuestas por otros autores y especies reconocidas en el presente estudio, mediante el análisis de funciones discriminantes canónicas	45
Cuadro 11. Taxones utilizados en el análisis filogenético	48

Cuadro 12. Nivel de ploidía de los taxones utilizados en el análisis filogenético y referencia bibliográfica	65
Figura 1. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos	32
Figura 2. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos y florales	35
Figura 3. Distribución de las especies de <i>Echinocereus</i> sección <i>Triglochidiati</i> en México	44
Figuras 4-6. Especies reconocidas de <i>Echinocereus</i> sección <i>Triglochidiati</i> en México, mostrando el tallo a la izquierda y la flor correspondiente a la derecha	46
Figuras 7-9. Especies reconocidas de <i>Echinocereus</i> sección <i>Triglochidiati</i> en México, mostrando el tallo a la izquierda y la flor correspondiente a la derecha	47
Figura 10. Diámetro del tallo. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas	50
Figura. 11. Ramificación por estolones	51
Figura 12. Número de costillas. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas	52
Figuras 13-21. Forma de surgimiento del botón floral en <i>Echinocereus</i>	54
Figura 22. Longitud de la flor. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas	56
Figura 23-30. Caracteres florales en algunas especies de <i>Echinocereus</i>	57

Figura 31. Longitud de la cámara nectarial. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas	58
Figura. 32. Esquemas de las formas florales de las especies analizadas	60
Figura 33. Relación de la longitud del tubo receptacular y la longitud del perianto. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas	61
Figura 34. Longitud de los tricomas del tubo receptacular. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas	62
Figura 35-43. Caracteres anatómicos de algunas de las especies de <i>Echinocereus</i>	68
Figuras 44-46. Caracteres de las células de la epidermis en algunas especies de <i>Echinocereus</i>	69
Figuras 47-52. Semillas de algunas especies de <i>Echinocereus</i> observadas en el MEB, mostrando una vista panorámica (arriba) y un acercamiento de la región lateral (abajo) ...	72
Figura 53. Árbol consenso de tres árboles igualmente parsimoniosos obtenidos en el análisis	76
Figura 54. Optimización de los caracteres en uno de los árboles más parsimoniosos elegido al azar	77
Figuras 55-58. Reconstrucción de los estados ancestrales de algunos caracteres anatómicos	87
Figuras 59-62. Reconstrucción de los estados ancestrales de algunos caracteres florales	90

RESUMEN

Echinocereus sección *Triglochidiati* ha sido aceptada en distintos tratamientos taxonómicos del género, sin embargo, no existe un consenso entre los autores en el número de especies que la componen, entre una y 14. La presente tesis tiene como objetivo poner a prueba la monofilia de la sección *Triglochidiati*. Para este propósito se abordaron tres preguntas: ¿Cuántas especies componen a la sección en México? ¿Estas especies representan un grupo monofilético? ¿Quién es su posible grupo hermano? Para responder la primera pregunta se utilizaron análisis multivariados, mientras que para la segunda y tercera se empleó un análisis cladístico con parsimonia. Los análisis multivariados mostraron que en México hay seis especies. Con ellas más tres especies endémicas de Estados Unidos se realizó un análisis filogenético, a partir de una matriz de 37 caracteres estructurales y 20 taxones de los cuales nueve corresponden al grupo interno y 11 al grupo externo. El análisis filogenético resultó en tres árboles igualmente parsimoniosos de 99 pasos, CI=0.697 y RI=0.766. El análisis mostró que *Echinocereus* sección *Triglochidiati* se resuelve como un grupo monofilético con un apoyo de 85% (bootstrap), 90% (jackknife) y un soporte de Bremer de tres pasos. La sección está definida por cuatro sinapomorfías: el color rojo del tercio superior del tépalo interno, estambres internos más largos que los externos, la forma H de sus flores y el color púrpura de las anteras. Dentro de la sección se observan tres grupos de especies: un primer clado lo forman *E. arizonicus* y *E. triglochidiatus*, el segundo clado está formado por dos subclados en donde *E. scheeri*, *E. acifer* y *E. ortegae* forman un grupo y *E. santaritensis*, *E. polyacanthus*, *E. coccineus* y *E. yavapaiensis* el segundo. Con base en este estudio, un clado de siete especies de *Echinocereus* se define como el grupo hermano la sección *Triglochidiati*, aunque no presenta valores de soporte. Además, *Echinocereus* es un género monofilético con 12 sinapomorfías, apoyado con valores de bootstrap y jackknife del 100% y un soporte de Bremer de 13 pasos.

ABSTRACT

Echinocereus section *Triglochidiati* has been accepted in different taxonomic treatments; however, there is no consensus among authors in the numbers of species composition, between one and 14. The aim of the study presented in this thesis was to investigate the monophyly of section *Triglochidiati*. For this purpose three questions were addressed: How many species are represented in Mexico? These species represent a monophyletic group? Who is its possible sister group? To answer first question multivariate analysis were used, while for the second and third a cladistic analysis was used. Multivariate analyses show that six species inhabit in Mexico. With these species plus three endemic taxa of the United States a phylogenetic analysis was conducted, based in a matrix of 37 structural characters and 20 taxa, nine as members of inner group and 11 for the external group. Phylogenetic analysis recover three equally parsimonious trees of 99 steps, CI = 0.697, and RI = 0.766. Our results shows that *Echinocereus* section *Triglochidiati* is a monophyletic group with a 85% (bootstrap) and 90% (jackknife) support, and a Bremer support of three steps. This section is defined by four synapomorphies: red upper third of the inner tepals, internal stamens longer than external ones, the H flower form, and the purple anthers. Within the section three species groups are recovered: a first clade is defined by *E. arizonicus* and *E. triglochidiatus*, a second clade comprises two subclades where *E. scheeri*, *E. acifer* and *E. ortegae* represent one group, and *E. santaritensis*, *E. polyacanthus*, *E. coccineus*, and *E. yavapaiensis* a second group. Based on present analysis, a clade formed by seven species of *Echinocereus* is recovered as the sister group of the section *Triglochidiati*, however no support values were detected. Furthermore, *Echinocereus* is a monophyletic genus with 12 synapomorphies, bootstrap and jackknife support values of 100%, and Bremer support of 13 steps.

1. INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae consta de alrededor de 100 géneros y 2000 especies (Barthlott y Hunt 1993); está formada por las subfamilias Maihuenioideae, Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae, de las cuales las tres últimas están representadas en México. Guzmán *et al.* (2003) calculan que 25 géneros y ca. 670 especies existen en México. La sistemática de la familia es complicada y su clasificación es controversial e inestable. Por un lado, los problemas se deben a que varios caracteres morfológicos pueden ser muy variables e influenciados por el ambiente (Cota y Wallace 1996) y la revisión no exhaustiva de éstos ha generado clasificaciones artificiales e inestables. Por otra parte, factores extrínsecos a la biología de la familia como: 1) descripciones incompletas y sin localidad de colecta; 2) múltiples descripciones de diversas formas de una misma especie, que han sido descritas como especies distintas; 3) falta de tipos o su pérdida; 4) escasez de material en las colecciones y 5) desconocimiento de la variabilidad de las especies y de su distribución geográfica (Sánchez-Mejorada 1982; Guzmán *et al.* 2003).

Buxbaum (1958) desarrolló una clasificación para la familia bajo los principios de la escuela evolutiva, considerando información proveniente de caracteres estructurales (flor, semilla, etc.) y la distribución geográfica. Esta clasificación es la base de posteriores propuestas evolucionistas (Bravo-Hollis 1978; Benson 1982; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Hunt 1992; Hunt 1999; Anderson 2001; Hunt 2006), las cuales no representan una clasificación natural y estable. Para conseguir esto último, es necesaria una revisión nomenclatural y una clasificación basada en filogenia (Wallace y Gibson 2002). En este contexto, las clasificaciones con base en filogenia buscan delimitar grupos que

sean producto natural de la evolución, y que comparten un ancestro común, es decir, grupos monofiléticos (Henning 1966; Donoghue 1988).

Existen pocos trabajos publicados (Terrazas y Arias 2002; Terrazas y Loza-Cornejo 2002; Arias y Terrazas 2006) y algunas tesis de posgrado (Arreola 2006; Bárcenas 2006; Gómez 2006) que ilustran la utilidad de los caracteres morfológicos en análisis filogenéticos en Cactaceae. La mayor parte de las publicaciones de filogenias en la familia se han hecho utilizando caracteres moleculares (Wallace y Fourquer 1995; Wallace y Cota 1996; Cota y Wallace 1996; Porter *et al.* 2000; Applequist y Wallace 2002; Nyffeler 2002; Butterworth *et al.* 2002; Arias *et al.* 2003, 2005). El aumento en el uso de los caracteres moleculares para genera filogenias es debido a causas prácticas (Hillis 1987) y al interés de los estudiantes hacia materias como biología celular y molecular (Jenner 2004). Wheeler (2004) sugiere que es peligroso desestimar el estudio de la morfología y de la taxonomía clásica, ya que la crisis de la biodiversidad amenaza con destruir la historia evolutiva de los taxones antes de ser documentada. Como resultado del trabajo taxonómico clásico, las revisiones taxonómicas y monografías representan una hipótesis de la distribución de los caracteres en cada taxón y por lo tanto, dan la pauta para generar y proponer caracteres y estados de carácter que podrán evaluarse en un análisis filogenético posterior.

El género *Echinocereus* Engelm. (Cactaceae) no ha tenido una estabilidad taxonómica infragenérica, no obstante cuenta con dos trabajos monográficos (Taylor 1985; Blum *et al.* 1998) y una revisión importante en la obra Las Cactáceas de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). En la presente investigación se realizan: 1) un análisis multivariado para reconocer el número de especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en México y 2) un análisis filogenético para poner a prueba la monofilia de la sección.

2. ANTECEDENTES

El género *Echinocereus* Engelm.

Engelmann (en Wislizenus 1848) describe varias especies a partir de muestras colectadas por Frederick Adolphus Wislizenus en el suroeste de los Estados Unidos y norte de México y define al género *Echinocereus* para designar a aquellas especies columnares cortas, con flores diurnas, con tubo receptacular no muy largo y semillas tuberculadas, y selecciona a *E. viridiflorus* Engelm. como la especie tipo. Por su parte, Salm-Dyck (1850) coloca a *Echinocereus* como una sección del género *Cereus* Mill.; y años después Engelmann (1859) ubica a *Echinocereus* como un subgénero de *Cereus*. Con base en características superficiales de tallo y flor, Lemaire (1868) incorpora en *Echinocereus* a algunas especies sudamericanas ahora ubicadas en los géneros *Echinopsis* Zucc. y *Nyctocereus* (A.Berger) Britton & Rose. Posteriormente Rümpler (1886) incluye en *Echinocereus* algunas especies ahora clasificadas en los géneros *Echinopsis*, *Austrocactus* Britton & Rose y *Haageocereus* Backeb. La delimitación actual del género fue propuesta por Schumann (1897-1898), quien duda de la existencia del género en Sudamérica y restringe a *Echinocereus* a 38 especies en Norteamérica, no obstante, agrega como especie dudosa a *E. hypogaeus* Rümpler, taxón que ahora es clasificado dentro del género sudamericano *Austrocactus*. Britton y Rose (1922) reconocen como género a *Echinocereus*, con una distribución estrictamente norteamericana y reconocen a 60 especies; entre ellas incluyen a *Cereus pensilis* (= *E. pensilis* (K.Brandege) J.A.Purpus); por otra parte, *E. poselgeri* es segregado (= *Wilcoxia poselgeri* (Lem.) Britton & Rose). Con una delimitación de *Echinocereus* parecida a la de Britton y Rose (1922), Backeberg (1960) reconoce 73 especies, representando la propuesta con el mayor número de especies reconocidas. Por

su parte, Rowley (1974) escinde a *Echinocereus pensilis* (K.Brandegee) J.A.Purpus y propone el género monotípico *Morangaya* G.D.Rowley.

Una de las obras más importante para *Echinocereus* la realiza Taylor (1985, 1988, 1989), quien hace una revisión completa del género, donde reconoce 46 especies agrupadas en ocho secciones (cuadro 1). Por su parte, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) reconocen para México a 50 especies, agrupadas en seis secciones (cuadro 1), las cuales no coinciden completamente con las reconocidas por Taylor (1985, 1988, 1989), asimismo, excluyen al género *Wilcoxia*. En una síntesis posterior de su trabajo monográfico y agregando nuevo conocimiento taxonómico para el género, Taylor (1993) propone ocho secciones, compuestas por 52 especies (cuadro 1). Posteriormente, Blum *et al.* (1998) generan una monografía del género, donde reconocen 71 especies agrupadas en tres subgéneros: *Morangaya* (G.D.Rowley) Lange, *Triglochidiatus* (Bravo) Blum, Lange & Rutow y *Echinocereus*. En la última revisión monográfica de la familia, Hunt (2006) propone ocho secciones (*sensu* Taylor 1993) y 65 especies (cuadro 1).

Descripción del género *Echinocereus* Engelm.

Tallos ramificados o solitarios, postrados o erectos, de 1-60 cm de longitud, rara vez hasta 2 m, de 1 a 15 cm de diámetro, con tallos globosos a cilíndricos, con 4-26 costillas y una raíz fibrosa o a veces tuberosa. Aréolas con espinas variables en número y longitud. Los botones florales se desarrollan en el borde superior de la aréola o surgen a través de la epidermis. Flores de pequeñas a grandes, de diversos colores, con síndromes de polinización diurna; tubo receptacular y pericarpelo de corto a largo con podarios con espinas o cerdas y algunas veces muchos tricomas, sustentadas por escamas triangulares; estigmas verdes. Fruto globoso a ovoide, de color verde a rojo, espinas deciduas; abren por

Cuadro 1. Número de especies y secciones en *Echinocereus* y especies en la sección *Triglochidiati*, según varios autores.

Autor	Especies para el género y secciones	Especies de la sección <i>Triglochidiati</i>
Taylor (1985, 1988, 1989)	46 especies 8 secciones: <i>Morangaya</i> (G.D.Rowley) N.P.Taylor, <i>Erecti</i> (K.Schum.) Bravo, <i>Costati</i> (Engelm.) N.P.Taylor, <i>Echinocereus</i> , <i>Triglochidiati</i> Bravo, <i>Reichembachii</i> N.P.Taylor, <i>Wilcoxia</i> (Britton & Rose) N.P.Taylor y <i>Pulchellus</i> N.P.Taylor.	3 especies: <i>E. polyacanthus</i> Engelm., <i>E. scheeri</i> (Salm-Dyck) Scheer y <i>E. triglochidiatus</i> Engelm.
Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)	50 especies 6 secciones: <i>Subinermes</i> (K.Schum.), <i>Scheera</i> Backeb., <i>Triglochidiati</i> , <i>Prostrati</i> K.Schum., <i>Echinocereus</i> y <i>Erecti</i> .	1 especie: <i>E. triglochidiatus</i> se agrega a la sección <i>Scheera</i> (ver texto): <i>E. gentry</i> Clover, <i>E. huitcholensis</i> (F.A.C.Weber) Gürke, <i>E. morricalii</i> Riha, <i>E. salm-dyckianus</i> Scheer y <i>E. scheeri</i> .
Taylor (1993)	52 especies 8 secciones: <i>Morangaya</i> , <i>Erecti</i> , <i>Costati</i> , <i>Echinocereus</i> , <i>Triglochidiati</i> , <i>Reichembachii</i> , <i>Wilcoxia</i> y <i>Pulchellus</i> .	5 especies, 2 grupos informales: Grupo Scheeri: <i>E. ortegae</i> Rose ex J.G.Ortega y <i>E. scheeri</i> Grupo Polyacanthus: <i>E. coccineus</i> Engelm., <i>E. polyacanthus</i> y <i>E. triglochidiatus</i> .
Blum <i>et al.</i> (1998)	71 especies 3 subgéneros: <i>Morangaya</i> (G.D.Rowley) Lange, <i>Triglochidiati</i> (Bravo) W.Blum, Mich.Lange & Rutow y <i>Echinocereus</i> . 7 secciones (subgénero <i>Echinocereus</i>): <i>Erecti</i> , <i>Costati</i> , <i>Subinermes</i> , <i>Echinocereus</i> , <i>Reichembachii</i> , <i>Wilcoxia</i> y <i>Pulchellus</i> .	14 especies, 3 grupos informales: Grupo Triglochidiatus: <i>E. arizonicus</i> Rose ex Orcutt, <i>E. santaritensis</i> W.Blum & Rutow y <i>E. triglochidiatus</i> Grupo Scheeri: <i>E. klapperi</i> W.Blum, <i>E. ortegae</i> , <i>E. sanpedroensis</i> Raudonat & Rischer, <i>E. salm-dyckianus</i> y <i>E. scheeri</i> . Grupo Coccineus: <i>E. acifer</i> (Otto ex Salm-Dyck) Haage, <i>E. coccineus</i> , <i>E. huitcholensis</i> , <i>E. pacificus</i> (Engelm.) Haage, <i>E. polyacanthus</i> y <i>E. toroweapensis</i> (P.C.Fisch.) Fuersch.
Hunt (2006)	65 especies 8 secciones: <i>Morangaya</i> , <i>Erecti</i> , <i>Triglochidiati</i> , <i>Costati</i> , <i>Echinocereus</i> , <i>Reichembachii</i> , <i>Wilcoxia</i> y <i>Pulchellus</i> .	12 especies: <i>E. acifer</i> , <i>E. arizonicus</i> , <i>E. coccineus</i> , <i>E. klapperi</i> , <i>E. mombbergerianus</i> G.Frank, <i>E. ortegae</i> , <i>E. pacificus</i> , <i>E. polyacanthus</i> , <i>E. santaritensis</i> , <i>E. salm-dyckianus</i> , <i>E. scheeri</i> y <i>E. triglochidiatus</i> .

una o más escisiones; pulpa jugosa, blanca, en algunas especies es un fruto seco. Semilla de ovoide a más o menos globosa, 0.8 a 2 mm de longitud, testa tuberculada, la mayoría negras (Taylor 1985).

Ubicación taxonómica de *Echinocereus* Engelm.

El género *Echinocereus* siempre ha sido ubicado dentro de la subfamilia Cactoideae, sin embargo, su ubicación tribal y la relación con otros géneros no han sido estables. Schumann (1897-1898) ubica a *Echinocereus* en la tribu Echinocactaeae, tribu compuesta por géneros sudamericanos y norteamericanos. Britton y Rose (1922) clasifican a *Echinocereus* en la tribu Cereae (=Cactaeae), en la subtribu Echinocereanae, aliado con los géneros sudamericanos *Austrocactus* Britton & Rose, *Rebutia* K.Schum. y *Echinopsis* (incluyendo *Chamacereus* Britton & Rose, *Lobivia* Britton & Rose). Posteriormente Berger (1929) ubica a *Echinocereus* dentro de la tribu Cereaeae, en la subtribu Cereinae junto con *Cereus*, *Echinopsis*, *Arequipa* Britton & Rose, *Lobivia* y *Rebutia*. Por su parte, Buxbaum (1958) erige la tribu Echinocereae para *Echinocereus*, donde también incluye a *Bergerocactus* Britton & Rose, *Machaerocereus* Britton & Rose, *Rathbunia* Britton & Rose, (los dos últimos actualmente están incorporados al género *Stenocereus* (A.Berger) Riccob.) y *Wilcoxia* Britton & Rose en la subfamilia Cereoideae (Cactoideae).

De acuerdo con Anderson (2001) *Echinocereus* es miembro de la tribu Pachycereaeae. Su relación es confirmada con la aparición de filogenias moleculares, las cuales ubican a *Echinocereus* en la subtribu Stenocereinae (Wallace 2002; Wallace y Gibson 2002; Arias *et al.* 2005; Arreola-Nava *et al.* en proceso). De acuerdo con estos autores, *Echinocereus* es el hermano del clado formado por los restantes géneros de Stenocereinae: *Escontria* Rose, *Myrtillocactus* Console, *Polaskia* Backeb. y *Stenocereus*.

Por otra parte, *Morangaya pensilis* fue propuesto por Wallace y Fourquer (1995), como hermano del género *Echinocereus* a partir de un estudio filogenético con enzimas de restricción; sin embargo, en este estudio el grupo externo no cuenta con otro miembro de la subtribu *Stenocereinae*. Además, describiendo las características de epidermis e hipodermis de algunas cactáceas norteamericanas, Loza-Cornejo y Terrazas (2003) descubren en *M. pensilis* la presencia de cuerpos de sílice, una sinapomorfía del género *Stenocereus* (Gibson y Horak 1978; Arreola-Nava *et al.* en proceso). Posteriormente, en un análisis filogenético para *Stenocereus* con base en caracteres moleculares y estructurales, Arreola-Nava *et al.* (en proceso) muestran que *M. pensilis* es el hermano de *Stenocereus*.

***Echinocereus* Engelm. sección *Triglochidiati* Bravo**

Bravo-Hollis (1973) propone la sección *Triglochidiati*, para agrupar en ella al conjunto de especies con tallos cespitosos, globosos hasta cilíndricos, provistos de costillas tuberculadas, con flores escarlata, tubo generalmente más corto que el perianto y con segmentos del perianto poco gruesos y generalmente obtusos. La autora sugiere que las características variables del grupo son el número de costillas y el número de espinas, especialmente en *E. triglochidiatus* Engelm. Reconoce que la sección está representada en México por cuatro especies: *E. acifer* (Otto ex Salm-Dyck) Haage, *E. leeanus* (Hook.) Lem. ex Rümpler, *E. pacificus* (Engelm.) Haage y *E. triglochidiatus* (especie tipo de la sección). La sección habita en el centro y noroeste de México y suroeste de los Estados Unidos de América, creciendo preferentemente en bosque de pino y encino (Taylor 1985). Originalmente Bravo-Hollis (1973) nombra a la sección con el término *Triglochidiata*, pero Taylor (1985) propone la declinación *Triglochidiatus*. Más recientemente Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) utilizan el adjetivo plural *Triglochidiati*, con base en el artículo

21.2 del Código de Viena del ICBN (McNeill *et al.* 2006) esta última declinación es la correcta.

Taylor (1985, 1988, 1989) propone que la sección *Triglochidiati* está representada por tres especies (cuadro 1); considerando a *E. leeanus* como sinónimo de *E. polyacanthus* var. *polyacanthus*, *E. acifer* en la sinonimia de *E. polyacanthus* var. *densus* (Regel) N.P.Taylor y *E. pacificus* como *E. polyacanthus* var. *pacificus* (Engelm.) N.P.Taylor. Por su parte, Ferguson (1989) propone que la sección está representada en los Estados Unidos por las especies *E. triglochidiatus* y *E. coccineus* Engelm. Posteriormente, en un resumen de la taxonomía del género, Taylor (1993) reconoce cinco especies las cuales divide en dos grupos taxonómicos informales (cuadro 1).

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), siguiendo la propuesta de Benson (1982), indican que la sección está integrada por una sola especie extremadamente variable, *Echinocereus triglochidiatus*, quien ha dado lugar a un complejo de numerosas variedades y formas que varían en el número de costillas y la espiración, conservando el mismo tipo de flor. A diferencia de la descripción original (Bravo-Hollis 1973), argumentan que las especies de la sección *Triglochidiati* presentan flores con un tubo receptacular un poco más grande que el perianto; por otro lado, agrupan en la sección *Scheera* Backeb. cinco especies con tallos largos y angostos, suaves, más o menos postrados, hasta con diez costillas, flores más largas que el perianto de color rosa escarlata hasta anaranjado (cuadro 1). Los taxones de la sección *Scheera* según Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) son incorporados a la sección *Triglochidiati sensu* Taylor (1985, 1988, 1989, 1993), quien acepta a *E. scheeri* y considera a *E. salm-dyckianus* como sinónimo de éste; *E. gentry* es relegado como variedad de *E. scheeri* y *E. huitcholensis* como variedad de *E.*

polyacanthus; mientras que *E. morricalli* es incorporado a la sección *Costati* como una subespecie de *E. viereckii* Werder.

Para Blum *et al.* (1998) *Triglochidiati* es un subgénero integrado por tres grupos taxonómicos informales con 14 especies (cuadro 1). A excepción de *E. toroweapensis*, *E. santaritensis*, *E. klapperi* y *E. sanpedroensis*, el resto de las especies propuestas por Blum *et al.* (1998) son reconocidas por Taylor (1985, 1988, 1987, 1993) como especies, subespecies o variedades.

Posteriormente Baker y Routson (2003) señalan que el nivel de ploidía y la presencia de dioicismo son caracteres importantes para el reconocimiento de las especies de la sección *Triglochidiati* nativas de Estados Unidos. Señalan que la morfología de estas especies es muy variable, no obstante se puede trabajar teniendo un buen número de muestreo. Zimmerman y Parfitt (2003) reconocen que la sección está representada en los Estados Unidos por *E. arizonicus*, *E. coccineus* y *E. triglochidiatus*. Sin embargo, con base en un análisis morfométrico Baker (2006a, 2006b), reconoce para ese mismo país a *E. arizonicus*, *E. coccineus*, *E. santaritensis*, *E. triglochidiatus* y una especie nueva, *E. yavapaiensis* M.A.Baker.

Hunt (2006) reconoce 12 especies para esta sección. A pesar de que es una propuesta parecida a la de Blum *et al.* (1998), presenta diferencias como son elevar a *E. pacificus* spp. *mombergerianus* (G.Frank) W.Blum & Rutow (Blum *et al.* 1998) a nivel de especie, transfiere a *E. huitcholensis* como variedad de *E. acifer*, mientras que incluye a *E. sanpedroensis* como sinónimo de *E. salm-dyckianus* y no menciona al taxón *E. toroweapensis* (cuadro 1).

Por lo anterior, es evidente que las especies de la sección *Triglochidiati* que habitan México presentan un problema taxonómico. Las diversas propuestas de los autores se corroboran parcialmente, por lo que es necesario revisar y analizar los caracteres propuestos por los autores para delimitar a las especies. Asimismo, Taylor (1985, 1988, 1989, 1993) delimita a las secciones y sus posibles relaciones con base en una comparación de caracteres morfológicos que considera “no especializados” y “especializados” sin un análisis cladístico que lo sustente. Sin embargo, los trabajos de Taylor (1985, 1988, 1989, 1993) y Blum *et al.* (1998) representan monografías exhaustivas del género que pueden ser base de estudios posteriores. Tal es el caso de Miller (1988), quien realiza una filogenia a partir de caracteres fitoquímicos de sus pigmentos florales y utilizando 14 especies de *Echinocereus*, tratando de representar a los grupos de especies propuestos por Taylor (1985). A pesar de que se considera a la sección *Triglochidiati* como un grupo natural y bien definido (Bravo-Hollis 1973, Taylor 1985, Blum *et al.* 1998 y Hunt 2006), no existe un trabajo filogenético que ponga a prueba la monofilia del grupo. Tomando como hipótesis las propuesta de Taylor (1985, 1988, 1889, 1993), Blum *et al.* (1998), Hunt (2006) y Baker (2006a, 2006b) quienes juntos refieren a 15 especies para la sección *Triglochidiati*, se desprenden algunas interrogantes sobre este grupo: ¿cuántas y cuáles especies existen en México? ¿Las especies del grupo *Triglochidiati* forman un grupo monofilético? y si fuera así, entonces, ¿qué caracteres estructurales se revelan como sinapomorfías?

3. OBJETIVOS

Objetivo general

Poner a prueba la monofilia de *Echinocereus* sección *Triglochidiati sensu Taylor*

Objetivos particulares

a) Delimitar el número de especies de la sección *Triglochidiati* presentes en México mediante la evaluación y análisis de caracteres morfométricos a partir de las diferentes especies propuestas para el país.

b) Evaluar la monofilia de la sección *Triglochidiati (sensu Taylor)*, con base en un conjunto de caracteres estructurales del tallo, flor y fruto, microestructurales de la semilla y anatómicos.

c) Explorar cuál es el grupo hermano de la sección *Triglochidiati*.

4. MATERIAL Y MÉTODO

Revisión y análisis de literatura

Se recopiló y analizó la literatura especializada en taxonomía del género *Echinocereus*, con énfasis en la sección *Triglochidiati* (Bravo-Hollis 1973; Taylor 1985, 1988, 1989, 1993; Ferguson 1989; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Blum *et al.* 1998; Baker y Routson 2003; Zimmerman y Parfitt 2003; Hunt 2006; Baker 2006a, 2006b; Blum *et al.* 2008). Esta revisión permitió conocer las especies descritas, corroborar y documentar la información de algunos caracteres útiles para el reconocimiento de algunos taxones; además, se ubicaron algunas localidades y se obtuvieron datos de la fenología de las especies para realizar el trabajo de campo y obtener estructuras reproductivas.

Trabajo de campo

Se visitaron un total de 37 localidades de distribución de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en los estados de Aguascalientes, Baja California, Chihuahua, Durango, Guanajuato, Jalisco, Nayarit, Sinaloa, Sonora y Zacatecas (cuadro 2), con la finalidad de representar a la mayor cantidad de especies que se reportan para México, así como conocer su variación morfológica. En cada localidad se tomaron datos y fotografías a cinco individuos adultos, corroborando estructuras reproductoras o restos de éstas. Por cada localidad se colectaron al menos dos ramas; una para realizar el ejemplar de herbario (depositado en MEXU) y otra para mantenerla en la colección viva de cactáceas del Jardín Botánico (IBUNAM) y obtener posteriormente flores o frutos. En los especímenes en floración se tomaron fotos de las flores en anthesis en corte longitudinal para toma de datos posteriores. Las flores se fijaron en FAA y/o se herborizaron.

Cuadro 2. Localidades de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* visitadas para este estudio y acrónimos empleados por localidad. Todos los ejemplares están depositados en MEXU.

Localidad	Acrónimo	Colector
Joya Fría, Guanajuato.	A	D. Sánchez 01, 02, 03
Mesa de San José, Guanajuato	a	D. Sánchez 04
El Ocote, Aguascalientes	B	D. Sánchez 05
Los Alamitos, Aguascalientes	b	D. Sánchez 06, 07
El Manantial, Zacatecas	C	D. Sánchez 09, 10, 11
El Arenal, Zacatecas	D	D. Sánchez 21
El Soldado, Durango	E	D. Sánchez 12, 13
Navajas, Durango	e	D. Sánchez 18
Coneto de Comonfort, Durango	F	D. Sánchez 20
El Palmito, Sinaloa	G	D. Sánchez 14, 15
N de el Palmito, Sinaloa	g	D. Sánchez 16
Espinazo del Diablo, Sinaloa	H	D. Sánchez 17
Cusihuiriachic, Chihuahua	I	D. Sánchez 24
Tomochic, Chihuahua	i	D. Sánchez 26
O de El Pinito, Chihuahua	J	D. Sánchez 27
Basaseachic, Chihuahua	L	D. Sánchez 28
E Yepachic, Chihuahua	M	D. Sánchez 30
O de los Hornitos, Chihuahua	N	D. Sánchez 31
E de Yécora, Sonora	O	D. Sánchez 34
El Potrero, Chihuahua	Q	D. Sánchez 36
Cahuisuri, Chihuahua	q	D. Sánchez 37
Buenaventura, Chihuahua	R	D. Sánchez 44
Camino a Cueva de la Olla , Chihuahua	r	D. Sánchez 44
Cueva de la Olla, Chihuahua	S	D. Sánchez 44
Cumbres de Majalca, Chihuahua	T	D. Sánchez 38
Rancho AA, Chihuahua	t	D. Sánchez 46
Samalayuca, Chihuahua	U	D. Sánchez 48
San Pedro Mártir, Baja California	V	S. Arias 1806
O de San Pedro Mártir, Baja California	W	S. Arias 1807
Cañón San Carlos, Baja California	X	S. Arias 1828
S del Cucharillo, Zacatecas	n	D. Sánchez 50
E de Las Canoas, Durango	K	D. Sánchez 51
E de Mesa del Nayar, Nayarit	f	D. Sánchez 53
O de Mesa del Nayar, Nayarit	P	D. Sánchez 55
S Cueva del Negro, Durango	#	D. Sánchez 58
NO de Topia, Durango	&	D. Sánchez 59
O de la Soledad, Durango	d	D. Sánchez 60

Revisión de ejemplares

Se revisaron 218 ejemplares de la sección *Triglochidiati*, depositados en los herbarios de University of Arizona (ARIZ), Arizona State University (ASU), Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Durango (CIIDIR), Universidad de Guadalajara (IBUG), Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU) y University of New Mexico (UNM) (acrónimos según Holmgren *et al.* 1990). Se revisaron ejemplares tipo depositados en herbario en la medida de lo posible, así como las descripciones originales de los taxones involucrados. Se obtuvieron referencias de ejemplares vivos de la colección de cactáceas del Jardín Botánico (IBUNAM) y del Jardín Botánico El Charco del Ingenio A.C., San Miguel de Allende, Gto. Se consultaron y obtuvieron datos de los ejemplares de herbario depositados en MEXU de las especies del género *Echinocereus* que funcionaron como grupo externo en el análisis filogenético (Anexo 1). Se revisaron ejemplares tipo en la medida de lo posible.

Trabajo de laboratorio

Caracteres cuantitativos. Mediante las imágenes de las plantas encontradas en cada localidad y las imágenes de los ejemplares de herbario, se contaron o midieron los caracteres morfométricos del tallo y flor con el programa Image-Pro Plus V.6.0 (Media Cybernetics 2005). Los caracteres referentes a las aréolas y espinas se midieron en la zona media del tallo, así como el diámetro de éste. Para cada carácter se tomaron cinco mediciones por individuo, por lo que cada carácter tiene 25 mediciones, a excepción de los caracteres florales, ya que no se contó con suficiente material. Las espinas centrales y radiales fueron nombradas de acuerdo a su orientación haciendo una analogía a las manecillas de un reloj (Arroyo *et al.* 2010).

Caracteres cualitativos. Se obtuvieron de la observación directa y corroboración en los ejemplares de herbarios, plantas vivas y literatura. Los caracteres utilizados se documentaron con registro fotográfico.

Caracteres anatómicos. Se tomó un tallo por especie y se disectó la zona basal, la zona media y el ápice. Estas secciones de tallo se fijaron en FAA (Johansen 1940) y posteriormente se mantuvieron en etanol al 70%, durante un mes para iniciar la deshidratación y quitar la mayor cantidad de mucílago posible. Después los tejidos se deshidrataron gradualmente con alcohol terbutílico en un cambiador automático marca Leica. Los tejidos se incluyeron en parafina Paraplast Leica 56°. Los cortes se hicieron en un micrótopo rotatorio, con un grosor de 10 a 20 μm , se desparafinaron y se tiñeron en safranina-verde fijo y se montaron en resina sintética de acuerdo con Johansen (1940). Para la observación de la superficie de la epidermis y aréolas a través del microscopio electrónico de barrido (MEB), se obtuvieron de muestras fijadas también FAA, las cuales fueron deshidratadas y limpiadas con un limpiador ultrasónico, después fueron secadas a punto crítico en una secadora Emitech K850. Se montaron en un portamuestras de latón recubierto con una cinta conductiva de carbón y se cubrieron con una capa de oro en un ionizador de metales Emitech K550. Las observaciones y fotografías se tomaron en el MEB Hitachi-S-2460N del IBUNAM. Los caracteres de la epidermis se describen usando la terminología empleada por Loza-Cornejo y Terrazas (2003). Además, se utilizó la colección de preparaciones anatómicas de la tribu Pachycereae (Terrazas 1999) a cargo de la Dra. Teresa Terrazas del Departamento de Botánica del IBUNAM.

Micromorfología de la semilla. Para describir la micromorfología de las semillas, éstas fueron lavadas en una solución caliente (~ 70 °C) de 50 ml de agua destilada y tres gotas del detergente biológico Tween, durante 5 minutos en una parrilla giratoria. El ciclo se repetía hasta retirar la mayor cantidad de mucílago adherido y restos de tejido sobre la cubierta seminal. Enseguida se limpiaban por ultrasonido con agua destilada, dejándolas secar dentro de tubos Eppendorf. Se montaron tres semillas, dos laterales y una mostrando la región hilo-micropilar, en un portamuestras de latón recubierto con una cinta conductiva de carbón y se cubrieron con una capa de oro en un ionizador de metales Emitech K550. Las observaciones y fotografías se tomaron en el microscopio electrónico de barrido Hitachi-S-2460N del IBUNAM. Los caracteres de la semilla se describen usando la terminología de Barthlott y Hunt (2000).

Análisis estadístico

Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa SAS (SAS Institute, 1989). Los gráficos se hicieron con el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft. Inc. 2004). Para todos los caracteres utilizados se calcularon sus valores de tendencia central y dispersión. Los caracteres cuantitativos continuos que no cumplían con los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianzas se transformaron con logaritmo natural y con raíz cuadrada con los caracteres cuantitativos discretos.

Análisis de funciones discriminantes canónicas y análisis discriminante clasificadorio. El análisis de funciones discriminantes canónicas permite comparar el grado de variabilidad entre los grupos existentes designados *a priori* y muestra las dimensiones (funciones discriminantes) a lo largo de las cuales difieren dichos grupos, estas funciones son usadas para describir o elucidar las diferencias entre los grupos (Rencher 2002;

Tabachnick y Fidel 2007). Este análisis fue aplicado con el propósito de identificar al subconjunto de caracteres que separan a las especies al máximo, así como para identificar la contribución relativa de cada carácter a la separación de las especies. Posteriormente se aplicó un análisis discriminante clasificatorio, considerando los caracteres que presentaron la mayor contribución en las tres primeras funciones canónicas del análisis anterior con el propósito de corroborar si los individuos están correctamente identificados en las especies asignadas *a priori*. Los análisis discriminantes (canónicos o clasificatorios) son usados en biología evolutiva y sistemática en análisis de diferenciación geográfica, diferenciación y delimitación de especies o grupos supraespecíficos (Lubischew 1962; Campbell y Atchley 1981; Stuessy 2009). Estos análisis han sido usados en la delimitación de especies de diversos grupos de plantas, por ejemplo en *Potentilla* (Rosaceae, Eriksen 1997), *Vaccinium* (Ericaceae, Vander Kloet y Dickinson 1999), *Echinacea* (Asteraceae, Binns *et al.* 2002), *Braunia* (Hedwigiaceae, De Luna y Gómez-Velasco 2008), así como en *Echinocereus* (Baker 2006a, 2006b).

Los análisis de funciones canónicas discriminante se realizaron a partir de las 37 localidades visitadas más dos localidades tomadas de ejemplares de herbario completos y bien conservados de la sección *Triglochidiati* (localidades Y y Z). Se midieron 17 caracteres vegetativos y sólo tres caracteres florales debido a que el número de flores por localidad fue limitada; caracteres que según Taylor (1985) y Blum *et al.* (1998) permiten reconocer a los taxones. Se realizaron análisis de funciones discriminantes canónicas y clasificatorias utilizando: 1) solo los caracteres vegetativos y 2) usando los caracteres vegetativos y florales, para saber si los caracteres florales permiten reconocer a otras especies o grupos de especies. En todos los análisis se utilizó el valor promedio de los

individuos y la variable clasificatoria fue la especie asignada *a priori* siguiendo las características distintivas de los taxones propuestos.

Análisis de varianza. Este análisis surge como una generalización de la prueba de T de student para comparación de medias, cuando el número de muestras es mayor de dos. Con los caracteres morfométricos que resultaron con mayor peso para separar a las especies o grupos de especies en el análisis de funciones canónicas discriminantes y que son potencialmente útiles en un análisis filogenético, se realizó un análisis de varianza con el procedimiento de método general lineal para saber si hay diferencias significativas en los caracteres entre las especies. Se utilizó el método general lineal ya que el número de muestra para cada especie es diferente.

Comparación de medias de Tukey. Después de que el análisis de varianza ha declarado diferencias significativas, la prueba de comparación de medias permite identificar cuáles son los grupos de datos (especies) que presentan diferencias significativas y con ello proponer estados de carácter.

Análisis filogenético

Taxones. Las terminales del análisis abarcaron a las especies de la sección *Triglochidiati* aceptadas en análisis estadístico para los taxones representados en México y la investigación de Baker (2006a, 2006b) para los taxones representados en Estados Unidos. Tratando de abarcar la mayor parte de variación morfológica del género *Echinocereus* y representar a los integrantes de varias secciones en las que el género se ha dividido (Taylor 1993; Blum *et al.* 1998; Hunt 2006) se incluyen a nueve especies en el análisis. Además se incluyen en el grupo externo una especie del género *Stenocereus*

quién al igual que *Echinocereus* se encuentra dentro de la subtribu Stenocereinae y una especie del género *Pachycereus* representante de la subtribu hermana Pachycereinae (Wallace 2002; Arias y Terrazas 2006).

Matriz de datos. La matriz generada se editó en Mesquite ver. 2.6 (Maddison y Maddison 2009); y consta de 20 terminales y 37 caracteres estructurales, compuesta por 22 morfológicos de raíz, tallo, flor y fruto, seis micromorfológicos del tallo y la semilla, siete anatómicos del tallo, uno fenológico y uno citológico tomado de la literatura; se trabajaron otros caracteres que no resultaron informativos y no fueron incluidos en este trabajo. La mayor parte de los datos utilizados fueron generados durante la presente investigación, sin embargo, los caracteres de *Echinocereus yavapaiensis* fueron tomados del trabajo de Baker (2006a). Para *E. santaritensis* se utilizaron los caracteres señalados por Blum *et al.* (1998) y Baker (2006a). Los caracteres anatómicos para *E. poselgeri* y *E. leucanthus*, fueron tomados de la publicación de Loza-Cornejo y Terrazas (1996), los caracteres de *E. schmollii* del trabajo de Loza-Cornejo (1996). Los caracteres morfológicos de estas tres especies fueron corroborados con la investigación de Blum *et al.* (2008), ya que su representatividad en los herbarios consultados es muy baja. Los caracteres anatómicos de *E. cinerascens*, *E. enneacanthus*, *E. pectinatus*, *E. pentalophus* y *E. pulchellus* fueron obtenidos de las publicaciones de Mauseth (1993b), Mauseth y Plemons-Rodríguez (1998), Mauseth *et al.* (1998) y Loza-Cornejo y Terrazas (2003). Para *E. ortegae*, los caracteres de flor y fruto fueron tomados de las publicaciones de Frank (1988) y Blum *et al.* (1998); y los caracteres de la semilla de la publicación de Frank (1988). Los datos de *Pachycereus pringlei* se tomaron del trabajo de Arias y Terrazas (2006) y los datos de *Stenocereus queretaroensis* de la tesis de Arreola (2006).

Análisis cladístico. Este análisis se realizó con el programa PAUP* 4.0b10 para Microsoft Windows (Swofford 2001). Los caracteres no fueron pesados, los caracteres multiestado se trataron como desordenados, los taxones que presentaban más de un estado fueron tratados como polimórficos. Utilizando el criterio de parsimonia, se llevó a cabo una búsqueda heurística con 10000 secuencias de adición aleatoria, reteniendo 100 árboles, intercambio de ramas mediante 'TBR' (tree-bisection-reconnection), reteniendo 1000 árboles en la memoria, las opciones 'Collapse' and 'Steepest Descent' apagadas y las opciones 'Multrees' y 'Deltran' encendidas (pset mstaxa=polymorph opt=deltran; set maxtrees=1000; hsearch addseq=random nreps=10000 hold=100 rseed=0 collapse=no). Este proceso se repitió 10 veces para confirmar los resultados. Los árboles resultantes fueron enraizados con el taxón *Pachycereus pringlei*. La robustez de los clados se evaluó a través del soporte de Bremer [pset mstaxa=polymorph opt=deltran; set maxtrees=1000; hsearch addseq=random nreps=10000 rseed=0 collapse=no keep=L+n (donde L representa longitud de los árboles más parsimoniosos y n representa los pasos agregados)], la prueba de confianza de Bootstrap mediante 1000 réplicas utilizando una búsqueda heurística de 1000 secuencias de adición aleatoria, reteniendo 10 árboles, intercambio de ramas mediante TBR (bootstrap nreps=1000 treefile=bootechino.tre search=heuristic/addseq=random nreps=1000 hold=10 rseed=0) y la prueba de confianza de Jackknife mediante 1000 réplicas, utilizando una búsqueda heurística de 1000 secuencias de adición aleatoria, reteniendo 10 árboles, intercambio de ramas mediante TBR y removiendo el 36% de los caracteres como sugieren Farris *et al.* (1996), (jackknife pctdelete=36 nreps=1000 treefile=jackknifeechino.tre search=heuristic/addseq=random nreps=1000 hold=10 rseed=0). Los valores de soporte fueron se presentan en el árbol de consenso de los árboles más parsimoniosos obtenidos con la matriz original. Los caracteres fueron optimizados sobre uno de los árboles más parsimoniosos. Por último, para algunos

caracteres se dibujó sobre uno de los árboles más parsimoniosos la reconstrucción de estados ancestrales mediante parsimonia y estados no ordenados utilizando el programa Mesquite ver. 2.6 (Maddison y Maddison 2009), con la finalidad de ilustrar su comportamiento en el cladograma.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 DELIMITACIÓN DE LAS ESPECIES DE *Echinocereus* SECCIÓN *Triglochidiati* EN MÉXICO

RESULTADOS

Las localidades visitadas representaron la distribución propuesta de los taxones de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en México por diversos autores (Taylor 1993; Blum *et al.* 1998; Hunt 2006). Se realizó un análisis de funciones discriminantes canónicas y un análisis discriminante clasificatorio con 17 caracteres vegetativos y tres florales (cuadro 3). En el cuadro 4 se muestra un resumen de las especies utilizadas.

Cuadro 3. Caracteres morfométricos utilizados en el análisis de funciones canónicas discriminantes.

Abre	Caracteres vegetativos	Abre	Caracteres vegetativos
COST	Número de costillas	ER06	Longitud de la espina radial en posición 06
LTAL	Longitud del tallo	ER08	Longitud de la espina radial en posición 08
ATAL	Ancho del tallo	ER09	Longitud de la espina radial en posición 09
ECEN	Número de espinas centrales	ER10	Longitud de la espina radial en posición 10
EC06	Longitud de la espina central en posición 06	LARE	Longitud de la aréola
GREC	Grueso de la espina central en posición 06	ANAR	Ancho de la aréola
ERAD	Número de espinas radiales	DIAR	Distancia entre las aréolas
ER02	Longitud de la espina radial en posición 02	LFLO	Longitud de la flor
ER03	Longitud de la espina radial en posición 03	RTUT	Razón de la longitud del tubo receptacular y la longitud del perianto
ER04	Longitud de la espina radial en posición 04	LTRIC	Longitud de los tricomas del tubo receptacular

Cuadro 4. Especies de la sección *Triglochidiati* referidas para México por diversos autores; acrónimo de la especie y características distintivas.

Especie	Acrón.	Características distintivas
<i>Echinocereus acifer</i> ^{2 3}	A	Diploide, tallo con estolones, tubo receptacular con muchos tricomas, flor larga de 8 hasta 12 cm, a veces zigomórfica (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus arizonicus</i> ^{2 3}	R	Diploide, menos de 10 costillas, menos de 3 espinas centrales, las cuales son anguladas a teretes (Blum <i>et al.</i> 1998; Hunt 2006).
<i>Echinocereus coccineus</i> ^{1 2 3}	C	Tetraploide, flores dimórficas, flores con longitud de 4 a 5 cm, tubo con tricomas cortos, fruto rosa a rojizo (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus huitcholensis</i> ²	H	Diploide, ramifica por estolones, flores con muchos tricomas, tallos delgados y alargados, flores de 8 a 12 cm, se distribuye sobre la Sierra Madre Occidental en la vertiente del Pacífico (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus klapperi</i> ^{2 3}	-	Florece tardía (julio/agosto). Flor de 5 a 7 cm. La flor abre en la mañana y no por la tarde (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus mombergerianus</i> ³	M	Tetraploide, parecido a <i>E. pacificus</i> y <i>E. polyacanthus</i> , pero espinas centrales de 3-10 cm, flores 3 a 4.5 cm de longitud. Semillas de 1.6 mm de longitud, se distribuye en la Sierra de San Pedro Mártir, Baja California (Hunt 2006).
<i>Echinocereus ortegae</i> subsp. <i>ortegae</i> ^{2 3}	O	Diploide, 10-12 costillas, espinas centrales hasta 3, flores de 7 a 8 cm, tricomas de la flor hasta 4 mm.
<i>Echinocereus ortegae</i> subsp. <i>koehresianus</i> ^{1 2 3}	k	Diploide, tallo delgado, 10 a 15 costillas, presenta estolones, espinas pequeñas y delgadas, flor larga de 8 a 12 cm (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus pacificus</i> ^{2 3}	F	Tetraploide. Parecido a <i>E. polyacanthus</i> . Aislamiento geográfico, se distribuye en las colinas del Río San Carlos en Baja California (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus polyacanthus</i> ^{1 2 3}	P	Tetraploide, flores dimórficas, longitud de 3 a 7 cm, tubo con tricomas, fruto verde a ligeramente café (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus salm-dyckianus</i> ^{2 3}	-	Diploide. Parecido a <i>E. scheeri</i> pero con flores anaranjadas. Presenta una protrusión axial en la cámara nectarial (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus sanpedroensis</i> ²	-	Diploide. Parecido a <i>E. salm-dyckianus</i> sin protrusión axial en la cámara nectarial, semillas pequeñas (Blum <i>et al.</i> 1998).
<i>Echinocereus scheeri</i> ^{1 2 3}	S	Diploide, flor rosa, presencia de estolones, flor larga 10 hasta 14 cm, floración nocturna (Blum <i>et al.</i> 1998).

¹: especie aceptada por Taylor (1993), ²: especie aceptada por Blum *et al.* (1998) y

³: especie aceptada por Hunt (2006).

Análisis de funciones canónicas discriminantes con caracteres vegetativos

Este análisis mostró que la primera y la segunda funciones canónicas explican, respectivamente, el 68.49% y el 20.61% de la variación, ambas funciones representan el 80.33% de la variación (Wilk's Lambda $P < 0.05$). La primera función canónica presenta los mayores coeficientes canónicos en los caracteres COST y ER09. La segunda función canónica presenta los mayores coeficientes en los caracteres ATAL, GREC y ECEN. El gráfico de las dos primeras funciones muestra que utilizando sólo los caracteres vegetativos se pueden distinguir tres grupos dentro de la sección *Triglochidiati*. En los valores negativos de la primera función se separan las especies que presentan un número menor de costillas (*Echinocereus arizonicus* y *E. scheeri*) con respecto al resto de las especies. En la segunda función canónica, dentro del grupo de pocas costillas se separa una especie tallos y espinas delgados (*E. scheeri*) y la especie con pocas costillas, tallos gruesos y espinas gruesas (*E. arizonicus*). El resto de las especies forman una nube de puntos en donde se distinguen en los extremos a las especies *E. coccineus* y *E. ortegae* subsp. *koehresianus* (fig.1). La distancia cuadrada de Mahalanobis (D^2) no es significativa entre los pares de especies *E. mombergerianus* – *E. pacificus*, *E. ortegae* subsp. *ortegae* – *E. acifer*, *E. ortegae* subsp. *ortegae* – *E. pacificus*, *E. ortegae* subsp. *ortegae* – *E. mombergerianus* y *E. ortegae* subsp. *ortegae* – *E. polyacanthus* (cuadro 5).

El análisis de funciones discriminantes clasificatorio muestra que sólo las especies *E. arizonicus*, *E. ortegae* subsp. *koehresianus* y *E. scheeri* están correctamente circunscritas con un porcentaje mayor al 90%. El resto de las especies no muestra porcentajes de diferenciación altos, por lo que se clasifican indistintamente dentro un taxón u otro, lo cual muestra que los caracteres vegetativos para estos taxones tienen variación continua para algunos o aleatoria para otros (cuadro 6).

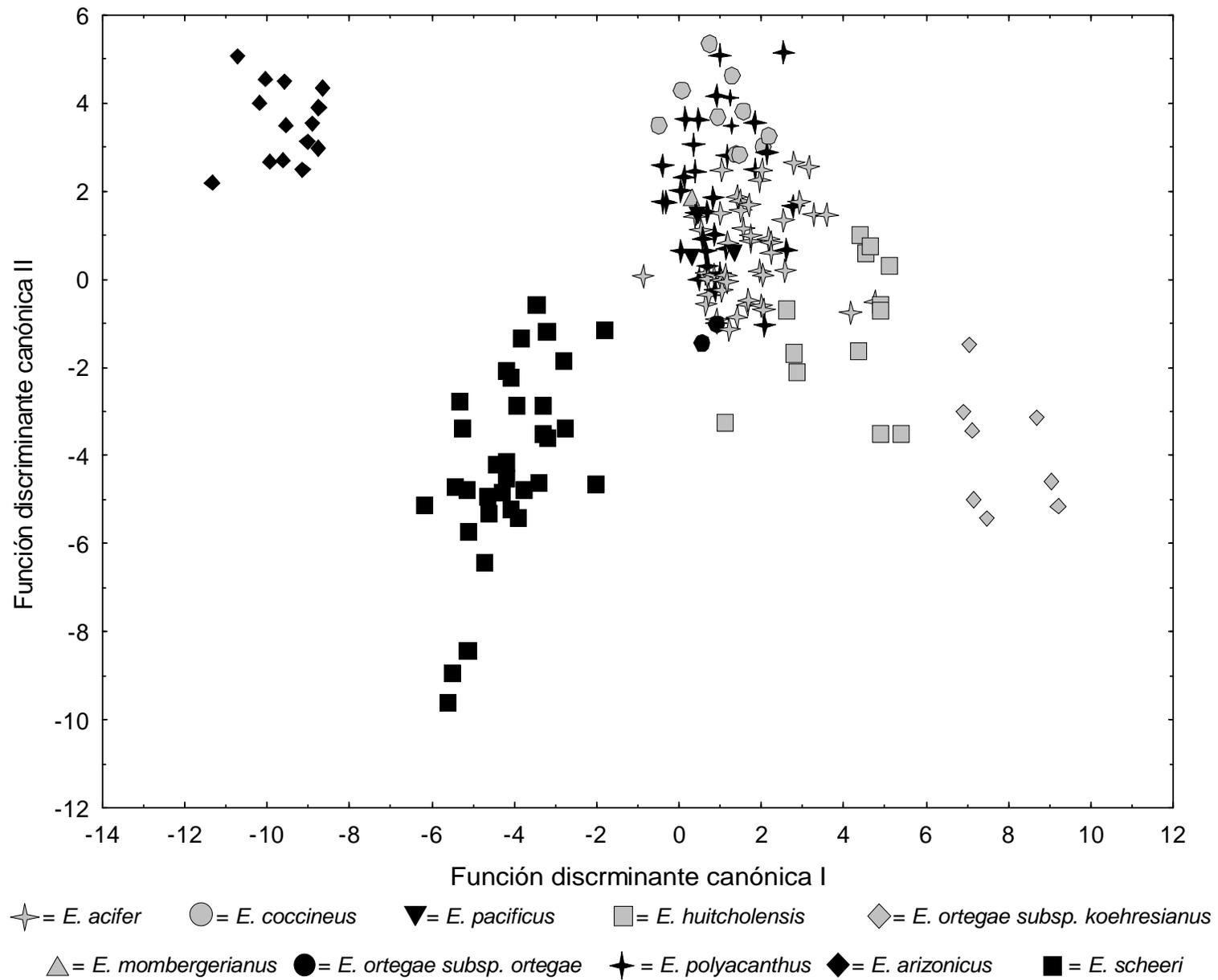


Figura 1. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos.

Cuadro 5. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre los pares de especies (* P< 0.05), en el análisis de funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos.

	A	C	F	H	M	O	P	R	S	K
A	0	5.665*	2.719*	6.897*	2.398*	0.703	4.449*	72.817*	46.853*	19.290*
C		0	2.483*	8.886*	2.357*	2.692*	2.873*	33.864*	24.541*	18.025*
F			0	3.287*	0.747	1.145	2.955*	23.602*	10.843*	8.793*
H				0	4.289*	2.375*	9.961*	70.605*	36.574*	6.548*
M					0	1.037	2.523*	31.286*	13.387*	11.298*
O						0	1.353	24.017*	9.339*	7.804*
P							0	56.192*	40.889*	23.213*
R								0	35.950*	79.929*
S									0	42.073*
K										0

Cuadro 6. Análisis discriminante clasificatorio para especies utilizando caracteres vegetativos (Individuos/porcentaje)

	A	C	F	H	M	O	P	R	S	k	Total
A	15 33.33	0	3 6.67	2 4.44	8 17.8	8 17.78	9 20	0	0	0	45 100
C	0	8 80	0	0	0	0	2 20	0	0	0	10 100
F	0	0	1 20	1 20	2 40	0	1 20	0	0	0	5 100
H	0	0	3 17.65	11 64.71	0	1 5.88	0	0	0	2 11.76	17 100
M	2 28.57	0	1 14.29	0	2 28.6	2 28.57	0	0	0	0	7 100
O	2 40	0	0	0	3 60	0	0	0	0	0	5 100
P	5 14.29	9 25.71	2 5.71	0	5 14.3	2 5.71	12 34.29	0	0	0	35 100
R	0	0	0	0	0	0	0	14 100	0	0	14 100
S	0	0	0	0	1 3.03	0	0	0	32 96.97	0	33 100
k	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8 100	8 100

Los resultados obtenidos nos permiten reconocer a tres especies por sus caracteres vegetativos: *E. arizonicus*, *E. ortegae* subsp. *koehresianus* y *E. scheeri*. Por su parte, *E. ortegae* subsp. *ortegae* no se agrupó cerca de su supuesto hermano *E. ortegae* subsp. *koehresianus*; la D^2 entre ambos grupos presenta un valor estadísticamente significativo. El resto de las especies aparecen como una nube continua de puntos en la gráfica y un porcentaje de pertenencia a su especie bajo.

Análisis de funciones canónicas discriminantes con caracteres vegetativos y florales

En este análisis se omitieron a las especies *E. arizonicus* y *E. scheeri*, ya que fueron discriminadas con base en caracteres vegetativos. Aunque *E. ortegae* subsp. *koehresianus*, puede ser identificado con sus caracteres vegetativos, se incluyó para indagar su relación con *E. ortegae* subsp. *ortegae* al agregar los caracteres florales. Este análisis muestra que la primera función canónica explica el 68.78% de la variación y la segunda función canónica el 17.77% de la variación, mientras que al acumularse explican el 82.75% (Wilk's Lambda $P < 0.05$). Los caracteres con mayor carga en la primera función canónica son LFLO y RTUT; la segunda función canónica es explicada por los caracteres COST y ANAR. En el gráfico de las dos primeras funciones muestra que con estos conjunto de individuos se pueden distinguir tres grupos. En los valores negativos de la primera función se separan las especies que presentan flores largas (*Echinocereus acifer*, *E. huitcholensis*, *E. ortegae* subsp. *koehresianus* y *E. ortegae* subsp. *ortegae*) de aquellas que presentan flores cortas (*E. coccineus*, *E. mombergerianus*, *E. pacificus*, y *E. polyacanthus*). La segunda función separa a la especie que presenta una RTUT con valores cercanos al uno (*E. coccineus*), de las que presentan una RTUT mayor a uno (*E. mombergerianus*, *E. pacificus* y *E. polyacanthus*) (fig. 2). La D^2 no es significativa entre los pares de especies

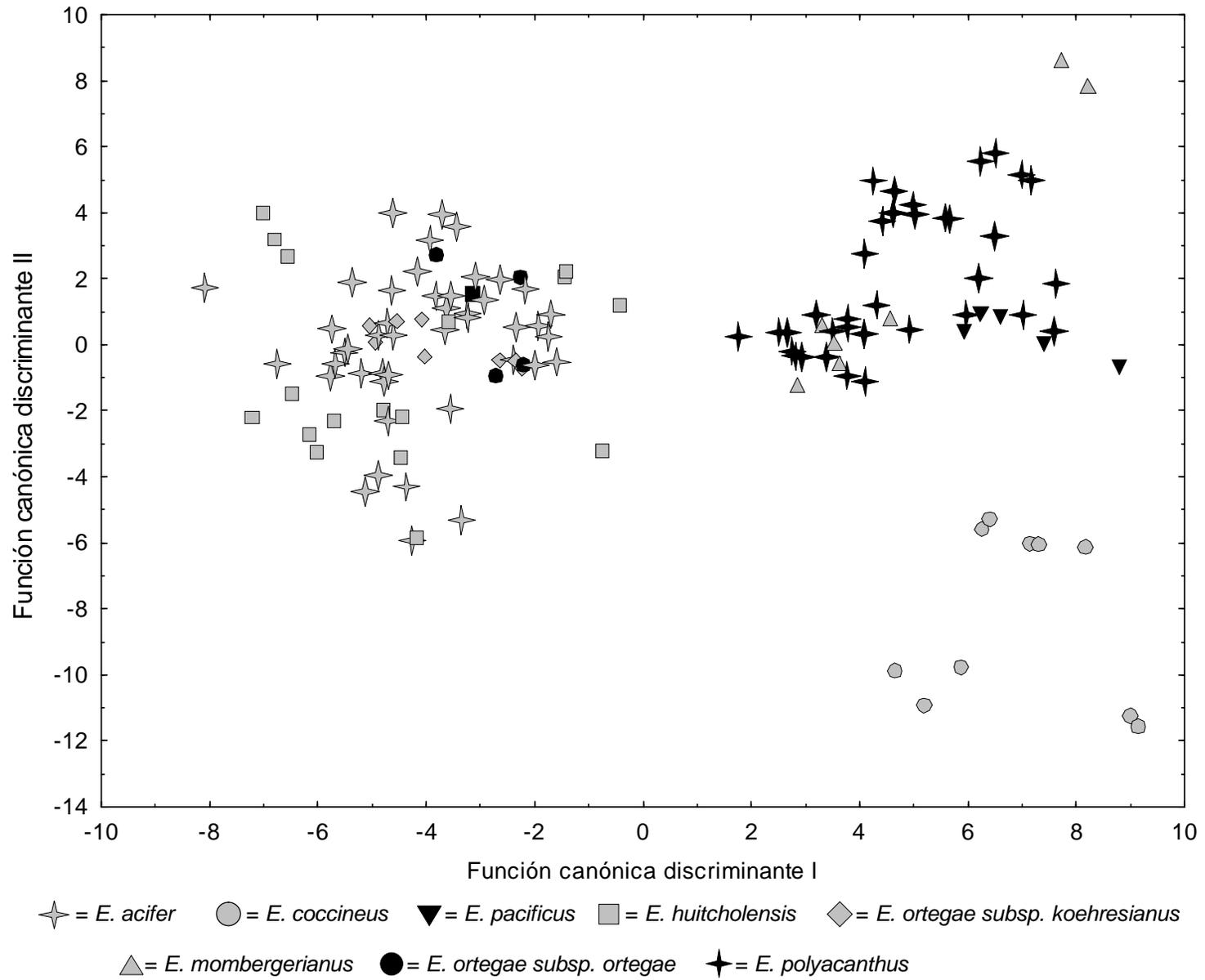


Figura 2. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos y florales.

E. acifer – *E. ortegae* subsp. *ortegae* y *E. pacificus* – *E. mombergerianus* (cuadro 7), por lo que cada par representa a un mismo taxón.

Cuadro 7. Distancias cuadradas de Mahalanobis entre los pares de especies (* P< 0.05), en el análisis de funciones canónicas discriminantes utilizando caracteres vegetativos y florales.

	A	C	F	H	M	O	P	K
A	0	35.254*	14.484*	6.115*	11.805*	0.863	40.005*	16.056*
C		0	4.979*	28.39*	8.717*	13.303*	13.35*	24.827*
F			0	11.692*	1.391	6.259*	3.772*	11.733*
H				0	9.775*	2.275*	26.503*	5.74*
M					0	4.189*	2.922*	12.013*
O						0	6.867*	6.447*
P							0	25.23*
K								0

El análisis de funciones discriminantes clasificatorio muestra que las especies *E. coccineus* y *E. ortegae* subsp. *koehresianus* están correctamente circunscritos con un porcentaje mayor al 90%. Por su parte, *E. acifer* presenta 55.56% de individuos correctamente circunscrito y el 37.78% se agrupa con *E. ortegae* subsp. *ortegae*. Todos los individuos identificados *a priori* como *E. ortegae* subsp. *ortegae* se circunscriben con *E. acifer*. Los porcentajes de diferenciación en la especie *E. huitcholensis* son del 58.82% y el resto de los individuos se agrupan con *E. acifer* y *E. ortegae* subsp. *ortegae*. Las especies *E. mombergerianus*, *E. pacificus* y *E. polyacanthus* también presentan valores de diferenciación bajos y sus individuos se circunscriben en alguna de las tres especies (cuadro 8).

Cuadro 8. Análisis discriminante clasificatorio para especies utilizando caracteres vegetativos y florales (individuos/porcentaje).

	A	C	F	H	M	O	P	K	Total
A	25	0	0	3	0	17	0	0	45
	55.56	0	0	6.67	0	37.78	0	0	100
C	0	10	0	0	0	0	0	0	10
	0	100	0	0	0	0	0	0	100
F	0	0	4	0	1	0	0	0	5
	0	0	80	0	20	0	0	0	100
H	3	0	0	10	0	2	0	2	17
	17.65	0	0	58.82	0	11.76	0	11.76	100
M	0	0	2	0	1	0	4	0	7
	0	0	28.57	0	14.29	0	57.14	0	100
O	5	0	0	0	0	0	0	0	5
	100	0	0	0	0	0	0	0	100
P	0	0	2	0	15	0	18	0	35
	0	0	5.71	0	42.86	0	51.43	0	100
K	0	0	0	0	0	0	0	8	8
	0	0	0	0	0	0	0	100	100

Análisis de funciones discriminantes clasificatorio con una nueva propuesta de especies para la sección *Triglochidiati* en México

El análisis de funciones discriminantes canónicas y el análisis discriminante clasificatorio con caracteres morfológicos vegetativos y florales no corroboran la separación de algunas especies propuestas por Blum *et al.* (1998) y Hunt (2006) para la sección *Triglochidiati* en México y no existen otros caracteres cuantitativos o cualitativos que permitan reconocerlas. Por lo tanto, en base a los análisis descritos en la presente investigación se propone reconocer a los taxones: *E. acifer* (incluyendo a *E. huitcholensis*, *E. ortegae* subsp. *ortegae*) *E. coccineus*, *E. ortegae* subsp. *koehresianus* y *E. polyacanthus* (incluye a *E. mombergerianus* y *E. pacificus*). Esta propuesta se puso a prueba utilizando un análisis de funciones discriminante clasificatorio, utilizando los caracteres LFLO, RTUTE,

COST, ATAL, y ANAR, los cuales mostraron la mayor contribución a las funciones discriminantes de los análisis previos.

El análisis discriminante clasificatorio corrobora esta propuesta de especies ya que los individuos se agrupan con su especie designada *a priori* con porcentaje mayor al 90% (cuadro 9).

Cuadro 9. Análisis discriminante clasificatorio con una nueva propuesta de especies utilizando caracteres vegetativos y florales (individuos/porcentaje).

	A	C	P	K	Total
A	61	0	0	6	67
	91.04	0	0	8.96	100
C	0	10	0	0	10
	0	100	0	0	100
P	0	0	47	0	47
	0	0	100	0	100
K	0	0	0	8	8
	0	0	0	100	100

DISCUSIÓN

Reconocimiento de especies

Después de realizar la presente investigación, se reconocen para México a las especies de la sección *Triglochidiati*: *Echinocereus acifer*, *E. arizonicus*, *E. coccineus*, *E. ortegae*, *E. polyacanthus* y *E. scheeri* (figs. 4-9). En este sentido, esta propuesta no coincide con las de Benson (1982) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), quienes citan que la sección solo está representada en México por una especie, *E. triglochidiatus*. La propuesta de especies aceptadas (seis) para México, no resulta tan numerosa como las de Blum *et al.* (1998) y Hunt (2006) quienes aceptan para México a diez y once especies respectivamente.

De acuerdo con los resultados aquí mostrados, las subespecies descritas para *E. ortegae* corresponden a más de una especie. Ejemplares colectados en la Cuenca del Río Tamazula, Sianori, Sinaloa, fueron descritos por González Ortega (1929) como la especie *E. ortegae*, sin embargo, su distribución permaneció incierta y se consideró una especie poco conocida (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Tradicionalmente, se consideró que *E. ortegae* correspondía al taxón distribuido en el límite entre Durango y Sinaloa, en las cercanías del poblado El Palmito, Sinaloa). Los ejemplares provenientes de esta localidad fueron considerado por Taylor (1988) como *E. scheeri* var. *koehresianus* y posteriormente como *E. ortegae* (Taylor 1993). Posteriormente, Blum *et al.* (1998) indican el redescubrimiento de la especie en los alrededores de Topia, Durango, lugar cercano a la localidad tipo señalada por González Ortega (1929). Con base en ese redescubrimiento y la caracterización de los individuos, se propuso crear las subespecies *E. ortegae* subsp. *ortegae* para los ejemplares provenientes de Topia, Durango y *E. ortegae* subsp. *koehresianus* para los ejemplares provenientes de El Palmito, Sinaloa. Sin embargo, el

análisis discriminante utilizando caracteres vegetativos y florales muestran que la D^2 entre las subespecies de *E. ortegae* presenta un valor alto y estadísticamente significativo. Gráficamente los individuos de *E. ortegae* subsp. *ortegae* quedan inmersos entre los individuos de *E. acifer*; el agrupamiento entre estos dos últimos taxones es corroborado con el valor de la D^2 que no fue significativo. Además, en el análisis discriminante clasificatorio para *E. acifer* y *E. ortegae* subsp. *ortegae*, una gran parte de sus individuos son circunscritos con uno u otro taxón. Nuestra propuesta de incluir a *E. ortegae* subsp. *ortegae* dentro *E. acifer* es corroborada con el análisis clasificatorio correspondiente. El hecho de que *E. ortegae* subsp. *ortegae* represente un nombre descrito previamente como *E. acifer*, crea un problema de sinonimia. El análisis de este problema es mayor, ya que el lectotipo designado por Taylor (1993) es sólo una fotografía depositada en el herbario Kew (*González Ortega* s.n); además Taylor menciona que la descripción original no concuerda con la fotografía. Por ahora, y mientras se concluye la identidad de *E. ortegae*, en la presente investigación se mantendrá el uso de este nombre para los ejemplares provenientes y morfológicamente similares a los de las regiones adyacentes a Palmito, Sinaloa, los cuales se discriminan en los análisis como un taxón diferente.

En el caso de las especies de la Península de Baja California, *E. pacificus* y *E. mombergerianus*, la D^2 en ambos análisis la distancia entre ellas no es estadísticamente significativa, por lo que se reconocen como un solo taxón. El análisis discriminante muestra que los individuos de *E. pacificus* y *E. mombergerianus* están insertos entre los individuos de *E. polyacanthus*. Más de la mitad de los individuos previamente identificados como *E. mombergerianus* fueron discriminados en el análisis clasificatorio como *E. polyacanthus* y éste a su vez presenta individuos discriminados como *E. mombergerianus*. El análisis discriminante clasificatorio que incluye a *E. mombergerianus* y *E. pacificus* como parte de

E. polyacanthus, confirma que los individuos están correctamente discriminados como *E. polyacanthus*. El escenario taxonómico que se deriva de estos resultados, son congruentes con la propuesta de Taylor (1985, 1988, 1989, 1993), quien sugiere que los taxones de la sección *Triglochidiati* nativos de Baja California corresponden a una “raza geográfica” de *E. polyacanthus* y deben ser reconocidos como *E. polyacanthus* subsp. *pacificus*. Por lo tanto, en el presente estudio se acepta como especie válida a *E. polyacanthus*.

El análisis de funciones canónicas discriminantes de los caracteres vegetativos revela que *E. huitcholensis* presenta D^2 significativas con el resto de los grupos en ambos análisis, sin embargo, muestra una mayor cercanía con *E. acifer* y *E. ortegae* subsp. *koehresianus* y su representación gráfica muestra a sus individuos en el extremo de una nube de individuos que se traslapan con *E. acifer* y *E. polyacanthus*. Además, presenta un porcentaje bajo de discriminación correcta (64.71%), mientras que el resto de sus individuos se circunscriben con tres especies diferentes. En el análisis de caracteres vegetativos y florales, la representación gráfica muestra que los individuos están inmersos en la variación de *E. acifer*, dado que su porcentaje de clasificación correcta es de 51.82% no puede reconocerse como una especie independiente. El resto de sus individuos se clasifican con *E. acifer* y *E. ortegae*. El análisis discriminante clasificatorio en donde *E. huitcholensis* se reconoce como *E. acifer* muestra que estos individuos están correctamente circunscritos dentro de *E. acifer*. Esto ha sido corroborado con las observaciones del periodo de floración de la supuesta especie *E. huitcholensis*, la cual coincide con la de *E. acifer*. Por su parte, Taylor (1989) asegura que en Durango, existen poblaciones intermedias entre *E. polyacanthus* subsp. *acifer* y *E. polyacanthus* subsp. *huitcholensis* (*E. acifer* y *E. huitcholensis* respectivamente, *sensu* Blum *et al.* 1998). Posteriormente, Lange (1995) propuso la combinación *E. acifer* subsp. *huitcholensis* y el cual es aceptado por Hunt

(2006). Por lo tanto y con base el análisis multivariado aquí realizado y a nuestras observaciones de campo consideramos correcto el estatus propuesto por Lange (1995) y Hunt (2006) para este taxón.

La revisión de los caracteres morfológicos cuantitativos de *E. salm-dyckianus* muestra que dichos valores se traslapan con los valores de los caracteres de *E. scheeri*, además, ambas especies comparten la misma área de distribución (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Blum *et al.* 1998; Hunt 2006). Según Blum *et al.* (1998) las características distintivas de *E. salm-dyckianus* son el color rojo a anaranjado de la flor y una protrusión axial en la cámara nectarial, sin embargo, no muestran evidencia alguna. En ninguno de los ejemplares colectados en las localidades de su supuesta distribución, así como en los ejemplares revisados de los distintos herbarios identificados como *E. salm-dyckianus*, se ha observado dicha protrusión axial. Con respecto al color de la flor, Taylor (1985, 1988, 1989) ha reconocido que en *E. scheeri* existe una gradación de color entre el rojo, el naranja y el rosa; y considera que el nombre *E. salm-dyckianus* es un sinónimo de *E. scheeri*. Este estatus es considerado en esta investigación como correcto.

Echinocereus sanpedroensis es conocido de una sola localidad (Rancho San Pedro, Sonora); Blum *et al.* (1998) dicen que es parecido a *E. salm-dyckianus*, pero sin protrusión axial en la cámara nectarial y con semillas más pequeñas. Sin embargo, esta localidad está embebida en el área de distribución de *E. scheeri*, los valores de sus caracteres morfológicos cuantitativos se traslapan con los de la *E. scheeri* y no existen caracteres cualitativos que la distingan. Por lo tanto *E. sanpedroensis* no se reconoce en este estudio.

Echinocereus klapperi fue descrito por Blum (Blum *et al.* 1998) en la localidad de El Novillo, Sonora, con base en la combinación de dos caracteres: ramifica rápidamente y florece entre julio/agosto. Desafortunadamente, no se logró coleccionar cerca la localidad tipo y en los herbarios consultados no existe material de esta especie, ni ejemplares de la localidad original que nos permita llegar a algo concluyente, y aunque no se incluye en este análisis, no se tiene certeza acerca de la existencia de esta especie.

Los resultados aquí presentes coinciden con Ferguson (1989), quien expone que *E. coccineus* puede ser separado de *E. triglochidiatus* por el número de costillas y número de espinas centrales. Taylor (1993) reconoce a *E. coccineus*, ya que representa un taxón tetraploide (Pinkava *et al.* 1973; Pinkava *et al.* 1977; Weedon y Powell 1978; Baker y Routson 2003; Baker 2006a) y presenta flores dimórficas (Hoffman 1992; Baker y Routson 2003; Baker 2006a), no obstante, son caracteres que comparte con *E. polyacanthus*, taxón que de acuerdo con Zimmerman y Parfitt (2003) representa una “raza” de *E. coccineus*. Sin embargo, en este análisis se muestra que *E. coccineus* y *E. polyacanthus* son taxones diferentes, ya que presentan una relación de la longitud del tubo de la flor y del perianto distinta. Por otro lado, el presente análisis confirma la existencia del taxón *E. arizonicus* en México corroborando la propuesta de Blum *et al.* (1998) y Baker (2006b).

Los caracteres que contribuyen significativamente a las funciones canónicas discriminantes y por lo tanto a separar a las especies que aquí se aceptan son: número de costillas (COST), ancho del tallo (ATAL), número de espinas centrales (ESCEN), longitud de la espina radial en posición 09 (ER 09), grueso de la espina central en posición 06 (GREC), longitud de la flor (LFLO), razón de la longitud del tubo receptacular/longitud del perianto (RTUT), longitud de los tricomas del tubo receptacular (LTRIC) y ancho de la

aréola (ANAR); por lo que estos caracteres son potencialmente útiles para un análisis filogenético.

A partir de los caracteres que permiten reconocer especies, según el análisis discriminante y en conjunto con los caracteres cualitativos, se incluye una clave dicotómica para las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en México (Anexo 2). El cuadro 10 muestra la identificación *a priori* de las localidades (e individuos) utilizados en el análisis y su equivalencia con las especies reconocidas con base en el análisis de funciones discriminantes. La figura 3 muestra la distribución de las especies reconocidas.

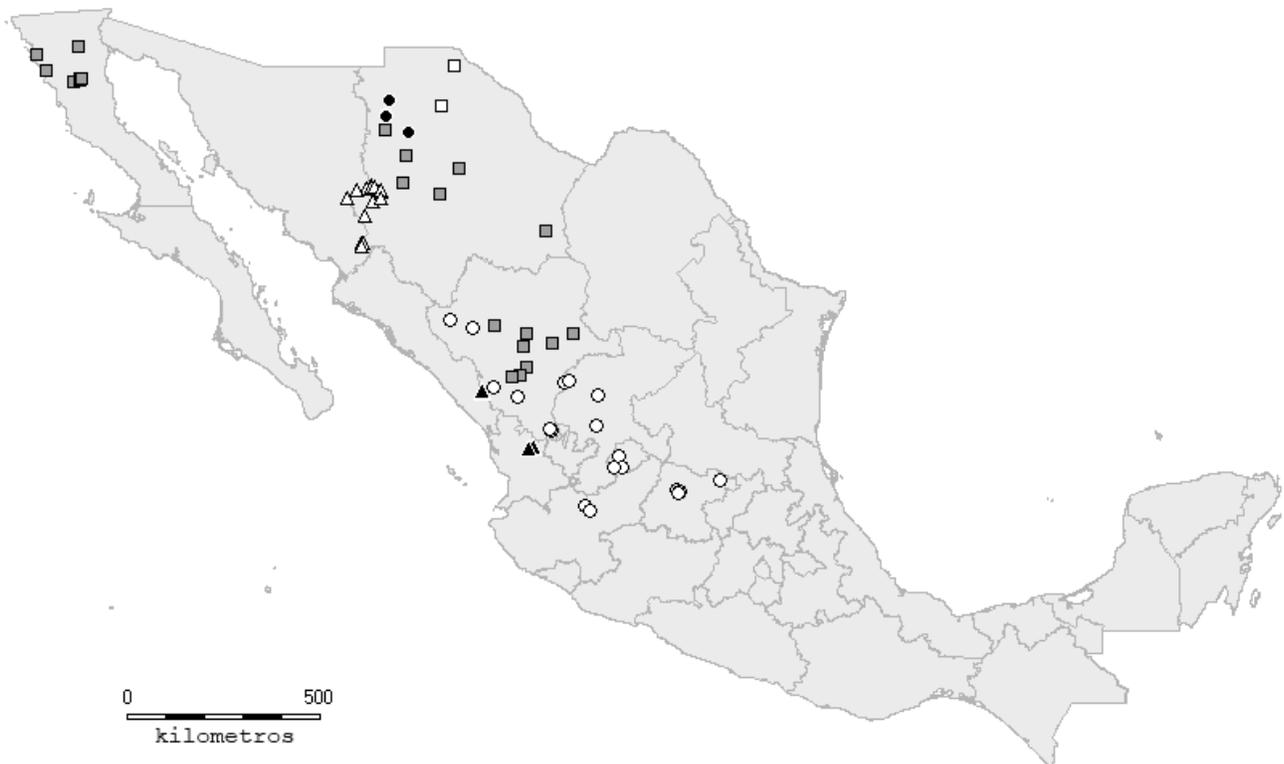


Figura 3. Distribución de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en México. *Echinocereus acifer* (círculos blancos), *E. arizonicus* (círculos negros), *E. coccineus* (cuadrados blancos), *E. ortegae* (triángulos negros), *E. polyacanthus* (cuadrados grises) y *E. scheeri* (triángulos blancos).

Cuadro 10. Lista de especies propuestas por otros autores (según Cuadro 4) y su equivalencia con las especies reconocidas en el presente estudio mediante el análisis de funciones discriminantes canónicas.

Localidad	Especie propuesta	Especie reconocida	Colector y ejemplar
A	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 01, 02, 03
A	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 04
B	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 05
B	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 06, 07
C	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 09,10, 11
D	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 21
N	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 50
K	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 51
#	<i>Echinocereus acifer</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 58
R	<i>Echinocereus arizonicus</i>	<i>Echinocereus arizonicus</i>	D. Sánchez 40
R	<i>Echinocereus arizonicus</i>	<i>Echinocereus arizonicus</i>	D. Sánchez 43
S	<i>Echinocereus arizonicus</i>	<i>Echinocereus arizonicus</i>	D. Sánchez 44
T	<i>Echinocereus coccineus</i>	<i>Echinocereus coccineus</i>	D. Sánchez 46
U	<i>Echinocereus coccineus</i>	<i>Echinocereus coccineus</i>	D. Sánchez 48
Y	<i>Echinocereus huitcholensis</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	H. Arreola 781,1086; U. Guzmán 268
H	<i>Echinocereus huitcholensis</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 17
F	<i>Echinocereus huitcholensis</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 53
P	<i>Echinocereus huitcholensis</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 55
V	<i>Echinocereus mombergerianus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	S. Arias 1806
W	<i>Echinocereus mombergerianus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	S. Arias 1807
G	<i>Echinocereus ortegae</i> subsp. <i>koehresianus</i>	<i>Echinocereus ortegae</i>	D. Sánchez 14, 15
G	<i>Echinocereus ortegae</i> subsp. <i>koehresianus</i>	<i>Echinocereus ortegae</i>	D. Sánchez 16
&	<i>Echinocereus ortegae</i> subsp. <i>ortegae</i>	<i>Echinocereus acifer</i>	D. Sánchez 59
E	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	D. Sánchez 12, 13
E	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	D. Sánchez 18
F	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	D. Sánchez 20
I	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	D. Sánchez 24
I	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	D. Sánchez 26
D	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	D. Sánchez 60
Z	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	M. González 1203, 1201a, 1202, 1201b
T	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	D. Sánchez 38
J	<i>Echinocereus scheeri</i>	<i>Echinocereus scheeri</i>	D. Sánchez 27
L	<i>Echinocereus scheeri</i>	<i>Echinocereus scheeri</i>	D. Sánchez 28
M	<i>Echinocereus scheeri</i>	<i>Echinocereus scheeri</i>	D. Sánchez 30
N	<i>Echinocereus scheeri</i>	<i>Echinocereus scheeri</i>	D. Sánchez 31
O	<i>Echinocereus scheeri</i>	<i>Echinocereus scheeri</i>	D. Sánchez 34
Q	<i>Echinocereus scheeri</i>	<i>Echinocereus scheeri</i>	D. Sánchez 36
Q	<i>Echinocereus scheeri</i>	<i>Echinocereus scheeri</i>	D. Sánchez 37
X	<i>Echinocereus pacificus</i>	<i>Echinocereus polyacanthus</i>	S. Arias 1828



Figuras 4-6. Especies reconocidas de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en México, mostrando el tallo a la izquierda y la flor correspondiente a la derecha. 4. *E. acifer* (D. Sánchez 50). 5. *E. arizonicus*. 6. *E. coccineus* (D. Sánchez 48).



Figuras 7-9. Especies reconocidas de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en México, mostrando el tallo a la izquierda y la flor correspondiente a la derecha. 7. *E. ortegae* (Tallo D. Sánchez 16, flor: tomada de Frank 1988). 8. *E. polyacanthus* (D.Sánchez 45). 9. *E. scheeri* (D. Sánchez 28).

5.2. ANALISIS FILOGENÉTICO DE *Echinocereus* SECCIÓN *Triglochidiati*

RESULTADOS

Taxones

Las 20 especies incluidas en el análisis filogenético se sintetizan en el cuadro 11.

Cuadro 11. Taxones utilizados en el análisis filogenético

Grupo interno	
Sección	Especie
<i>Triglochidiati</i> Bravo	<i>Echinocereus acifer</i> (Otto ex Salm-Dyck) Haage
	<i>Echinocereus arizonicus</i> Rose ex Orcutt
	<i>Echinocereus coccineus</i> Engelm.
	<i>Echinocereus ortegae</i> Rose ex J.G.Ortega
	<i>Echinocereus polyacanthus</i> Engelm.
	<i>Echinocereus santaritensis</i> W.Blum & Rutow
	<i>Echinocereus scheeri</i> (Salm-Dyck) Scheer
	<i>Echinocereus triglochidiatus</i> Engelm.
	<i>Echinocereus yavapaiensis</i> M.A.Baker
Grupo externo (secciones <i>sensu</i> Taylor 1993)	
Sección	Especie
<i>Erecti</i> Bravo	<i>Echinocereus engelmannii</i> (Parry ex Engelm.) Lem.
	<i>Echinocereus pectinatus</i> (Scheidw.) Engelm.
<i>Costati</i> (Engelm.) N.P.Taylor	<i>Echinocereus cinerascens</i> (DC.) Lem.
	<i>Echinocereus enneacanthus</i> Engelm.
<i>Wilcoxia</i> (Britton & Rose) N.P.Taylor	<i>Echinocereus poselgeri</i> Lem.
	<i>Echinocereus leucanthus</i> N.P.Taylor
	<i>Echinocereus schmollii</i> (Weing.) N.P.Taylor
<i>Pulchellus</i> N.P.Taylor	<i>Echinocereus pulchellus</i> (Mart.) C.F.Först. ex Seitz
<i>Reichembachii</i> N.P.Taylor	<i>Echinocereus pentalophus</i> (DC.) Lem.
	<i>Stenocereus queretaroensis</i> (F.A.C.Weber) Buxb.
	<i>Pachycereus pringlei</i> (S.Watson) Britton & Rose

Caracteres estructurales

Enseguida se muestra una descripción de los 37 caracteres estructurales observados y los estados de carácter propuestos.

1. Forma de crecimiento. La forma de crecimiento en la familia Cactaceae puede ser muy variable. En el caso de la tribu Pachycereeae hay especies que forman un tallo principal y a partir de éste formar o no ramas secundarias (columnar). Por otra parte, hay especies que no desarrollan un tallo principal y tienen una ramificación variable (arbustivo). Por último podemos observar especies que presentan un tallo subterráneo de dimensiones variables respecto a la parte aérea (geófito) (Taylor 1985, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Blum *et al.* 1998).

(0) columnar, (1) arbustivo, (2) géofito.

2. Longitud de la planta. Independiente a la forma de crecimiento, la altura de las plantas permite distinguir especies dentro de la tribu Pachycereeae. Así observamos que en los géneros *Pachycereus* y *Stenocereus* todas las especies alcanzan una longitud mayor a 1.20 m; mientras que en el género *Echinocereus*, su longitud nunca rebasa 1.20 m.

(0) > 1.20 m, (1) < 1.20 m.

3. Diámetro del tallo. Este carácter ha sido usado en otros análisis filogenéticos en la Tribu Pachycereeae (Bárcenas 2006), y es propuesto como un carácter potencial a partir del análisis de funciones canónicas discriminantes de la sección *Triglochidiati*. El análisis de varianza ($F=377.55$, g.l.=19, $P<0.05$) y la prueba de comparación de medias de Tukey ($P<0.05$) mostraron que existen diferencias significativas en el diámetro del tallo entre las

especies analizadas. Al establecer los rangos con la media \pm su desviación estándar se proponen los siguientes estados de carácter (fig. 10):

(0) > 130 mm, (1) 25-120 mm, (2) < 20 mm.

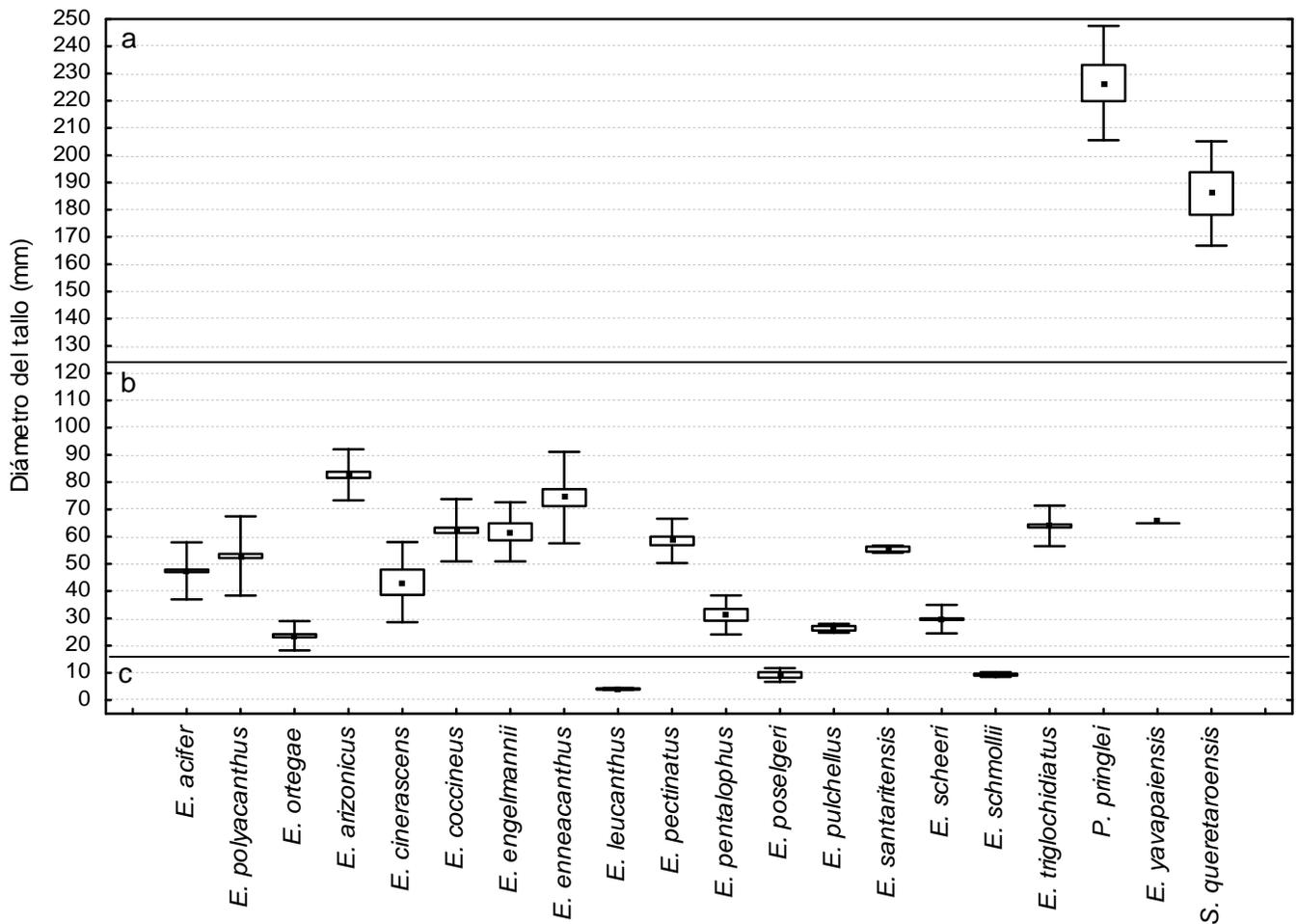


Figura 10. Diámetro del tallo. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.

4. Ramificación. Independientemente de la forma de crecimiento, en las cactáceas columnares la ramificación puede o no presentarse, además, la ramificación puede ocurrir en la base del tallo (basítona) o en la región media (mesótona). En *Echinocereus* la ramificación es basal o bien no se presenta (ausente). Algunas veces el patrón de ramificación puede cambiar debido al daño del meristemo apical y posterior activación de

meristemas areolares, por lo que los individuos que presentaban signos de daño en el ápice no fueron utilizados para codificar este carácter.

(0) mesótona, (1) basítona, (2) ausente.

5. Tipo de raíz. En *P. pringlei*, *S. queretaroensis* y 14 especies de *Echinocereus* analizadas se presenta una raíz fibrosa, la cual es común en las cactáceas (Buxbaum 1951). Sin embargo, en otras especies se presenta una raíz de tipo tuberosa. Las raíces tuberosas pueden derivarse de la raíz principal convirtiéndose en una raíz tuberosa axonomorfa (*E. schmollii*) o derivarse de las raíces secundarias formando una raíz tuberosa fasciculada (*E. poselgeri* y *E. leucanthus*) (Buxbaum 1951). En otros casos la raíz parece una continuación del tallo sin que se observe un cuello, a este tipo de raíz se le llama napiforme (*E. pulchellus*) (Bravo-Hollis, 1978).

(0) fibrosa, (1) axonomorfa tuberosa, (2) tuberosa fasciculada, (3) napiforme.

6. Estolones. Aunque la ramificación por estolones no es un carácter común en Pachycereeae, Blum *et al.* (1998) señalan que la existencia de estos tallos modificados permite diferenciar taxones dentro de la sección *Triglochidiati* (fig. 11).

(0) ausentes, (1) presentes



Figura. 11. Ramificación por estolones. A la izquierda, estolones en *Echinocereus acifer* (D. Sánchez 03). Al centro, estolones en *E. scheeri* (D. Sánchez 37). A la derecha, acercamiento a una nueva rama que surge del estolón de *E. scheeri* (D. Sánchez 37).

7. Número de costillas. El número de costillas surge como un carácter importante para distinguir grupos de especies a partir del análisis de funciones canónicas discriminantes de la sección *Triglochidiati*. El análisis de varianza ($F=793.69$, g.l.=19, $P<0.05$) de los taxones analizados y la comparación de medias de Tukey ($P<0.05$) indican diferencias significativas y se proponen los siguientes estados de carácter (fig. 12).

(0) 10-15, (1) <9, (2) >16.

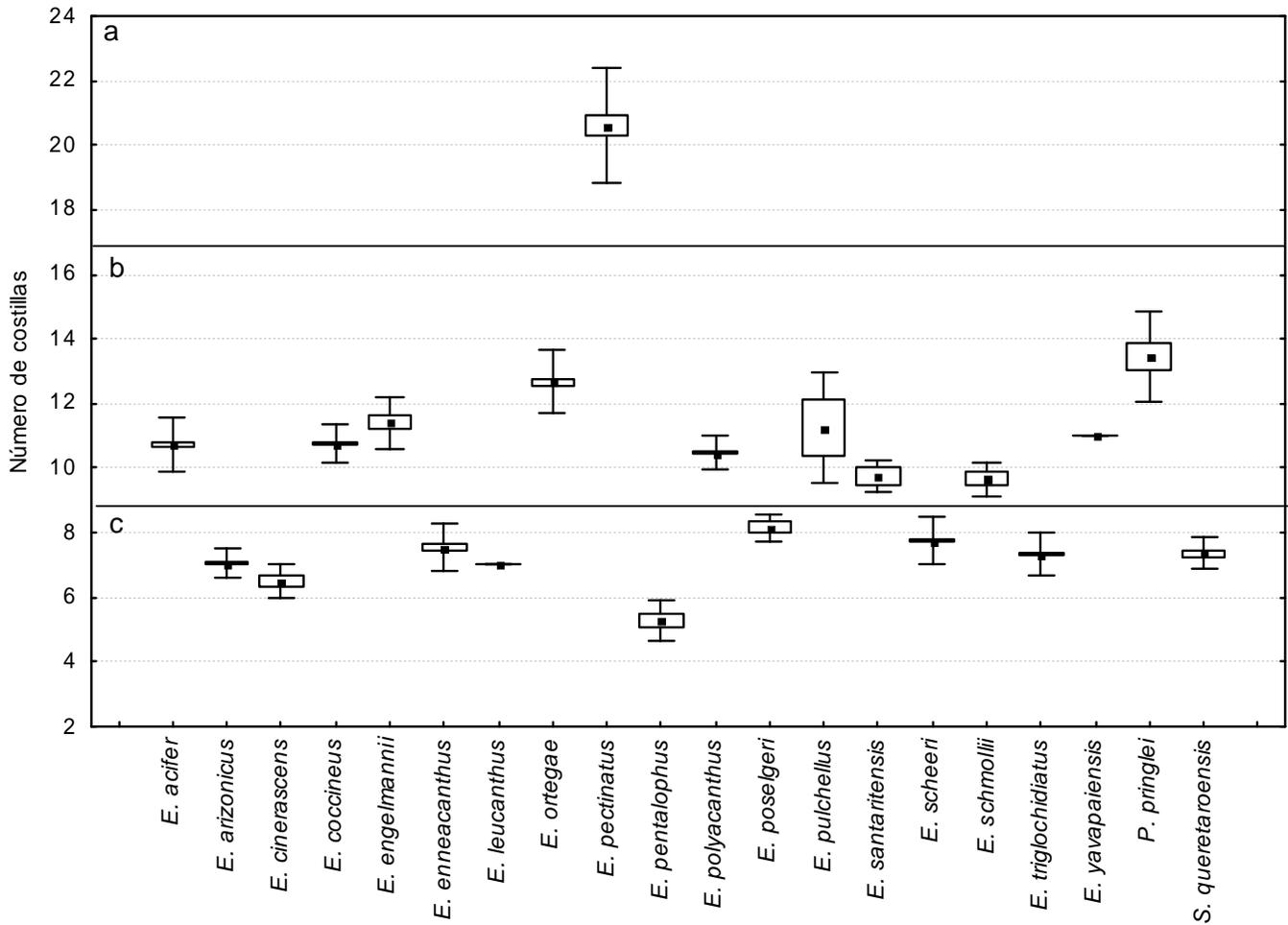


Figura 12. Número de costillas. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.

Las espinas incluyen varios caracteres morfológicos de las cactáceas, su posición en la aréola, su forma, tamaño, consistencia, color y número (Bravo-Hollis, 1978). Los caracteres 8 y 9 son relativos a las espinas del género *Echinocereus*.

8. Número de espinas centrales. Este se propone a partir del análisis de funciones canónicas discriminantes de la sección *Triglochidiati*. Sin embargo este carácter es polimórfico para algunas especies de *Echinocereus* (p. ej. *E. arizonicus*, *E. cinerascens*, *E. enneacanthus*), en donde el número de espinas centrales más comunes son la presencia de cuatro espinas centrales, rara vez tres (>2) o bien la presencia de una espina central, rara vez dos (<2). Se proponen los siguientes estados de carácter.

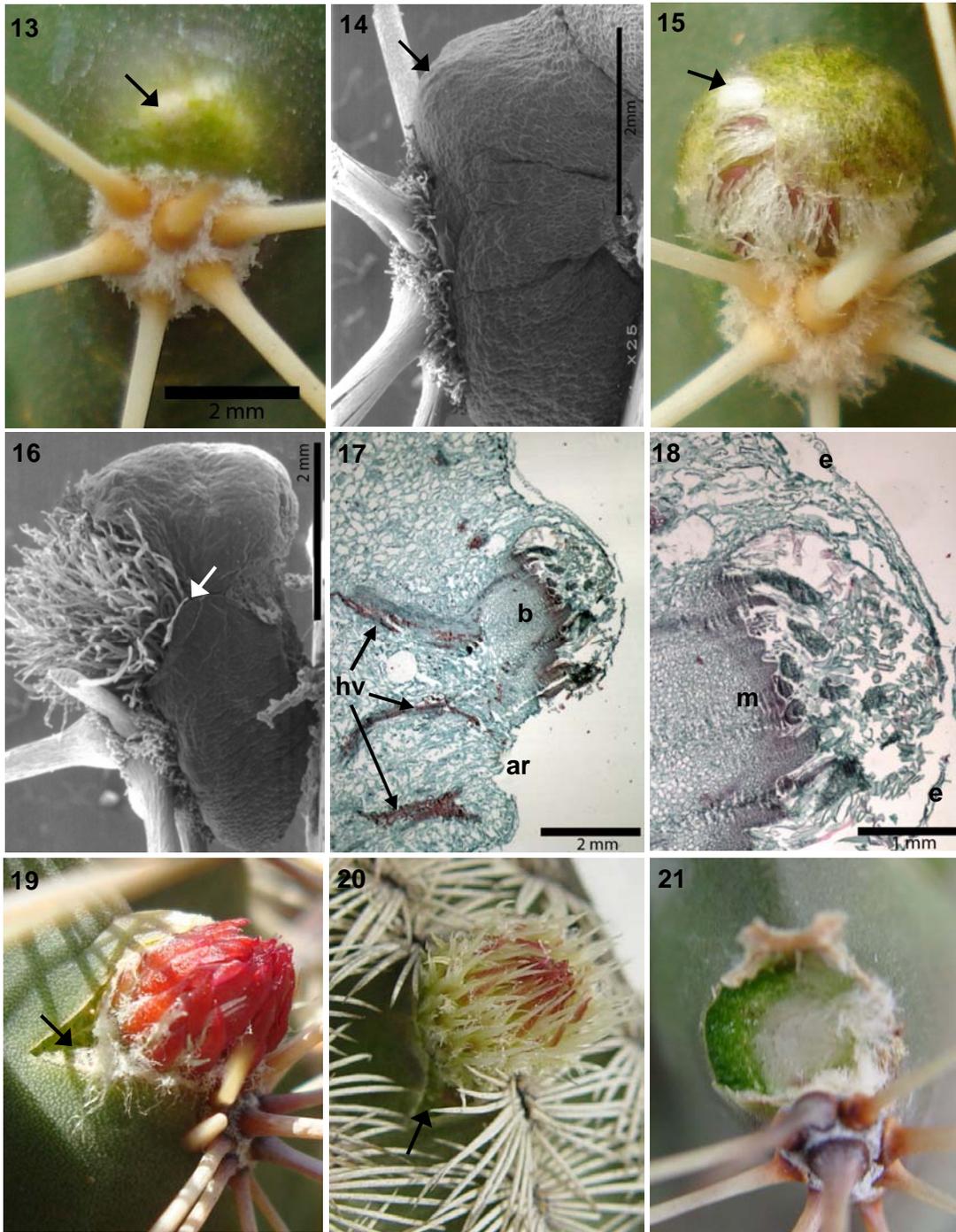
(0) >2, (1) <2.

9. Forma de las espinas centrales. Taylor (1985) propone que la forma de las espinas centrales es un atributo que permite distinguir a grupos de especies dentro del género *Echinocereus*. Con base en las especies observadas se proponen las siguientes formas.

(0) acicular, (1) angulada, (2) aplanada.

10. Forma de surgimiento de los botones florales. Britton y Rose (1922) mencionan que en el género *Echinocereus* las flores no aparecen justo en las aréolas, se originan de un sitio más profundo y al brotar rompen la epidermis circundante a la aréola. Taylor (1985) describe que en algunas especies de *Echinocereus* las flores surgen en el margen de la aréola, rompiendo la epidermis alrededor de ésta (figs. 13-21).

(0) sin romper la epidermis en la zona superior de la aréola,
(1) rompiendo la epidermis en la zona superior de la aréola.



Figuras 13-21. Forma de surgimiento del botón floral en *Echinocereus*. 13 y 14. Protuberancia (flecha) formada por el botón floral arriba de la aréola en *E. pentalophus* (S. Arias 1751) (13: ejemplar vivo, 14: muestra al MEB) 15 y 16. Botón floral rompiendo la epidermis arriba de la aréola (flechas) en *E. pentalophus* (S. Arias 1751) (15: ejemplar vivo, 16: muestra al MEB). 17 y 18. Corte longitudinal de la aréola y botón floral de *E. pentalophus*. 19. Botón floral en *E. coccineus* (D. Sánchez 48) rompiendo la epidermis (flecha). 20. Botón floral en *E. pectinatus* (D. Sánchez 19) rompiendo la epidermis (flecha). 21. Cicatriz formada por la flor en *E. arizonicus*, la cual no modifica a la aréola. ar: aréola; b: botón floral, e: epidermis; hv: haz vascular, m: meristemo floral.

11. Floración. Dentro de la tribu Pachycereeae se encuentran distintos hábitos de floración, particularmente en la subtribu Stenocereinae podemos observar hábitos diurnos y nocturnos.

(0) floración diurna, (1) floración nocturna, (2) floración nocturna-matutina.

12. Color del tercio superior de los tépalos interno. El color de la flor está asociado al tipo de polinización que la especie puede presentar. En *Echinocereus* existen flores compuestas por varios colores, sin embargo, existe un color dominante, el cual está representado en el tercio superior de los tépalos internos. Bravo-Hollis (1973), Taylor (1985) y Blum *et al.* (1998) proponen que el color de la flor es un carácter diagnóstico de la sección *Triglochidiati*.

(0) blanco, (1) rojo, (2) rosa, (3) magenta.

13. Longitud de la flor. Carácter que surge a partir del análisis de funciones canónicas discriminantes de la sección *Triglochidiati*. El análisis de varianza ($F=295.135$, g.l.=19, $P<0.05$) y el análisis de comparación de medias de Tukey ($P<0.05$) muestran que existen diferencias significativas entre las especies analizadas (fig. 22). Se proponen los siguientes estados de carácter:

(0) 45mm-80 mm, (1) >85 mm, (2) <40 mm.

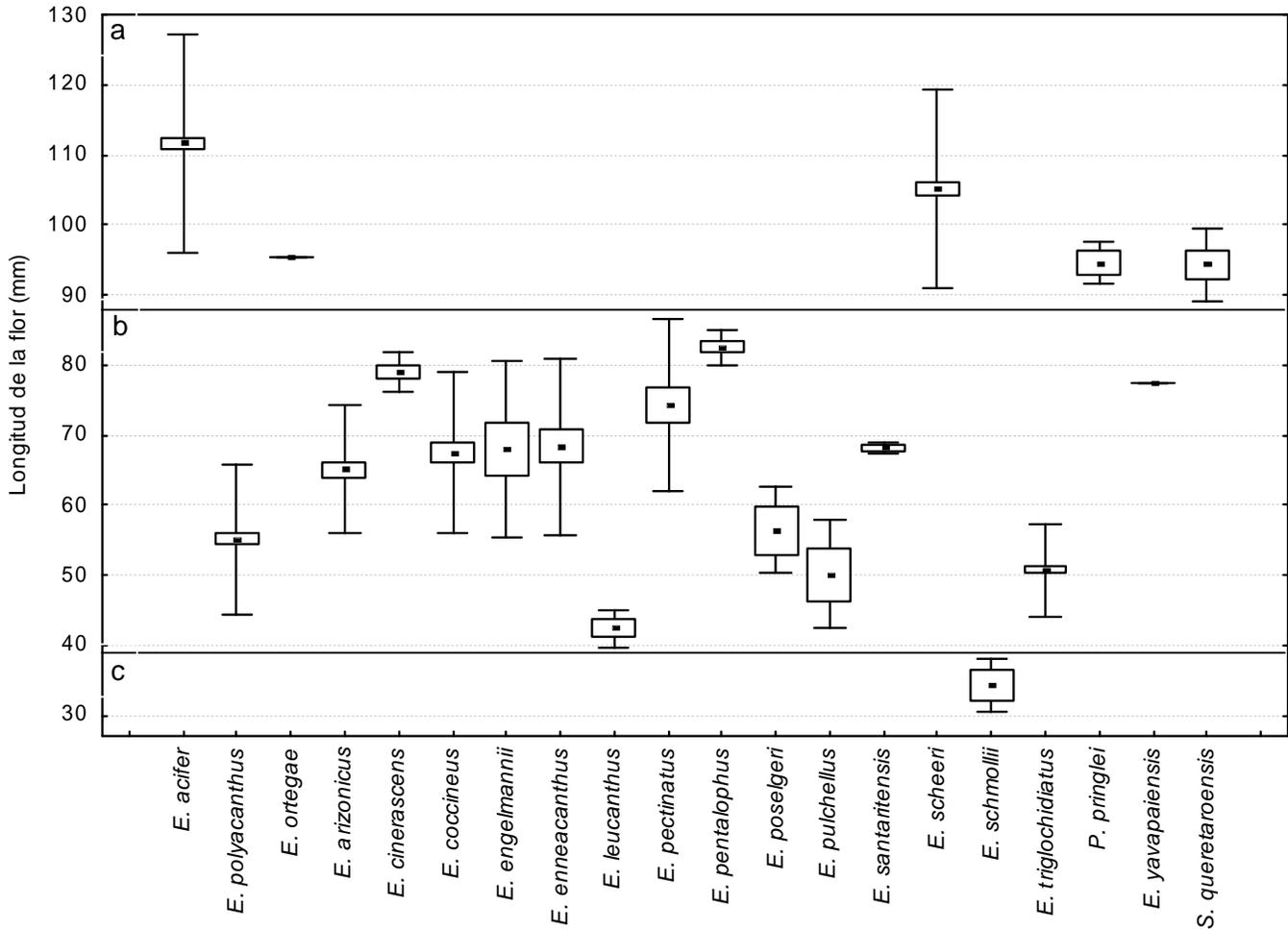


Figura 22. Longitud de la flor. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.

14. Relación de la longitud de los estambres internos y externos. Los estambres surgen a lo largo del tubo receptacular y su distribución está relacionada con su longitud. Se observan flores en donde las anteras se agrupan en un mismo nivel ya que los filamentos de las series basales son más largos, mientras que aquellos de las series superiores son más cortos; por otro lado existen flores en donde las anteras se ubican a lo largo del tubo receptacular sin rebasar el estigma ya que todas las series de filamentos muestran una longitud similar (figs. 23-28).

(0) longitud similar, (1) estambres internos más largos que los externos.



Figuras 23-30. Caracteres florales en algunas especies de *Echinocereus*. 23. *E. acifer* (D. Sánchez 03). 24. *E. polyacanthus* (D. Sánchez 60). 25. *E. schmollii* (E. Sánchez s/n). 26. *E. scheeri* (D. Sánchez 28). 27. *E. pectinatus* (D. Sánchez 19). 28. *E. pectinatus* (D. Sánchez 19), acercamiento a las anteras. 29. *E. arizonicus* (D. Sánchez 44). 30. *E. polyacanthus* (D. Sánchez12). cn: longitud de la cámara nectarial; ee: longitud de los estambres externos; ei: longitud de los estambres internos; pe: longitud del perianto; tr: longitud del tubo receptacular, flechas: color de las anteras; punta de flecha: color del estigma.

15. Longitud de la cámara nectarial. Carácter que surge a partir del análisis de funciones canónicas discriminantes de la sección *Triglochidiati*. El análisis de varianza ($F=154.00$ g.l.=19, $P<0.05$) y el análisis de comparación de medias de Tukey, muestran que existen diferencias significativas entre las especies analizadas (fig. 31). En las figuras 23-27 se ilustra este carácter.

(0) 3-9mm, (1) >12mm, (2) <2mm.

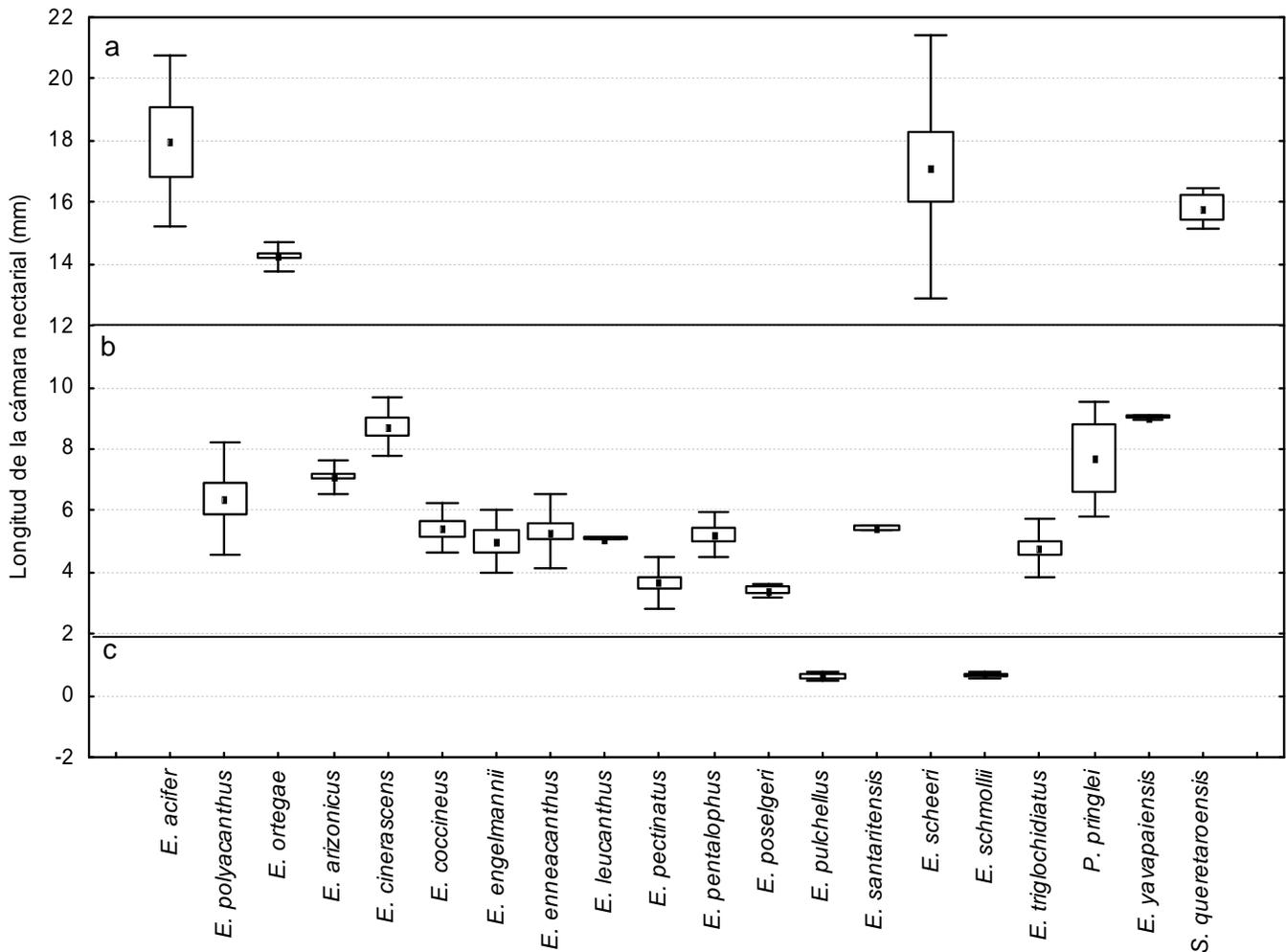


Figura 31. Longitud de la cámara nectarial. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar. Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.

16. Forma de la flor. Debido a la complejidad del carácter y a que las formas descritas por Buxbaum (1953) no cubren la diversidad encontrada, Arias y Terrazas (2006) y Arreola-

Nava *et al.* (en proceso) han propuesto formas de la flor para los miembros de Pachycereae, considerando únicamente al tejido que conforma al pericarpelo y al tubo receptacular. Para las especies estudiadas en este análisis se encuentran cinco formas (fig. 32). Forma A: el pericarpelo es amplio, más o menos del mismo grosor que la base del tubo receptacular, la constricción es tenue y se localiza en la mitad superior de la zona nectarial; el tubo receptacular es recto y hacia la garganta se abre ligeramente. Forma D: el pericarpelo es amplio, más o menos del mismo grosor que la base del tubo receptacular, hay dos constricciones, una localizada por debajo de la zona nectarial y otra por arriba de la misma; el tubo receptacular es recto y hacia la garganta se abre considerablemente. Forma G: el pericarpelo es amplio, más o menos del mismo grosor que la base del tubo receptacular, la constricción no existe; el tubo receptacular es recto, tubular en la mitad inferior y hacia la garganta se abre ligeramente. Forma H: el pericarpelo es amplio, del mismo grosor que la base del tubo receptacular, la constricción no existe; el tubo receptacular es recto, tubular en toda su extensión, largo, hacia la garganta se abre considerablemente. Forma J: el pericarpelo es amplio, más o menos del mismo grosor que la base del tubo receptacular, la constricción no existe; el tubo receptacular es recto, corto y hacia la garganta se abre considerablemente. Aunque se trata de un carácter complejo, la forma de la flor debe de ser sujeta a un estudio anatómico riguroso que permita una mejor comprensión de las regiones involucradas en este tejido antes de descomponer dicho carácter (Arias y Terrazas 2006).

(0) forma A, (1) forma D, (2) forma G, (3) forma H, (4) forma J.

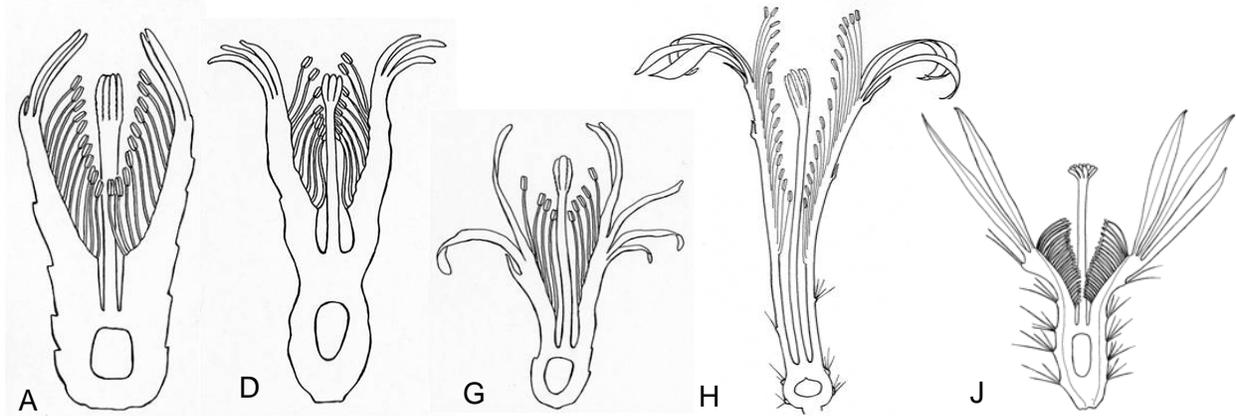


Figura. 32. Esquemas de las formas florales de las especies analizadas. Forma A: *Pachycereus pringlei*. Forma D: *Stenocereus queretaroensis*. Forma G: *Echinocereus pulchellus*. Forma H: *Echinocereus acifer*. Forma J: *Echinocereus pectinatus*. Sin escala. Ilustraciones Elvia Esparza.

17. Relación de la longitud del tubo receptacular y la longitud del perianto.

Independiente a la forma de la flor, en *Echinocereus* la longitud del tubo receptacular y la longitud del perianto presentan diferentes longitudes. De acuerdo al análisis de funciones canónicas discriminantes de la sección *Triglochidiati*, la razón tubo/perianto resultó como un carácter que agrupa especies. El análisis de varianza ($F=360.87$, g.l.=19, $P<0.05$) entre las especies analizadas y la comparación de medias de Tukey ($P<0.05$) sugiere los siguientes estados de carácter, los cuales están expresados de forma cualitativa (fig. 33). En las figuras 23-27 también se ilustra este carácter.

(0) perianto más largo que el tubo (0.3-0.6), (1) tubo de igual o hasta 1.7 veces más largo que el perianto (0.9-1.7), (2) tubo más de 2 veces más largo que el perianto (2-2.8).

19. Color del estigma. De acuerdo con Taylor (1985) en *Echinocereus* los estigmas del estilo pueden presentar variaciones en el color, principalmente en tonos que van del amarillo pálido al verde. Se proponen dos estados:

(0) tonos muy claros de amarillo, (1) tonos de verde.

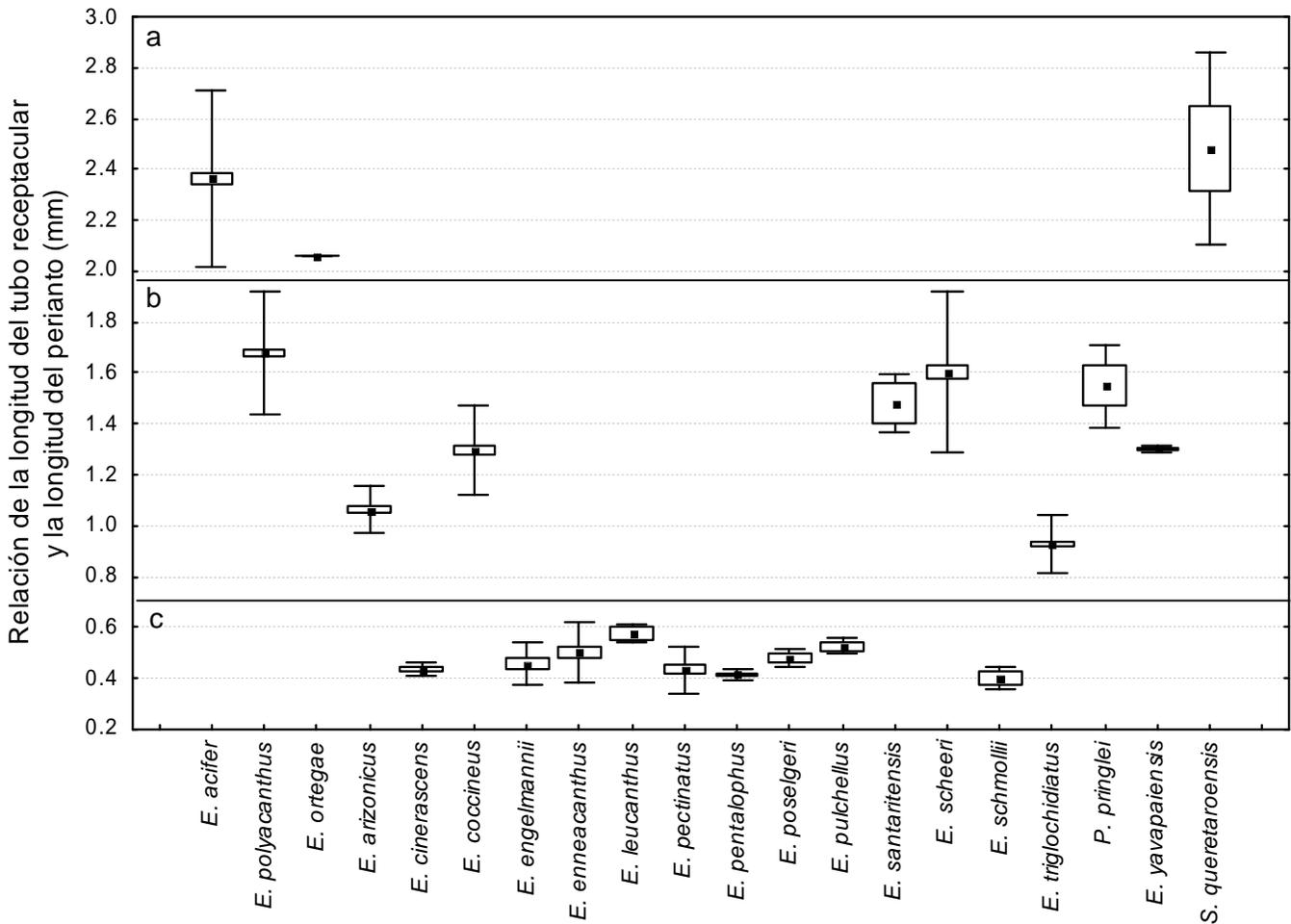


Figura 33. Relación de la longitud del tubo receptacular y la longitud del perianto. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.

18. Color de las anteras. Blum *et al.* (1998) señalan que en *Echinocereus*, el color de las anteras puede presentar distintos estados, en la sección *Triglochidiati* el color de la antera es púrpura. El resto de los taxones analizados presentan anteras de color amarillo (figs. 28-30).

(0) amarilla, (1) púrpura.

20. Longitud de los tricomas del tubo receptacular de la flor. Taylor (1985) y Blum *et al.* (1998) proponen que la densidad de los tricomas en el tubo receptacular permite distinguir especies e incluso secciones dentro del género *Echinocereus*. Dicho carácter fue evaluado

(área del tubo receptacular cubierta por tricomas/área total del tubo receptacular), pero no mostró una variación discreta. Sin embargo, se observó que el carácter longitud de los tricomas permite reconocer especies como lo sugiere Blum *et al.* (1998), por lo que se evaluó en el análisis de funciones canónicas discriminantes de la sección *Triglochidiati* y fue propuesto como un carácter potencial. El análisis de varianza ($F=246.98$, g.l.=19, $P<0.05$) y el análisis de comparación de medias de Tukey ($P<0.05$), muestran que existen diferencias significativas entre especies. Se proponen los siguientes estados de carácter (fig. 34).

(0) >1.5 mm, (1) < 1.3 mm.

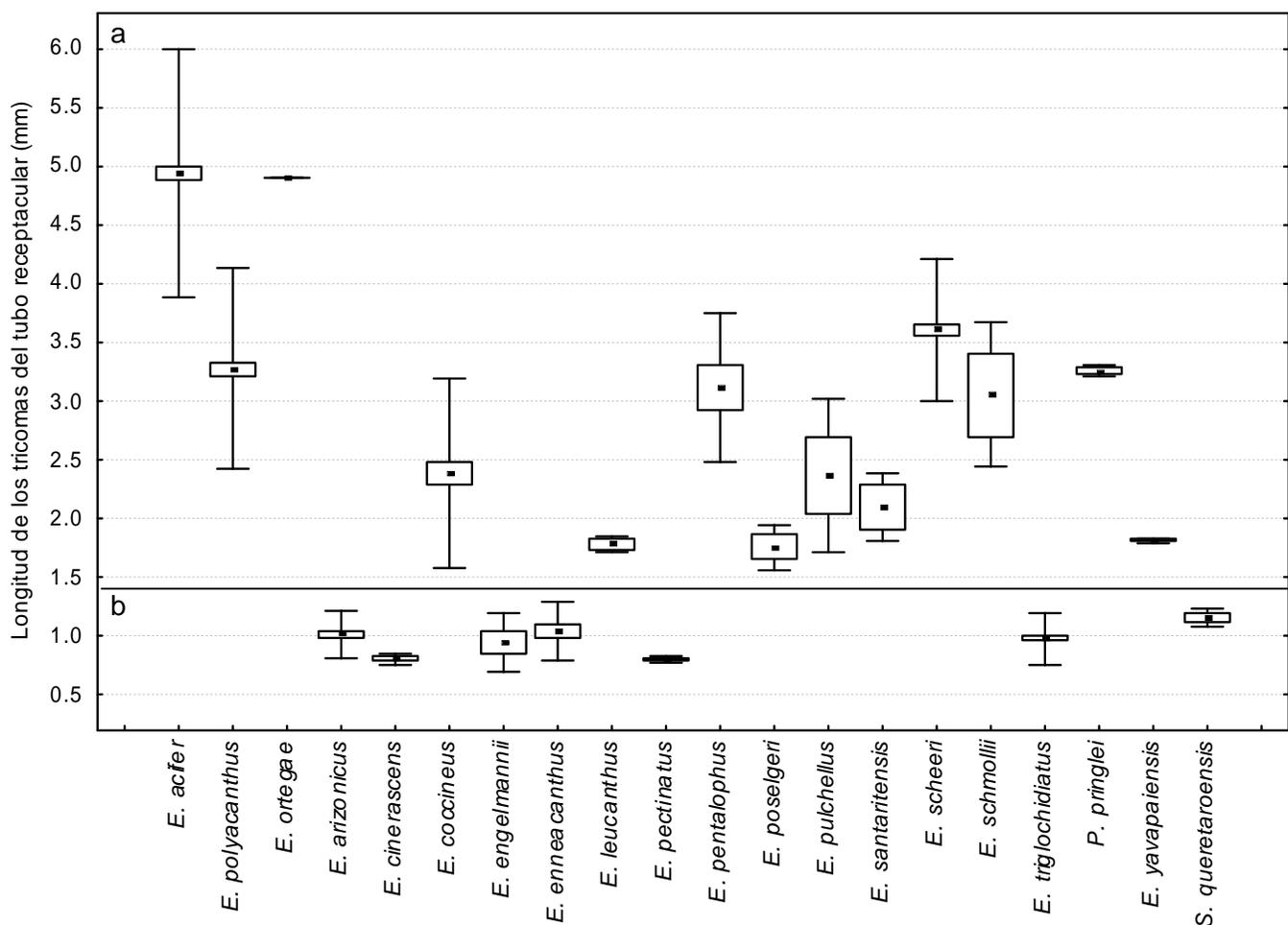


Figura 34. Longitud de los tricomas del tubo receptacular de la flor. Media (punto), error estándar (caja) y desviación estándar (bigotes). Las letras indican diferencias estadísticamente significativas.

21. Color del fruto maduro. Se ha descrito que las especies de *Echinocereus* pueden presentar frutos de color verde o rojo (Taylor, 1985). Blum *et al.* (1998) proponen que el color del fruto permite distinguir a algunas especies de ciertas secciones. Adicionalmente este carácter ha sido utilizado por Arias y Terrazas (2006) en el análisis cladístico del género *Pachycereus*.

(0) rojo, (1) verde.

22. Tipo de fruto. Dentro de las especies analizadas encontramos dos tipos de fruto. Uno de ellos son los frutos carnosos que abren mediante del adelgazamiento del pericarpio formando líneas longitudinales irregulares, que aunque no son propiamente líneas de dehiscencia (suturas carpelares) en este trabajo se codifica como “dehiscente”. El otro tipo son frutos carnosos que permanecen cerrados hasta secarse, codificados como “indehiscentes”.

(0) dehiscente, (1) indehiscente.

23. Sistema de reproducción sexual. El 90% de las angiospermas producen flores bisexuales, el otro 10% presentan flores unisexuales (Ainsworth 2000). La presencia de flores unisexuales ha sido reportada para diversas especies de la familia Cactaceae (Sánchez 2007). Hoffman (1992) propone que *E. coccineus* presenta un sistema de reproducción sexual funcionalmente dioico ya que en las poblaciones de esta especie algunos individuos forman flores con anteras abortivas que no forman granos de polen pero sí desarrollan óvulos, frutos y semillas (flores pistiladas); mientras que otros individuos muestran flores con anteras, polen y óvulos bien desarrollados morfológicamente que no forman frutos ni semillas (flores estaminadas). Las observaciones realizadas en campo corroboran la existencia de poblaciones de algunas especies de la sección *Triglochidiati*

con dimorfismo floral, en donde algunos individuos producen flores pistiladas, mientras que otros individuos presentan flores con desarrollo normal de anteras, polen y óvulos, sin embargo la falta de producción de frutos y semillas no ha sido confirmada, por lo que por ahora se les consideras como flores bisexuales. De acuerdo con Sakai y Weller (1999) y Ainsworth (2000), las poblaciones que presentan individuos con flores pistiladas e individuos con flores bisexuales muestran un sistema de reproducción sexual ginodioico (en este análisis *E. polyacanthus* y *E. coccineus*); mientras que las poblaciones que muestran individuos con flores pistiladas, individuos con flores estaminadas e individuos con flores bisexuales presentan un sistema de reproducción sexual trioico (en este análisis *P. pringlei*) y las poblaciones con individuos con sólo flores bisexuales presentan un sistema de reproducción hermafrodita (el resto de las especies analizadas).

(0) hermafrodita, (1) trioico, (2) ginodioico

24. Nivel de ploidía. Los reportes de especies poliploides en Cactaceae han sido constantes (Pinkava *et al.* 1973; Pinkava *et al.* 1977; Weedon y Powell 1978; Ross 1981; Pinkava y Parffit 1982; Pinkava *et al.* 1985; Cota y Philbrick 1994). Cota y Wallace (1995) argumentan que en *Echinocereus* los caracteres citológicos, como el número de cromosomas, proveen información adicional para caracterizar especies. Baker y Routson (2003) y Baker (2006a) utilizan este carácter para definir especies de *Triglochidiati* en Estados Unidos. El cuadro 12 muestra el nivel de ploidía de los taxones analizados.

(0) diploide, (1) tetraploide, (2) hexaploide.

Cuadro 12. Nivel de ploidía de los taxones utilizados en el análisis filogenético y referencia bibliográfica.

Taxón	Nivel de ploidía	Referencias
<i>Echinocereus acifer</i>	n=11, diploide	Blum <i>et al.</i> 1998
<i>E. arizonicus</i>	n=11, diploide	Baker y Routson 2003; Baker 2006
<i>E. coccineus</i>	n=22, tetraploide	Pinkava <i>et al.</i> 1973; Pinkava <i>et al.</i> 1977; Baker y Routson 2003; Baker 2006; Weedin y Powell 1978
<i>E. engelmannii</i>	n=22, tetraploide	Pinkava y McLeod 1971; Pinkava <i>et al.</i> 1977; Pinkava y Parfitt 1982; Pinkava <i>et al.</i> 1985.
<i>E. enneacanthus</i>	n=11, diploide	Weedin y Powell 1978
<i>E. cinerascens</i>	n=11, diploide	Pinkava y Parfitt 1982; Cota y Philbrick 1994
<i>E. ortegae</i>	n=11, diploide	Blum <i>et al.</i> 1998
<i>E. pectinatus</i>	n=11, diploide	Ross 1991, Pinkava y Parfitt 1982
<i>E. pentalophus</i>	n=11, diploide	Ross 1991; Cota y Philbrick 1994
<i>E. polyacanthus</i>	n=22, tetraploide	Pinkava y Parfitt 1982; Pinkava <i>et al.</i> 1985
<i>E. poselgeri</i>	n=11, diploide	Blum <i>et al.</i> 2008
<i>E. leucanthus</i>	n=11, diploide	Cota y Philbrick 1994; Blum <i>et al.</i> 2008
<i>E. pulchellus</i>	n=11, diploide	Blum <i>et al.</i> 1998
<i>E. santaritensis</i>	n=22, tetraploide	Baker y Routson 2003, Baker 2006
<i>E. scheeri</i>	n=11, diploide	Cota y Philbrick 1994
<i>E. schmollii</i>	n=11, diploide	Blum <i>et al.</i> 2008
<i>E. triglochidiatus</i>	n=11, diploide	Pinkava <i>et al.</i> 1977; Cota y Philbrick 1994; Baker y Routson 2003; Baker 2006
<i>E. yavapaiensis</i>	n=33, hexaploide	Baker 2006
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	n=11, diploide	Gibson y Horak 1978
<i>Pachycereus pringlei</i>	n=22, tetraploide	Pinkava <i>et al.</i> 1973

Se analizaron siete caracteres anatómicos del tallo referidos en la literatura como relevantes en estudios sistemáticos (Mauseth 1993a, 1993b; Mauseth *et al.* 1998; Loza-Cornejo y Terrazas 1996; Mauseth y Plemons-Rodríguez 1998; Loza-Cornejo y Terrazas 2003). Dichos caracteres se describen enseguida.

25. Grosor de la hipodermis. Por lo general en la subfamilia Cactoideae existe una hipodermis por debajo de la epidermis (Terrazas y Arias 2002). La hipodermis está compuesta por colénquima, su grosor y cantidad de estratos celulares varía entre las especies (Loza-Cornejo y Terrazas 2003). En las especies estudiadas la hipodermis presenta desde uno a varios estratos celulares (figs.35-36).

- (0) delgada (<2 estratos celulares),
- (1) gruesa (3 a 5 estratos celulares),
- (2) muy gruesa (> 6 estratos celulares).

26. Abundancia de células de mucílago. En algunas cactáceas, la succulencia puede presentar una consistencia suave, debido a las células de mucílago. El mucílago es un polisacárido complejo, altamente ramificado, que está presente en una gran cantidad de géneros de cactáceas (Gibson y Nobel 1986). La presencia de células de mucílago es uno de los atributos anatómicos más distintivos de *Echinocereus* (fig. 37).

(0) escasas, (1) abundantes.

27. Tipo de xilema secundario. Terrazas y Arias (2002), sugieren que en Cactoideae el xilema secundario o madera se puede dividir en dos grandes grupos: madera fibrosa y madera no fibrosa. El primer tipo de madera presenta porosidad difusa con vasos la mayoría solitarios y arreglados en pequeños grupos, fibras, parénquima paratraqueal escaso y radios distintivos. El segundo tipo de madera presenta vasos, una matriz de traqueidas de banda ancha, parénquima paratraqueal escaso y radios distintivos (figs. 39-40). Sin embargo, Loza-Cornejo y Terrazas (1996) muestran que algunas especies de *Echinocereus* existen maderas fibrosas en donde los radios desaparecen ya que lignifican sus paredes y forman fibras.

(0) xilema secundario fibroso sin radios,

(1) xilema secundario fibroso con radios,

(2) xilema secundario no fibroso.

28. Parches de fibra en el xilema secundario. En algunas especies de *Echinocereus* se observa que en el xilema secundario se diferencian grupos de fibras (fig. 40).

(0) ausentes, (1) presentes.

29. Haces vasculares en la médula. Mauseth (1993a) sugiere que la médula tiene un importante rol fisiológico en las cactáceas y reporta a varios taxones que presentan haces vasculares en la médula. Además, sugiere que este carácter permite hacer interpretaciones filogenéticas dentro de la familia. Dicho carácter fue usado por Terrazas y Arias (2002) en su análisis filogenético de la subfamilia Cactoideae.

(0) ausentes, (1) presentes.

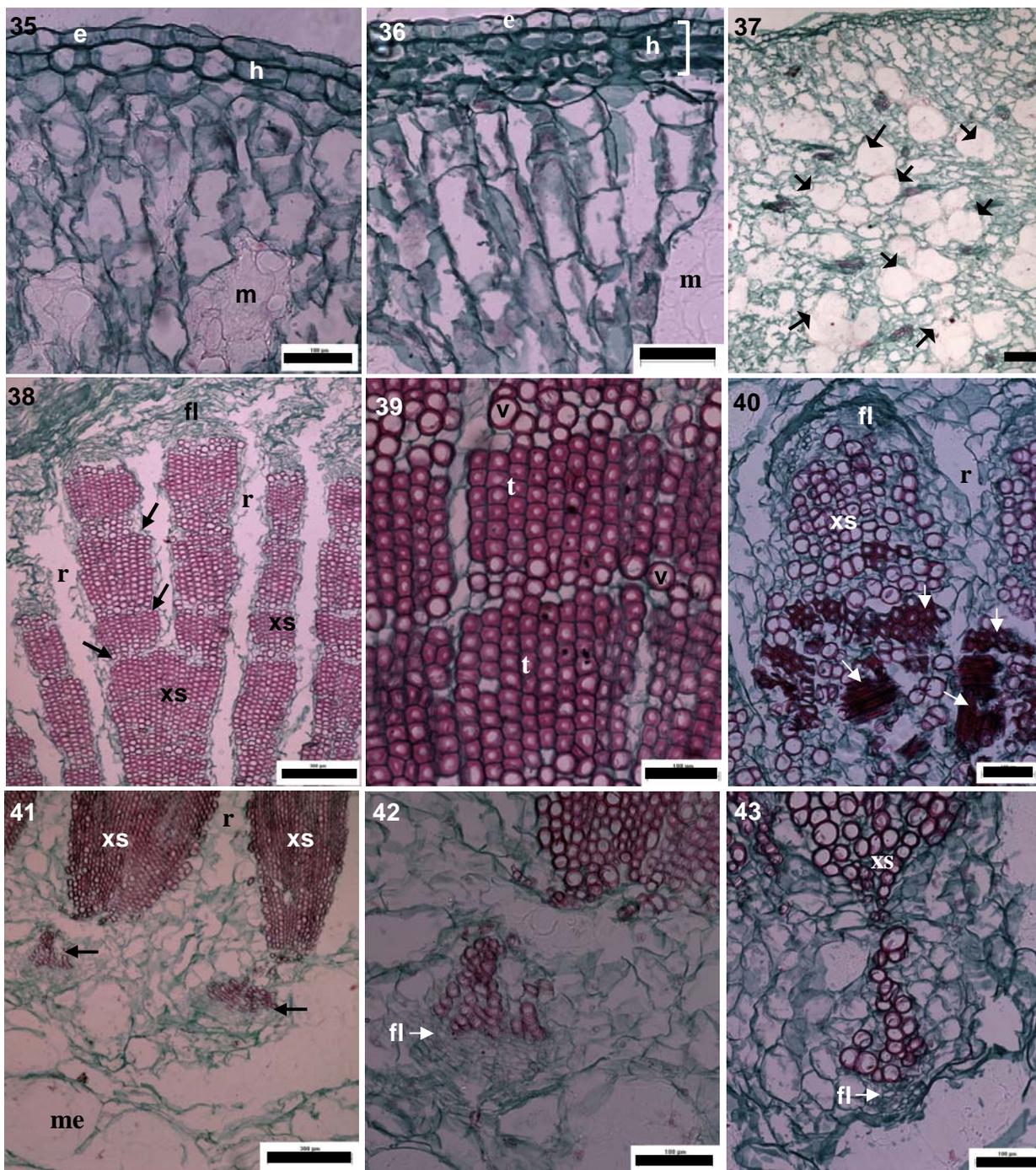
30. Floema en la médula. Se observó que algunas especies de *Echinocereus* desarrollan un variante cambial, en la cual se diferencia floema en la médula en la región cercana al xilema secundario. Este carácter se observa por primera vez en el género (figs. 41-43).

(0) ausente, (1) presente.

31. Tipo de floema secundario. La caracterización del floema secundario es escasa, sin embargo, en algunas especies de Cactoideae se observan algunos elementos distintivos para algunos taxones en el floema secundario como de la presencia de fibras (Terrazas y Arias 2002)

(0) sin fibras, (1) con fibras.

Por otro lado, debido a su función, la epidermis tiene un alto valor taxonómico y sus caracteres pueden ser utilizados en filogenias basadas en caracteres morfológicos.



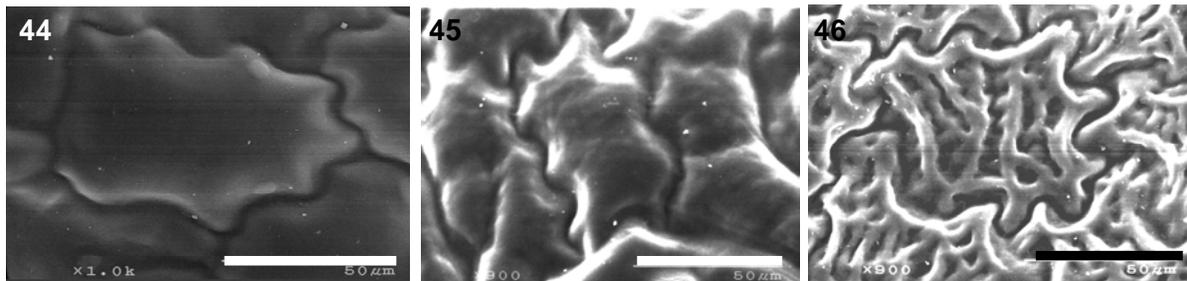
Figuras 35-43. Caracteres anatómicos de algunas especies de *Echinocereus*. 35. Hipodermis delgada en *E. ortegae* (D. Sánchez 15). 36. Hipodermis gruesa en *E. scheeri* (D. Sánchez 36). 37. Abundantes células de mucílago (flechas) en el córtex de *E. ortegae* (D. Sánchez 15). 38. Madera no fibrosa con porosidad anular (flechas) en *E. acifer* (D. Sánchez 21). 39. Acercamiento de la madera no fibrosa de *E. acifer* (D. Sánchez 21). 40. Parches de fibra (flechas) en el xilema secundario de *E. ortegae* (D. Sánchez 15). 41. Variante cambial en *E. arizonicus* (D. Sánchez 44). 42. Detalle de la variante cambial en *E. arizonicus* (D. Sánchez 44), nótese el floema en la región de la médula. 43. Detalle de la variante cambial en *E. ortegae* (D. Sánchez 15), el floema en la región de la médula. e: epidermis, h: hipodermis, m: célula de mucílago, fl: floema, xs: xilema secundario, r: radio, t: traqueidas de banda ancha, v: vaso, me: médula (barra=100 μ m, excepto 38 y 41, barra=300 μ m).

32. Ornamentación de la pared periclinal de las células de epidermis del tallo. Este carácter fue descrito por Loza-Cornejo y Terrazas (2003) para algunos taxones de la subfamilia Cactoideae de Norteamérica, observando ornamentaciones lisas o irregulares. En el presente trabajo se observan tres patrones de ornamentación (fig. 44-46).

(0) lisa, (1) rugosa, (2) estriada

33. Forma de las paredes anticlinales de las células de epidermis del tallo. Este carácter fue descrito por Loza-Cornejo y Terrazas (2003) para algunos taxones de la subfamilia Cactoideae de Norteamérica, observando en la epidermis, paredes anticlinales de forma rectas y paredes anticlinales de forma ondulada (figs. 44-46).

(0) recta, (1) ondulada.



Figuras 44-46. Caracteres de las células de la epidermis en algunas especies de *Echinocereus*. 45. *E. ortegae* (D. Sánchez 15), pared periclinal lisa. 46. *E. acifer* (D. Sánchez 21) pared periclinal rugosa. 47. *E. engelmannii* (S. Arias 1813) pared periclinal estriada. Se observa la pared anticlinal de las tres especies con forma ondulada. Barra=500 µm.

Buxbaum (1955) argumenta que los caracteres de la semilla son de gran importancia filogenética en Cactaceae. Esta visión se ve reflejada en su clasificación de la familia (Buxbaum 1958). Arias y Terrazas (2006) mostraron que los caracteres de semilla son importantes a nivel de subtribu en la tribu Pachycereeae. En este trabajo se investigó la micromorfología de la semilla de las especies de *Echinocereus* estudiadas y se proponen los siguientes caracteres.

34. Largo de la semilla. Este carácter se refiere a la distancia que existe desde la zona apical de la semilla a la región hilomicropilar. Los estados de caracteres propuestos son sugeridos por Barthlott y Hunt (2000) en su estudio de la diversidad de semillas en Cactoideae (figs. 47-52).

(0) muy largo (3.0-3.9 mm), (1) largo (2.0-2.9 mm), (2) medio (1.2-1.9 mm), (3) pequeño (0.9-1.1).

35. Escultura multicelular de la región lateral de la semilla. La definición de las paredes anticlinales de las células de la región lateral de la semilla pueden presentar diversos grados de individualidad. En las especies estudiadas encontramos semillas en donde las paredes anticlinales de cada célula no se distinguen dando una escultura lisa (*P. pringlei*, Arias y Terrazas 2006); en otras semillas las paredes anticlinales son muy distintivas permite observar la individualidad de cada célula mostrando por lo tanto una escultura rugosa; en otras semillas las paredes anticlinales no se distinguen completamente y las células de la región lateral parecen estar unidas, dando una apariencia de cadenas de células típico de una escultura ruminada e se proponen los siguientes estados de carácter (figs. 47-52). De acuerdo a la propuesta de Barthlott y Hunt (2000)

(0) lisa, (1) rugosa, (2) ruminada.

36. Forma de la estructura convexa de la pared periclinal de las células de la semilla.

La forma de la pared periclinal de la región lateral de la semilla presentar distintos niveles de convexidad. En algunas semillas está convexidad es nula, dando una estructura plana, como en *P. pringlei* (Arias y Terrazas 2006); en otras, la convexidad es conspicua pero no es muy pronunciada y tiene una estructura de domo bajo, como en *E. schmollii*; por último,

algunas presentan una convexidad pronunciada como en la mayoría de las especies de *Stenocereus* y *Echinocereus* (figs. 47-52).

(0) plano, (1) domo bajo, (2) domo alto.

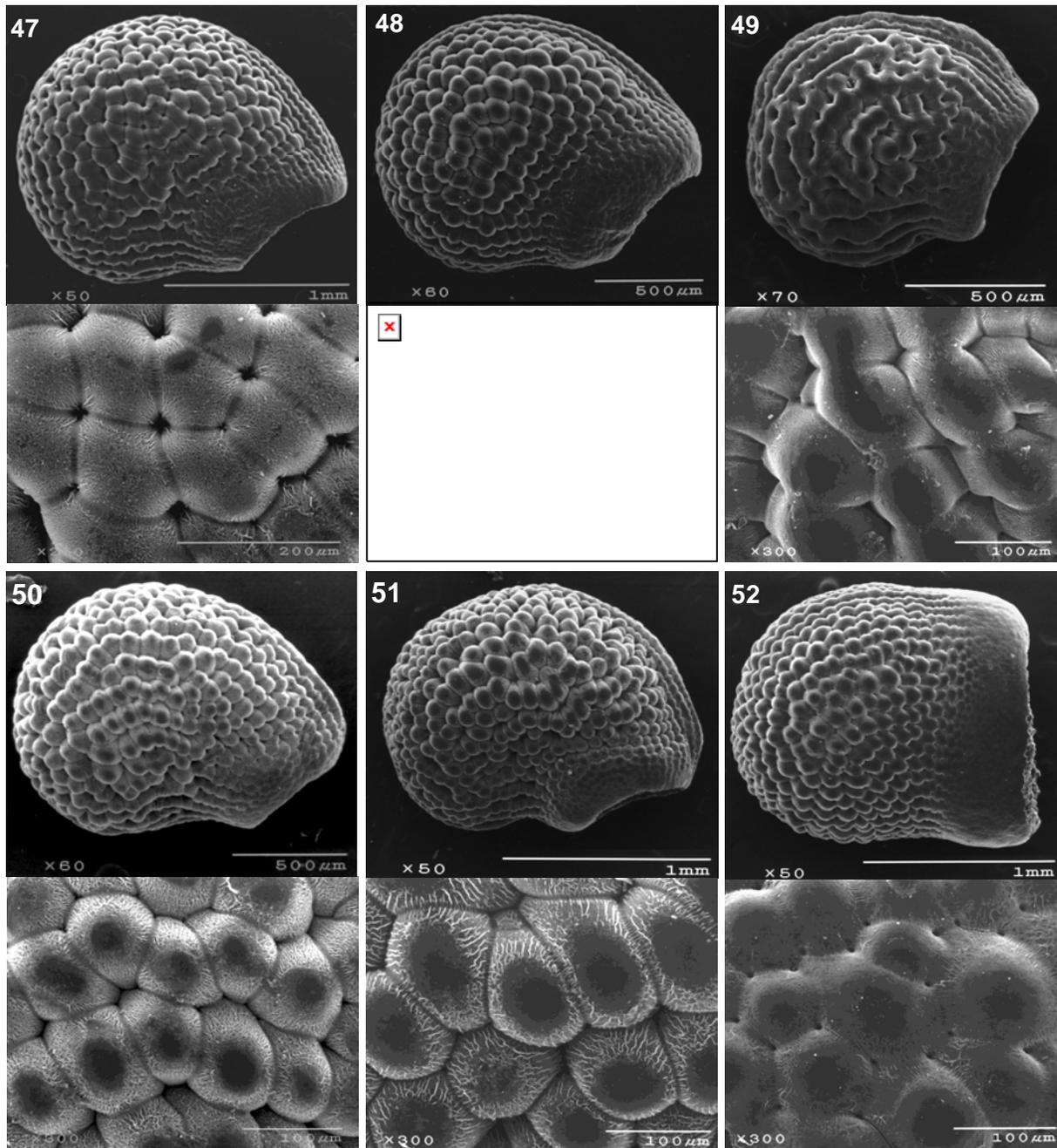
37. Orientación de la región hilo-micropilar (RHM) de la semilla. La RHM puede presentar una orientación basal si el plano de esta región se encuentra paralelo o formando un ángulo menor a 40° respecto a la región apical de la semilla; o puede ser oblicuo si el plano de la RHM presenta un ángulo mayor a 45° o perpendicular a la región apical de la semilla (figs. 47-52).

(0) basal, (1) oblicua.

Un resumen de la matriz utilizada en análisis filogenético se presenta en el anexo 3.

Caracteres excluidos

Aunque los caracteres ancho de la base de los tépalos, ancho del estilo y número de podarios del pericarpelo son citados por Taylor (1985) como caracteres para reconocer secciones en el género *Echinocereus*, el análisis estadístico mostró que éstos tienen una variación continua. Los caracteres identificados como potencialmente útiles por el análisis de funciones canónicas discriminantes, como la longitud de la espina radial en posición 09, el grosor de la espina central en posición 06 y el ancho de las aréolas, no fueron utilizados en el análisis filogenético ya que al establecer sus intervalos en cada taxón, no se pueden establecer rangos que funcionen como estados de carácter. Los caracteres cualitativos como la consistencia de las espinas, pulpa del fruto, forma de la aréola, arreglo de las espinas centrales y arreglo de las espinas radiales, fueron evaluados, pero no son utilizados en el análisis ya que representan autapomorfías o en el caso del arreglo de las espinas centrales o radiales, son caracteres muy polimórficos dentro de algunos taxones.



Figuras 47-52. Semillas de algunas especies de *Echinocereus* observadas en el MEB, mostrando una vista panorámica (arriba) y un acercamiento de la región lateral (abajo). 47. *E. triglochidiatus* (Burt 3603), semilla de tamaño medio, rugosa, domo alto y orientación de la RHM oblicua. 48. *E. acifer* (D. Sánchez 59), semilla de tamaño medio, rugosa, domo alto y orientación de la RHM oblicua. 49. *E. poselgeri* (S. Arias 1452), semilla de tamaño pequeño, ruminada, domo alto y orientación de la RHM basal. 50. *E. cinerascens* (S. Arias 1742), semilla de tamaño medio, rugosa, domo alto y orientación de la RHM oblicua. 51. *E. engelmannii* (S. Arias 1813), semilla de tamaño medio, rugosa, domo alto y orientación de la RHM oblicua. 52. *E. schmollii* (E. Sánchez s/n), semilla de tamaño medio, rugosa, domo bajo y orientación de la RHM basal.

Análisis de parsimonia

El análisis filogenético resultó en tres árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 99 pasos. Presentan un CI= 0.697 y un RI= 0.766. El árbol consenso (fig. 53), revela que *Echinocereus* se recupera como un grupo monofilético, apoyado con un bootstrap (bts)=100%, un jackknife (jck)=100% y un soporte de Bremer (B) de 13 pasos. Este clado está apoyado por doce sinapomorfías (fig. 54): forma de crecimiento arbustiva (carácter 1/ estado 1), una altura de las plantas menor a 1.20 m (2/1), un diámetro del tallo de 25 a 120 mm (3/1), flores que emergen rompiendo la epidermis en la zona superior de la aréola (10/1), floración diurna (11/0), un color magenta del tercio superior del tépalo interno (12/3), una longitud de la flor de 45 mm a 85 mm (13/0), flores con estigmas en tonos verdes (19/1), abundantes células de mucílago (26/1), xilema secundario no fibroso (27/2), floema secundario sin fibras (31/0) y paredes anticlinales onduladas en las células epidérmicas del tallo (33/1).

Dentro del género *Echinocereus*, *E. pectinatus* se define como la especie más tempranamente diversificada; posteriormente *E. engelmannii* es el hermano del resto de los *Echinocereus* los cuales forman y definen dos clados principales. El clado A, que representa a todas las especies consideradas en la sección *Triglochidiati*, y apoyada con valores altos de soporte de rama de bts=85%, jck=90% y B=3. Este clado se define por cuatro sinapomorfías (fig. 54): el color rojo del tercio superior del tépalo interno de la flor (12/1), presentar estambres internos que son más largos que los externos (14/1), la forma H de sus flores (16/3) y el color de las anteras púrpura (18/1), adicionalmente las homoplasias, longitud del tubo receptacular de la flor igual o hasta 1.7 veces la longitud del perianto (17/1) y la ornamentación rugosa de las paredes periclinales de la epidermis (32/1) definen a este clado.

Dentro de este clado se definen los subclados Aa y Ab. El subclado Aa es hermano del resto de las especies y está formado por *E. arizonicus* y *E. triglochidiatus*, con un apoyo moderado de $bts=81\%$, $jck=79\%$, la sinapomorfía que define a este grupo es la forma angulada de sus espinas centrales (9/1). El subclado Ab está formado por las siete especies restantes, el cual tiene valores bajos de soporte de $bts=52\%$, $jck=59\%$; y apoyado sólo por una homoplasia, longitud de los tricomas del tubo de la flor mayor a 1.5mm (20/0). Dentro del subclado Ab se recuperan dos grupos de especies. El primer grupo (Ab1) tiene un apoyo moderado de $bts=76\%$, $jck=75\%$ B=1 y está conformado por *E. ortegae*, *E. acifer* y *E. scheeri*; sustentado por una sinapomorfía, la presencia de estolones (6/1), y las homoplasias, flores más largas que 85 mm (13/1) y una longitud de la cámara nectarial mayor a 12 mm (15/1). Dentro de este grupo, *E. scheeri* se recupera como el hermano de *E. acifer* y *E. ortegae*, mientras que estas dos últimas especies forman un grupo con soporte bajo de $bts=68\%$, $jck=67\%$; apoyado por una homoplasia, flor con tubo receptacular dos veces más largo que el perianto (17/2). El segundo grupo (Ab2) presenta valores bajos de soporte, $bts=63\%$, $jck=66\%$; está integrado por *E. santaritensis*, *E. polyacanthus*, *E. coccineus* y *E. yavapaiensis*, el carácter que define a este grupo es la tetraploidía de las especies (24/1), el cual se define como una homoplasia. Dentro de este grupo, *E. santaritensis* se recupera como el hermano de las restantes especies, quienes forman una politomía con un soporte bajo de $bts=65\%$, $jck=60\%$ y son agrupados por la sinapomorfía, presencia de un sistema de reproducción sexual ginodioico (23/2).

El clado B no presenta valores de soporte y se sustenta en la homoplasia presencia de hipodermis delgada (25/0) en sus tallos. Dentro de este clado se forman dos subclados. El subclado Ba con un soporte bajo de $bts=62\%$ y $jck=60\%$. Está integrado por *E.*

enneacanthus y *E. cinerascens*, siendo su sinapomorfía la presencia de un fruto indehiscente (22/1). El subclado Bb formado por cinco especies no tiene valores de soporte, se apoya en las homoplasias, presencia de tricomas con una longitud mayor a 1.5 mm (20/0) y presentar una orientación de tipo basal de la región hilo-micropilar de la semilla (37/0). En este clado se forman dos grupos. El primero lo integran *E. poselgeri* y *E. leucanthus* (clado Bb1), con un soporte moderado de $bts=73\%$, $jck=78\%$, $B=1$; la hermandad se apoya en las sinapomorfías: presencia de xilema secundario fibroso sin radios (27/0), un tamaño de la semilla pequeño (34/3) y una escultura multicelular ruminada (35/2). El segundo lo forman *E. pulchellus* y *E. schmollii* (Clado Bb2), definido por cuatro sinapomorfías: color del tercio superior del tépalo interior rosa (12/2), presencia de una cámara nectarial con una longitud menor a 2 mm (15/2), una forma de la flor de tipo G (16/2) y la forma de la estructura convexa de sus semillas es un domo bajo (36/1). Este clado presenta un soporte moderado de $bts=77\%$, $jck=79\%$, $B=2$.

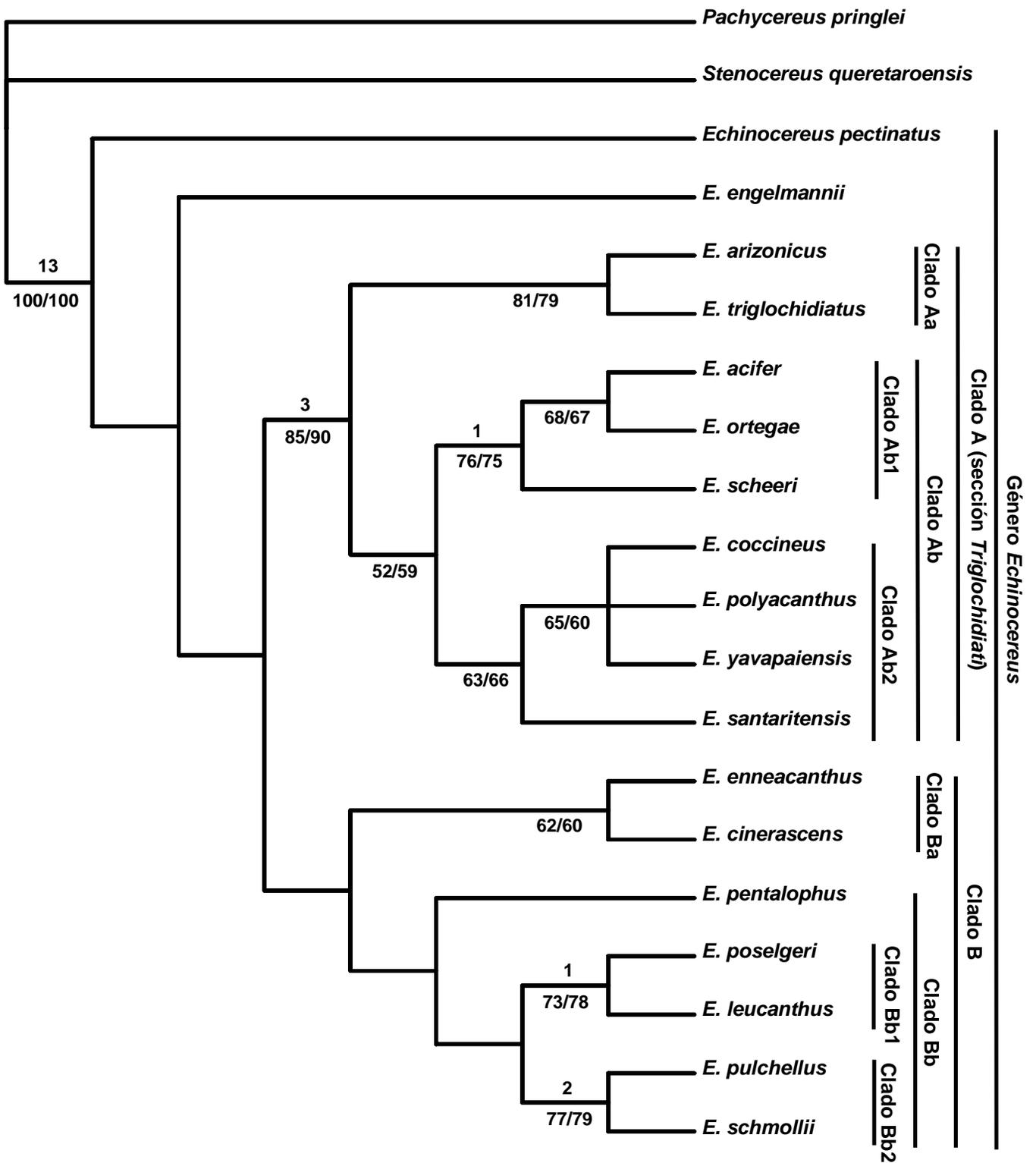


Figura 53. **Árbol consenso de tres árboles igualmente parsimoniosos obtenidos en el análisis.** Los valores de bootstrap/jackknife se indican bajo las ramas y el soporte de Bremer sobre ellas.

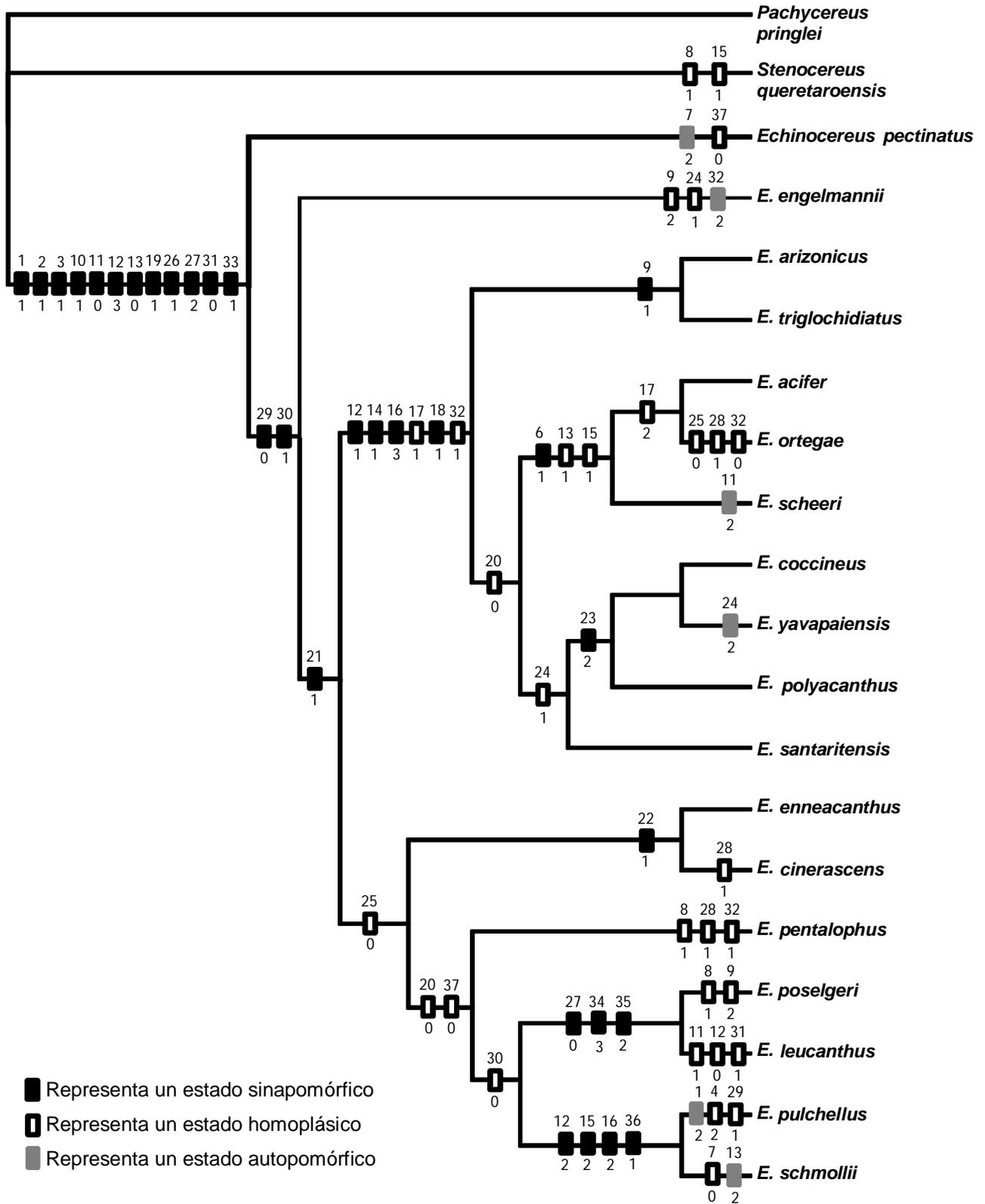


Figura 54. Optimización de los caracteres en uno de los árboles más parsimoniosos elegido al azar. El número sobre las ramas indica el carácter y el número debajo de las ramas el estado de carácter.

DISCUSIÓN

Clados formados

En el presente análisis filogenético se corrobora la monofilia de la sección *Triglochidiati*, que está integrada por nueve especies. Contrario a lo que proponen Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), quienes segregan a *E. scheeri* a la sección *Scheera*, este análisis muestra que dicha especie pertenece a la sección *Triglochidiati*, como hermano de *E. acifer* y *E. ortegae*; en este sentido, se corrobora la hipótesis de Taylor (1985) quien considera a *E. scheeri* como miembro de esta sección y que es tratada de la misma forma por Blum *et al.* (1998) y Hunt (2006). El reconocimiento de cuatro sinapomorfías para esta sección, pertenecientes todas a caracteres florales (fig. 54), así como los valores altos de soporte que la definen, es posible argumentar con la información actual que la sección probablemente se mantenga como grupo monofilético al incorporar otros caracteres y taxones al análisis.

En el presente análisis la sección *Triglochidiati* se divide en tres clados principales (Aa, Ab1 y Ab2, fig. 53) y ninguno de éstos coincide con los grupos *Scheeri* y *Polyacanthus* propuestos por Taylor (1993), quién no menciona a los caracteres que los sustentan. Posteriormente, Blum *et al.* (1998), proponen que *Triglochidiati* se integra por tres grupos informales. El primero es *Triglochidiatus*, formado por *E. arizonicus*, *E. santaritensis* y *E. triglochidiatus*, considerando los tallos grandes que forman grandes grupos, flor con tubo receptacular reducido y tépalos rígidos. Sin embargo, este análisis sólo muestra una hermandad entre *E. arizonicus* y *E. triglochidiatus* (clado Aa), a partir de la presencia de espinas centrales con forma angulada (9/1), ya que la altura de los tallos fue descartado por mostrar variación continua en las especies de *Echinocereus*, mientras que el tubo

receptacular reducido resultó plesiomórfico y la rigidez de los tépalos no fue evaluada. El segundo grupo propuesto por Blum *et al.* (1998), es Scheeri, donde incluye a *E. scheeri*, *E. ortegae*, así como a *E. klapperi*, *E. salm-dyckianus* y *E. sanpedroensis*, sin embargo con base en el análisis estadístico multivariado realizado en esta tesis, los tres últimos especies fueron rechazadas (ver sección 5.1.1). Estos autores definen al grupo con base en la presencia de estolones, sin embargo para el presente análisis la presencia de estolones se revela como la sinapomorfía que define al clado formado por *E. acifer*, *E. ortegae* y *E. scheeri* (clado AB1). El tercer grupo propuesto por Blum *et al.* (1998), es Coccineus y está formado de acuerdo al autor por *E. acifer*, *E. coccineus*, *E. polyacanthus* y *E. toroweapensis*, además de *E. hutcholensis*, *E. pacificus*, (estas dos últimas especies no fueron aceptados en este trabajo en base en el análisis estadístico multivariado realizado, ver sección 5.1.1), así como *E. toroweapensis* (que no es reconocido por Baker 2006a; 2006b). Este grupo es definido por presentar una transición al dioicismo, con la presencia de caracteres como la protandria o flores dimórficas (Blum *et al.* 1998); sin embargo, en la presente investigación no se corroboró la presencia de protandria en alguno de los taxones mencionados por los autores, además el análisis filogenético permite reconocer un clado formado por *E. polyacanthus*, *E. coccineus* y *E. yavapaiensis*, sustentado por representa un sistema de reproducción sexual ginodioico (23/2), mientras que la hipótesis de hermandad de *E. santaritensis* con estas especies tiene un soporte débil, con base en la presencia de tetraploidía (24/1) que se resuelve como homoplasia (clado Ab2).

Con base en el objetivo central de la investigación, el muestreo de los terminales del análisis (cuadro 11), en donde se incluyen a especies de siete de las ocho secciones propuestas por Taylor (1993) y Hunt (2006) (a excepción de la sección *Morangaya* que es incluida en el género *Stenocereus* por Arreola *et al.* en proceso), representa la mayor

amplitud de la variación morfológica presente en el género; este muestreo permite dar robustez a la hipótesis de monofilia de la sección *Triglochidiati*. Por lo tanto, una nueva hipótesis que aquí se propone es que al incorporar nuevos terminales pertenecientes al resto de las secciones se mantendrá la monofilia de la sección *Triglochidiati*.

El clado B se observa como el grupo hermano de la sección, no obstante este grupo no alcanza valores de soporte superiores al 50% y sólo está sustentado por una homoplasia (25). También, es probable que el grupo hermano de *Triglochidiati*, puede estar representado por alguno de los grupos que forman el clado B, y que representan a las secciones *Costati*, *Wilcoxia*, *Pulchellus* y *Reichembachii*. Los resultados obtenidos corroboran la hermandad de *E. cinerascens* y *E. enneacanthus*, quienes han sido relacionadas e incluidas en la sección *Costati* (Taylor 1988, 1993, Blum *et al.* 1998, Hunt 2006). Por su parte, *E. leucanthus* y *E. poselgeri* se revelan como especies hermanas (clado B1), lo cual corrobora su pertenencia a la sección *Wilcoxia* (Taylor 1985, 1993; Blum *et al.* 1998; Hunt; 2006). Un caso diferente es la hipótesis de hermandad propuesta entre *E. pulchellus* y *E. schmollii* ya que pertenecen a secciones diferentes (*Pulchellus* y *Wilcoxia*, respectivamente). No obstante, Lange (1995) y Blum *et al.* (1998) sugieren a partir de sus observaciones y sin ningún análisis previo que las secciones *Reichembachii*, *Wilcoxia* y *Pulchellus* están relacionadas, esta hipótesis coincide con los resultados aquí mostrados. Es importante recalcar que estas hipótesis de hermandad deben tomarse con mesura ya que el muestreo fue diseñado teniendo como objetivo central poner a prueba la monofilia de la sección *Triglochidiati*. Futuros análisis donde se incorporen más especies y caracteres morfológicos y moleculares podrían resolver, corroborar o proponer las relaciones filogenéticas de estos grupos.

Además, este análisis con base en caracteres estructurales permite corroborar la monofilia de *Echinocereus*, en el cual se analizaron 18 especies que representan aproximadamente el 33% de las especies del género, que tratan de representar la mayor amplitud de variación de los caracteres en el grupo de estudio. Las sinapomorfías que contribuyen a definir al género son caracteres de diferente origen (vegetativo, anatómico y floral), por lo que su monofilia es robusta en el contexto de la tribu Pachycereeae. Además, los valores de soporte de este clado son altos, por lo que podemos proponer la hipótesis de que el género se corrobore como monofilético en análisis posteriores al incorporar más especies. Esos resultados apoyan las hipótesis de monofilia de *Echinocereus*, los cuales han sido abordados de forma parcial y utilizando sólo datos moleculares (Wallace y Fourquer 1995; Arias *et al.* 2005; Arreola-Nava *et al.* en proceso).

Valor de los caracteres morfológicos

Los caracteres estructurales son generalmente los atributos más útiles en la identificación de las angiospermas y hasta el siglo pasado eran los caracteres más usados para proponer clasificaciones. Los caracteres morfológicos son la base del estudio taxonómico de la familia y son el reflejo de la variación genética de las especies. Dentro de los caracteres morfológicos, los caracteres florales son los más utilizados y los caracteres de la semilla pueden ser de gran utilidad en algunas familias (Stace 1989). Stuessy (2009) sugiere que los estudios de micromorfología de la semilla son una fuente importante de caracteres. No obstante, los caracteres vegetativos, también representan una valiosa fuente de información a nivel morfológico y anatómico. A pesar de que algunos autores argumentan que en Cactaceae, los caracteres morfológicos pueden ser muy variables e influenciados por el ambiente (Cota y Wallace 1996; Cornejo y Simpson 1997), no obstante, estudios recientes han permitido explorar su relevancia en reconstrucciones filogenéticas.

Por ejemplo, Terrazas y Arias (2002) utilizan caracteres anatómicos para mostrar relaciones filogenéticas en la subfamilia Cactoideae; asimismo Terrazas y Loza-Cornejo (2002) utilizan caracteres estructurales en un análisis filogenético de la tribu Pachycereeae. Por su parte Arias y Terrazas (2006) utilizan caracteres estructurales (morfología y anatomía) para mostrar la monofilia de *Pachycereus* y sus relaciones con otras columnares. De igual forma Arreola (2006) realiza un análisis filogenético con caracteres estructurales en *Stenocereus*, mientras que Bárcenas (2006) lo realiza para *Cephalocereus*, demostrando la utilidad de los caracteres estructurales y fitoquímicos. Recientemente, Gómez (2006) muestra las hipótesis de relaciones filogenéticas del género *Acanthocereus* utilizando caracteres estructurales. La presente investigación confirma la utilidad de los caracteres estructurales en los análisis filogenéticos en la familia, en este caso, el género *Echinocereus* y en particular la sección *Triglochidiati*.

Con base en los índices de consistencia y homoplasia para cada carácter del presente análisis, se observa que varios caracteres tienen un alto valor informativo y contribuyen de manera significativa en la definición de clados en la sección *Triglochidiati*, así como sus relaciones con el resto de las especies analizadas. Entre los caracteres vegetativos con alto índice de consistencia encontramos la forma de crecimiento, la longitud de la planta, la forma de las espinas centrales y la presencia/ausencia de estolones, estos dos últimos sugeridos como caracteres para definir grupos dentro de *Triglochidiati* por Ferguson (1989) y Blum *et al.* (1998). Por el contrario, caracteres como el número de costillas y el número de espinas centrales son muy homoplásicos. Respecto a los caracteres anatómicos, la abundancia del mucílago, el tipo de xilema secundario y la forma de las paredes anticlinales de las células de la epidermis muestran una alta consistencia en el análisis; mientras que el resto de los caracteres anatómicos son altamente homoplásicos.

De acuerdo con estos resultados se propone seguir trabajando y analizando los caracteres vegetativos y anatómicos, ya que se demuestra su utilidad en las reconstrucciones filogenéticas. Por otro lado, los caracteres florales muestran la mayor contribución a la definición de la sección *Triglochidiati*, además soportan otras relaciones filogenéticas entre las especies analizadas; caracteres como el surgimiento de los botones florales, el color del tercio superior del tépalo interior de la flor, la relación de la longitud de los estambres internos y externos, la forma de la flor, el color de las anteras y el color del estigma muestran alta consistencia, algunos de estos caracteres son usualmente utilizados en el reconocimiento de algunos grupos de especies en el género (Taylor 1985; Blum *et al.* 1998); sin embargo el carácter longitud de los tricomas del tubo receptacular muestra un alto índice de homoplasia. Los caracteres color y dehiscencia del fruto presentan un alto índice de consistencia. En cuanto a los caracteres de la semilla utilizados, todos presentan índices de consistencia alto; sólo la orientación de la región hilo-micropilar presentó un índice alto de homoplasia; lo cual muestra que esta fuente de caracteres brinda información filogenética valiosa, como lo sugieren Buxbaum (1958) y Barthlott y Hunt (2000), para la subfamilia Cactoideae. Es importante decir que los caracteres homoplásicos también contribuyen a la topología del árbol, la cual es definida por la interacción de todos los caracteres informativos. Además, los caracteres que en este análisis se muestran como homoplásicos pueden contener señal secundaria que puede recuperarse al incorporarse más caracteres (Nixon y Carpenter 1996).

Evolución de los caracteres

Caracteres vegetativos

A pesar de que la forma de crecimiento arbustiva de *Echinocereus* también se presenta en algunas otras especies de de la subtribu Stenocereinae, *Echinocereus* presenta diferencias sustantivas en algunos de sus caracteres vegetativos respecto al grupo externo. Quizá la característica más notable es la reducción considerable en los entrenudos del tallo, lo que puede explicar que éstos sean comparativamente más cortos que en el resto de los miembros de Stenocereinae, en donde las formas arbustivas pueden ser mayores a 1.2 m, lo cual representa un carácter apomórfico respecto al grupo externo analizado. En este sentido Wallace (2002) señala que *Echinocereus* es un género columnar con tallos cortos. De tal manera que el género se distingue por su reducción del tamaño dejando de representar un columnar típico. Dentro de *Echinocereus* también se distinguen caracteres vegetativos peculiares como sucede en las secciones *Pulchellus* y *Wilcoxia*, en donde el tallo puede ser geófito (sección *Pulchellus*) o bien presentar una reducción extrema del diámetro (sección *Wilcoxia*).

Caracteres anatómicos

Todas las especies de *Echinocereus* estudiadas en este análisis presentan una gran cantidad de células de mucílago. La abundancia de mucílago en los tallos de *Echinocereus*, es un carácter que ha sido relacionado con la consistencia suave de los tallos en el género (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Nobel *et al.* (1992) sugiere que su principal función está relacionada con el almacenamiento de agua y describen que en *E. engelmannii* el mucílago ocupa hasta el 35 % del peso seco de los individuos. Además, uno de los atributos de las moléculas de mucílago es que son agentes de formación de cristales de hielo en los espacios intercelulares que junto a otros factores fisiológicos, permiten que

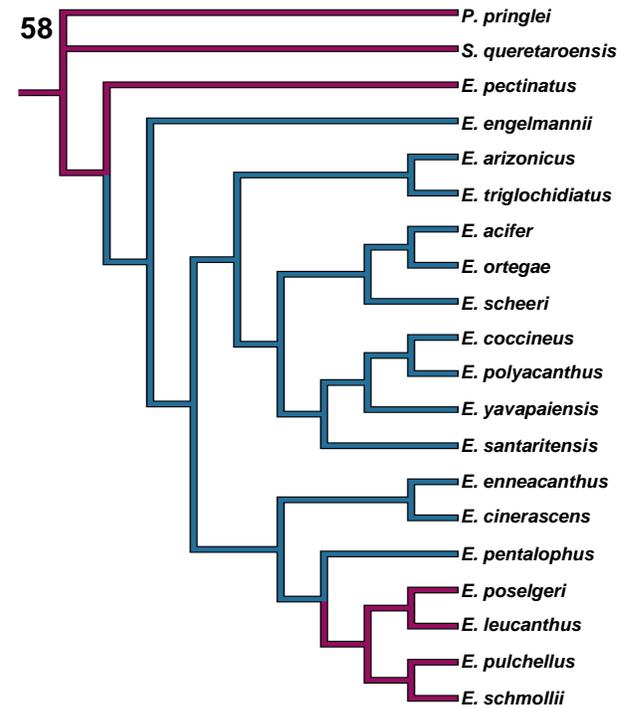
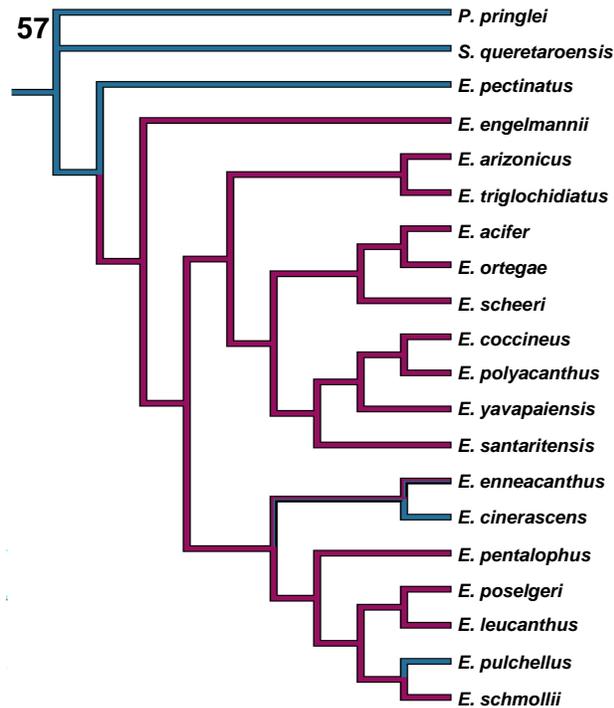
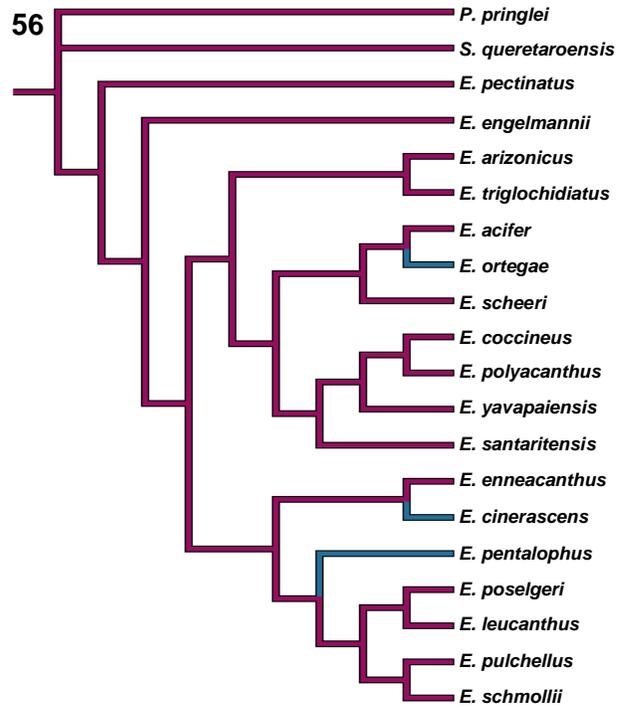
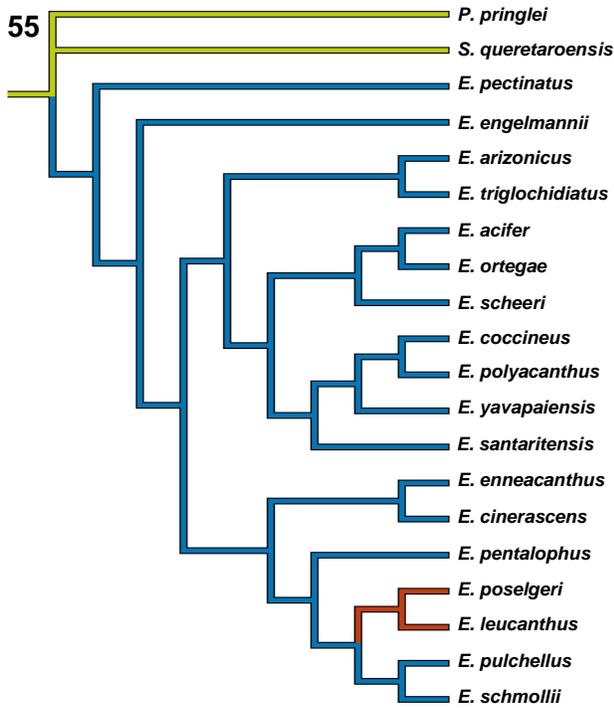
las plantas se aclimaten y toleren temperaturas bajas (Goldstein y Nobel 1994). En este sentido la presencia de abundante mucílago en el tallo sugiere una exaptación a las heladas o nevadas que son frecuentes en el área de distribución en donde habita la mayoría de las especies de *Echinocereus*, como son el Altiplano mexicano, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y las serranías de Baja California.

Respecto a la hipótesis de filogenia generada y de acuerdo a las investigaciones de Terrazas y Arias (2002) y Terrazas y Loza-Cornejo (2002), en *Echinocereus* la presencia de una madera no fibrosa formada por traqueidas de banda ancha, vasos, parénquima axial abundante y radios no lignificados es un estado apomórfico (fig. 55). La presencia de este carácter es confirmada en esta investigación para *E. engelmannii* y las especies mexicanas de la sección *Triglochidiati*. Sin embargo, en *E. poselgeri* y *E. leucanthus* existe una madera fibrosa sin radios. La hipótesis de filogenia aquí generada muestra que esta característica surgió en un momento posterior y representan un carácter derivado (fig. 55); es probable que esté asociado a la adquisición de la forma de vida de dicho linaje, ya que éstos presentan tallos muy delgados, por lo que la evolución del carácter pudo deberse a la selección de un mayor vigor mecánico (Carlquist 1975, Loza-Cornejo y Terrazas 1996). Es importante recalcar que la presencia de tallos sumamente delgados no está correlacionada con la presencia de una madera fibrosa sin radios, tal como se observa en *E. scheeri*, ya que esta especie presenta tallos delgados pero no comparte el tipo de madera. La presencia de maderas no fibrosas formadas por una matriz de traqueidas de banda ancha existen principalmente en tallos globosos, en donde este tipo de madera participa principalmente en la conducción y no la estructura de soporte (Terrazas y Mauseth 2002; Mauseth 2004).

La presencia de parches de fibras se definió como un carácter anatómico homoplásico (fig. 56); es probable que este carácter esté influenciado por el crecimiento postrado que muestran los taxones que presentaron parches de fibras. Sin embargo, la correlación de este carácter anatómico con el crecimiento postrado debe de ser corroborada con otros taxones del género que presenten un crecimiento postrado. La presencia de estos parches de fibras se interpreta como un carácter que provee soporte a los tallos. Por otro lado, la presencia de haces vasculares en la médula es un carácter que se comporta como una sinapomorfía en la hipótesis de filogenia obtenida en este trabajo (fig. 57). De acuerdo con Mauseth (1993a) la presencia de haces vasculares medulares permite a la planta distribuir eficientemente el agua y los nutrientes almacenados en la médula. Por último, la presencia de floema en la médula también se define como una sinapomorfía en la hipótesis de filogenia presentada (fig. 58). Este carácter definido como una variante cambial es descrito por primera vez en *Echinocereus*, y es probable que al igual que los haces medulares (Mauseth 1993a), este tejido tenga una función importante en la conducción de agua y fotosintatos. A pesar de que el tipo de xilema secundario resulta relativamente homogéneo en *Echinocereus*, se observa que las especies del género presentan algunas variantes anatómicas que le permiten ser más eficientes en la translocación de los nutrientes en general. Esto también permite mostrar la utilidad de los caracteres anatómicos en la definición algunos grupos de especies dentro de *Echinocereus*.

Caracteres florales.

En esta investigación se observó que en todas las especies del género *Echinocereus* analizadas, los botones florales así como las nuevas ramas surgen rompiendo la epidermis en la zona superior de la aréola (fig. 59). Esta observación concuerda con Britton y Rose



Figuras 55-58. Reconstrucción de los estados ancestrales de algunos caracteres anatómicos.

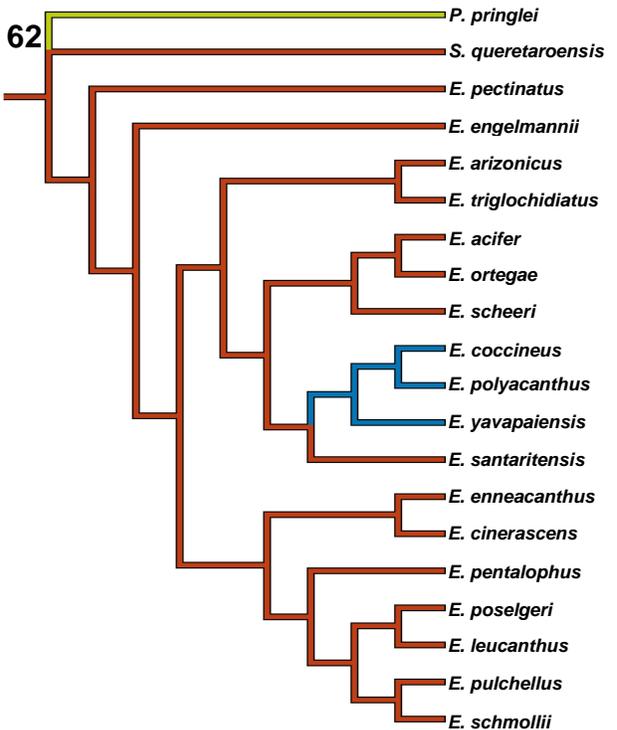
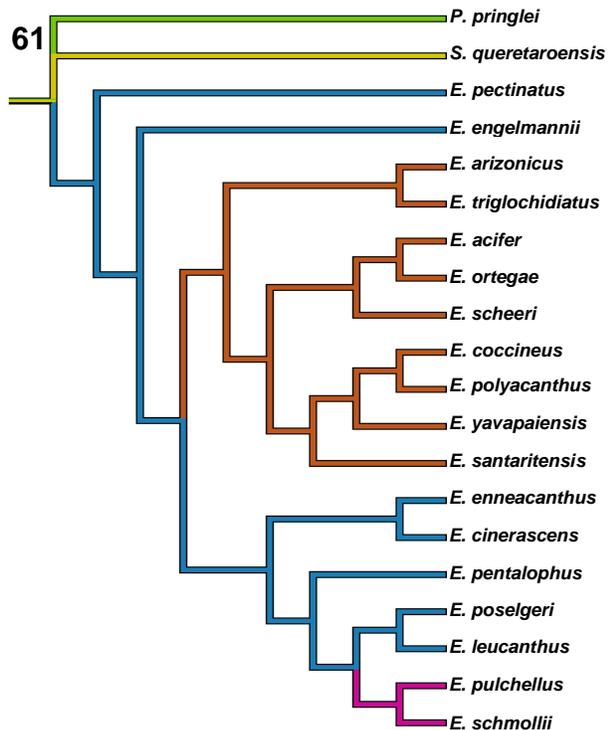
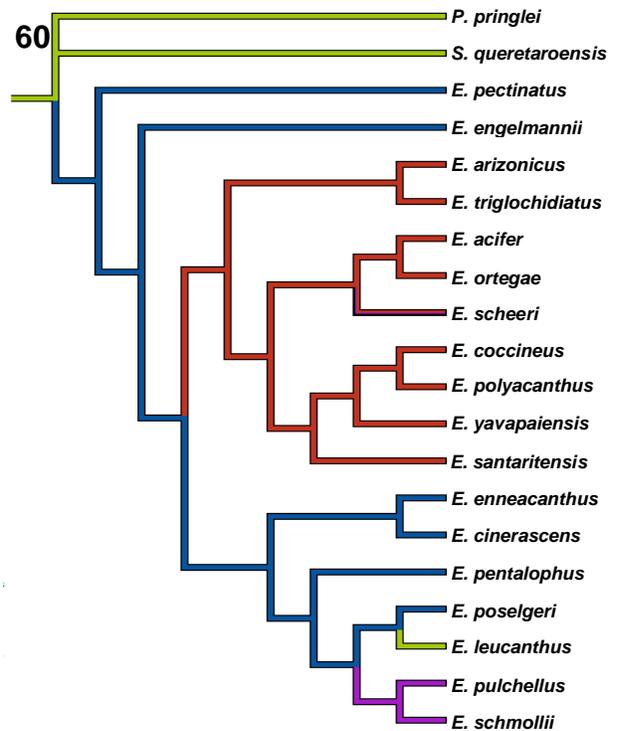
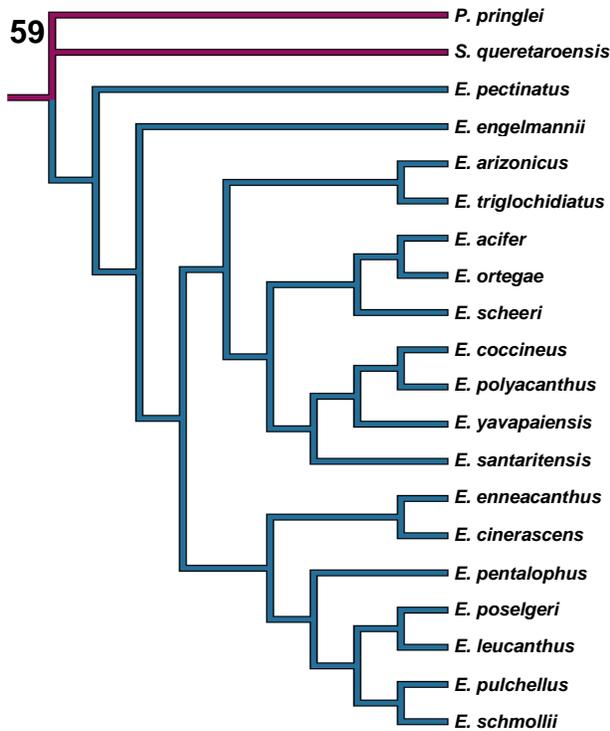
55. Tipo de xilema secundario (verde: xilema secundario fibroso con radios; azul: xilema secundario no fibroso; anaranjado: xilema secundario fibroso sin radios). 56. Parches de fibra en el xilema secundario (morado: ausentes; azul: presentes). 57. Haces vasculares en la médula (morado: ausentes; azul: presentes). 58. Floema en la médula. (morado: ausentes; azul: presentes).

(1922) quienes sugieren que es un carácter diagnóstico de *Echinocereus*. Sin embargo, Taylor (1985), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Hunt (2006) mencionan que dicha característica no ocurre en todas las especies del género. Ross (1982) coincide en que el botón floral rompe la epidermis por arriba de la aréola, sin embargo, describe que los meristemas de la areola se hunden durante la ontogenia del tubérculo, creando la falsa idea de un origen endógeno. En este sentido, es indispensable realizar estudios anatómicos detallados que permitan entender el desarrollo de los meristemas y corroborar la presencia de esta característica para el resto de las especies de *Echinocereus*. La interpretación sobre esta novedad evolutiva, en donde los botones surgen rompiendo la epidermis con la formación y diferenciación de los verticilos florales ya iniciada, es su posible protección a daños por las bajas temperaturas, esta explicación aunada a la abundancia de mucílago en los tallos de *Echinocereus*, permiten suponer que se trata de exaptaciones a zonas en donde la temperatura en los inviernos es muy baja y las heladas son constantes.

En *Echinocereus* la forma de la flor presenta un estado de carácter plesiomórficos a partir del cual se derivan algunos otros tipos de flor (fig. 60). La flor tipo J representa el estado plesiomórfico en el género y se encuentra en especies con un síndrome de polinización diurna por abejas y abejorros (en este análisis, *E. pectinatus*, *E. engelmannii*, *E. cinerascens*, *E. enneacanthus* y *E. pentalophus*), la cual originó de manera independiente a la forma H y a la forma G. La forma H es representativa de la sección *Triglochidiati*, en donde de acuerdo con Taylor (1985), se agrupan especies con polinización por colibríes. De acuerdo con Grant y Grant (1965) los colibríes visitan flores tubulares de color rojo; Cronk y Ojeda (2008) mencionan que el síndrome de polinización por colibríes está asociado a caracteres de exclusión, en donde las flores con colores rojos no son visibles por los insectos, no presentan plataformas para su descenso y los tubos

receptaculares angostos no permiten que éstos entren fácilmente. En este caso, la asociación de la forma H de la flor, el color de la flor y la longitud de los estambres, favorecieron la adaptación y selección de un síndrome de polinización por colibríes en la sección *Triglochidiati*, por lo que se corrobora que la sección agrupa especies distinguibles por su síndrome de polinización (Taylor 1985). Por otro lado *E. pulchellus* y *E. schmollii*, presentan la flor de forma G, la cual asociada al color de la flor y a la reducción de la cámara nectarial han favorecido la selección de un síndrome de polinización por abejas pequeñas en donde la recompensa principal es el polen (Leuck y Miller 1982; Cota 1993). La figura 61 muestra la diversificación del color de la flor en la hipótesis de filogenia propuesta.

Un carácter ampliamente documentado en la biología reproductiva de las angiospermas es la presencia de flores dimórficas, el cual se asocia con sistemas de reproducción sexual diferentes al hermafrodita (dioicos, trioicos, ginodioicos, androdioicos, etc.) (Geber *et al.* 1999). En la sección *Triglochidiati*, *E. polyacanthus*, *E. coccineus* y *E. yavapaiensis* forman un grupo monofilético apoyado por la presencia de flores dimórficas con un sistema de reproducción sexual ginodioico (fig. 62). La presencia de flores dimórficas en este grupo de tres especies de *Echinocereus*, como sucede también en otros grupos monofiléticos de cactáceas, permiten apoyar la hipótesis de que este sistema alternativo de reproducción sexual se originó en su respectivo ancestro donde especió sin perder dicha condición, manteniendo la ventaja que ofrece el dimorfismo floral (un mayor nivel de heterocigosidad, al obligar la reproducción cruzada). Los ejemplos en otras cactáceas se encuentran en un grupo monofilético de *Pereskia* Mill., formado por *P. zinniflora* DC., *P. portulacifolia* (L.) DC., *P. marcanoi* Areces y *P. quisqueyana* Liogier (Butterworth y Wallace 2005; Edwards *et al.* 2005) que comparte la presencia de flores



Figuras 59-62. Reconstrucción de los estados ancestrales de algunos caracteres florales. 59. Forma de surgimiento de los botones florales (morado: sin romper la epidermis en la zona superior de la aréola; azul: rompiendo la epidermis en la zona superior de la aréola). 60. Color del tercio superior del tépalo interno (verde: blanco; azul: magenta; rojo: rojo; rosa: rosa). 61. Forma de la flor (verde: forma A; amarillo: forma B; azul: forma J; rojo: forma H; rosa: forma G). 62. Sistema de reproducción sexual (amarillo: trioico; rojo: hermafrodita; azul: ginodioico).

dimórficas (Leuembeger 1986; Areces 1992); así como el clado *Consolea* Lem., el cual ya sea interpretado como género o subgénero de *Opuntia* Mill., representa un grupo monofilético (Wallace y Dickie 2002) donde todas sus especies presentan flores dimórficas (Negrón-Ortiz 2007).

Finalmente, otro aspecto interesante y relacionado con las flores dimórficas de *E. polyacanthus*, *E. coccineus* y *E. yavapaiensis* es que se trata de especies poliploides. Baker y Routson (2003) consideran que esta asociación entre poliploidía y tendencia al dioicismo no es coincidencia y concuerdan con la idea de Miller y Venable (2000) quienes sugieren que la poliploidía es un factor que favorece el dioicismo ya que se ha mostrado que la poliploidía rompe la autoincompatibilidad y por lo tanto la selección de caracteres para promover la polinización cruzada es favorecida, entre ellos el desarrollo de flores dimórficas.

6. CONCLUSIONES

Con base en los resultados del análisis multivariado utilizando un conjunto de 20 caracteres morfométricos para reconocer el número de especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* en México se concluye que:

- En México se reconocen seis especies: *E. acifer*, *E. arizonicus*, *E. coccineus*, *E. ortegae*, *E. polyacanthus* y *E. scheeri*.

Con base a la evaluación de un conjunto de 37 caracteres estructurales con un análisis filogenético utilizando el criterio de parsimonia se concluye que:

- Se corrobora la hipótesis de monofilia de la sección *Triglochidiati* de acuerdo a la propuesta de Taylor (1985) quien agrega a *E. scheeri* como miembro de la sección
- La sección *Triglochidiati* se distingue principalmente por sus caracteres florales, los cuales están relacionados al síndrome de polinización por colibríes.
- La sección *Triglochidiati* forma tres grupos de especies que no coinciden con los grupos propuestos por Taylor (1993) y Blum *et al.* (1998).
- Este trabajo apoya la hipótesis de monofilia del género *Echinocereus* según los estudios realizados por Arias *et al.* (2005) y Arreola *et al.* (en proceso).

7. BIBLIOGRAFIA

- Ainsworth C. 2000. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany* **86**: 211-221.
- Anderson E.F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland.
- Applequist W.L. y R.S. Wallace. 2002. Deletions in the plastid trnT-trnL intergeneric spacer define clades within Cactaceae subfamily Cactoideae. *Plant Systematics and Evolution* **231**: 153-162.
- Areces M. 1992. *Pereskia marcanoii*, a new species of *Pereskia* from Hispaniola. *Brittonia* **44**: 423-428.
- Arias S. y T. Terrazas. 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia* **58** (3): 197-216.
- Arias S., T. Terrazas y K. Cameron. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* **28**: 547-557.
- Arias S., T. Terrazas, H. Arreola-Nava, M. Vázquez-Sánchez y K. Cameron. 2005. Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *Journal of Plant Research* **118**: 317-328.
- Arreola H. 2006. Sistemática filogenética de *Stenocereus* (Cactaceae). Tesis Doctoral. Colegio de Posgraduados. Montecillos, Estado de México, México.
- Arreola-Nava, H., S. Arias, T. Terrazas & K. Cameron. En proceso. On the phylogenetic relationships of *Stenocereus* (Cactaceae): a combined molecular and morphological approach.
- Arroyo-Cosultchi G., T. Terrazas, S. Arias y L. López-Mata. 2010. Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis numéricos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Backeberg C. 1960. Die Cactaceae. Band IV. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Baker M. 2006a. A new florally dimorphic hexaploid, *Echinocereus yavapaiensis* sp. nov. (section *Triglochidiatus*, Cactaceae) from central Arizona. *Plant Systematics and Evolution* **258**: 63-83.
- Baker M. 2006b. Circumscription of *Echinocereus arizonicus* subsp. *arizonicus*: Phenetic analysis of morphological characters in section *Triglochidiatus* (Cactaceae) Part II. *Madroño* **53**: 388-399.
- Baker M. y R. Routson. 2003. Progress on the taxonomy of claret-cup cacti (*Echinocereus*, section *Triglochidiatus*) of the United States. *Cactus and Succulent Journal* **75**: 217-222.
- Bárcenas A. 2006. Filogenia del género *Cephalocereus* Pfciff. (Cactaceae) *sensu* Anderson con base en caracteres estructurales. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. México.
- Barthlott W. y D. Hunt. 1993. Cactaceae. En: K. Kubitzki (ed.). The families and genera of vascular plants. Springer-Verlag. Berlin.

- Barthlott W. y D. Hunt. 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. Succulent Plant Research. Volumen Five. Milborne Port.
- Benson L. 1982. The Cacti of the United States and Canada. Stanford University Press. Stanford.
- Berger A. 1929. Kakteen. Verlag von Eugen Ulmer in Stuttgart.
- Binns S.E., B.R. Baum, J.T. Arnason. 2002. A taxonomic revision of *Echinacea* (Asteraceae:Helianthea). *Systematic Botany* **27**: 610-632.
- Blum W. D. y D. Waldeis. 2008. *Echinocereus* die Sektion *Wilcoxia*. *Der Echinocereenfreund* **21**: 1-142.
- Blum W. D., Lange M. Rischer y J. Rutow. 1998. *Echinocereus*, Monographie. Fa. Proost N. V. Belgium.
- Bravo-Hollis H. 1973. *Triglochidiata*, una nueva sección del género *Echinocereus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **18**: 109.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez Mejorada. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. 2. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Britton N. L. y J. N. Rose. 1922. The Cactaceae. Vol III. Carnegie Institution of Washington. Gibson Brothers. Washington.
- Butterworth C. A., H. Cota-Sánchez y R. Wallace. 2002. Molecular systematics of tribe Cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): A phylogeny based on rpl16 intron sequence variation. *Systematic Botany* **27**: 257–270.
- Butterworth C. A. y R. S. Wallace. 2005. Molecular phylogenetics of the leafy cactus genus *Pereskia* (Cactaceae). *Systematic Botany* **30**: 800-808.
- Buxbaum F. 1951. Morphology of cacti. Section I. Root and Stems. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Buxbaum F. 1953. Morphology of cacti. Section II. Flower. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Buxbaum F. 1955. Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Buxbaum F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* **14**: 177-206.
- Campbell N.A. y Atchley W.R. 1981. The geometry of canonical variate analysis. *Systematic Zoology* **30**: 268-280.
- Carlquist S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley.

- Cornejo D.O. y B.B. Simpson. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (tribe Pachycereeae). *American Journal of Botany* **84**: 1482-1501.
- Cota J.H. 1993. Pollination syndromes in the genus *Echinocereus*: a review. *Cactus and Succulent Journal* **65**: 19-26.
- Cota J.H. y C.T. Philbrick. 1994. Chromosome number variation and polyploidy in the genus *Echinocereus* (Cactaceae). *American Journal of Botany* **81**: 1054-1062.
- Cota J.H. y R.S. Wallace. 1995. Karyotypic studies in the genus *Echinocereus* and its taxonomic implications. *Caryologia* **48**: 105-122
- Cota J.H. y R. Wallace. 1996. La citología y la sistemática molecular en la familia Cactaceae. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **41**:27-43.
- Cronk Q. e I. Ojeda. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* **59**: 715-727.
- De Luna E. y G. Gómez-Velasco. 2008. Morphometrics and the identification of *Braunia andrieuxii* and *B. secunda* (Hedwigiaceae, Bryopsida). *Systematic Botany* **33**: 219-228.
- Donoghue M.J. 1998. Paraphyly, ancestors, and the goals of taxonomy: A botanical defense of cladism. *The Botanical Review* **54**: 107-128.
- Edwards E.J., R. Nyffeler y M.J. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *American Journal of Botany* **92**: 1177-1188.
- Engelmann G. 1859. Cactaceae of the Boundary. En: Emory W.H. United States and Mexican Boundary Survey.
- Eriksen B. 1997. Morphometric analysis of Alaskan members of the genus *Potentilla* sect. *Niveae* (Rosaceae). *Nordic Journal of Botany* **17**: 621-630.
- Farris J.S., V.A. Källersjö, M. Lipscomb y D. Kluge. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* **12**: 99-124.
- Ferguson D.J. 1989. Revision of the U.S. members of the *Echinocereus triglochidiatus* group. *Cactus and succulent journal* **61**: 217-224.
- Frank G.R.W. 1988. *Echinocereus scheeri* (Salm-Dyck) Rümpler var. *koehresianus* G.R.W. Frank Ein neuer attraktiver *Echinocereus* aus Durango. *Kakteen und andere Sukkulente* **39**:186-189.
- Geber M.A., T.E. Dawson y L.F. Delph. 1999. Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer-Verlag Berlin.
- Gibson A.C. y K.E. Horak. 1978. Systematics anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **65**: 999-1057.
- Gibson A.C. y P.S. Nobel. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. Cambridge.
- Goldstein G. y P.S. Nobel. 1994. Water relations and low-temperature acclimation for cactus species varying in freezing tolerance. *Plant physiology* **104**: 675-681.

- Gómez C. 2006. Sistemática del género *Acanthocereus* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- González Ortega J.G. 1929. Apuntes para la flora indígena de Sinaloa. Mazatlán, México.
- Grant V. y K. Grant. 1965. Flower pollination in the phlox family. Columbia University Press. New York.
- Guzmán U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Henning W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- Hillis D. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 23-42.
- Hoffman M. T. 1992. Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding system, sex ratios, and geographic range of floral dimorphism. *American Journal of Botany* **79**: 1382–1388.
- Holmgren, P.K., N.H. Holmgren y L.C. Barnett. 1990. *Index herbariorum. Part I: The herbaria of the world*. New York Botanical Garden.
- Hunt D.R. 1992. CITES Cactaceae Checklist. Royal Botanic Gardens Kew & International Organization for Succulent Plant Study. Whitstable Litho Ltd. Whitstable, Kent.
- Hunt D.R. 1999. CITES Cactaceae Checklist. Royal Botanic Gardens Kew & International Organization for Succulent Plant Study.
- Hunt D.R. 2006. The new cactus lexicon. DH Books. The Manse Chapel Lane Milborne Port.
- Jenner R. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millenium. *Systematic Biology* **53**: 333-342.
- Johansen D.A. 1940. Plant Microtechnique. Mac-Graw Hill. New York.
- Lange M. 1995. *Echinocereus* sect. *Wilcoxia*-eine Revision. *Kakteen und andere Sukkulent* **46**: 133-144.
- Lemaire C.A. 1868. Les cactees: histoire, patrie, organes de vegetation inflorescence, culture, etc. Paris.
- Leuck E.E. y J. Miller. 1982. Pollination biology and chemotaxonomy of *Echinocereus viridiflorus* complex (Cactaceae). *American Journal of Botany* **69**: 1669-1672.
- Leuemberger B.E. 1986. *Pereskia* (Cactaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* **41**: 141.
- Loza-Cornejo S. y T. Terrazas. 2003. Epidermal and hipodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* **116**: 27-35.
- Loza-Cornejo S. y T. Terrazas. 1996. Anatomía del tallo y raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) del noreste de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **59**: 13-23.

- Lubischew A.A. 1962. On the use of discriminant functions in taxonomy. *Biometrics* **18**: 455-477.
- Maddison W.P. and D.R. Maddison. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.6 <http://mesquiteproject.org>.
- Mauseth J.D. 1993a. Medullary bundles and the evolution of cacti. *American Journal of Botany* **80**: 928-932.
- Mauseth J.D. 1993b. Water-storing and cavitation preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany* **72**: 81-89.
- Mauseth J.D. 2004. Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. *Journal of Plant Research* **117**: 69-76.
- Mauseth J.D. y B. J. Plemons-Rodríguez. 1998. Presence of paratracheal water storage tissue does not alter vessel characters in cactus wood. *American Journal of Botany* **85**: 209-218.
- Mauseth J.D., T. Terrazas y S. Loza-Cornejo. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS Group 1a. (Cactaceae). *Bradleya* **16**: 31-43.
- McNeill J., F.R. Barrie, H.M. Burdet, V. Demoulin, D.L. Hawksworth, K. Marhold, D.H. Nicolson, J. Prado, P.C. Silva, J.E. Skog, J.H. Wiersema y N.J. Turland (eds.). 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code). *Regnum Vegetabile* **146**: 1-568.
- Media Cybernetics. 2005. Image Pro Plus, Reference Guide. Ver. 6.0 for Windows. Silver Spring.
- Miller J. M. 1988. Floral pigments and phylogeny in *Echinocereus* (Cactaceae). *Systematic Botany* **13**: 173-18.
- Miller J. S. y D. L. Venable. 2000. Polyploidy and the evolution of gender dimorphism in plants. *Science* **289**: 2335-2338.
- Negrón-Ortiz V. 2007. Chromosome numbers, nuclear DNA content, and polyploidy in *Consolea* (Cactaceae), an endemic cactus of the Caribbean Islands. *American Journal of Botany* **94**: 1360-1370.
- Nixon K. C. y J. M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics* **12**: 221 – 241.
- Nobel P.S., J. Cavellier and J.L. Andrade. 1992. Mucilage in cacti: its apoplastic capacitance, associated solutes, and influence on tissue water relations. *Journal Experimental Botanical* **43**:41-648.
- Nyffeler R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany* **89**: 312-326.
- Pinkava D.J. M.G. y McLeod. 1971. Chromosome numbers in some cacti of western North America. *Brittonia* **23**: 171-176.
- Pinkava D.J. M.G. McLeod, L.A. McGill y R.C. Brown. 1973. Chromosome numbers in some cacti of western North America-II. *Brittonia* **25**: 2-9.
- Pinkava D.J. y D. Parfitt. 1982. Chromosome numbers in some cacti of western North America-IV. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **109**: 121-128.

- Pinkava D.J., L.A. McGill y T. Reeves. 1977. Chromosome numbers in some cacti of western North America-III. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **104**: 105-110.
- Pinkava D.J., M.A. Baker, B.D. Parfitt y M.W. Mohlenbrock. 1985. Chromosome numbers in some cacti of western North America-V. *Systematic Botany* **10**: 471-483.
- Porter M.J., M.S. Kinney y K.D. Heil. 2000. Relationships between *Sclerocactus* and *Toumeyia* (Cactaceae) based on chloroplast trnL-trnF sequences. *Haseltonia* **7**: 8-12.
- Rencher A.C. 2002. Methods of multivariate analysis. John Wiley & Sons, New York.
- Ross R. 1981. Chromosome counts, cytology and reproduction in the Cactaceae. *American Journal of Botany* **68**: 463-470.
- Ross R. 1982. Initiation of stamens, carpel and receptacle in the Cactaceae. 1982. *American Journal of Botany* **69**: 369-379.
- Rowley G.D. 1974. The unhappy medium: *Morangaya* a new genus of Cactaceae. *Ashingtonia* **1**: 43-45.
- Rümpler T. 1886. Carl Friedrich Foerster's Handbuch der Cacteenkunde. Leipzig.
- Salm-Dyck J. 1850. Cacteeae in Horto Dyckensi Cultae anno 1849. Bonn: Henry & Cohen.
- Sánchez D. 2007. Embriología de *Mammillaria dioica* K. Brandege (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Sánchez-Mejorada H. 1982. Consideraciones generales sobre la clasificación de las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **27**: 3-9.
- Sakai A.K. y S.G. Weller. 1999. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates and phylogenetic approaches. En Gerber. M.A., T.E. Dawson y L.F. Delph (eds.). Gender and sexual dimorphism in plants. Springer, Berlin, Germany.
- SAS Institute. 1989. SAS procedure guide. Release 6.03. SAS Institute, Cary, North Caroline.
- Schumann K. 1897-1898. Gesamtbeschreibung der Kakteen. Neudamm.
- Stace C.A. 1989. Plant Taxonomy and Biosystematics. Routledge, Chapman and Hall Inc., NY.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Stuessy T.F. 2009. Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. Columbia University Press, New York.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland.
- Tabachnick B.G. y L.S. Fidel. 2007. Using multivariate statistics. Person Education. USA.
- Taylor N. P. 1985. The genus *Echinocereus*. Kew Magazine Monograph. Middlesex, England.
- Taylor N. P. 1988. Supplementary notes on Mexican *Echinocereus* (1). *Bradleya* **6**: 65-84.
- Taylor N. P. 1989. Supplementary notes on Mexican *Echinocereus* (2). *Bradleya* **7**: 73- 77.
- Taylor N.P. 1993. Ulteriori studi su *Echinocereus*. *Piante Grasse* **13**: 79-96.

- Terrazas T. 1999. Filogenia de las cactáceas columnares (Pachycereeae) con base en caracteres anatómicos-morfológicos. Informe final del proyecto L074. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Terrazas T. y J.D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. En: Nobel P.S. (ed.). *Cacti biology and uses*. University of California Press, Berkeley.
- Terrazas T. y S. Arias. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* **68**: 444–473.
- Terrazas T. y S. Loza-Cornejo. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical and morphological data. En: Fleming T. y A. Valiente-Banuet (eds.). *Columnar Cacti and their mutualist, Evolution, Ecology, and Conservation*. Arizona University Press, Tucson.
- Vander Kloet S.P. y T.A Dickinson. 1999. The taxonomy of *Vaccinium* section *Myrtillus* (Ericaceae). *Brittonia* **51**: 231-254.
- Wallace R.S. 2002. The phylogeny and systematics of columnar cacti: an overview. En: Fleming T.H. y A. Valiente-Banuet (eds.). *Columnar cacti and their mutualists, Evolution, Ecology, and Conservation*. Arizona University Press, Tucson.
- Wallace R.S. y A.C. Gibson. 2002. Evolution and systematics. En: Nobel P.S. (ed.). *Cacti biology and uses*. University of California Press, Berkeley.
- Wallace R.S. y E.D. Fourquer. 1995. Molecular evidence for the systematic placement of *Echinocereus pensilis* (K. Brandegees) J. Purpus (Cactaceae). *Haseltonia* **3**: 751-756.
- Wallace R.S. y J.H. Cota 1996. An intron loss in the chloroplast gene *rpoCl* supports a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae. *Current Genetics* **29**: 275-281.
- Wallace R.S. y S.L. Dickie. 2002. Systematic implication of chloroplast DNA sequence variation in the Opuntioideae. En: Hunt D. y N.P. Taylor (eds.). *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. *Succulent Plant Research* **6**: 9-24.
- Weedin J.F. y A.M. Powell. 1978. Chromosome number in Chihuahuan Desert Cactaceae. Trans-Pecos Texas. *American Journal of Botany* **65**: 531-537.
- Wheeler Q. D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical transactions of the Royal Society of London* **369**: 571-583.
- Wislizenus F.A. 1848. *Memoir of a tour to northern Mexico, 1846 and 1847*. Rio Grande Press.
- Zimmerman A.D. y B.D. Parfitt. 2003. *Echinocereus*. En: *Flora of North America, North of Mexico*, Vol.4, ed. Flora of North America Editorial Committee. Oxford University Press. New York.

8. ANEXOS

ANEXO 1. Ejemplares examinados de las especies de *Echinocereus*

Echinocereus acifer (Otto ex Salm-Dyck) Haage. **México. Aguascalientes:** Mpio. Aguascalientes, 4 km sobre el camino a El Ocote, *D. Sánchez 05*, 09 dic 2007 (MEXU). Mpio. Calvillo, 1.5 km antes de la Ciénega de los Pinos, después de los Alisos, *D. Sánchez 07*, 09 dic 2007 (MEXU). Mpio. San José de Gracia, Sierra Fría a 4 km de La Congoja, *H. Hernández 1592*, 17 abr 1990 (MEXU). **Durango:** Mpio. Pueblo Nuevo, Camino a San Bernardino de las Milpillas Chico a Fco. De Lajas, *M. González 2314*, 27 may 1987 (CIIDIR); km 1120 de la carretera Durango-Mazatlán, *H. Bravo 77*, May 1965 (MEXU); 26.4 km al E de El Palmito, *D. Sánchez 17*, 12 dic 2007 (MEXU). Mpio. Súchil, San Francisco de Órganos, camino al límite con el estado de Zacatecas, *M. González 364*, 14 mayo 1982 (CIIDIR). Mpio. Santiago Papasquiari, carretera que va Topia, km 104.1 desde el entronque de la carretera Santiago Papasquiari a Tepehuanes, *D. Sánchez 58*, 28 mar 2009 (MEXU). Mpio. Topia, 28 km de terracería hacia Las Galancitas, desde la desviación hacia Topia que inicia sobre la carretera 36, *D. Sánchez 59*, 28 mar 2009 (MEXU). **Guanajuato:** Mpio. Guanajuato, carretera Guanajuato-Dolores Hidalgo km 80, *H. Arreola, E. Salcedo y S. González 1086*. 09 feb 1989 (IBUG); Cañada de la Virgen, Agua Sabrosa, *J. Martínez-Cruz 495*, 10 ago 1997 (MEXU); 20 km al NE de la ciudad de Guanajuato, *J. Meyrán 3283*, s/f (MEXU); Cañada de la Virgen, la Loma de los Molcajetes, *J. Martínez-Cruz 916*, 28 abr 1998 (MEXU); Mesa de San José, cerca del km 27 de la carretera de Dolores Hidalgo a Guanajuato, *D. Sánchez 04*, 08 dic 2007 (MEXU). Mpio. León, ca. 33 km al NE de León, sobre carr. a San Felipe, *R.T. Bárcenas 787*, 14 oct 1995 (MEXU). Mpio. Victoria, ca. 4 km al N de la Joya Fría terracería a Álamos de Mtz, *C. Gómez 811*, 17 nov 1995 (MEXU). Mpio. Victoria, 5 km al N de Joya Fría sobre terracería a Mineral el Refugio, *R.T. Bárcenas 455*, 11 mar 1995 (MEXU); 1.6 km después de Joya Fría, sobre terracería, *D. Sánchez 01*, 07 dic 2007 (MEXU); 11 km delante de Joya Fría rumbo a La Lagunita, *D. Sánchez 03*, 07 dic 2007 (MEXU). **Jalisco:** Mpio. Ojuelos, 3 km al NW del poblado Chinampas, *J.A. Pérez de la Rosa y H. Arreola 1124*, 25 mayo 1986 (IBUG). Mpio. Tequila, cerro de Tequila, 5 km hacia la torre de microondas desde la estación del ferrocarril, *H. Arreola 781*. 28 mar 1987 (IBUG); cerro Tequila, 5.5 km hacia la torre de microondas desde la estación del ferrocarril, *L. Guzmán s/n*, 28 mar 1987 (IBUG); *R. Soltero s/n*, 09 abr 1988 (IBUG); cerro Tequila, km 9 desde la estación del ferrocarril hacia la cumbre, *J.A. Pérez de la Rosa s/n*, 16 ene 1996 (IBUG); Mpio. Tesistán, 12 km de la carretera Tesistán-San Cristobal de la Barranca, *R. Soltero 642*, 11 jul 1987 (IBUG). Mpio. Villa Hidalgo, El Caracol, al NW de Villa Hidalgo, brecha que surge de Jaltiche Aguascalientes, hacia el Rancho La Ciénega, *H. Arreola y L. Guzmán 26*, 16 mar 1986 (IBUG). **Nayarit:** Mpio. El Nayar, a 22 km al SW de Jesús María, camino a la Mesa del Nayar, *O. Tellez 11422*, 05 nov 1988 (MEXU); 18 km sobre el camino de Jesús María a Mesa del

Nayar, *D. Sánchez* 53, 26 mar 2009 (MEXU); 25.6 km sobre el camino a Jesús María a Mesa del Nayar, *D. Sánchez* 55, 26 mar 2009 (MEXU). **Zacatecas**: Mpio. Jerez, 7.4 km después de El Cargadero, hacia Monte de los García, *D. Sánchez* 09, 10 dic 2007 (MEXU). Mpio. Sombrerete, ladera SW de Sierra de Órganos, a 5 km de la carr. Sombrerete-Durango rumbo a parque Nacional los Órganos, *H. Hernández* 2515, 29 may 1993 (MEXU); 44 km después de El Arenal hacia Fresnillo, después 2 km hacia el oeste, *D. Sánchez* 21, 13 dic 2007 (MEXU). Mpio. Valparaiso, Las Cuevitas, 56.8 km de Huejuquilla, Jalisco a Jesús María Nayarit, aproximadamente 6 km después de la desviación a Tablas, *D. Sánchez* 50, 25 mar 2009 (MEXU); 63 km de la carretera de Huejuquilla, Jalisco a Jesús María, Nayarit, *D. Sánchez* 51, 25 mar 2009 (MEXU). **Sinaloa**: Mpio. Concordia, 2.5 km de La Lobera a El Carrizo. *D. Sánchez* 56. 27 mar 2009 (MEXU).

Echinocereus arizonicus Rose ex Orcutt. **Estados Unidos. Arizona**: Mohave County, 6 mi SW of Truxton (on US 66) then 1.6 mi S of road into pasture. *Elionor Lehto* 21108. 10 abr 1977 (MEXU). **México. Chihuahua**: Mpio. Buenaventura, carretera que va de Buenaventura a Ignacio Zaragoza, km 20.5, *D. Sánchez* 40, 19 mar 2008 (MEXU). Mpio. Nuevo Casas Grandes, *E. Matuda* s/n. 1958 (MEXU); Rancho Tapiacitas ca. 13 miles NW of the Casas Grandes, *J.M. Miller* 834, 13 jun 1982 (ASU); camino a Cueva de la Olla, del Ejido Ignacio Zaragoza a Rancho Casa Blanca, 1 km después de La Angostura, *D. Sánchez* 43, 20 mar 2008 (MEXU); camino a Cueva de la Olla, del Ejido Ignacio Zaragoza a Rancho Casa Blanca, 4 km después de La Angostura, *D. Sánchez* 44, 20 mar 2008 (MEXU). **Sonora**: Mpio. Agua Prieta, Rancho La Calera, ca. 10 km (by air) southwest of Agua Prieta, *A.L. Reina* 361, 10 abr 2003 (ASU).

Echinocereus cinerascens (DC) Lem. **México. Hidalgo**: Mpio. Metztlán, paraje La Casita, carretera Pachuca-Tampico, *E. Guízar* 5258, 09 nov 2000 (MEXU). Mpio. Zimapán, 6 km al E del Cañón del Infiernillo por carretera a Zimapán, *H. Hernández* 3710, 21 feb 2004. **San Luis Potosí**: Mpio. Ahualulco a 19 km N de carretera San Luis Potosí-Zacatecas por carretera a Venado, a 4km al N de Ahualulco, *H. Hernández* 1833, 06 mar 1991 (MEXU). Mpio. Guadalcázar, 6 km al W de Santo Domingo por carretera a Cdad. Victoria, por brecha 4 km al sur, *C. Gómez* 1587, 20 mar 1997 (MEXU); 21 km al N de la carretera a Huizache-Cdad. Victoria, por terracería a la ventana, *C. Gómez* 82, 04 jul 1995 (MEXU). Mpio. Salinas, a 13 km W de Salinas por carretera a Zacatecas cerca de la frontera a Zacatecas, *H. Hernández* 2481, 27 may 1993 (MEXU). **Querétaro**: Mpio. Cadereyta, Tziquia, *E. Sánchez* 159, 06 abr 2005 (MEXU). Mpio. Cadereyta, Vizarrón, *L. Scheinvar* 3761, 02 jul 1984 (MEXU). **Tamaulipas**: Mpio. Tula, a 2.5 km al N. de Lázaro Cárdenas por camino a Los Treinta, *H. Hernández* 2671, 02 may 1996 (MEXU). Mpio. Colón, Ajuchitán, *L. Scheinvar* 3474, 10 jul 1983 (MEXU).

Echinocereus coccineus Engelm. **Estados Unidos. Arizona:** Gila County, Sierra Ancha, lower parity Creek, *C.P. Pase 1361*, 29 abr 1962 (ARIZ). Mohave County, Valentine, *R.H. Peebles 876*, 17 abr 1935 (ARIZ). **New Mexico:** Catron County, Gila Cliff Dwellings National Monument, *P.A. West 418*, 15 may 2001 (ARIZ). Dona Ana County, base of E slope Tortugas Mt. on flat mesa, *P. Pierce 400*, 10 abr. 1961 (UNM); W of the Organ Mts. Las Cruces, *P. Pierce s/n*, Oct 1961 (UNM); Tortugas Mt., *P. Pierce 910*, 19 abr 1962 (UNM). Dona Ana County, W slope of San Andres Mts on E. face, *E.F. Castetter 1537*, 03 feb 1963 (UNM); Soledad Canyon at burned out ranch house owned by A.B.Cox. W slope of Organ Tts, *P. Pierce 2426*, 13 feb 1964 (UNM); at very base of east side of Tortugas Mts, *P. Pierce 683*, 12 sep 1961(UNM); mesa west of the Organ Mts, *P.C. Standley 191*, Abr 1907 (UNM); mesa west of the Organ Mts, *P.C. Standley 121*, 1906 (UNM); east ridge of Dona Ana Mts., *G. Wiens 3336*, 22 jun 1966 (UNM); edge of Kilbourne Hole, *G. Wiens 3397*, 19 ene 1967 (UNM). Grant County, 6 mi. S of Tyrone, *P. Pierce 906*, 17 abr 1962 (UNM). Hidalgo County, 4.3 mi W of San Yeydro along state hwy 44, *P. Pierce 1160*, 08 jul 1962 (UNM). Lincoln County, lava and sand of lava flow 5 miles northwest of Carrizozo, *B. Hutchins 2904*, 03 may 1970 (UNM); 12 mi. S of intersection of US 380 with road going S, 2 mi W of Picaho, *P. Pierce 801*, 21 feb 1962 (UNM); 4 mi. N of tinnie on east slope of limestone hill, foothills of Capitan Mts, *P. Pierce 825*, 03 oct 1962 (UNM). Los Alamos County, Frijoles Mesa, Vecinity of Firetower, *B. Jacobs 3394*, 14 may 1987 (UNM). Otero County, Jarilla Mts., NW of Orogrande, *H. Kuenzler 3323*, abr 1966 (UNM); 1 mi. S of State hwy 83 running form US hwy 54 E to Cloudcroft, *P. Pierce 792*, 01 feb 1962 (UNM); Rocky Slope, Indian Wells Sacramento Mts, *E.F. Castetter s/n*, 28 feb 1954 (UNM); along W slope of Sacramento Mts., *P. Pierce 446*, 10 abr 1961 (UNM); Otero County, flat south of Wind Mountain in the Cornudas Mountain, side of dirt road, Sandy Loam, *J. McGrath 31*, 14 abr 1995 (UNM). Sandoval County, Cochiti Lake site on the W side of the Rio Grande, 500' NE of the mouth of Bland Canyon, *C. Tierney s/n*, 19 may 1975 (UNM); 4 mi. W of San Isidro, 400-500 ft. above Rio Salado, *P. Pierce 2958* (UNM). Sierra County, 2 mi. N of Lake Valley, *P. Pierce 436*, 10 mar 1961 (UNM); just W of Tmith on Consequences hill, *P. Pierce s/n*, 01 mar 1963 (UNM); weel up on Muddy Springs Mts, inmediately northwets of Truth or Consequences, *P. Pierce 2439*, 14 feb 1964 (UNM). Socorro County, 8.4 mi. west of Socorro along US 60, *P. Pierce 2569*, 30 abr 1964 (UNM); northwest slope of Ladron Mtn. ¼ mi east of Puerto Navajo, *O.G. Baca 3001*, 18 may 1965 (UNM); northwest slope of Ladron Mtn. ¼ mi east of Puerto Navajo. *O.G. Baca 3000*. 18 may 1965 (UNM); County, Puertecillo, near Field, *P. Pierce 3721*, jun 1970 (UNM). Valencia County, south slope of Mt. Taylor, *G. Wiens 3705*, 01 jun 1970 (UNM). **México. Chihuahua:** Mpio. Buenaventura, just at or slightly beyond fronier to Mpio. Villa Ahumada, c. 10 km E fo Flores Magon, *Eggl, Nyffeler, Stuppy & Thiede 2161*, 31 mar 1992 (MEXU). Mpio. Juárez, Sierra Juárez, *R.D. Worthington 11692*, 31 mar 1984 (ASU); aproximadamente 5 km al S de Samalayuca al pie de la montaña, *D. Sánchez 48*, 21 mar 2008

(MEXU). Mpio. Villa Ahumada, carretera Flores Magón a Villa Ahumada, terracería de Álamos de Peñas, Rancho AA, *D. Sánchez 46*, 21 mar 2008 (MEXU).

Echinocereus engelmannii (Parry ex Engelm.) Lem. **Estados Unidos. Arizona:** Coconino County, Navajo Bridge, *R.H. Peebles 14652*, 06 may 1940 (ARIZ). Inyo County, Black Canyon, White Mountains, *V. Duran 2726*, 22 may 1930 (ARIZ). Maricopa County Stewart Mountain Dam, *R.H. Peebles 853*, 24 feb 1935 (ARIZ). Mohave County Black Rock Canyon, *R.K. Gierisch 5040*, 11 abr 1988 (ARIZ). Maricopa County, SE of Gila Bend city limits about 1.5 m north of Interstate 8, *A.C. Gibson 2927*, 02 abril 1973 (ARIZ); Usery Mt. region, 1 mi E and 1 mi N of jct Bush Hwy and McDowell Rd, *R. Woodhouse s/n*, 24 mar 1976 (MEXU); Esquina de Pima Road y Dynamite Road, a 4.5 millas S de Cave Creek Road, *H. Hernández 1557*, 14 mar 1990. Mohave County, above Virgin River, *R. Gierisch s/n*, 20 sep 1977 (MEXU); 13 miles northwest of Alamo, *L. Beson 10085*, 28 mar 1940 (ARIZ). Pima County, near Bates Well, Growler Mountains, *R.H. Peebles 14547*, 04 mar 1940 (ARIZ); Puerto Blanco drive at old road to Dripping Springs, Puerto Blanco Mountains, Organ Pipe Cactus National Monument, *J.R. Bowers 1256*, 12 abr 1978 (ARIZ); ragged top peak, about 4 miles north of Silver Bell, *J. Wiens s/n*, 13 abr 1989. Pinal County, San Tan Mts, *R.H. Peebles 865*, 03 mar 1935 (ARIZ); Sierra Estrella above Santa Cruz Village, *A. Rea 592*, 02 abr 1985 (ARIZ); San Tan Mts, *R.H. Peebles 862*, 03 mar 1935 (ARIZ). Yavapai County, on saddle between two unnamed peaks near the summit of Harcuvar Mts., *P.C. Fischer 6502*, 16 may 1979 (ARIZ). Yuma County, Harcuvar Mountains, *J.C. Blummer 5722*, 03 may 1917 (ARIZ). Yuma, Little Harquahala Mts., *P.C. Fisher 6232*, 11 abr 1979 (ARIZ); Tinaja Altas Mts., *R.J. Blackwell 709*, 15 abr 1932 (ARIZ). **California:** San Bernardino County, 5 miles southwest of Newberry Springs, *McElroy s/n* (MEXU). **Nevada:** Clark County, Old Kyle Canyon Fan, Brushy desert slopes, *I.W. Clokey 7590*, may 1937 (MEXU). **México. Baja California:** Mpio. Ensenada, 3 miles west northwest of Santa Catarina, 64 miles southeast of Ensenada, *R.E. Broder 467*, 25 may 1961 (MEXU); rocky canyon side east of Cerro Matomi, *R. Moran 20831*, 04 may 1973 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, exmisión San Pedro Mártir, *R. Moran 22134*, 01 jun 1975 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, La Concepción, *R. Moran 15052*, 31 may 1968 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, 11 miles north of San Borja, *R. Moran 7970*. 20 mar 1960 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, 3.5 miles north of la Huerta, *R. Moran 14961*, 05 may 1968 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, Rancho el Potrero, 40 km al SW del Observatorio, *P. Tenorio 13247*, 01 may 1987 (MEXU); San Ignacito, 14 km al SW de Cataviña, *P. Tenorio 13133*, 28 abr 1987 (MEXU); km 205 carretera No. 1 hacia Cataviña. *S. Arias 1813*. 09 abr 2008 (MEXU). Mpio. Tijuana, 10 km al N de La Rumorosa, *P. Tenorio 13491*, 17 may 1987 (MEXU). Mpio. Tecate, east slope of the Sierra Juárez along Hwy 2, *A.C. Sanders 5727*, 25 abr 1985 (ARIZ). **Sonora:** Mpio. Sonoyta, south side of Sierra Cipriano, 0.5 km E of 18 km SW of Sonoyta, *R.S. Felger 88*, 30 mar

1988 (ARIZ). Mpio. Guaymas, Cañón las Barajitas, Sierra el Aguaje c. 18 km NW of San Carlos, *R.S. Felger 95-184*, 18 feb 1995 (ARIZ).

Echinocereus enneacanthus Engelm. **Estados Unidos. New Mexico:** Otero County, about 12 air mi NE Dell City, 4.6 rd. mi. N and then NE from TX-NM state line and E from hwy up canyon for 0.75 mi, *R.D. Worthington 28235*, 02 may 1999 (ASU). **Texas:** Val Verde County, ca. 300-400 ft. above Devil River's level, *D.J. Pinkava 3454*, 08 ago 1967 (ASU). Hudspeth County, Fort Hancock, low hills on N side of tracks on E side of town, *R.D. Worthington 7069*, 17 may 1981. Presidio County, along Rio Grande between Lajitas and Presidio at Colorado Canyon roadside Park, *R.D. Worthington 8038*, 15 mar 1982. **México. Chihuahua,** Mpio. Rosales, c. 19.5 mi SE Chihuahua on MEX 45 towards Delicias. *Eggli, Nyffeler, Stuppy & Thieede 2148*, 29 mar 1992 (MEXU). **Coahuila:** Mpio. Cuatro Ciénegas, along Cuatro Ciénegas highway, south of town between Poso de la Becerra Canal and turnoff to Laguna Salada. *D.J. Pinkava 5061*, 08 jul 1968 (ASU). Mpio. Saltillo, entre Saltillo y La Paila, *H. Bravo 79*, Feb 1962 (MEXU). Mpio Ocampo, 24 km al N de Ocampo opr camino a San Miguel, *C. Gómez 1874*, 03 may 2001 (MEXU); a 41 km de Cuatro Ciénegas por carr. a Ocampo, *H. Hernández 3380*, 25 mar 2001 (MEXU); 54 km al N de Ocampo por camino a San Miguel, *C. Gómez 1890*, 03 may 2001 (MEXU). Mpio. Parras, 10.3 km al N de la carr. Saltillo-Torreón, *H. Hernández 3330*, 23 mar 2001 (MEXU); a 43 km N de la carr. Saltillo-Torreón por camino a Estanque de León, *H. Hernández 3355*, 24 mar 2001 (MEXU). **Nuevo León:** Mpio. Doctor Arroyo, a 7 km al S de Dr. Arroyo por carretera a Mier y Noriega, *H. Hernández 2020*, 22 ago 1991 (MEXU); 28 km sobre la carretera de Dr. Arroyo a Galeana, *S. Arias 1749*, 06 jul 2007 (MEXU). Mpio. Mier y Noriega, 2 km al SW de San José de Cuatro Caminos, sobre la brecha a Las Catorce, *C. Gómez 851*, 29 mar 1996 (MEXU). **San Luis Potosí:** Mpio. Guadalcázar, ca. 6 km al E del entronque El Huizache, sobre carretera a Cd. Victoria-Cd. Mante, R.T. *Bárceñas 1017* (MEXU); 11 km al NE del Milagro, sobre las lomas llamadas Ceros Blancos, *C. Gómez 916*, 31 mar 1996 (MEXU); 4 km al S del entronque que va a San Francisco sobre la carr. San Luis Potosí a Matehuala (km 121 de la carr. 57), *C Gómez 278*. 27 jul 1995 (MEXU); a 2 km SE de Pozas de Santana o & km E de la carr 57, *H.Hernández 2734*, 11 abr 1996 (MEXU). Mpio. Matehuala, 13 km al S de Matehuala por la carretera a San Luis Potosí, *H. Hernández 1860*, 8 mar 1991 (MEXU). **Zacatecas:** Mpio. Mazapil, 2 km al N de Tecolotes, *D. Brailovsky 156*, 09 abr 2005 (MEXU); Los Llanos: por bordo de Cedros al Vergel, *D. Brailovsky 239*, 13 jul 2005 (MEXU); Mesas de Portezuelos, a 12.5 km al SE de Cedros, *D. Brailovsky 118*, 8 abr 2005 (MEXU); Mpio. Mazapil, Tanque Las Palomas, 13 km al NW de Cedros por el camino a Matamoros, *C Gómez 1725*, 11 abr 2000 (MEXU). Mpio. Melchor Ocampo, al N de El Trébol, terracería de Matamoros a Melchor Ocampo y doblar al N en el km 16.7, recorrer 5.5 km hacia las cruces, pasando El Trébol, *D. Brailovsky 58*, 16 mar 2005 (MEXU).

Echinocereus leucanthus N.P.Taylor. **México. Sonora:** Mpio. Guaymas 0.8 km east of Las Guásimas. *R.S Felger 85-380*. 02 mar 1985 (ASU). Mpio. Huatabampo, coast near Sinaloa border, east of Yavaros, 11 km. *P.S. Martin s/n*. 01 ene 1986 (ASU).

Echinocereus ortegae Rose ex J.G.Ortega. **México. Sinaloa:** Mpio. Concordia, between El Carrizo y Loberas, km 210-211 hwy Mex 40, N.P. Taylor 231 B, 29 jun 1986 (MEXU), 2.5 km de la Lobera hacia El Carrizo, sobre la carretera MEX 40, *D Sánchez 14*, 11 dic 2007 (MEXU). 2.5 km de la Lobera hacia El Carrizo, sobre la carretera MEX 40, *D. Sánchez 15*, 11 dic 2007 (MEXU). Mpio. Concordia, aproximadamente 1 km sobre una brecha, 2 km después de El Palmito, *D. Sánchez 16*, 12 dic 2007 (MEXU).

Echinocereus pectinatus (Scheidw.) Engelm. **México. Coahuila:** Mpio. Cuatro Ciénegas, a 28 km SE de Cuatro Ciénegas por carretera a San Pedro de las Colonias, *H. Hernández 3403*, 26 mar 2001 (MEXU); a 6 km N de Cuatro Ciénegas por carretera a Ocampo, por Camino a Rancho La Virgen, a E km al E de la carretera, *H. Hernández 3391*, 25 mar 2001 (MEXU). Mpio. San Pedro de las Colonias, a 72 km al N. de la carr. Saltillo-Torreón rumbo a Cuates de Australia, *H. Hernández 3364*, 24 mar 2001 (MEXU). **Durango:** Mpio. Ocampo, margen S del Rí Florido a 1 km de la carr. Durango-Parras, sobre la carr. a ExHacienda Canutillo, *H. Hernández 3567*, 01 jun 2002 (MEXU). Mpio. Nuevo Ideal, Sierra de Coneto, al NE de Once de Marzo por el camino a Coneto, *L. López 119*, 11 abr 2002 (MEXU). **Guanajuato:** Mpio. Tierra Blanca, ca. 24 km, hasta desviación a Cuesta de Peñones desde San José Iturbide, sobre carretera a Tierra Blanca, *R.T. Bárcenas 229*, 11 feb 1195 (MEXU). **Nuevo León:** Mpio. Doctor Arroyo, a 20.8 km al noroeste de Dr. Arroyo por la carretera a Aramberri, lomas al E de la carretera, *B. Goettsch 218*, 03 abr 1999 (MEXU). Mpio. Mier y Noriega, 1 km al SW de El Refugio de Cerros Blancos hay brecha al W. Sobre brecha a 3 km al W sobre loma rocosa, *C. Gómez 872*, 29 mar 1996 (MEXU). **San Luis Potosí:** Mpio. Catorce, a 11 km del entronque de la carretera a San Tiburcio-Matehuala hacia Real de Catorce por camino empedrado, *B. Goettsch 157*, 31 mar 1999 (MEXU). Mpio. Charcas, a 20 km al N de Venado por la carretera a Charcas, *H. Hernández 1898*, 15 abr 1991 (MEXU). Mpio. Guadalcázar, 2 km SE de Pozas de Santana o 6 km E de la carr. 57, *H. Hernández 2731*, 11 abr 1996 (MEXU); a 1 km E de El Huizache por la carretera a Ciudad Mante, *H. Hernández 1472*, 12 oct 1989 (MEXU); Torre de Microondas Núñez, a 79 km al N de San Luis Potosí por la carretera San Luis Potosí-Matehuala, *H. Hernández 1788*, 04 mar 1991 (MEXU); 79 km al N de San Luis Potosí por la carr 57 a Matehuala, estación de microondas Núñez, *H. Hernández 2581*, 06 may 1995 (MEXU). Mpio. Matehuala, entre Matehuala y Venegas, *H. Bravo s/n*, mar 1958 (MEXU). Mpio. Mexquitic, a 4 km de la carr. San Luis Potosí-Zacatecas por la carr. a Venado, en cerros cercanos a Rancho El Carrizal, *H. Hernández 1826*, 06 mar 1991 (MEXU). Mpio. Moctezuma, a 5km al S de Moctezuma por la carr a Ahualulco, *H.*

Hernández 1840, 06 mar 1991 (MEXU). Mpio. Salinas, 13 km al W de Salinas por carretera a Zacatecas, cerca de la frontera con Zacatecas, *H. Hernández 1635*, 25 may 1990 (MEXU); 5 km al N de Salinas por carr a la Herradura, *H. Hernández 3458*, 28 abr 2001 (MEXU). Mpio. San Luis Potosí, a 15 km SW de San Luis Potosí por carr. a Aguascalientes *H. Hernández 1776* 19 ene 1991 (MEXU). Mpio. Santo Domingo, a 18 km de la carr. Domingo-Charcas sobre camino a El Bozal, *H. Hernández 3479*, 29 abr 2001 (MEXU). Mpio Villa Hidalgo, cerro de la Ventanita a 21 km al NE de San Luis Potosí por la carretera a Matehuala, *H. Hernández 1458*, 12 oct 1989 (MEXU). Mpio. Villa de Reyes, a 15 km SW de la desviación a Bledos, sobre la carr que va a Villa de Reyes a San Felipe, Gto., *V. Alvarado 16*, 09 mar 1991 (MEXU). **Zacatecas**: Mpio. Mazapil, a 28 km S de Nuevo Mercurio por camino a Carrillo Puerto, *H. Hernández 3490*, 30 abr 2001 (MEXU); 20 km W de la carr. a Concepción del Oro-Saltillo, rumbo a Cedros, antes de llegar a Jagüeyes, *H. Hernández 3716*, 14 mar 2005 (MEXU); a 10 km al este de Puerto Sigala, *B. Goettsch 133*, 30 mar 1999 (MEXU); lomas al N de Sábana Grande a 21.5 km al SE de Cedros, *D. Brailovsky 136*, 08 abr. 2005 (MEXU); colinas al NO de Sierra "El Mascarón", tomar terracería al N de Cedros 4 km después virar al Se hacia la sierra, *D. Brailovsky 98*, 07 abr 2005 (MEXU). Mpio. Zacatecas, cerros al S de Zacatecas cerca de carretera a Aguascalientes *H. Hernández 1632* 25 may 1990 (MEXU).

Echinocereus pentalophus (DC) Lem. **México. San Luis Potosí**: Mpio. Ciudad Fernández a 12 km del NW del Río Verde por carretera a San Luis Potosí, en estación de microondas, *H. Hernández 1730*, 16 ene 1991 (MEXU); cerca de Tecomates a 3 km de la carretera San Luis Potosí-Río Verde, *H. Hernández 1624*, 24 may 1990 (MEXU). Mpio. Guadalcázar, a 2 km N de Los Amoles por camino que desemboca a la carretera Huizache-Cdad Victoria, *H. Hernández 2760*, 12 abr 1996 (MEXU); cerros al E de la carretera MEX 57, a la altura del km 88, al N de San Luis Potosí, *H. Hernández 2905*, 14 jul 1996 (MEXU); a 5 km al SW de la carretera Huizache-Cdad. Victoria por camino a la Hincada, *H. Hernández 2781*, 13 abr 1996 (MEXU); 10 km al NE sobre el camino antiguo a El Jual, *C. Gómez 801*, 27 mar 1996 (MEXU); 10.6 km al S de La Pólvora hacia San Carlos, *R. Torres 14899*, 23 mar 1997 (MEXU); a 2 km de Los Amoles por camino a San Agustín, *H. Hernández 1624*, 24 may 1990 (MEXU). **Nuevo León**: Mpio. Aramberri a 22 km al NE de La Escondida sobre la carretera La Ascensión-Dr. Arroyo, *H. Hernández 1730*, 16 ene 1991 (MEXU). Mpio. Mier y Noriega, 2 km al S de El Fraile, *C. Gómez 1102*, 19 jun 1996 (MEXU). Querétaro: Mpio. Cadereyta, 7.5 km al N de Vizarrón, *L. Scheinvar 5822*, 19 mar 1992 (MEXU). **Tamaulipas**: Mpio. Jaumave, 4.6 km al SE de San José de Salamanca, *B. Goettsch 279*, 16 jun 1999 (MEXU). Mpio. Tula, cerros 1 km al S de La Joya de Berrendo, *C. Gómez 1291*, 11 sep 1996 (MEXU). Mpio. Tula, 2 km sobre la terracería a Mamelón y Calabacillas, *S. Arias 1746*, 05 jul 2007 (MEXU).

Echinocereus polyacanthus Engelm. **Estados Unidos. Arizona:** Cochise County, Ramsey Canyon *L.J. Toolin* 642 09 abr 1980 (ARIZ); AVA Ranch, Chiricahua Mountains, *R.J. Barr* 63 17 abr 1963 (ARIZ). **México. Baja California:** Mpio. Ensenada, Sierra San Pedro Mártir, 2 miles southeast of the Observatory *J.P. Rebman* 5446 30 jun 1998 (ASU); Sierra San Pedro Mártir, 5k NE of El Potrero. *M.A. Baker* 14049. 26 abr 2001 (ASU); Sierra San Pedro Mártir, 14 miles SE gate of to observatory on road from San Telmo, *P. Gallagher* 82, 29 may 1982 (ASU); San Carlos, just northeast of the Baja Country Club, *J.P. Rebman* 2686, 03 may 1994 (ASU); San Carlos Canyon, south east of Ensenada *Lindsay and Parrish* s/n 26 mar 1960 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, W slope above Yerba Buena, *R. Moran* 15066, 01 jun 1968 (MEXU); San Carlos Canyon, *R. Moran* 21974, 17 May 1975 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, north slope, road just below Corral Sam *R. Moran* 15085, 02 jun 1968 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, Cañón del Diablo, *R. Moran* 25667, 06 may 1978 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, 3 km del camino del Observatorio a San Telmo, *S. Arias* 1806, 04 abr 2008 (MEXU); Sierra San Pedro Mártir, 25 km del camino del Observatorio a San Telmo, *S. Arias* 1807, 04 abr 2008 (MEXU); Cañón San Carlos, 29 km al SE de Ensenada, *S. Arias* 1828, 13 abr 2008 (MEXU). **Chihuahua:** Mpio. Chihuahua, camino de Ocampo a Cumbres de Majalca, 14.2 km sobre el camino *D. Sánchez* 38 (MEXU). Mpio. Cusihuirachi, along Santa Rita Arroyo, south of Cuauhtémoc, *M.A. Baker*, 14347 27 abr 2002 (ASU); aproximadamente 4.5 km al W de Cusihuirachi, *D. Sánchez* 24, 16 mar 2008. Mpio. Guachochic, open valley along Arroyo Cusárare, between Cusárare and Yahuírachic, *R.A Bye* 3695, 09 may 1973 (MEXU); 45 road mi E of Cusarare on Norogachi road, *Bye, Davis, Randolph & Gerson* 12831, 30 may 1984 (MEXU); Arroyo Cusarare and Yahuirachic, *R.A. Bye* 3695, 09 may 1973 (MEXU). Mpio. Guerrero, km 201 de la carretera Cuauhtémoc-Basaseachic, *D. Sánchez* 26, 16 mar 2008. Mpio. Ocampo, Mina el Bravo, above Rio Haciendita, *G. Ferguson* s/n, 21 may 1988 (ASU); Parque Nacional de la Cascada de Basaseachic, *R. Spellenberg, R. Corral, T. Lebgue & E. Muldavin* 9067, 25 abr 1987 (MEXU). Mpio. Rosales, c 19.1 mi SE of Chihuahua on MEX 45 towards Delicias, slopes below rock wall NE of road near km 184 of MEX 45, *Eggl, Nyffeler, Stuppy & Thiede* 2147, 29 mar 1992 (MEXU). Mpio. Nuevo Casas Grandes, Camino a Cueva de la Olla, del Ejido Ignacio Zaragoza a Rancho Casa Blanca, 4 km después de La Angostura, *D. Sánchez* 45, 20 mar 2008 (MEXU). **Durango:** Mpio. Canatlán, Altamira, 1 km antes de las casas, entronque a carretera a Nuevo Ideal, *L. López* 520, 13 abr 2008 (CIIDIR); W of Canatlán, near quarry, *N.P. Taylor* 235, 30 jun 1986 (MEXU) Mpio. Coneto de Comonfort, 1 km sobre el camino a Guatimape, a partir del entronque de la carretera de San Juan del Río a Coneto de Comonfort, *D. Sánchez* 20, 13 dic 2007 (MEXU). Mpio. Cuéncame, Cuéncame, *N. Almaraz*, 650 15 abr 2005 (CIIDIR); cerca de Cuéncame, *H. Bravo* s/n, 24 abr 1958 (MEXU). Mpio. Durango, San Vicente Chupaderos, *N. Almaraz* 629, 06 abr 2005 (CIIDIR); San Vicente Chupaderos, *N. Almaraz* 554, 04 mar 2005 (CIIDIR); carretera Durango-Mazatlán, cerca de la Ciudad de Durango, *H. Bravo* s/n (MEXU); km 1015 carretera Durango-Mazatlán, *H. Bravo* 73

(MEXU); camino a El Salto *H. Bravo* s/n 1960 (MEXU); km 39 de la carretera Durango-Mazatlán, *D. Sánchez* 12, 11 dic 2007 (MEXU); km 39 de la carretera Durango-Mazatlán, *D. Sánchez*, 13 11 dic 2007 (MEXU); 2 km al E de Navajas, *D. Sánchez* 18, 12 dic 2007 (MEXU). Mpio. Ignacio Zaragoza, 3 km al SE of la Pinta, *M.A. Baker* 14342, 26 abr 2002. Mpio. Mezquital, Canoas y El Pastor a 41 km de Canoas, *M. González* 1191, 06 mayo 1983 (CIIDIR). Mpio. Peñón Blanco, Sierra de Gamón, al S de El Ojito del Indio, *L. López* 523 a, 23 abr 2008 (CIIDIR); Sierra de Gamón, al S de El Ojito del Indio. *L. López* 523a. 23 abr 2008 (CIIDIR). Mpio. Santiago Papasquiario, 12 km sobre carretera a Topia a partir del entronque con la carretera MEX 23, *D. Sánchez* 60, 29 mar 2009 (MEXU). Mpio. Súchil, Rancho de Morga, Reserva de la Biósfera La Michillia, *M. González* 1203, 17 may 1983 (CIIDIR); Morga, Reserva de la Biósfera la Michillia, *M. González* 1201a, 17 may 1983 (CIIDIR); Reserva de la Biósfera la Michillia, *M. González* 1202, 17 may 1983 (CIIDIR); Reserva de la Biósfera la Michillia, *N. Almaraz* 653, 20 abr 2005 (CIIDIR). Mpio. Villa Ocampo, aprox. 10 km al NE de San Francisco de los Remedios, *H. Cota* 7172, 14 may 1986 (MEXU). **Sonora:** Mpio. Cucurpe, 17.2 miles south-southeast of Magdalena; palm canyon in Cerro Cinta de Plata (Sierra Babiso), *T.R. Van Devender* s/n, 8 abri 1977 (ARIZ).

Echinocereus poselgeri Lem. **Estados Unidos. Texas:** Starr County, near Arroyo Los Olmos 8 mi. north of Rio Grande City, E.U. *Clover* 1877, 14 dic 1933 (ARIZ); 3 mi E of Falcom Dam, near U.S. Hwy 83, *D. Weniger* 202, 26 jul 1963 (UNM). Webb County, north of Laredo: 12 mi. north of Rio Grande on Interstate 35, *A.D. Zimmerman* 2727, 10 ago 1991 (ASU); E. of Laredo, *O.M. Clark* 4053, 01 ago 1931 (UNM). Zapata County, near U.S. Hwy 83, 24 mi S of Laredo, *D. Weniger* 219, 14 ago 1963 (UNM); about 5 miles E of Zapata, *Luke Vortman* 2781, 12 nov 1964 (UNM). **México. Nuevo León:** Mpio. China, 3 km al sur del empalme a Los Herrera, *S. Arias* 1452, 16 oct 2003 (MEXU).

Echinocereus pulchellus (Mart.) C.F. Först. ex Seitz. **México. Hidalgo:** Mpio. Real del Monte, cerca de Pachuca, *Otero* s/n (MEXU). **Querétaro:** Mpio. Tolimán. Km 5 del camino a la Barranca de Tolimán a partir del entronque de la carretera Cardonal-Santuario, *H. Sánchez-Mejorada* 2168, 24 nov 1973 (MEXU). **San Luis Potosí:** Mpio. Villa de Arriaga. 33 km al SW de San Luis Potosí por la carretera a Ojuelos, *H. Hernández* 1528, 27 ene 1990 (MEXU); a 1 km de W de la carr. San Luis Potosí-Aguascalientes, por camino a Mezquital, *H. Hernández* 1777, 19 ene 1991 (MEXU); carretera San Luis Potosí-Villa de Arriaga, El Mezquital, *S. Arias* 1421, 01 may 2003 (MEXU). **Zacatecas:** Mpio. Jerez, N of Jerez, new road through mountains to NW Zacatecas, *N.P. Taylor* 214, 26 jun 1986 (MEXU); camino a Monte de los García, 5 km después de El Cargadero, *D. Sánchez* 08, 10 dic 2007 (MEXU).

Echinocereus scheeri (Salm-Dyck) Scheer. **México. Chihuahua:** Mpio. Creel, Manantiales Recoguata at bottom of Cañón Recoguata, *J.M. Miller 840*, 14 jun 1982 (ASU). Mpio. Guachochic, N of Humirá, on old road near km 52+600 on new Creel-Guachochic, *R.A. Bye 8050*, 15 ago 1977 (MEXU); open slope on southfacing side of pass between Basiguari and Arroyo Humirá, *R.A. Bye 3722*, 12 may 1973 (MEXU); south facing below pass between Basiguari and Humirá, *R.A. Bye 6988*, 07 oct 1975 (MEXU). Mpio. Ocampo, 27 mi SE of Basaseachic on the road to Station San Juanito, *J.M. Miller 844*, 16 jun 1982 (ASU); La Batería, Río Haciendito Crossing, *P.S. Martín s/n*, 19 may 1988 (ASU); Arroyo el Durazno, 3 air km W, 0.5 air km N Pinos Altos, *G.M. Ferguson 544*, 19 may 1988 (ARIZ). ca 1 km W of W boundary of Parque Nacional Cascada de Basaseachic, *R. Spellenberg, R. Corral, E. Estrada 12135*, 23 sep 1994 (MEXU); km 242 de la carretera Cuauhtémoc-Basaseachic, *D. Sánchez 27*, 16 dic 2008 (MEXU); km 304.5 de la carretera MEX 16, *D. Sánchez 28*, 17 mar 2008 (MEXU); km 310 de la carretera MEX 16, *D. Sánchez 30*, 17 mar 2008 (MEXU); terracería de Cahuisuri a Ocampo, 9 km sobre la terracería, *D. Sánchez 37*, 18 mar 2008 (MEXU). Mpio. Temósachi. Km 339 de la carretera MEX 16, *D. Sánchez 31*, 17 mar 2008 (MEXU); Nabogame, *J.E. Laferrière 405*, 28 abr 1987; Yepachic, between Maycoba Sonora and Yepachic Chihuahua, *M.A. Baker 14362*, 28 abr 2002 (ASU); 11.2 miles SE of Yepachic on the road to Basaseachic, *J.M. Miller 846*, 17 jun 1982 (ASU); Nabogame. *J.E. Laferrière 1425*, 08 abr 1988 (ARIZ); Nabogame. *J.E. Laferrière 1428*. 11 abr 1988 (MEXU); cerca de 14 km al E de Yepachi. *D. Sánchez 36*. 18 mar 2008 (MEXU). Mpio. Urique, Sierra Charuco, Río Fuerte, *H.S. Gentry 1528*, 23 jul 1935 (ARIZ); open spots along arroyo and trail north of Samachique toward Napuchic, *R.A. Bye 3910*, 01 jun 1973 (MEXU). Mpio. Indeterminado, Sierra Charuco, Arroyo Hondo, *H.S. Gentry 8076*, 16-30 abr 1948 (ARIZ). Mpio. Indeterminado, Sierra Charuco, Rancho Byerly, *H.S. Gentry 8042*, 17-25 abr 1948 (ARIZ). **Sonora:** Mpio. Alamos, Cerro Agudo, E of Santa Bárbara, *P. Jenkins 90-52*, 16 may 1990 (ARIZ); Arroyo Gochico, several kilometers east of San Bernardo, *R.S. Felger 449*, 20 abr 1954 (ARIZ); Tepopa, Río Mayo, *HS. Gentry 2231*, 04 jun 1935 (ARIZ); upper Río Cuchujaqui, *R. Rondeau 90-49*, 15 may 1990 (ARIZ); Río Mayo Region, W of Rancho San Pedro, *P.S. Martin s/n*, 31 dic 1988 (ASU); upper Río Cuchujaqui, *R. Rondeau 49*, 15 may 1990 (ASU). Madera, cercanías del Río Negro, H. Bravo s/n, jun 1958 (MEXU). Mpio. Yécora, 3-4 km north-northwest of El Kipur (Quipur), *T.R. Van Devender 95*, 04 may 1995 (ARIZ); 6.8 mi. SW Mesa del Campanero, *T. Reeves y E. Letho L18677*, 28 may 1975 (ASU); km 292, carretera MEX 16m, tramo de Maycoba a Yécora, *D. Sánchez 34*, 17 mar 2008 (MEXU).

Echinocereus schmolli (Weing.) N.P.Taylor. **México. Querétaro:** Mpio. Caderayta, Cerro Prieto. L. Scheinvar 5761, 22 jun 1991 (MEXU); Mesa de León, *L. Scheinvar 4500*, 06 nov 1985 (MEXU); alrededores de Tziquia, *E. Sánchez s/n*, 26 ago 2008 (MEXU).

Echinocereus santaritensis W.Blum & Rutow. **Estados Unidos. Arizona:** Santa Cruz County. Santa Rita Mountains, *R.H. Peebles 107*, 24 mar 1926 (ARIZ); Flux Canyon east Patagonia, 21 km SE of Sonoita, 3.7 km NW of American Peak, *M.A. Baker 15337*, 08 may 2003; National Forest, recreation area in the Santa Rita Mountain, *R. Irigoyen 3*, 05 may 1990 (MEXU); Pima County Santa Rita Mountains, Coronado Nacional Forest, *S. Arias 805*, 05 may 1990 (MEXU).

Echinocereus triglochidiatus Engelm. **Estados Unidos. Arizona:** Apache County, Canyon de Chelly National Monument, *R.R. Halse 103*, 06 jun 1971 (ARIZ); Canyon de Chelly National Monument, top of Navajo Fortress, mouth of Black Rock Canyon, *T.L. Burgess 760*, 19 jul 1970 (ARIZ); 24 miles southeast of Kayenta, *R.H. Peebles 953*, 05 jun 1935 (ARIZ); 7 miles northwest of Jacobs Lake, *R.H. Peebles 14673*, 07 may 1940 (ARIZ); Kaibab National Forest, east side Game Road, 15 miles south of highway 89, *A. Laurenzi s/n*, 04 jun 1988 (ARIZ); 15 miles northwest of Jacobs Lake, *H.W. Parker 14679*, 07 may 1940 (ARIZ); 42 miles southwest of Pipe Springs, *H.W. Parker 08*, may 1940 (ARIZ). Gila County, Aztec Pk, Sierra Ancha, *R.R. Johnson*, 29 may 1960 (ARIZ). Navajo County, Black Mesa, *R.H. Peebles 14354*, 20 jun 1939 (ARIZ). **California:** San Bernardino County, southwest corner of Mescal Mountains (MEXU). **New Mexico:** Bernalillo County, Sedillo Hill, Sandia Mts. *E.F. Castetter*, 10 jun 1954 (UNM); Sedillo Hill, Sandia Mts, *E.F. Castetter*, Summer 1954 (UNM); Juan Tabo Canyon area, *B. Rice 3297*, 20 may 1966 (UNM); Bernalillo County, along state hwy 10, east slope Sandia Mts, *F. Burt 3603*, 13 jul 1969 (UNM). Eddy County, El Paso Gap in foothills of the Guadalupe Mts., *D. Cowper 3293*, 05 may 1966; West slope Sandia Mts., *F. Burt 3601*, 13 jul 1969 (UNM). Guadalupe County, Sandstone slope, just East of Santa Rosa, *E.F. Castetter s/n*, 18 feb 1954 (UNM). Lincoln County, 1.5 mi. SE of Corona, *G. Wiens 2338*, 26 dic 1963 (UNM); on the Carrizozo lava flow, *L. Vortman 2561*, 28 abr 1964 (UNM); gravel loam of west slope, in the White Mountains, *B. Hutchins 2023*, 28 jun 1969 (UNM); White Mountain Wilderness, Sierra Blanca Mts side, *B. Hutchins 3117*, 04 jul 1970 (UNM). Los Alamos County, Water Canyon, *Foxx y Tierney 8*, 18 may 1978 (UNM). Luna County, Foothills at extreme, Florida Mts., *P. Pierce 159*, 28 nov 1961 (UNM). McKinley County, on high sandstone mesa south of Zuni, *P. Pierce 1010*, 26 jul 1962 (UNM). Otero County, White Sands, *E.F. Castetter 991*, 11 may 1962 (UNM); Cienega Ranch, Brokoff Mts., *G. Wiens 3789*, 26 jun 1971 (UNM). Rio Arriba County, Stone Lake, *E.F. Castetter s/n*, 24 jun 1954 (UNM); Sandston just W of Stone Lake, *E.F. Castetter s/n*, 24 jun 1954 (UNM); on Ghost Ranch in southeastern Rio Arriba County north Abiquiu, *E.F. Castetter 2563*, 26 abr 1964 (UNM). Sandoval County, Road to Ley Village, northwest Bernalillo, *E.F. Castetter s/n*, 01 jun 1929 (UNM); 12.5 miles north of Cuba, *E.F. Castetter s/n*, 05 feb 1970 (UNM); 4.5 mi. W of town of Sandoval (Corrales), *J. Fundley 871*, 21 abr 1962 (UNM); Alamo Canyon, west of Sky Mesa, 30 mi. N of Albuquerque, *P. Pierce 130*, 30 may 1954 (UNM); 3 miles west of NM 10 on route NM 22, *W. Walker 3234*, abr 1966 (UNM); about 3 mi east of Rio Puerco, *G. Wiens 3671*, mar 1970 (UNM). San Juan

County, 3 mi. S of la Brea, along los Pinos River, *P. Pierce 2059*, 31 jul 1963 (UNM); 1 mile W of Los Pinos River, S of La Boca, *P. Pierce 2053*, 30 jul 1963 (UNM); Topo, Mt Nebo, near Cedar Hill, *K. Heil 3881*, 03 abr 1971 (UNM); Cedar Hill 10 miles north of Aztec on US 550, *K. Heil 4082*, 30 ene 1971 (UNM); Sargent Ranch Quadrangle, Gallo Wash Coal Site, *K.C Koheler 140*, 05 jun 1980 (UNM). San Miguel County, 2 mi W of Harvation Peak near Rowe, *P.Pierce 1182*, 13 ago 1962 (UNM); 11.3 mi. of junction of US hwy 84 y 85, between Las Vegas y Santa Fe, *P. Pierce 747*, 22 nov 1961 (UNM). Socorro County, San Mateo Mts, west of hwy 85 at road of Nodal Canyon, *G. Wiens 3686*, abr 1970 (UNM). Valencia County, 11.4 miles south of junction of U.S. 66 and state road 117, on 117, *W. Walker 3254*, 10 may 1966 (UNM); 11.4 miles south of junction of U.S. 66 and state road 117, *W. Walker 3292*, 05 abr 1966 (UNM); at Acomita a top Mesa on west side of road between Acomita y Cubero, *P. Pierce 3440*, 23 jun 1967 (UNM).

Anexo 2. Clave para las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* que se distribuyen en México.

- A.** Tallos con menos de 9 costillas en promedio; aréolas con menos de 3 espinas centrales en promedio.
 - B.** Tallos de 7.2-9.2 cm de diámetro; no presenta estolones; flores de 5.6 cm a 7.8 de largo y rojas..... ***E. arizonicus***
 - BB.** Tallos de 2.4-3.4 cm de diámetro; presenta estolones; flores con una longitud 8.7 a 11.5 cm, en tonos rosa, anaranjado y rojo..... ***E. scheeri***
- AA.** Tallos con más de 9 costillas en promedio; aréolas con más de 3 espinas centrales en promedio.
 - B.** Tallos con estolones; flores bisexuales mayores a 8.5 cm de largo.
 - C.** Tallos erectos de 3.7 a 5.7 cm de diámetro; con 9-11 costillas; espina central inferior más larga que las radiales, espinas radiales 9.2 a 9.8 mm de largo.....***E. acifer***
 - CC.** Tallos decumbentes de 1.8-2.8 cm de diámetro; con 12-14 costillas; espina central inferior no es más larga que las radiales, espinas radiales de 3.1-5.9 mm de largo.....***E. ortegae***
 - BB.** Tallos sin estolones; flores menores a 7 cm de largo, pistiladas (anteras marchitas, sin granos de polen) o bisexuales.
 - C.** Flores con un tubo receptacular que es 1.6 veces más largo que el perianto..... ***E. polyacanthus***
 - CC.** Flores con un tubo receptacular que es 1.2 veces más largo que el perianto..... ***E. coccineus***

ANEXO 3. Matriz de datos generada para el análisis filogenético

Especie	Caracteres 1-10	Caracteres 11-20	Caracteres 21-30	Caracteres 031-37
<i>E. acifer</i>	1 1 1 1 0 1 0 0 0 1	0 1 1 1 1 3 2 1 1 0	1 0 0 0 1 1 2 0 0 1	0 1 1 2 1 2 1
<i>E. arizonicus</i>	1 1 1 1 0 0 1 0&1 1 1	0 1 0 1 0 3 1 1 1 1	1 0 0 0 1 1 2 2 0 1	0 1 1 2 1 2 1
<i>E. coccineus</i>	1 1 1 1 0 0 0 0 0 1	0 1 0 1 0 3 1 1 1 0	1 0 2 1 1 1 2 0 0 1	0 1 1 2 1 2 1
<i>E. engelmannii</i>	1 1 1 1 0 0 0 0 2 1	0 3 0 0 0 4 0 0 1 1	0 0 0 1 1 1 2 0 0 1	0 2 1 2 1 2 1
<i>E. enneacanthus</i>	1 1 1 1 0 0 1 0&1 0&2 1	0 3 0 0 0 4 0 0 1 1	1 1 0 0 ? 1 2 0 ? ?	0 0 1 2 1 2 1
<i>E. cinerascens</i>	1 1 1 1 0 0 1 0&1 0 1	0 3 0 0 0 4 0 0 1 1	1 1 0 0 0 1 2 1 1 1	0 0 1 2 1 2 1
<i>E. ortegae</i>	1 1 1 1 0 1 0 0 0 1	0 1 1 1 1 3 2 1 1 0	1 0 0 0 0 1 2 1 0 1	0 0 1 2 1 2 1
<i>E. pectinatus</i>	1 1 1 2 0 0 2 0 0 1	0 3 0 0 0 4 0 0 1 1	0 0 0 0 1 1 2 0 1 0	0 0 1 2 1 2 0
<i>E. pentalophus</i>	1 1 1 1 0 0 1 1 0 1	0 3 0 0 0 4 0 0 1 0	1 0 0 0 0 1 2 1 0 1	0 1 1 2 1 2 0
<i>E. polyacanthus</i>	1 1 1 1 0 0 0 0 0 1	0 1 0 1 0 3 1 1 1 0	1 0 2 1 1 1 2 0 0 1	0 1 1 2 1 2 1
<i>E. poselgeri</i>	1 1 2 1 3 0 1 1 2 1	0 3 0 0 0 4 0 0 1 0	1 0 0 0 0 1 0 - 0 0	0 0 1 3 2 2 0
<i>E. leucanthus</i>	1 1 2 1 3 0 1 0 0 1	1 0 0 0 0 4 0 0 1 0	1 0 0 0 0 1 0 - 0 0	1 0 1 3 2 2 0
<i>E. pulchellus</i>	2 1 1 2 1 0 1 - 0 1	0 2 0 0 2 2 0 0 1 0	1 0 0 0 0 1 2 0 1 0	0 0 1 2 1 1 0
<i>E. santaritensis</i>	1 1 1 1 0 0 0 0 0 1	0 1 0 1 0 3 1 1 1 0	1 0 0 1 ? 1 ? ? ? ?	? ? ? 2 1 2 1
<i>E. scheeri</i>	1 1 1 1 0 1 1 0&1 0 1	2 1&2 1 1 1 3 2 1 1 0	1 0 0 0 1 1 2 0 0 ?	0 1 1 2 1 2 1
<i>E. schmollii</i>	1 1 2 1 2 0 0 0 0 1	0 2 2 0 2 2 0 0 1 0	1 0 0 0 0 1 2 0 0 0	0 0 1 2 1 1 0
<i>E. triglochidiatus</i>	1 1 1 1 0 0 1 1 1 1	0 1 0 1 0 3 1 1 1 1	1 0 0 0 ? 1 ? ? ? ?	? ? ? 2 1 2 1
<i>E. yavapaiensis</i>	1 1 1 1 0 0 0 0&1 0 1	0 1 0 1 0 3 1 1 1 0	1 ? 2 2 ? 1 ? ? ? ?	? ? ? 2 1 2 1
<i>S. queretaroensis</i>	0 0 0 0 0 0 1 1 0 0	1 0 1 0 1 1 2 0 0 1	0 0 0 0 ? 0 1 - 1 0	1 0 0 1 1 2 1
<i>P. pringlei</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	1 0 1 0 0 0 1 0 0 0	0 0 1 1 2 0 1 - 1 0	1 0 0 0 0 0 1