



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

Delimitación taxonómica de las especies del grupo  
*Selenicereus vagans* (Hylocereeae, Cactaceae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGO**

P R E S E N T A:

**DANIEL MARTÍN MARTÍNEZ QUEZADA**



**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**

**2016**



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.

## Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno  
Martínez  
Quezada  
Daniel Martín  
55 49 56 54 45  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
308224582
2. Datos del tutor  
Dr.  
Ángel Salvador  
Arias  
Montes
3. Datos del sinodal 1  
Dra.  
Martha Juana  
Martínez  
Gordillo
4. Datos del sinodal 2  
Dra.  
Teresa Margarita  
Terrazas  
Salgado
5. Datos del sinodal 3  
Dra.  
Estela  
Sandoval  
Zapotitla
6. Datos del sinodal 4  
M. en C.  
Gabriel  
Arroyo  
Cosultchi
7. Datos trabajo escrito  
Delimitación taxonómica de las especies  
del grupo *Selenicereus vagans* (Hylocereeae, Cactaceae)  
81 p.  
2016



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ  
Director General  
Dirección General de Administración Escolar  
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Delimitación taxonómica de las especies del grupo *Selenicereus vagans*  
(Hylocereae, Cactaceae)**

realizado por **Daniel Martín Martínez Quezada** con número de cuenta **308224582** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietaria Dra. Martha Juana Martínez Gordillo

Propietaria Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado

Propietario Dr. Ángel Salvador Arias Montes  
Tutor

Suplente Dra. Estela Sandoval Zapotitla

Suplente M. en C. Gabriel Arroyo Cosultchi

Atentamente

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”

CIUDAD UNIVERSITARIA, D. F., A 10 DE NOVIEMBRE DE 2015

JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

“A scientist in his laboratory is not a mere technician;  
he is also a child confronting natural phenomena that impress him  
as though they were fairy tales”.

*Marie Curie*

## **Dedicatoria**

*A Dios, por permitirme llegar hasta aquí.*

*A mi mamá, a quien amo con todo mi ser; por todo su amor y apoyo incondicional,  
por nunca dejarme caer y velar por mí, sin ti no lo hubiera logrado.*

*A mi hermana Emilia por ser mi gran motivo para seguir creciendo, por todas las  
lecciones de vida, mi gran amiga.*

*A mi abuelita Tita por ser mi segunda mamá ¡gracias por todo!*

*A mis tíos Pablo, Rosario, Luis, Eugenio y Marcela por creer en mí.*

## Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México por todo el universo de oportunidades. A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por el apoyo financiero otorgado por medio del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT, clave IN204512) para la realización de la presente tesis.

Al Dr. Salvador Arias, por transmitirme su pasión por el estudio de las cactáceas mexicanas.

A los miembros de mi jurado, Dra. Martha Martínez, Dra. Teresa Terrazas, Dra. Estela Sandoval y M. en C. Gabriel Arroyo Cosultchi, por sus invaluable aportaciones a este proyecto.

A mis profesores de la facultad en especial a la Dra. Martha Martínez, la M. en C. Rosa María Fonseca, la Dra. Guillermina Murguía, al Biól. Gabriel Olalde y al Biól. Rodrigo Martínez por ser parte de mi crecimiento profesional y por quienes siento una profunda admiración y cariño.

A la Biól. Yolanda Morales por mostrarme la belleza del género *Selenicereus*, al M. en C. David Aquino por compartir conmigo parte de su experiencia en Cactaceae, al Dr. Héctor Tapia y a la M. en C. Itzi Fragoso por su paciencia y disposición en la realización de los análisis estadísticos.

A mis amigos de la Facultad: Axell Luyén, Minerva Reynoso, Enya Ramírez, Daniela Troncoso, Fausto Martínez, Pitha Martínez, Oscar de Luna y Ma. Fernanda Martínez, ¡gracias por todos los increíbles momentos juntos!

A mis amigas del Laboratorio de Apoyo a la Investigación del Jardín Botánico (IB-UNAM) que no sólo aportaron enormemente a mi crecimiento profesional sino personal; Dra. Estela Sandoval, Janeth Zamora, Karina Chávez, Jessica Solís, Diana Velázquez, Melania Fernández (una tica mexicana) y especialmente a Concepción Guzmán, Alicia Rojas y Bárbara Estrada por su paciencia y disposición para enseñarme las técnicas que permitieron desarrollar el presente proyecto. Que la amistad que consolidamos perdure, ¡decretado!

A Antonio Villanueva, por hacerme volver a creer.

A la Sra. Rebeca Martínez Velarde y a Anafrida Silva Martínez por su valiosa ayuda en la traducción al español de las descripciones originales en alemán.



*Selenicereus atropilosus* Kimmach (Tomado de Kimmach, 1978)

## ÍNDICE GENERAL

Resumen

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES	
Historia taxonómica del género <i>Selenicereus</i> (A. Berger) Britton & Rose.....	3
Anatomía del tallo en Cactaceae y su valor taxonómico.....	8
Estudios morfométricos en la subfamilia Cactoideae.....	11
3. JUSTIFICACIÓN.....	16
4. OBJETIVOS.....	17
5. MATERIALES Y MÉTODOS	
Trabajo de gabinete.....	18
Trabajo de campo.....	18
Obtención de datos morfológicos.....	19
Obtención de datos anatómicos.....	22
Análisis estadísticos.....	24
6. RESULTADOS	
Morfología del tallo.....	26
Análisis discriminante canónico de caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie.....	32
Análisis de varianza (ANOVA) y prueba de Tukey de los seis caracteres morfológicos cuantitativos con mayor peso en el ADC evaluados por especie.....	35
Anatomía.....	38
Análisis discriminante canónico de caracteres anatómicos cuantitativos por especie.....	45
Análisis de varianza (ANOVA) y prueba de Tukey de los siete caracteres anatómicos cuantitativos con mayor peso en el ADC evaluados por especie.....	48
Análisis de agrupamiento.....	51

7. DISCUSIÓN.....	53
8. CONCLUSIONES.....	62
9. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS.....	63
10. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DE <i>Selenicereus</i> (A. Berger) Britton & Rose, EVALUADAS EN ESTE PROYECTO A PARTIR DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS VEGETATIVOS DEL TALLO.....	65
11. LITERATURA CITADA.....	67
Apéndice I. Técnica de inclusión en parafina.....	74
Apéndice II. Tinción doble de safranina “O”-verde rápido FCF para tejidos incluidos en parafina.....	76
Apéndice III. Técnica de aislamiento de epidermis.....	78
Apéndice IV. Maceración de tejidos vasculares con solución Jeffrey.....	79
Apéndice V. Matriz básica de datos.....	80

## ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

<b>Cuadro 1.</b> Cuadro comparativo de las especies del género <i>Selenicereus</i> (A. Berger) Britton y Rose, reconocidas por varios autores.....	4
<b>Cuadro 2.</b> Clasificación infragenérica de Bauer (2003) para el género <i>Selenicereus</i> .....	5
<b>Cuadro 3.</b> Características distintivas del tallo de las especies del grupo <i>Selenicereus vagans</i> y su distribución según las descripciones originales.....	7
<b>Cuadro 4.</b> Especies y muestras utilizadas en el presente estudio. Todas las muestras se depositaron en la Colección de Cactáceas del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM y el Herbario Nacional (MEXU).....	19
<b>Cuadro 5.</b> Caracteres morfológicos cuantitativos del tallo.....	21
<b>Cuadro 6.</b> Caracteres morfológico cualitativos del tallo y estados de carácter.....	21
<b>Cuadro 7.</b> Caracteres anatómicos cuantitativos del tallo. (*) Evaluados a partir de los disociados del cilindro vascular.....	23
<b>Cuadro 8.</b> Caracteres anatómicos cualitativos del tallo y estados de carácter.....	24
<b>Cuadro 9.</b> Resumen del análisis discriminante canónico de 11 caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie.....	33
<b>Cuadro 10.</b> Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de los 11 caracteres morfológicos evaluados por especie.....	33
<b>Cuadro 11.</b> Representatividad de los 11 caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie en cada una de las primeras funciones canónicas del análisis discriminante canónico. En negritas los caracteres con mayor peso.....	34
<b>Cuadro 12.</b> ANOVA de los seis caracteres morfológicos cuantitativos del tallo con mayor peso en el ADC.....	35
<b>Cuadro 13.</b> Caracteres morfológicos cuantitativos del tallo evaluados por especie. P=promedio, D.E.=desviación estándar, m=moda. Letras distintas indican grupos distintos en la prueba de Tukey ( $P<0.05$ ).....	36

<b>Cuadro 14.</b> Resumen del análisis discriminante canónico de los 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie.....	46
<b>Cuadro 15.</b> Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de los 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie.....	47
<b>Cuadro 16.</b> Representatividad de los 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie en cada una de las tres primeras funciones canónicas del análisis discriminante canónico. En negritas los caracteres con mayor peso.....	47
<b>Cuadro 17.</b> ANOVA de los siete caracteres anatómicos cuantitativos con mayor peso en el ADC.....	48
<b>Cuadro 18.</b> Caracteres anatómicos cuantitativos del tallo evaluados por especie. P=promedio, D.E.=desviación estándar, m=moda. Letras distintas indican grupos distintos en la prueba de Tukey ( $P<0.05$ ).....	49
<b>Cuadro 19.</b> Caracteres evaluados que diferencian a <i>S. murrilli</i> de <i>S. vagans</i> .....	57
<b>Figura 1.</b> Esquemas de algunos caracteres morfológicos analizados.....	20
<b>Figura 2.</b> Tipo de espinas en otros grupos de cactáceas.....	26
<b>Figura 3.</b> Forma de las costillas en sección transversal.....	27
<b>Figura 4.</b> Surco intercostal.....	28
<b>Figura 5.</b> Depresión interareolar.....	28
<b>Figura 6.</b> Morfología del tallo y aréolas de <i>Selenicereus atropilosus</i> .....	29
<b>Figura 7.</b> Morfología del tallo y aréolas de <i>Selenicereus dorschianus</i> .....	29
<b>Figura 8.</b> Morfología del tallo y aréolas de <i>Selenicereus murrillii</i> .....	30
<b>Figura 9.</b> Morfología del tallo y aréolas de <i>Selenicereus spinulosus</i> .....	31
<b>Figura 10.</b> Morfología del tallo y aréolas de <i>Selenicereus vagans</i> .....	31
<b>Figura 11.</b> Diagrama de dispersión de puntos en el espacio bidimensional del análisis discriminante canónico de 11 caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie.....	33

<b>Figura 12.</b> Diagrama de caja y bigotes de los caracteres con mayor peso en el análisis discriminante canónico de los caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie. Letras diferentes indican grupos distintos a través de la prueba de Tukey.....	37
<b>Figura 13.</b> Epidermis, vista superficial.....	38
<b>Figura 14.</b> Cutícula y epidermis, sección transversal.....	39
<b>Figura 15.</b> Cristales epidérmicos bajo luz polarizada con cuña de cuarzo.....	40
<b>Figura 16.</b> Aparato estomático, sección transversal.....	41
<b>Figura 17.</b> Córtex, sección transversal.....	42
<b>Figura 18.</b> Xilema secundario.....	44
<b>Figura 19.</b> Diagrama de dispersión de puntos en el espacio bidimensional del análisis discriminante canónico de 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie.....	46
<b>Figura 20.</b> Diagrama de caja y bigotes de los caracteres con mayor peso en el análisis discriminante canónico de los caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie. Letras diferentes indican grupos distintos a través de la prueba de Tukey.....	50
<b>Figura 21.</b> Fenograma de las cinco especies analizadas con el coeficiente de Jaccard y UPGMA.....	52

## 1. INTRODUCCIÓN

La posición taxonómica de la familia Cactaceae, así como las clasificaciones por debajo de esta categoría han cambiado a lo largo del tiempo, Linneo (1753) ubicó a las cactáceas en la clase XII Icosandria subclase Monogynia, con 22 especies y un solo género: *Cactus*. Miller (1754) introduce los géneros *Cactus*, *Cereus*, *Pereskia* y *Opuntia*; los géneros *Mammillaria*, *Epiphyllum* y *Rhipsalis* fueron propuestos por Haworth en 1812 (Metzing y Kiesling, 2008).

De Candolle (1828) considera los siete géneros propuestos por Haworth y 174 especies; divide la familia en Rhipsalidae y Opuntiaceae (Metzing y Kiesling, 2008). Schumann (1879) divide a la familia en tres subfamilias y nueve tribus, donde Pereskioideae era el grupo más primitivo, seguido por Opuntioideae y Cactoideae (=Cereoideae) (Metzing y Kiesling, 2008).

Buxbaum (1948) y Cronquist (1981) confirman que Cactaceae se encuentra dentro de Caryophyllales. Entre 1919 y 1923 Britton y Rose dividen los géneros más grandes considerados hasta el momento en 123 géneros más pequeños. En 1966, Backeberg propone 233 géneros, mientras que a mediados de la década de 1970, Buxbaum propone 159. En 1979, Barthlott realiza un sistema de clasificación basado en el de Buxbaum, donde divide a las cactáceas epífitas en dos tribus: Rhipsalideae e Hylocereeae (Gibson y Nobel, 1986; Metzing y Kiesling, 2008).

Aunque durante mucho tiempo la mayor parte de la información relativa a la relación y delimitación de taxa en la familia Cactaceae se limitaba a caracteres morfológicos externos, a partir del siglo XIX se exploraron caracteres micromorfológicos que han resultado muy informativos a diferentes niveles taxonómicos, estos caracteres pueden ser encontrados en

las semillas (forma, textura de la cubierta seminal y posición del hilo), la morfología de los granos de polen (forma, ornamentación y número de aperturas), en la estructura anatómica de los tallos (cristales, esclereidas, estructura epidérmica) y más recientemente en las secuencias genéticas (Gibson y Nobel, 1986).

Actualmente, la familia Cactaceae comprende aproximadamente 1450 especies, distribuidas en 127 géneros (Hunt *et al.*, 2006) y está dividida en cuatro subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae, Maihuenioideae y Cactoideae (Gibson y Nobel, 1986; Stevens, 2012), siendo esta última la subfamilia más diversa. Cactoideae posee entre siete y nueve tribus (Barthlott y Hunt, 1993; Nobel, 2002), dos de las cuales poseen representantes epífitos de las regiones tropicales de América e introducidos en África (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978; Plume *et al.*, 2013): Rhipsalidae (con distribución sudamericana principalmente) e Hylocereeae (distribuida principalmente en norte y centroamérica), la cual posee entre seis y nueve géneros según varios autores (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978; Bauer, 2003). El número de especies reportado es preliminar, pues no existen estudios sistemáticos para los géneros incluidos; este es el caso de *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, el cual incluye entre 13 (Bravo-Hollis, 1978) y 28 especies (The Plant List, 2014), sólo a partir de consideraciones sobre el reconocimiento de especies y sin estudios sistemáticos formales. Por lo tanto en la presente tesis se propone llevar a cabo un estudio apoyado en el uso de caracteres anatómicos y morfológicos del tallo para poner a prueba a un conjunto de especies conocido como grupo *S. vagans* (*sensu* Bauer, 2003).

## 2. ANTECEDENTES

### Historia taxonómica del género *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose

El género *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, se ubica dentro de la tribu Hylocereeae, y se caracteriza por tener tallos delgados y largos, trepadores o colgantes, cilíndricos, con costillas o aplanados con alas; flores generalmente de anthesis nocturna, blancas, de más de 14 cm de largo, frutos rojos o verdes con pulpa blanca (Bravo-Hollis, 1978). El número de especies que integra este género, varía dependiendo de cada autor, pero se estima que oscila entre 13 (Bravo-Hollis, 1978) y 28 especies (The Plant List, 2014), de las cuales entre 17 y 23 se distribuyen en México (Barthlott y Hunt, 1993; Bauer, 2003; Guzmán *et al.*, 2007; Hunt *et al.*, 2006; Arias *et al.*, 2012).

Aunque en la actualidad hay referencias sobre el número de especies que integran al género *Selenicereus* (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978; Barthlott y Hunt, 1993; Bauer, 2003; Hunt *et al.*, 2006; Guzmán *et al.*, 2007; Arias *et al.*, 2012; The Plant List, 2014), esta misma literatura refiere la presencia de varias especies poco conocidas o provisionalmente aceptadas, ya que existe un amplio vacío sobre estudios que permitan reconocerlas y delimitarlas. Varios autores han desarrollado propuestas diferentes de clasificación infragenérica, por ejemplo, Britton y Rose (1920) no consideran una subdivisión del género y reconocen 16 especies. Bravo-Hollis (1978), agrupa a las especies en dos subgéneros: *Selenicereus* y *Deamia*, con un total de 13 especies. Por su parte, Hunt (1989) propone una clasificación en la que agrupa a las especies en cuatro secciones: *Selenicereus*, *Salmdyckia*, *Deamia* y *Strophocactus* y considera en total 15 especies. Posteriormente, Hunt *et al.*, (2006) consideran 11 especies y 3 subespecies, esta vez sin reconocer categorías infragenéricas (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Cuadro comparativo de las especies del género *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, reconocidas por varios autores.

Especies	Britton & Rose (1920)	Bravo-Hollis (1978)	Hunt (1989)	Bauer (2003)	Hunt (2006)	The Plant List (2014)
<i>S. anthonyanus</i>						
<i>S. atropilosus</i>						
<i>S. boeckmannii</i>						
<i>S. brevispinus</i>						
<i>S. chontalensis</i>						
<i>S. chrysocardium</i>						
<i>S. coniflorus</i>						
<i>S. donkelaarii</i>						
<i>S. extensus</i>						
<i>S. grandiflorus</i>						
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>donkelaarii</i>						
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>grandiflorus</i>						
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>hondurensis</i>						
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>lautneri</i>						
<i>S. hamatus</i>						
<i>S. hondurensis</i>						
<i>S. inermis</i>						
<i>S. innesii</i>						
<i>S. kunthianus</i>						
<i>S. macdonaldiae</i>						
<i>S. maxonii</i>						
<i>S. megalanthus</i>						
<i>S. mirandae</i>						
<i>S. murrillii</i>						
<i>S. nelsonii</i>						
<i>S. pteranthus</i>						
<i>S. pteranthus</i> f. <i>macdonaldiae</i>						
<i>S. pteranthus</i> f. <i>pteranthus</i>						
<i>S. rubineus</i>						
<i>S. setaceus</i>						
<i>S. spinulosus</i>						
<i>S. testudo</i>						
<i>S. tricae</i>						
<i>S. urbanianus</i>						
<i>S. vagans</i>						
<i>S. validus</i>						
<i>S. wercklei</i>						
<i>S. wittii</i>						
<b>Total</b>	<b>16</b>	<b>13</b>	<b>15</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>28</b>

Bauer (2003), realiza un tratamiento taxonómico para la tribu Hylocereeae y divide al género *Selenicereus* en cuatro grupos taxonómicos informales, que delimita a partir de la morfología floral: 1) grupo *Selenicereus*, 2) grupo *S. vagans*, 3) grupo *S. spinulosus* y 4) grupo *Cryptocereus* (Cuadro 2). El grupo *S. vagans* se seleccionó como el caso de estudio para el presente proyecto de tesis y está compuesto por tres especies: 1) *Selenicereus atropilosus* Kimmach, 2) *S. murrillii* Britton & Rose y 3) *S. vagans* K. Brandegee.

**Cuadro 2.** Clasificación infragenérica de Bauer (2003) para el género *Selenicereus*.

Especies	Grupo <i>Selenicereus</i>	Grupo <i>Selenicereus spinulosus</i>	Grupo <i>Selenicereus vagans</i>	Grupo <i>Cryptocereus</i>
<i>S. anthonyanus</i> (Alexander) Hunt				•
<i>S. atropilosus</i> Kimmach			•	
<i>S. grandiflorus</i> (L.) Britton & Rose	•			
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>donkelaarii</i> (Salm-Dyck) Bauer	•			
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>grandiflorus</i> Bauer	•			
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>hondurensis</i> (Schum. ex Weing.) Bauer	•			
<i>S. grandiflorus</i> subsp. <i>lautneri</i> Bauer	•			
<i>S. hamatus</i> (Scheidw. ex Pfeiffer) Britton & Rose				•
<i>S. inermis</i> (Otto ex Pfeiffer) Britton & Rose		•		
<i>S. murrillii</i> Britton & Rose			•	
<i>S. nelsonii</i> (Weing.) Britton & Rose		•		
<i>S. pteranthus</i> (Link ex Dietrich) Britton & Rose	•			
<i>S. pteranthus</i> f. <i>macdonaldiae</i> (Hook.) Bauer	•			
<i>S. pteranthus</i> f. <i>pteranthus</i> Bauer	•			
<i>S. spinulosus</i> (DC.) Britton & Rose		•		
<i>S. vagans</i> (Brandegee) Britton & Rose			•	
<i>S. validus</i> Arias & Guzmán	•			

Según Bauer (2003), las características diagnósticas que delimitan al grupo *S. vagans* son: 1) la inserción de los estambres en dos zonas en el tubo receptacular, 2) un número de segmentos del perianto inferior a 25, respecto al del resto de las especies, no claramente

diferenciados entre internos o externos, 3) ramas con costillas obtusas y 4) distribución de las especies en el occidente de México.

Las claves para la identificación de las especies de este género (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978; Bauer, 2003) consideran que los caracteres que definen a las especies del grupo *Selenicereus vagans* son principalmente, la longitud y forma de las espinas en el tallo (más de 3 mm y aciculares en *S. vagans*, cortas y cónicas en *S. murrillii*) y la presencia de cerdas largas en las aréolas del pericarpelo, únicas para *S. atropilosus*. Kimmach (1978), menciona que *S. atropilosus* es similar a otras especies del género, aunque resalta como características diagnósticas la presencia de un tubo receptacular corto y ancho; también indica que la flor es casi idéntica a la de *S. spinulosus*, especie que Bauer (2003) no incluye en el grupo *S. vagans*.

Bauer (2003), asume que en general *S. vagans* no tiene pelos en las aréolas del pericarpelo; sin embargo, reporta para ejemplares de herbario del sur de Puerto Vallarta (Jal.) la presencia de pelos largos, blanquecinos y muy conspicuos en el botón floral. Britton y Rose (1920), mencionan la notable similitud entre *Selenicereus murrillii* y *S. vagans* y que la diferencia encontrada corresponde a la forma de las espinas y el diámetro del tallo (cuadro 1). Estos autores no pudieron analizar estructuras reproductivas (flores o frutos), por lo que en años subsecuentes fue imposible corroborar la identidad de *S. murrillii*; sin embargo, en todas las clasificaciones propuestas posteriormente se considera como una especie aceptada pero no existen ejemplares de herbario ni referencias exactas de su distribución.

En la actualidad existen discrepancias respecto a considerar si *S. murrillii* representa una especie distinta de *S. vagans*, por ejemplo, Terrazas *et al.*, (2013) lo consideran como sinónimo de *S. vagans*; sin embargo, no aportan más información al respecto.

Por otra parte, Bauer (2009), describe a *Selenicereus dorschianus*, procedente de Jalisco, señalando como características diagnósticas la presencia de incisiones ahusadas entre las costillas, tubo receptacular con espinas poco visibles y pelos de 2 a 4 cm de largo, frutos verdes, así como raíces adventicias color magenta en cultivo; Bauer resalta la similitud con *S. vagans* al compartir las espinas aciculares, número de costillas (8) y la forma obtusa de las mismas en sección transversal. Al retomar la propuesta de Bauer (2003), sobre los grupos taxonómicos, la forma de las costillas es importante para definir al grupo *S. vagans*, por lo tanto se puede suponer que *S. dorschianus* pertenece a este grupo (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Características distintivas del tallo en las especies del grupo *Selenicereus vagans* y su distribución, según las descripciones originales.

Carácter	Grupo <i>Selenicereus vagans</i>			Grupo <i>Selenicereus</i>
	<i>S. atropilosus</i> Kinnach, 1978	<i>S. murrillii</i> Britton y Rose, 1920	<i>S. vagans</i> Britton y Rose, 1913	<i>S. dorschianus</i> Bauer, 2009
Color del tallo	Verde claro	Verde oscuro	Verde oscuro	Verde oscuro
Diámetro (mm)	15-20 (-40)	8	10-15	8-18
Número de costillas	(3-)4(-6)	7-8	8-9	8-10
Número de espinas por aréola	1-6	5-6	18	10-20
Forma de las espinas	Aciculares-cónicas	Cónicas	Aciculares	Aciculares
Longitud de las espinas (mm)	1-6	3-6	10-20	2-8
Color de las espinas	Blancas, rojizas a negras	Negras	Blancas	Blancas
Orientación de las espinas	Divergentes	Reflexas	Divergentes	Divergentes
Distribución geográfica	Jalisco	Colima, Jalisco	Nayarit, Sinaloa	Jalisco

## **Anatomía del tallo en Cactaceae y su valor taxonómico**

Los estudios orientados a analizar la anatomía de los tallos en Cactaceae son escasos; sin embargo, enfatizan la relevancia taxonómica y evolutiva de los caracteres anatómicos, principalmente dentro de la subfamilia Cactoideae. Los atributos de la epidermis proveen importantes caracteres diagnósticos a diferentes niveles taxonómicos, incluso para ayudar a distinguir entre géneros y especies estrechamente relacionados, y han demostrado ser caracteres informativos en las filogenias con caracteres morfológicos (Terrazas y Arias, 2002; Terrazas y Mauseth, 2002).

La epidermis, en la mayoría de los casos es monoestratificada; sin embargo, puede ser multiestratificada como en las tribus Cactaeae (*Astrophytum*) y Echinocereaeae (*Pachycereus*) (Terrazas y Arias, 2002; Terrazas y Mauseth, 2002). Las células epidérmicas presentan paredes primarias delgadas; sin embargo, en algunos géneros como *Cereus* y *Mammillaria*, la pared periclinal externa es más gruesa que la interna y las paredes radiales; las paredes celulares externas son generalmente aplanadas o convexas (características en las tribus Cactaeae y Echinocereaeae), pero pueden presentarse en forma de tricomas o papilas, como en algunas especies de *Ariocarpus*, *Ferocactus*, *Lophophora*, *Thelocactus* y *Turbincarpus* (Gibson y Nobel, 1986; Bravo-Hollis, 1978; Terrazas y Arias, 2002; Terrazas y Mauseth, 2002).

La presencia de contenidos en las células epidérmicas es un carácter altamente diagnóstico a nivel de género o especie; por ejemplo, los cuerpos de sílice son un carácter diagnóstico para el género *Stenocereus* (Terrazas y Loza-Cornejo, 2002). Los cristales prismáticos y drusas de oxalato de calcio son los tipos más comunes presentes en Cactoideae, pueden ser solitarios como en *Acanthocereus*, *Peniocereus*, *Hylocereus* y algunas especies de

*Cephalocereus*. Los cristales prismáticos están presentes en especies de *Turbincarpus* (tribu Cacteeae) y *Melocactus* (tribu Cereeae); mientras que las drusas se encuentran en algunas especies de *Coryphantha*, *Mammillaria* y *Thelocactus* (tribu Cereeae) (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003).

Los cristales múltiples por célula, distinguen a las especies de *Neobuxbaumia*. Los cristales aciculares son raros en Cactoideae, pero están presentes en miembros de la tribu Hylocereeae, como *Epiphyllum* y *Selenicereus spinulosus*. *Echinocereus pulchellus* es la única especie del género que tiene taninos en el lumen de las células epidérmicas (Terrazas y Arias, 2002; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; García Aguilar *et al.*, 2009).

La cutícula en la mayoría de los casos es lisa; sin embargo, en algunos géneros como *Ariocarpus*, *Pachycereus* puede ser rugosa y gruesa. La presencia de micropapilas en el subgénero *Pseudoacanthocereus* soporta el reconocimiento de este taxón dentro del género *Peniocereus*. Este carácter también es importante para el reconocimiento de la serie Tomentosae del género *Opuntia*. El grosor de la cutícula es altamente variable; sin embargo, en el género *Thelocactus*, parece ser útil en la delimitación de las especies (Terrazas y Arias, 2002; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003).

Debajo de la epidermis se encuentra la hipodermis, compuesta por células colenquimatosas, la cual puede contener inclusiones cristalinas de oxalato de calcio (Bravo-Hollis, 1978); este estrato celular está presente en Cactoideae y Opuntioideae, pero está ausente en Pereskioideae (Terrazas y Mauseth, 2002). La hipodermis tiene un número variable de estratos, en algunas cactáceas columnares puede alcanzar hasta 10 (Gibson y Nobel, 1986); al igual que el grosor de la cutícula, el número de estratos de la hipodermis puede variar entre plantas cultivadas y silvestres; sin embargo, el grosor de la pared de las células de la

hipodermis en las especies de un mismo género, parece ser carácter taxonómicamente informativo (Terrazas y Arias, 2002).

Terrazas y Arias (2002) no encontraron caracteres taxonómicamente informativos en el tejido fundamental del córtex de Cactoideae, pero señalan que la frecuencia de las cavidades de mucílago en el córtex puede ser utilizada para la separación de taxa a niveles específicos e infraespecíficos. Tal es el caso de *Rhipsalis cereoides* y *R. teres*, en el estudio de Calvente *et al.*, (2008), cuyos atributos morfológicos son similares, pero la abundancia de las células de mucílago varía entre los taxa evaluados.

La utilidad taxonómica de los laticíferos (*Coryphantha*, *Leuchtenbergia* y *Mammillaria*) y células de mucílago es limitada, debido a la gran variación encontrada en el número y tamaño, dependiendo de la temporada de colecta; sin embargo, cuando las células de mucílago forman cavidades largas, comúnmente restringidas a la región externa del tallo, son informativas a nivel de especie, tal es el caso de dos especies de *Stenocereus* (Terrazas y Arias, 2002).

La distribución de los haces vasculares en el tallo es muy variable; sin embargo, los haces corticales de *Carnegiea* son distintivos porque poseen una vaina esclerenquimatosa del haz. Las especies de *Acanthocereus*, *Epiphyllum* y *Selenicereus* tienen fibras extraxilares que se diferencian de manera adyacente a las células de conducción del floema (Terrazas y Arias, 2002). Los haces medulares son similares en tamaño a los haces corticales y están presentes en muchos de los miembros de Cactoideae, pero están ausentes en Hylocereeae, Rhipsalidae y algunos miembros de Cactaeae y Notocactae (Mauseth, 1993; Terrazas y Mauseth, 2002).

## Estudios morfométricos en la subfamilia Cactoideae

La morfometría de distancias es un enfoque dentro de la biometría que abarca el estudio de la forma, utilizando análisis estadísticos univariados y multivariados de datos lineales de estructuras macro y microscópicas (Toro Ibacache, 2010). Esta herramienta ha demostrado su utilidad en el reconocimiento de especies con amplia variación morfológica o pertenecientes a complejos de especies en diversas familias de plantas (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010) y la evaluación de la diversidad de formas en sus órganos por muchos años (Cope *et al.*, 2012).

Los estudios que utilizan análisis multivariados como herramienta para resolver problemas taxonómicos en la familia Cactaceae son escasos, pero con resultados significativos. Baker y Johnson (2000) utilizaron morfometría de distancias para establecer los límites taxonómicos de tres taxa del género *Escobaria* (*E. guadalupensis*, *E. sneedii* var. *sneedii* y *E. sneedii* var. *leei*). Utilizaron nueve poblaciones diferentes, tres de las cuales poseían un estatus taxonómico cuestionable. Se evaluaron 20 caracteres, de los cuales cuatro caracteres vegetativos explicaron la mayor parte de la variación; el análisis discriminante canónico demostró que más del 93% de los individuos evaluados estaban asignados correctamente en los grupos propuestos, mientras que el complemento correspondieron a las poblaciones problema que fueron asignados a *E. guadalupensis* y *E. sneedii* var. *leei*. Se demostró que estos individuos eran formas intermedias entre dos variedades lo que podría atribuirse a un proceso de hibridación.

Baker (2006a, 2006b) realizó estudios sobre la delimitación de especies en la sección *Triglochidiati* del género *Echinocereus*. En el primero (Baker, 2006a) utilizó morfometría de distancias en un grupo pobremente conocido de especies nativas del noroeste de México

y el sureste de Estados Unidos. Se evaluaron 22 caracteres en 30-40 individuos por localidad, de 20 poblaciones de seis especies. Los datos se evaluaron mediante el análisis de componentes principales, el cual mostró que los dos primeros componentes principales, representados por caracteres vegetativos, abarcaron el 47.7%. El análisis discriminante canónico explicó que más del 90% de los individuos se asignaron correctamente en los grupos asignados *a priori*. La evidencia mostrada por los estadísticos multivariados, permitió reconocer a *E. yavapaiensis* como una especie nueva.

En ese mismo año (Baker 2006b) realizó otro estudio sobre la delimitación de las especies de *Echinocereus* (*E. arizonicus*, *E. santaritensis* y *E. triglochidiatus*) nativas de Arizona utilizando 21 caracteres en individuos de 15 poblaciones. Los datos fueron sometidos a un análisis de componentes principales, el cual dilucidó que los dos primeros componentes, representados por los caracteres florales explicaron 34.8% de la variación total acumulada. Se evaluó la identidad de los individuos estudiados dentro del grupo correspondiente a *E. arizonicus*, para corroborar la existencia de subespecies, en este caso los caracteres vegetativos del tallo fueron los más importantes para delimitar dos grupos, que correspondieron a *E. arizonicus* subsp. *arizonicus* y *E. arizonicus* subsp. *nigrihorridispinus*. En el análisis discriminante canónico, el porcentaje de individuos asignados correctamente a cada subespecie fue mayor a 90%.

Mota-Lambert *et al.*, (2006) realizaron un análisis morfométrico en *Melocactus paucispinus* y *M. concinnus* en Bahía, Brasil; se estudiaron 256 individuos de 10 poblaciones y 64 individuos de tres poblaciones respectivamente y se evaluaron 17 caracteres, en su mayoría vegetativos. El análisis discriminante mostró que el porcentaje de clasificación errónea varió entre 57 y 100%, reflejando la presencia de poblaciones conespecíficas. Los autores

sustentan que la variación morfológica baja es resultado de las cruzas interespecíficas de estos taxa y la endogamia, debido al bajo número de individuos por población; estos resultados fueron congruentes con los análisis de diversidad alélica realizados por los autores.

Grimaldo-Juárez *et al.*, (2007) realizaron un estudio de delimitación taxonómica de 21 genotipos de *Hylocereus undatus*. Se evaluaron 47 caracteres en total, 10 de ellos vegetativos y 37 reproductivos. El resultado del análisis de componentes principales mostró que los tres primeros componentes explicaron el 60% de la variación, incluyendo 28 caracteres, esta información se evaluó con un análisis discriminante canónico, obteniendo de manera gráfica la delimitación de cuatro grupos definidos por el color de la pared del fruto: magenta, rojo, blanco y amarillo.

Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2010) efectuaron un análisis de delimitación de dos especies del género *Neobuxbaumia*: *N. mezcalaensis* y *N. multiareolata*, esta última ha cambiado de clasificación dentro del género, tratándola como sinónimo de *N. mezcalaensis*, como subespecie de ésta o como especie diferente. En este estudio se evaluaron 46 caracteres en 290 individuos de *N. mezcalaensis*, *N. multiareolata* (especies conflicto), *N. polylopha* y *N. squamulosa*. El análisis de componentes principales arrojó que las tres primeras variables explicaron 100% de la variación total. Posteriormente se aplicó un análisis discriminante canónico, lo que mostró que 100% de los individuos evaluados fueron asignados correctamente dentro de sus respectivas especies. Los análisis revelaron algunos caracteres que no se habían señalado como importantes para distinguir estas dos especies.

Baker y Butterworth (2013) hacen una revisión taxonómica de la sección *Robustispina* del género *Coryphantha*, con el objetivo de reconocer y delimitar los taxa subspecíficos de *C. robustispina*, la cual incluye tres subespecies: subsp. *robustispina*, subsp. *scheeri* y subsp. *uncinata*. Se evaluaron 18 caracteres vegetativos y 14 florales, en 818 individuos de 22 poblaciones. El análisis de componentes principales reveló que los caracteres del tallo fueron los más relevantes para la delimitación de subespecies, los tres primeros componentes principales explicaron 72.9% de la variación total. El análisis discriminante canónico mostró que el porcentaje de individuos clasificados correctamente con los caracteres del tallo fue del 96.2%, mientras que con los caracteres florales fue del 90.6%.

Sánchez *et al.*, (2013) realizaron un estudio sobre la delimitación de las especies de la sección *Triglochidiati* del género *Echinocereus* nativas de México, ya que las revisiones más recientes indican que incluye entre 12 y 14 especies. Se evaluaron 20 caracteres en 179 individuos de distintas poblaciones. El análisis discriminante canónico, arrojó que las tres primeras variables canónicas explican 90.4% de la variación total de la muestra, representadas por cinco caracteres que permiten distinguir seis grupos. Los caracteres vegetativos cuantitativos que fueron útiles para reconocer a tres de las seis especies aceptadas en este trabajo fueron el número de costillas, el número de espinas centrales, el grosor del tallo y la longitud de las espinas. No obstante, los caracteres florales incluidos (longitud de la flor, razón longitud del tubo receptacular/perianto y longitud del perianto) también mostraron una carga importante en las funciones canónicas y fueron útiles para reconocer al resto de las especies. Con base en estos resultados, la sección *Triglochidiati* en México, estaría representada por: *E. acifer* (incluye a *E. chaletii*, *E. huitcholensis* y *E.*

*ortegae* subsp. *ortegae*), *E. arizonicus*, *E. coccineus*, *E. koehresianus*, *E. polyacanthus* (incluye a *E. mombergerianus* y *E. pacificus*) y *E. scheeri*.

### 3. JUSTIFICACIÓN

La familia Cactaceae es una de las familias botánicas más importantes de México, no sólo por el número de especies que se distribuyen en este país y de las cuales muchas son endémicas, también son relevantes por formar parte de nuestra identidad cultural. Aunque se han realizado diversos tratamientos taxonómicos para la familia, los estudios sobre delimitación de especies son exigüos, comparados con la alta diversidad taxonómica conocida. Tal es el caso del género *Selenicereus*, en donde se han reconocido desde 13 hasta 28 especies, por lo que es evidente que varias especies no están suficientemente delimitadas. Al recabar información taxonómica es claro que el reconocimiento de este género es limitado, debido a la falta de descripciones adecuadas, claves de identificación actualizadas y estudios sobre delimitación de especies. En particular, esto sucede con los taxa que integran el grupo *Selenicereus vagans* (*sensu* Bauer) en donde se integran especies descritas de manera incompleta, cuyas poblaciones y distribución se desconocen; además de que se encuentran en peligro de extinción de acuerdo a la Lista Roja de la IUCN.

Si bien es cierto que los caracteres florales son los caracteres comúnmente utilizados en el reconocimiento de las especies, en Cactaceae, estudios previos sugieren que los caracteres morfológicos y anatómicos vegetativos también aportan información valiosa, que en muchos casos no ha sido explorada. Un caso particular es *Selenicereus*, donde las flores son efímeras y de antesis nocturna, lo que hace difícil su estudio. Por estos motivos se propone el presente estudio donde se hace uso de métodos morfométricos para analizar un conjunto de caracteres morfológicos y anatómicos del tallo, para poner a prueba su valor en la delimitación de las especies del grupo *Selenicereus vagans*.

## 4. OBJETIVOS

### Objetivo general

- Delimitar en número de especies que integran el grupo *S. vagans sensu* Bauer, a través de caracteres morfológicos vegetativos y anatómicos.

### Objetivos particulares

- Conocer y definir los caracteres morfológicos del tallo que permitan delimitar a las especies en estudio.
- Describir los caracteres anatómicos del tallo de las especies en estudio, que sean estables como caracteres taxonómicos.
- Establecer la circunscripción de *Selenicereus dorschianus* Bauer al grupo *Selenicereus vagans* (*sensu* Bauer), basado en similitud morfológica.
- Resolver si la localidad identificada a priori como *S. murrillii* se clasifica o no como *S. vagans*.

## 5. MATERIALES Y MÉTODO

### Trabajo de gabinete

Se llevó a cabo la búsqueda de información bibliográfica respecto a los trabajos taxonómicos de la familia Cactaceae, con especial énfasis en el género *Selenicereus*. Se obtuvieron muestras vivas de la Colección de Cactáceas del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México; la revisión de dos herbarios (MEXU y FCME) fue necesaria para tener acercamiento a las características morfológicas del tallo y distribución geográfica de las especies para la planeación del trabajo de campo.

### Trabajo de campo

Con base en la información obtenida de la bibliografía, de los ejemplares vivos del Jardín Botánico y de los ejemplares de herbario, se decidió visitar las localidades más representativas en el Río Coahuayana y la zona costera de Colima, así como la región costera de Jalisco (desde Barra de Navidad hasta Chamela). Durante las visitas al estado de Jalisco se colectaron ejemplares de *Selenicereus atropilosus* y *S. dorschianus*. Por último, se decidió tomar a *S. spinulosus* (grupo *S. spinulosus*, *sensu* Bauer, 2003) como grupo comparativo debido a que es una especie ampliamente reconocida y de distribución oriental en el país; en total se seleccionaron tres localidades diferentes para cada especie, teniendo un total de 13 muestras (Cuadro 4), sobre las cuales se realizaron todos los análisis. Los ejemplares recolectados fueron ingresados a la Colección de Cactáceas del Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM.

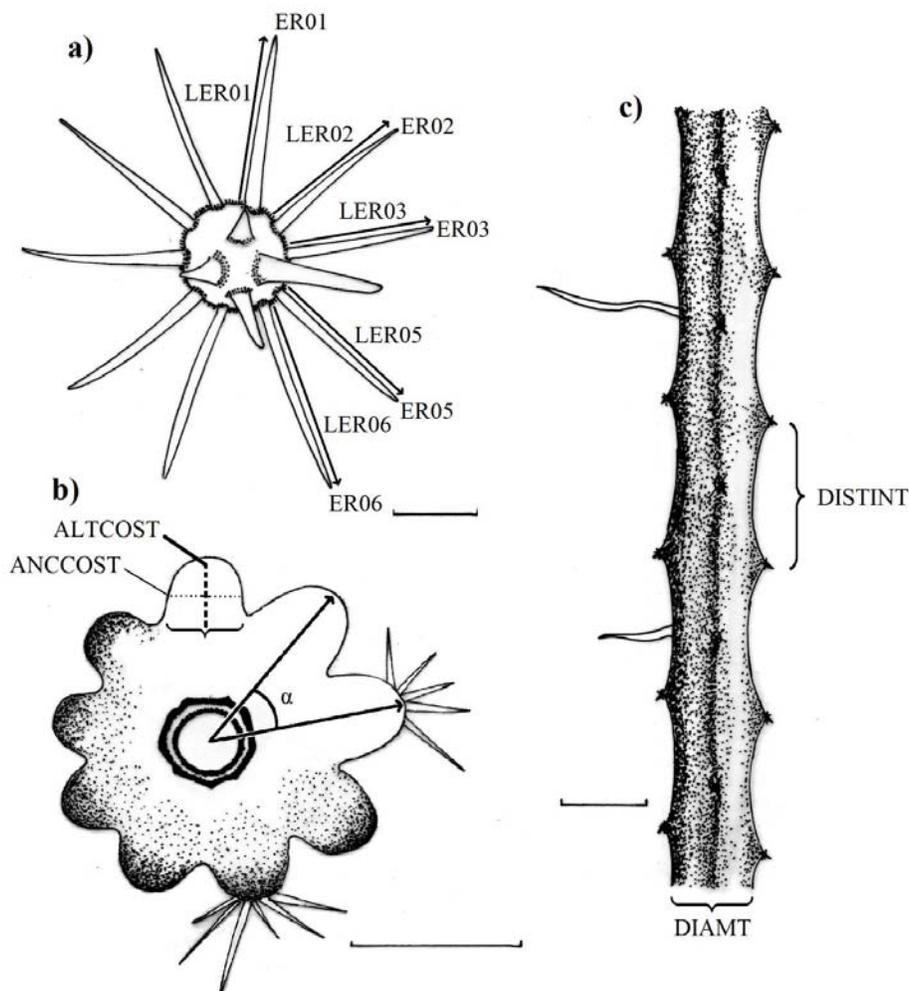
**Cuadro 4.** Especies y muestras utilizadas en el presente estudio. Todas las muestras se depositaron en la Colección de Cactáceas del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM y el Herbario Nacional (MEXU).

Grupo (Bauer, 2003)	Especie	Colector y No. de colecta	Localidad	Coordenadas
Grupo <i>Selenicereus</i>	<i>S. dorschianus</i>	<i>S. Arias 2219</i>	Puerto Vallarta, Jal.	20°21'35.4"N 105°16'31.1"W
		<i>S. Arias 2220</i>	Puerto Vallarta, Jal.	20°21'35.4"N 105°16'31.1"W
		<i>S. Arias 2221</i>	Puerto Vallarta, Jal.	20°21'11.4"N 105°18'40.6"W
Grupo <i>S. spinulosus</i>	<i>S. spinulosus</i>	<i>J. Meyrán García 4481</i>	Tolantongo. Hgo.	20°38'56"N 98°59'36"W
		<i>S. Arias 1080</i>	Teapa. Tab.	17°31'51"N 92°55'56"W
		<i>S. Arias 2191</i>	Jalpan de Serra, Qro.	21°10'11.5"N 99°27'5.41"W
Grupo <i>S. vagans</i>	<i>S. atropilosus</i>	<i>H. J. Arreola Nava 1473</i>	Puerto Vallarta, Jal.	20°31'21"N 105°15'39"W
		<i>S. Arias 2216</i>	Minatitlán, Jal.	19°27'00.1"N 103°59'16.5"W
		<i>S. Arias 2217</i>	Minatitlán, Jal.	19°27'40.4"N 103°59'00.6"W
	<i>S. murrillii</i>	<i>H. Sánchez Mejorada 4206</i>	Churumuco, Mich.	18°56'01"N 101°52'30"W
	<i>S. vagans</i>	<i>J. J. Blancas Vázquez 111</i>	Islas Marías, Nay.	21°39'31.9"N 106°32'48.7"W
		<i>N. Taylor 296</i>	La Huerta, Jal.	19°26'38"N 104°56'22"W
		<i>S. Arias 1832</i>	Escuinapa, Sin.	22°41'27.2"N 105°35'12.3"W

### Obtención de datos morfológicos

Se evaluó un total de 35 caracteres morfológicos (Cuadros 5 y 6), para lo cual se midieron directamente los individuos y tomaron fotografías de 20 aréolas y secciones de diferentes ramas maduras por individuo con una cámara digital Canon EOS Rebel T3i y una escala de 1 cm. Las mediciones fueron realizadas con la herramienta de distancias lineares y ángulos del analizador de imágenes Bio7 v.2.0 (M. Austenfeld, 2014). Los ángulos se transformaron a escala de 360°. Se generaron representaciones gráficas de la disposición promedio de las espinas; si observamos a la aréola como un reloj, a cada espina radial se le

asignó una categoría en sentido dextrógiro de acuerdo al ángulo-hora para determinar su posición de acuerdo a lo propuesto por Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2010) (Fig. 1). Debido a que las aréolas de las especies estudiadas poseen simetría bilateral sólo se analizaron las espinas del lado derecho de la aréola; al realizar el estudio comparativo entre las especies sólo se analizó la espina radial en posición 05 (ER05) debido a que ésta es constante entre todos los taxa evaluados.



**Figura 1.** Esquemas de algunos de los caracteres morfológicos analizados. **a)** Aréola de *Selenicereus vagans* (*S. Arias 1832*) con espinas radiales en posiciones 01, 02, 03, 05 y 06, nótese que no hay presencia de espina radial en posición 04. **b)** Tallo de *S. dorschianus* (*S. Arias 2220*) en sección transversal. **c)** Tallo de *S. spinulosus* (*S. Arias 1080*). Acrónimos basados en el Cuadro 5. Escalas: a) 0.5mm, b) 0.5cm y c) 1cm. Ilustraciones de Daniel Martín Martínez Quezada.

**Cuadro 5.** Caracteres morfológicos cuantitativos del tallo.

Número de carácter	Acrónimo	Carácter
1	ER01	Posición de la espina radial 01
2	ER02	Posición de la espina radial 02
3	ER03	Posición de la espina radial 03
4	ER04	Posición de la espina radial 04
5	ER05	Posición de la espina radial 05
6	ER06	Posición de la espina radial 06
7	ER07	Posición de la espina radial 07
8	LER01	Longitud de la espina radial 01 (mm)
9	LER02	Longitud de la espina radial 02 (mm)
10	LER03	Longitud de la espina radial 03 (mm)
11	LER04	Longitud de la espina radial 04 (mm)
12	LER05	Longitud de la espina radial 05 (mm)
13	LER06	Longitud de la espina radial 06 (mm)
14	LER07	Longitud de la espina radial 07 (mm)
15	DIAMT	Diámetro del tallo (mm)
16	NUMCOST	Número de costillas
17	ALTCOST	Altura de las costillas (mm)
18	ANCCOST	Ancho de las costillas en la región media (mm)
19	ANGCOST	Ángulo de apertura de las costillas ( $\alpha$ )
20	DISTINT	Distancia interareolar (mm)
21	DIAMAR	Diámetro de las aréolas (mm)
22	NUMEC	Número de espinas centrales
23	NUMER	Número de espinas radiales

**Cuadro 6.** Caracteres morfológicos cualitativos del tallo y estados de carácter.

No. de carácter	Carácter	Estado de carácter	
1	Espina radial en posición 01	0 Ausente	1 Presente
2	Espina radial en posición 02	0 Ausente	1 Presente
3	Espina radial en posición 03	0 Ausente	1 Presente
4	Espina radial en posición 04	0 Ausente	1 Presente
5	Espina radial en posición 06	0 Ausente	1 Presente
6	Espina radial en posición 07	0 Ausente	1 Presente
7	Forma de la costilla en sección transversal	0 Aguda	1 Obtusa
8	Depresión interareolar	0 Ausente	1 Presente
9	Forma de las espinas radiales	0 Aciculares	1 Subuladas
10	Color de las espinas centrales	0 Amarillas	1 Cafés
11	Color de las espinas radiales	0 Blancas	1 Cafés
12	Color del tallo	0 Verde claro	1 Verde oscuro

### **Obtención de datos anatómicos**

Por cada individuo analizado, se cortaron segmentos de tallos maduros de aproximadamente 1 cm de longitud de la región media del tallo; se dejaron reposar en agua por 24 horas para eliminar la mayor cantidad de mucílago y fueron fijados en FAA (Formaldehído-ácido acético-alcohol-agua) por 48 horas. Posteriormente se sometieron a ablandamiento químico con GAA 1:1:1 (glicerina-alcohol-agua) por aproximadamente 5 meses (Sandoval-Zapotitla *et al.*, 2005). Una vez ablandado el tejido se sometió a un tren gradual de deshidratación con alcohol butílico terciario (ABT), desde 35% hasta absoluto, para su posterior inclusión en parafina histológica siguiendo la técnica propuesta por Sandoval-Zapotitla *et al.*, (2005) (Apéndice I). Una vez que se obtuvieron los bloques de parafina con las muestras incluidas, se seccionaron transversalmente con un micrótopo de deslizamiento Reichert, Wien Nr 15356 a 30  $\mu\text{m}$  y posteriormente fueron teñidas mediante la técnica de tinción doble de safranina-verde rápido y montadas en resina sintética (Apéndice II).

La obtención de las preparaciones de segmentos epidérmicos se llevó a cabo mediante la técnica de aislamiento mecánico de epidermis propuesta por Sandoval-Zapotitla *et al.*, (2005). Los segmentos epidérmicos se trataron con NaOH al 20% por 30 minutos, para eliminar el tejido adyacente y se aclararon con hipoclorito de sodio al 20%, finalmente se montaron en gelatina glicerinada (Apéndice III). Para el estudio de la composición celular del xilema del cilindro vascular central, se recurrió a la técnica de maceración con solución Jeffrey (Sandoval-Zapotitla *et al.*, 2005), los elementos celulares fueron teñidos con safranina y montados en resina sintética (Apéndice IV).

Las observaciones fueron realizadas utilizando las técnicas de iluminación: campo claro, contraste de fases y polarización en un fotomicroscopio Axioskop (Carl Zeiss). Se elaboraron fotomicrografías con una cámara de video ExwaveHAD (Sony) y las mediciones para los caracteres cuantitativos se realizaron con la herramienta de distancias lineares y área del analizador de imágenes ImageJ v.1.48 (W. Rasband, 2012). Se evaluó un total de 31 caracteres, entre cuantitativos (Cuadro 7) y cualitativos (Cuadro 8). Para la descripción de los caracteres del xilema secundario se siguieron las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989).

**Cuadro 7.** Caracteres anatómicos cuantitativos del tallo. (\*) Evaluado a partir de los disociados del cilindro vascular.

No. de carácter	Acrónimo	Carácter
1	GRCUT	Grosor de la cutícula ( $\mu\text{m}$ ).
2	LONCEP	Longitud de las células epidérmicas en sección transversal ( $\mu\text{m}$ ).
3	ANCEP	Ancho de las células epidérmicas en sección transversal ( $\mu\text{m}$ ).
4	LONCOC	Longitud de células oclusivas ( $\mu\text{m}$ ).
5	DIACOC	Diámetro de células oclusivas ( $\mu\text{m}$ ).
6	LONPE	Longitud del poro estomático ( $\mu\text{m}$ ).
7	ACOC	Área de células oclusivas ( $\mu\text{m}^2$ ).
8	ACEPS	Área de células epidérmicas en vista superficial ( $\mu\text{m}^2$ ).
9	GRPCEP	Grosor de la pared de células epidérmicas ( $\mu\text{m}$ ).
10	ÍEST	Índice estomático (índice de Salisbury).
11	NEHIP	Número de estratos hipodérmicos.
12	LONHIPT	Longitud de células hipodérmicas en sección transversal ( $\mu\text{m}$ ).
13	ANCHIPT	Ancho de células hipodérmicas en sección transversal ( $\mu\text{m}$ ).
14	GRPHIP	Grosor de la pared de células hipodérmicas ( $\mu\text{m}$ ).
15	GRFIBES	Grosor de la pared de las fibras de esclerenquima ( $\mu\text{m}$ ).
16	DIAMEV	Diámetro de los elementos de vaso del xilema en sección transversal ( $\mu\text{m}$ ).
17	LONEV	Longitud de los elementos de vaso del xilema ( $\mu\text{m}$ ).*
18	GRFIBX	Grosor de la pared de las fibras del xilema ( $\mu\text{m}$ ).
19	LONFIB	Longitud de fibras ( $\mu\text{m}$ ).*
20	GRFIB	Grosor de fibras ( $\mu\text{m}$ ).*
21	LONCER	Longitud de células erectas de los radios ( $\mu\text{m}$ ).*
22	ANCER	Longitud de células erectas de los radios ( $\mu\text{m}$ ).*

**Cuadro 8.** Caracteres anatómicos cualitativos del tallo y estados de carácter.

No. de carácter	Carácter	Estado de carácter	
1	Intrusiones cuticulares en la epidermis	0 Ausente	1 Presente
2	Tipo de cristales presentes en la epidermis	0 Prismáticos cortos	1 Prismáticos alargados
3	Posición de céls. oclusiv. respecto a las céls. subsidiarias en sec. transv.	0 Superficiales	1 Hundidas a semihundidas
4	Presencia de cristales en el córtex	0 Ausentes	1 Presentes
5	Distribución de las células de mucílago en el córtex	0 Al azar	1 Agrupadas en las costillas
6	Forma de la pared periclinal externa céls. epidérmicas en sec. transv.	0 Aplanada	1 Convexa
7	Tipo de mesofilo	0 Homogéneo	1 Heterogéneo
8	Disposición de los vasos en el xilema	0 Solitarios	1 Agrupados
9	Abundancia cualitativa de haces vasculares corticales	0 Escasos	1 Abundantes

### Análisis estadísticos

Se registraron 60 datos correspondientes a tres individuos por especie (con excepción de *S. murrillii* donde se evaluó un solo individuo), sumando 260 registros por carácter; multiplicado por los parámetros analizados, se obtuvo un total de 5980 registros, sin embargo, sólo se analizaron 2860 registros (correspondientes a 11 caracteres) datos en la matriz de caracteres morfológicos cuantitativos para mantener la correspondencia de todos los caracteres en todas las especies. Por otra parte, para los caracteres anatómicos cuantitativos se registraron 5720 registros para los 22 parámetros. Una vez organizados los datos, éstos transformados a logaritmo natural, con el objetivo de mejorar la distribución normal y que sus varianzas sean homogéneas (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010). Se aplicó un análisis discriminante canónico (ADC), en el siguiente orden: **I**) evaluando los caracteres morfológicos cuantitativos por especie y **II**) evaluando los caracteres anatómicos cuantitativos por especie. Para cada análisis se calcularon las distancias cuadradas de

Mahalanobis ( $D^2$ ) y se probó su significancia estadística mediante la prueba de distancias de Fisher.

Se aplicó un análisis discriminante clasificatorio (AC), que muestra el porcentaje de mediciones correctamente asignadas a los grupos establecidos *a priori*; a los caracteres con mayor carga seleccionados por el ADC, se les aplicó un análisis de varianza (ANOVA) y se compararon las medias entre grupos mediante una prueba HSD de Tukey, finalmente se calculó el promedio o moda y la desviación estándar para las localidades y especies.

Se generó una matriz de datos mixta con los caracteres cualitativos (binarios) y los parámetros cuantitativos (continuos) más relevantes de cada análisis discriminante canónico, estos últimos fueron transformados a caracteres binarios con base en el resultado la prueba de diferencia de medias de Tukey (Apéndice V), posteriormente se construyó una matriz de similitud entre OTUs mediante el coeficiente de Jaccard y se generó un fenograma mediante ligamiento promedio (UPGMA, unweighted pair-group method using arithmetic averages).

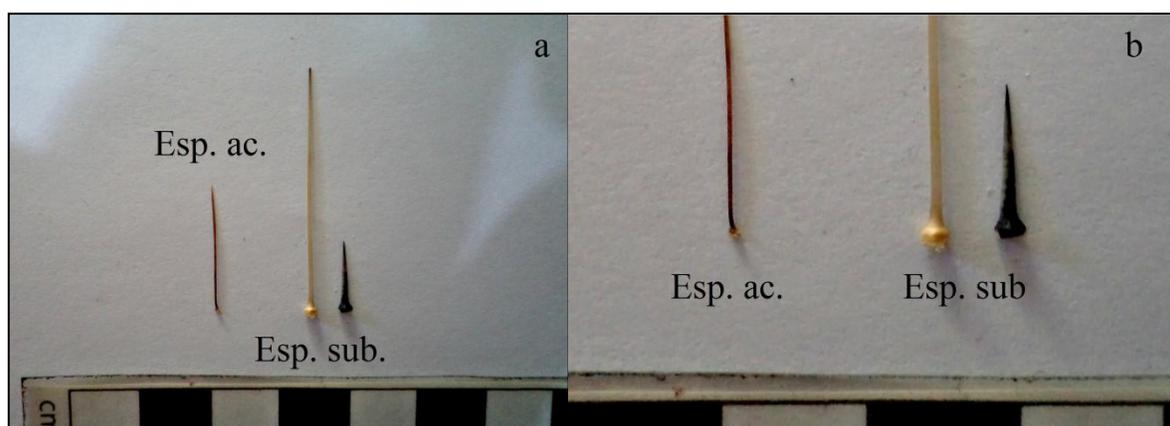
Todos los estadísticos fueron realizados con el programa JMP v.7 (SAS Institute Inc.), con excepción de la estandarización de las matrices de datos, el cálculo de las distancias de Mahalanobis y la prueba de distancias de Fisher, que fueron realizados con el programa XLStat (Addinsoft SARL, 2008); el análisis de agrupamiento se realizó en el programa NTSYS v.2.1 (Exeter Software, 2000).

## 6. RESULTADOS

### Morfología del tallo

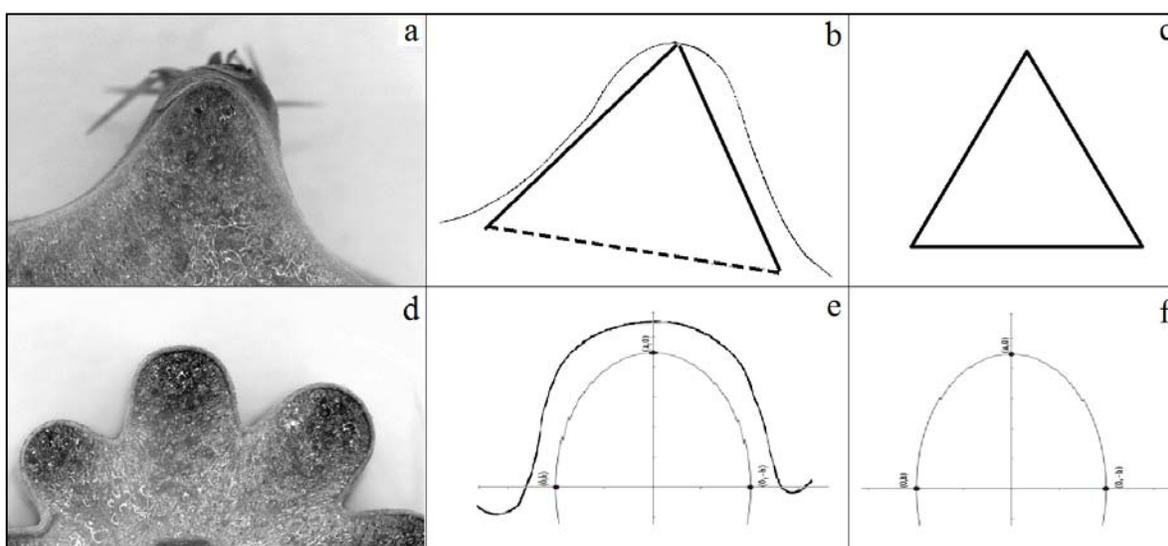
Se compararon los caracteres morfológicos seleccionados del tallo (Cuadros 5 y 6) para las especies en estudio (Cuadro 4). Se presenta un glosario breve de la nomenclatura adecuada para definir los estados de carácter de algunos de los caracteres analizados que podrían ser confusos, con esa información se presentan las descripciones por especie.

**Forma de las espinas.** En general se describen tres tipos generales de espinas: aciculares, cónicas y subuladas (Bravo-Hollis, 1978). En *Selenicereus* existe cierto grado de dificultad para reconocer los tipos de espinas presentes en las aréolas del tallo, pues este género presenta especies con espinas de menos de 1 cm de longitud; sin embargo se define como **acicular** a los órganos en forma de aguja, alargados, delgados, sin variaciones en el grosor y con una punta punzante (Moreno, 1984; Font Quer, 2000); mientras que **subulado**, se refiere a un órgano angostamente triangular, estrecho hacia el ápice, hasta rematar con una punta fina (Moreno, 1984; Font Quer, 2000) (Figs. 2a y b).



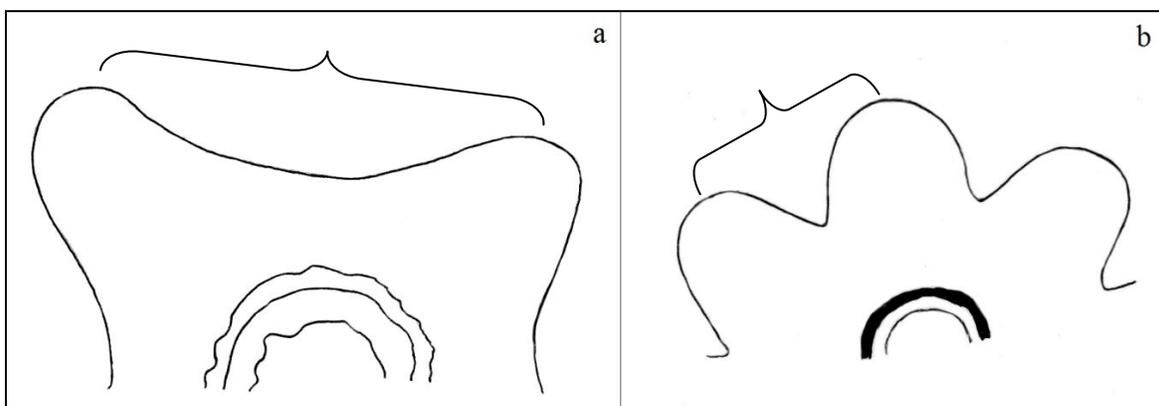
**Figura 2.** Tipos de espinas en otros grupos de cactáceas. **a)** Vista general de las espinas aciculares de *Cleistocactus* sp. (Esp. ac.) y espinas subuladas (*Echinocereus cinerascens* y *Myrtillocactus geometrizans*) (Esp. sub.). **b)** Base de las espinas aciculares (Esp. ac.) y espinas subuladas (Esp. sub.). Escala: 1 cm.

**Forma de las costillas en sección transversal.** En general se define la forma de las costillas en sección transversal como agudas u obtusas, sin embargo esto sólo se refiere a la forma del ápice de las mismas (el cual siempre es obtuso) y no describe en realidad la forma de las costillas en corte transversal, por lo que en el presente proyecto se opta por utilizar el término *deltoide* para describir las costillas que tienen forma de un triángulo isósceles (Font Quer, 2000). Si se hace rotar una elipse para orientar su eje mayor de manera vertical, y a su vez esta elipse es seccionada por su eje menor, se obtiene una costilla con forma *prolata*, este término se opone a oblató (Font Quer, 2000).



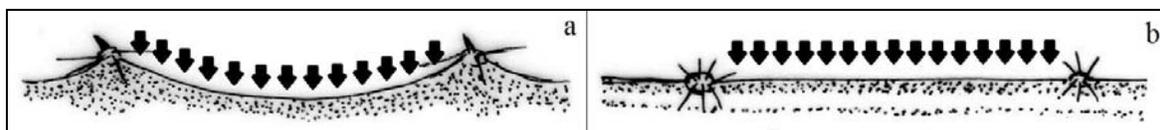
**Figura 3.** Forma de las costillas en sección transversal. **a)** Costilla de *Selenicereus spinulosus*. **b)** Triángulo isósceles superpuesto sobre el margen de la costilla y que se asemeja a la forma de la misma. **c)** Triángulo isósceles que representa la forma final de las costillas deltoides. **d)** Costilla de *S. dorschianus*. **e)** Elipse superpuesta sobre el margen de la costilla y que se asemeja a la forma de la misma. **f)** Media elipse que representa la forma final de las costillas prolatas.

**Surco intercostal.** Es la región que se encuentra ente dos costillas del tallo, la cual puede ser una región reducida por la proximidad entre una costilla y otra (*surco intercostal reducido*), o puede ocurrir que la región pueda ser muy ancha (*surco intercostal amplio*).



**Figura 4.** Surco intercostal. **a)** Surco intercostal amplio de *Selenicereus atropilosus* delimitado por la llave. **b)** Surco intercostal reducido de *S. vagans* limitado por la llave.

**Depresión interareolar.** Entre una aréola y otra existe una zona que es homóloga a un entrenudo, la cual puede ser totalmente uniforme (depresión interareolar ausente) o puede tener un desnivel que resulta en una región más baja de la costilla que se hace más alta hacia las aréolas (*depresión interareolar presente*).

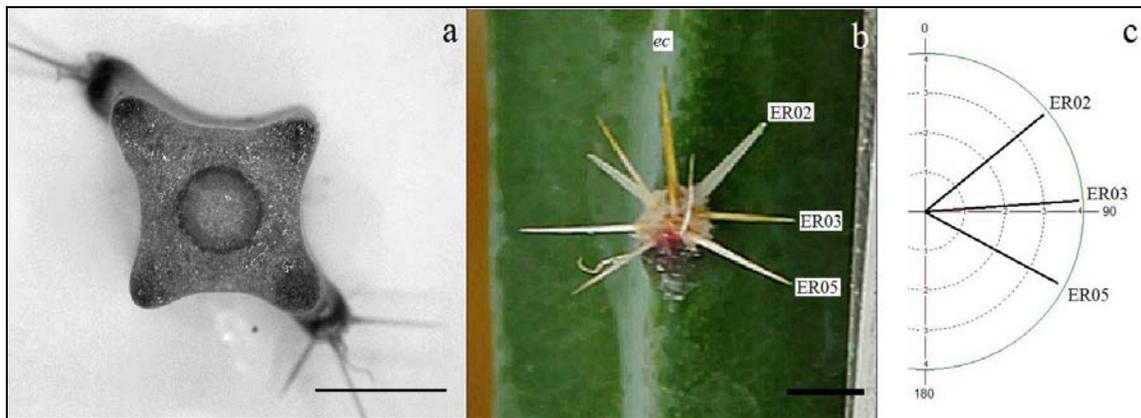


**Figura 5.** Depresión interareolar. **a)** Depresión interareolar presente en *Selenicereus spinulosus* definida por las flechas. **b)** Depresión interareolar de *S. vagans* definida por las flechas.

### Descripciones por especie

#### *Selenicereus atropilosus* Kimnach

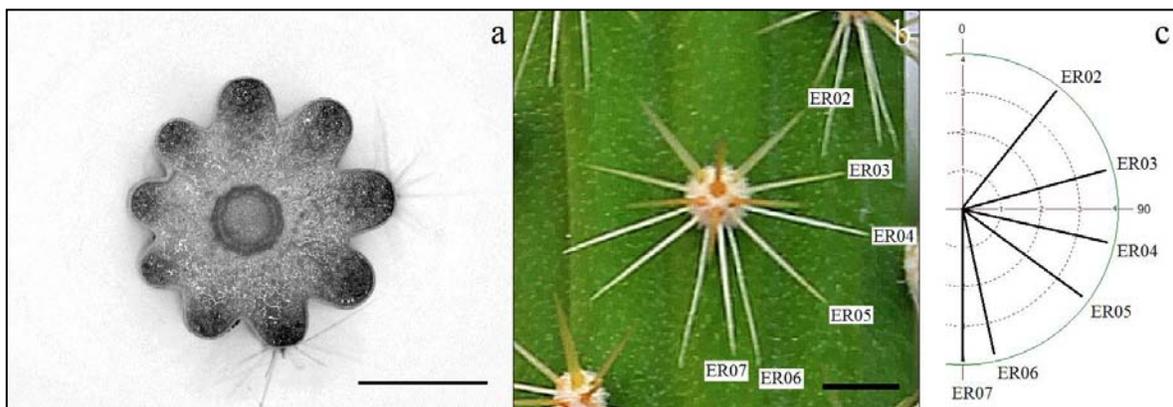
Tallos 1.1-1.3 cm de ancho, color verde claro, costillas (3-)4(-5), 0.6-1.0 cm de alto y 0.6-1.0 cm de ancho en la base, deltoides en sección transversal, el surco intercostal amplio, 72-90° de apertura entre las costillas (Fig. 6a); aréolas 1-2 mm de diámetro, distantes entre sí 3.0-3.2 cm, depresión interareolar presente; espinas radiales 3-6, raramente más por desarrollo secundario, 3-4 mm de largo, subuladas, blancas, las espinas centrales (1)-3, 2-4 mm de largo, subuladas, amarillas (Fig. 6b y c).



**Figura 6.** Morfología del tallo y aréolas de *Selenicereus atropilosus* (H. Arreola 1473). **a)** Tallo, sección transversal. **b)** Morfología de la aréola, *ec*=espina central. **c)** Posición de las espinas radiales 02, 03 y 05.

*Selenicereus dorschianus* Bauer

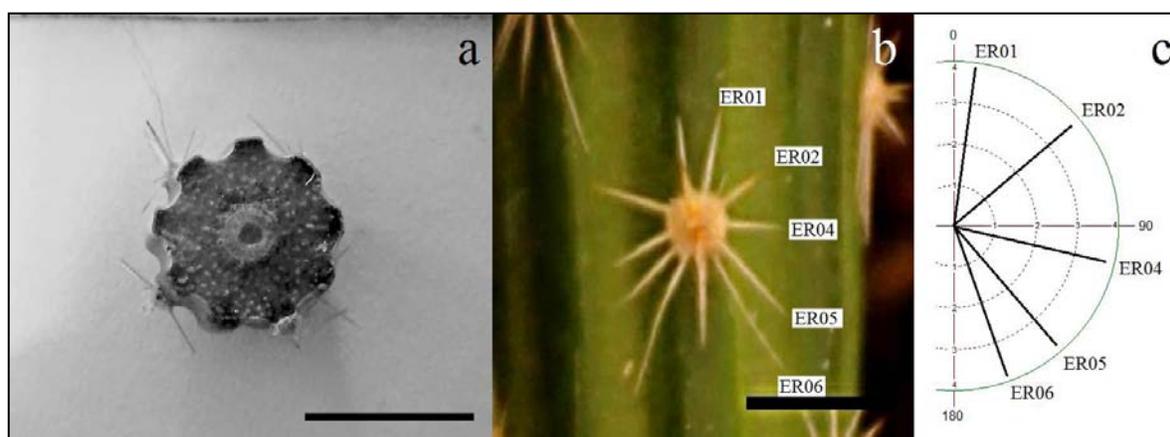
Tallos 1.1-1.4 cm de ancho, color verde oscuro, costillas (8-9(-11), 2-3 mm de alto y 4-5 mm de ancho en la base, prolatas en sección trasversal, el surco intercostal angosto, (33-40(-43)° de apertura entre las costillas (Fig. 7a); aréolas 1.6-2.0 mm de diámetro, distantes entre sí 1.2-1.6 cm, depresión interareolar ausente; espinas radiales (9-)10(-11), a veces más por desarrollo secundario, 3-4 mm de largo, aciculares, blancas, las espinas centrales (4)-5, 2-3 mm de largo, subuladas, amarillas (Fig. 7b y c).



**Figura 7.** Morfología del tallo y aréolas de *Selenicereus dorschianus* (S. Arias 2220). **a)** Tallo, sección transversal, **b)** morfología de la aréola, **c)** posición de las espinas radiales 02, 03, 04, 05, 06 y 07.

*Selenicereus murrillii* Britton & Rose

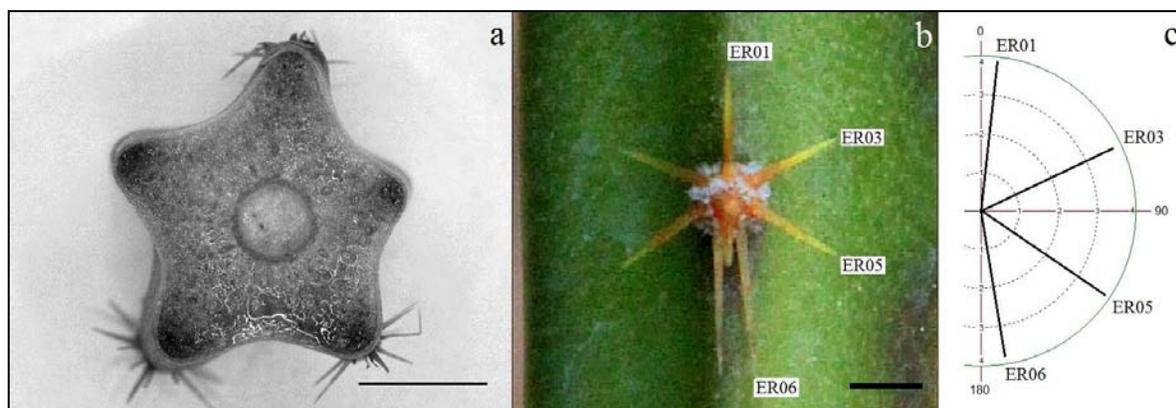
Tallos 6-7 mm de ancho, color verde oscuro, costillas (8)-9, 1 mm de alto y 1 mm de ancho en la región media, prolatas en sección transversal, surco intercostal angosto, 39-41° de apertura entre las costillas (Fig. 8a); aréolas ca. 1.25 mm de diámetro, distantes entre sí 1.7-2 cm, depresión interareolar ausente; espinas radiales (8)-10, menos de 1 mm de largo, aciculares, blancas, espinas centrales 2-3, menos de 1 mm de largo, subuladas, amarillas (Fig. 8b y c).



**Figura 8.** Morfología del tallo y aréolas de *Selenicereus murrillii* (H. Sánchez Mejorada 4206). **a)** Tallo, sección transversal, **b)** morfología de la aréola, **c)** posición de las espinas radiales 01, 02, 04, 05 y 06.

*Selenicereus spinulosus* (DC.) Britton & Rose

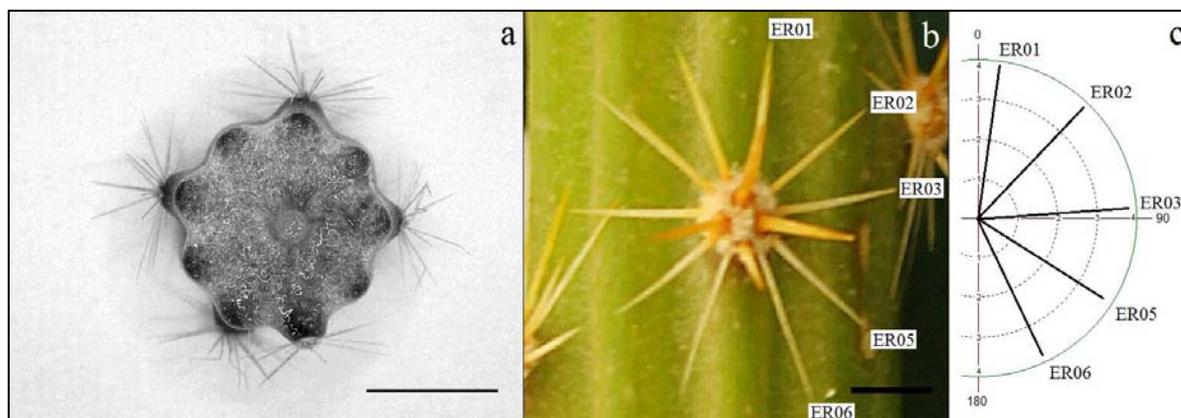
Tallos ca. 1.0 cm de ancho, color verde claro, costillas (5)-6, 4-5 mm de alto y 5-9 mm de ancho en la base, deltoides en sección transversal, surco intercostal amplio, ca. 72° de apertura entre las costillas (Fig. 9a); aréolas 1-2 mm de diámetro, distantes entre sí 1.5-2.5 cm, depresión interareolar ausente; espinas radiales 7, 1-4 mm de largo, de las cuales las dos inferiores son más largas, subuladas, cafés, espina central 1, ca. 2 mm de largo, subulada, café (Fig. 9b y c).



**Figura 9.** Morfología del tallo y aréolas de *Selenicereus spinulosus* (S. Arias 2191). **a)** Tallo, sección transversal, **b)** morfología de la aréola, **c)** posición de las espinas radiales 01, 03, 05 y 06.

*Selenicereus vagans* (K. Brandegee) Britton & Rose

Tallos 6-8 mm de ancho, color verde oscuro, costillas (8)-10, 1-2 mm de alto y 1-2 mm de ancho en la base, prolatas en sección transversal, surco intercostal angosto, 36-42° de apertura entre las costillas (Fig. 10a); aréolas ca. 2 mm de diámetro, distantes entre sí 1.8-2.2 cm, depresión interareolar ausente; espinas radiales 8-(10), 1-2 mm de largo, aciculares, blancas, espinas centrales 2-4, 1-3 mm de largo, subuladas, amarillas (Fig. 10b y c).



**Figura 10.** Morfología del tallo y aréolas de *Selenicereus vagans* (S. Arias 1832). **a)** Tallo, sección transversal, **b)** morfología de la aréola, **c)** posición de las espinas radiales 01, 02, 03, 05 y 06.

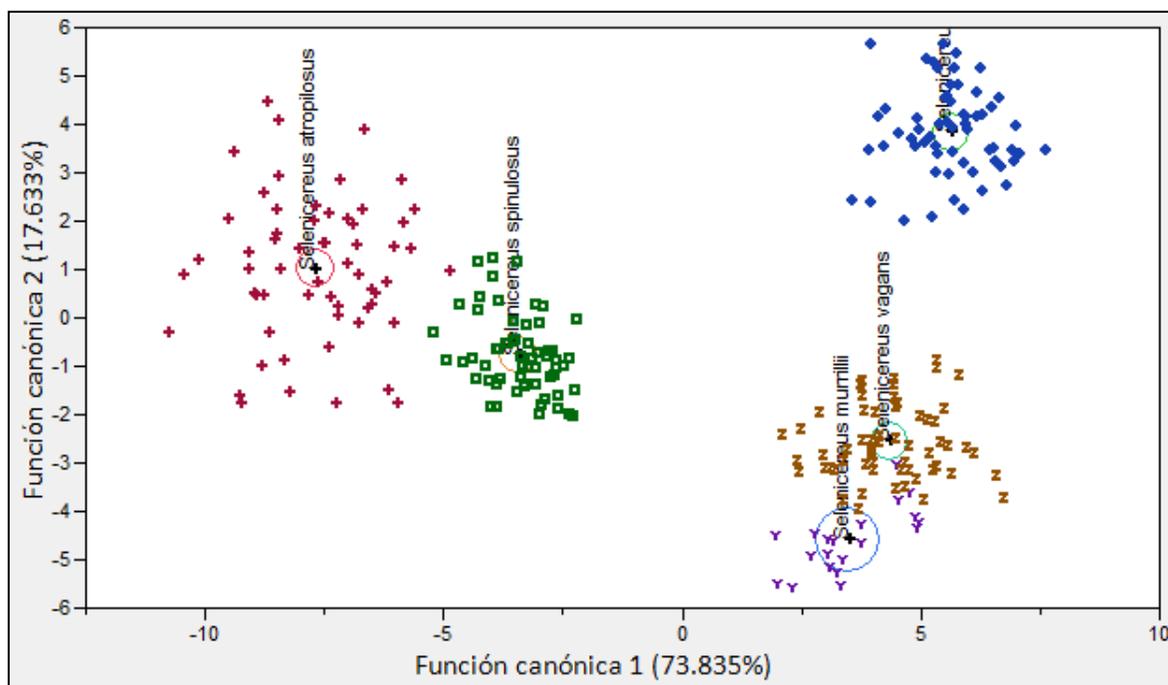
### **Análisis discriminante canónico de caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie**

El resultado del ADC arrojó que las tres primeras funciones canónicas contribuyen con 99.05% de la variación. Los valores propios y los valores de correlación canónica son altos (valores muy próximos a 1), lo cual indica que los parámetros evaluados contribuyen con un gran peso en la discriminación de grupos (Cuadro 9). El valor de Lambda de Wilks es bajo ( $\lambda=0.0007344$ ) y posee un valor crítico de  $F$  significativo ( $F<0.05$ ), lo que indica que los 13 grupos de datos tienen centroides distintos en las variables discriminantes.

En la representación gráfica (Fig. 11), a la derecha del eje canónico 1, se encuentran las especies que tienen un mayor número de costillas, con un menor ángulo de apertura y aréolas con mayor número de espinas radiales (*Selenicereus dorschianus*, *S. murrillii* y *S. vagans*); mientras que a la izquierda de la gráfica se observan las especies con menor número de costillas pero con mayor ángulo de apertura entre las mismas, así como un menor número de espinas radiales (*S. atropilosus* y *S. spinulosus*). Sobre el eje canónico 2, hacia la parte superior se encuentran las especies con la espina radial en posición 05 (ER05) de longitudes mayores (*S. atropilosus* y *S. dorschianus*), mayor número de espinas centrales (*S. dorschianus*) y costillas más anchas (*S. atropilosus* y *S. spinulosus*); hacia la parte inferior de este eje canónico se encuentran las especies con menores valores en los caracteres mencionados (*S. murrillii* y *S. vagans*). Se consideran estos seis caracteres como los de mayor peso en el análisis (Cuadro 11).

El análisis clasificatorio indicó que 100% de los registros se clasificaron correctamente en los grupos establecidos *a priori*. Los valores de las distancias cuadradas de Mahalanobis

muestran que la distancia entre las nubes de puntos es grande (Cuadro 10); el valor de la prueba de distancias de Fisher es estadísticamente significativo ( $P < 0.05$ ).



**Figura 11.** Diagrama de dispersión de puntos en el espacio bidimensional del análisis discriminante canónico de 11 caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie. *Selenicereus atropilosus* (+), *S. dorschianus* (◆), *S. murrillii* (Y), *S. spinulosus* (■), *S. vagans* (Z).

**Cuadro 9.** Resumen del análisis discriminante canónico de 11 caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie.

Función canónica	Valor propio	Porcentaje	Porcentaje acumulado	Correlación canónica
1	29.490	73.835	73.835	0.983
2	7.042	17.633	91.468	0.935
3	3.029	7.584	<b>99.053</b>	0.867

**Cuadro 10.** Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de los 11 caracteres morfológicos evaluados por especie.

Especie	<i>S. atropilosus</i>	<i>S. dorschianus</i>	<i>S. murrillii</i>	<i>S. spinulosus</i>	<i>S. vagans</i>
<i>S. atropilosus</i>	0	-	-	-	-
<i>S. dorschianus</i>	189.338	0	-	-	-
<i>S. murrillii</i>	164.639	78.525	0	-	-
<i>S. spinulosus</i>	41.375	109.307	70.569	0	-
<i>S. vagans</i>	158.149	46.391	15.641	81.342	0

**Cuadro 11.** Representatividad de los 11 caracteres morfológicos cuantitativos evaluados por especie en cada una de las tres primeras funciones canónicas del análisis discriminante canónico. En negritas los caracteres de mayor peso.

<b>Carácter</b>	<b>Función canónica 1</b>	<b>Función canónica 2</b>	<b>Función canónica 3</b>
ER05	-0.128	-0.254	0.11
LER05	-0.348	<b>1.051</b>	0.192
Diámetro del tallo	-0.131	0.662	-0.154
Número de costillas	<b>1.257</b>	-0.256	0.712
Altura de las costillas	-0.657	-0.476	<b>1.451</b>
Ancho de las costillas en la región media	0.134	<b>1.964</b>	<b>-1.22</b>
Ángulo de apertura de las costillas	<b>-1.63</b>	0.2	-0.423
Distancia interareolar	-0.625	-0.253	1.14
Diámetro de las aréolas	0.256	-0.246	-0.03
Número de espinas centrales	0.571	<b>0.976</b>	<b>1.512</b>
Número de espinas radiales	<b>1.474</b>	0.387	-0.935

**Análisis de varianza (ANOVA) y prueba de Tukey de los seis caracteres morfológicos cuantitativos del tallo con mayor peso en el ADC evaluados por especie.**

**Cuadro 12.** ANOVA de los seis caracteres morfológicos cuantitativos del tallo con mayor peso en el ADC.

<b>Carácter</b>	<b>g.l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
LER05	4	65.173	$P<0.05$
Número de costillas	4	464.066	$P<0.05$
Ancho de las costillas en la región media	4	214.202	$P<0.05$
Ángulo de apertura de las costillas	4	510.942	$P<0.05$
Número de espinas centrales	4	270.702	$P<0.05$
Número de espinas radiales	4	400.743	$P<0.05$

Los seis caracteres con mayor carga en el ADC presentaron diferencias significativas ( $P<0.05$ ) (Cuadro 12). El comportamiento de los datos se presenta a continuación:

1) La **longitud de la espina radial en posición 05 (LER05)** permitió identificar tres grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *Selenicereus dorschianus*; el segundo grupo está conformado por *S. atropilosus* y *S. vagans*, por su parte el tercer grupo está conformado por *S. spinulosus* y *S. murrillii* (Fig. 12a, Cuadro 13).

2) La **número de costillas** permitió reconocer tres grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *S. dorschianus*, *S. murrillii* y *S. vagans*, el segundo grupo está conformado por *S. spinulosus*, mientras que el tercero está conformado por *S. atropilosus* (Fig. 12b, Cuadro 13).

3) El **ancho de las costillas en la región media** permitió reconocer cuatro grupos, el primero está conformado por *S. atropilosus*, el segundo grupo está conformado por *S. spinulosus*, el tercero por *S. dorschianus* mientras que el último grupo se encuentra conformado *S. murrillii* y *S. vagans* (Fig. 12c, Cuadro 13).

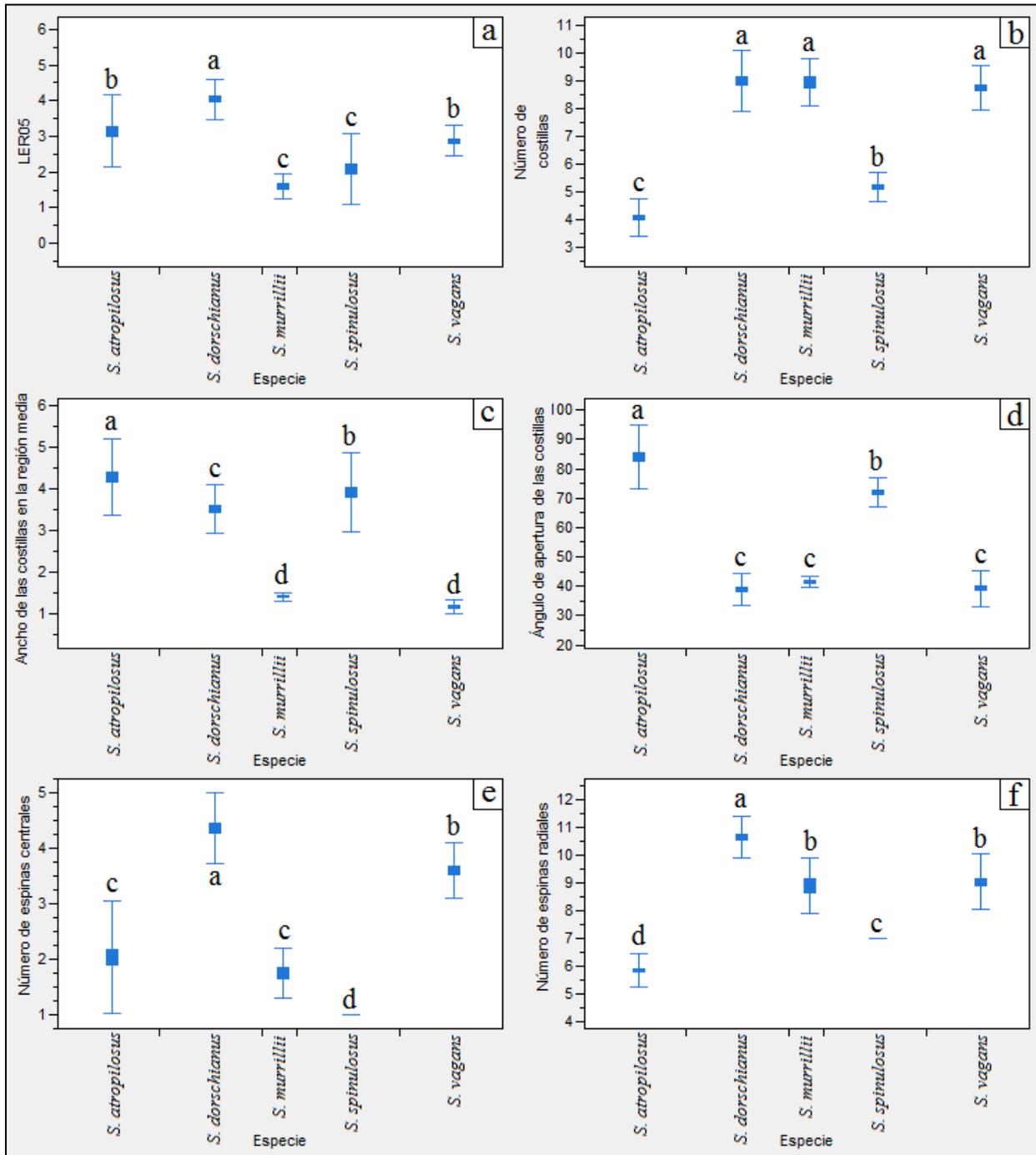
4) El **ángulo de apertura de las costillas** permitió reconocer tres grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *S. atropilosus*, el segundo grupo está conformado por *S. spinulosus*, por otra parte el tercer grupo está conformado por *S. murrillii*, *S. vagans* y *S. dorschianus* (Fig. 12d, Cuadro 13).

5) El **número de espinas centrales** permitió reconocer cuatro grupos, el primer grupo está conformado por *S. dorschianus*, el segundo grupo está conformado por *S. vagans*, por otra parte al tercer grupo lo conforman *S. atropilosus* y *S. murrillii*, mientras que el cuarto grupo está conformado por *S. spinulosus* (Fig. 12e, Cuadro 13).

6) El **número de espinas radiales** permitió reconocer cuatro grupos, el primer grupo está conformado por *S. dorschianus*, el segundo grupo está conformado por *S. vagans* y *S. murrillii*, por otra parte al tercer grupo lo conforma *S. spinulosus*, mientras que el cuarto grupo está conformado por *S. atropilosus* (Fig. 12f, Cuadro 13).

**Cuadro 13.** Caracteres morfológicos cuantitativos del tallo evaluados por especie. P=promedio, D.E.=desviación estándar, m=moda. Letras distintas indican grupos distintos en la prueba de Tukey ( $P<0.05$ ).

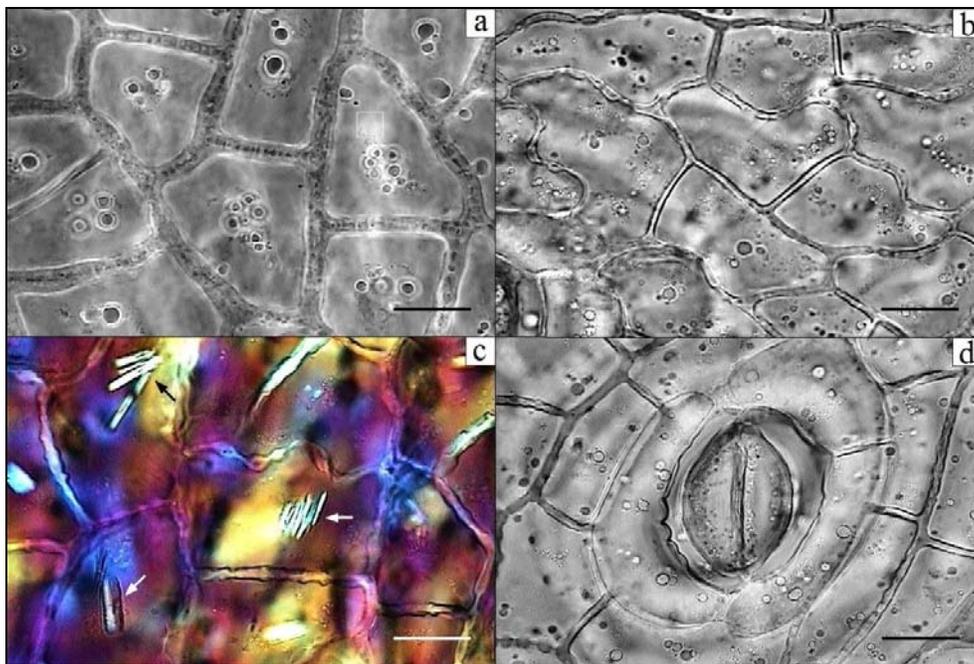
Especie	LER05	Número de costillas	Ancho de las costillas en la región media	Ángulo de apertura de las costillas	Número de espinas centrales	Número de espinas radiales
	P±D.E.	m	P±D.E.	P±D.E.	m	m
<i>S. atropilosus</i>	3.14±1.00b	4c	4.27±0.91a	83.88±10.92a	3c	6d
<i>S. dorschianus</i>	4.03±0.57a	9a	3.51±0.57c	38.88±5.27c	4a	11a
<i>S. murrillii</i>	1.60±0.35c	9a	1.40±0.10d	41.57±2.07c	2c	8b
<i>S. spinulosus</i>	2.08±0.98c	5b	3.92±0.95b	71.95±5.16b	1d	7c
<i>S. vagans</i>	2.87±0.43b	9a	1.16±0.16d	39.26±6.03c	4b	10b



**Figura 12.** Diagrama de caja y bigotes de los caracteres con mayor peso en el análisis discriminante canónico de los caracteres morfológicos cuantitativos del tallo evaluados por especie. Letras diferentes indican grupos distintos a través de la prueba de Tukey.

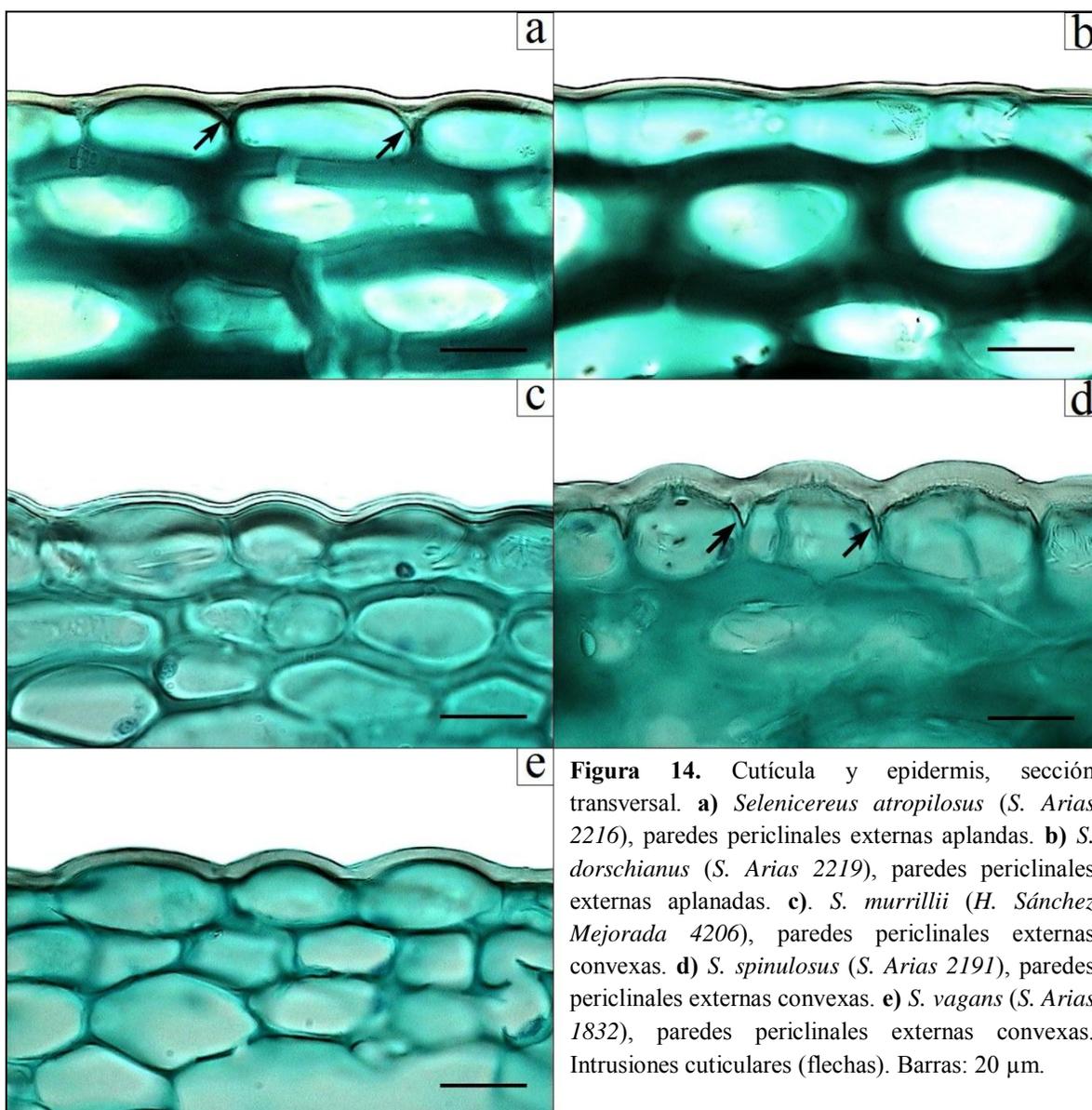
## Anatomía

**Epidermis, vista superficial.** Las células epidérmicas en vista superficial tienen paredes engrosadas en todas las especies, pueden tener todas sus paredes anticlinales rectas u onduladas (Fig. 13a y b). Hacia el ápice de las costillas, las células ordinarias presentan todas sus paredes rectas y se disponen en hileras paralelas al eje longitudinal del tallo. En todos los casos las células epidérmicas presentan cristales prismáticos variables en tamaño y forma (Fig. 13c). Los estomas son paralelocíticos, presentan dos ciclos de células alrededor de las células oclusivas, el primer está conformado en todos los casos por dos células adyacentes y paralelas al eje longitudinal de las células oclusivas, por otra parte, el segundo está conformado por dos o tres células (Fig. 13d); en todos los casos el poro estomático se encuentra orientado al azar en las cuatro especies.



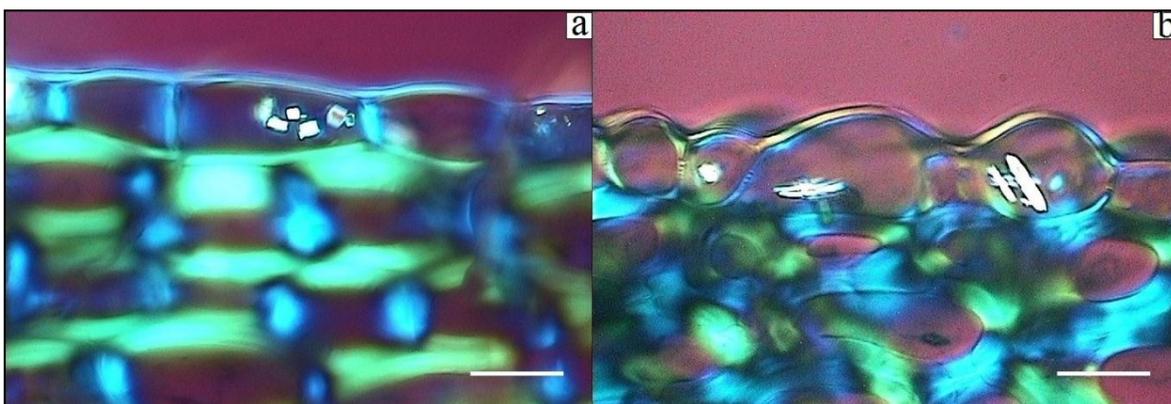
**Figura 13.** Epidermis, vista superficial. **a)** *Selenicereus atropilosus* (S. Arias 2216), células epidérmicas con paredes anticlinales rectas. **b)** *S. atropilosus* (H. Arreola 1473), células epidérmicas con paredes anticlinales onduladas. **c)** *S. spinulosus* (J. Meyrán García 4481), cristales prismáticos alargados en las células epidérmicas (flechas). **d)** *S. vagans* (S. Arias 1832), estomas paralelocíticos con cinco células adyacentes dispuestas en dos ciclos. Barras: 20  $\mu$ m.

**Epidermis, sección transversal.** En sección transversal la cutícula es lisa. En *Selenicereus atropilosus* y *S. spinulosus* hay intrusiones de la cutícula entre las células epidérmicas (Fig. 14a y d). La epidermis es uniestratificada, conformada por células de pared primaria delgada, oblongas y con pared periclinal externa aplanada a ligeramente convexa en *S. atropilosus* y *S. dorschianus* (Fig. 14a y b), mientras que en *S. murrillii*, *S. spinulosus* y *S. vagans* es convexa (tipo domo) (Fig. 14c, d y e).



**Figura 14.** Cutícula y epidermis, sección transversal. **a)** *Selenicereus atropilosus* (S. Arias 2216), paredes periclinales externas aplanadas. **b)** *S. dorschianus* (S. Arias 2219), paredes periclinales externas aplanadas. **c)** *S. murrillii* (H. Sánchez Mejorada 4206), paredes periclinales externas convexas. **d)** *S. spinulosus* (S. Arias 2191), paredes periclinales externas convexas. **e)** *S. vagans* (S. Arias 1832), paredes periclinales externas convexas. Intrusiones cuticulares (flechas). Barras: 20  $\mu\text{m}$ .

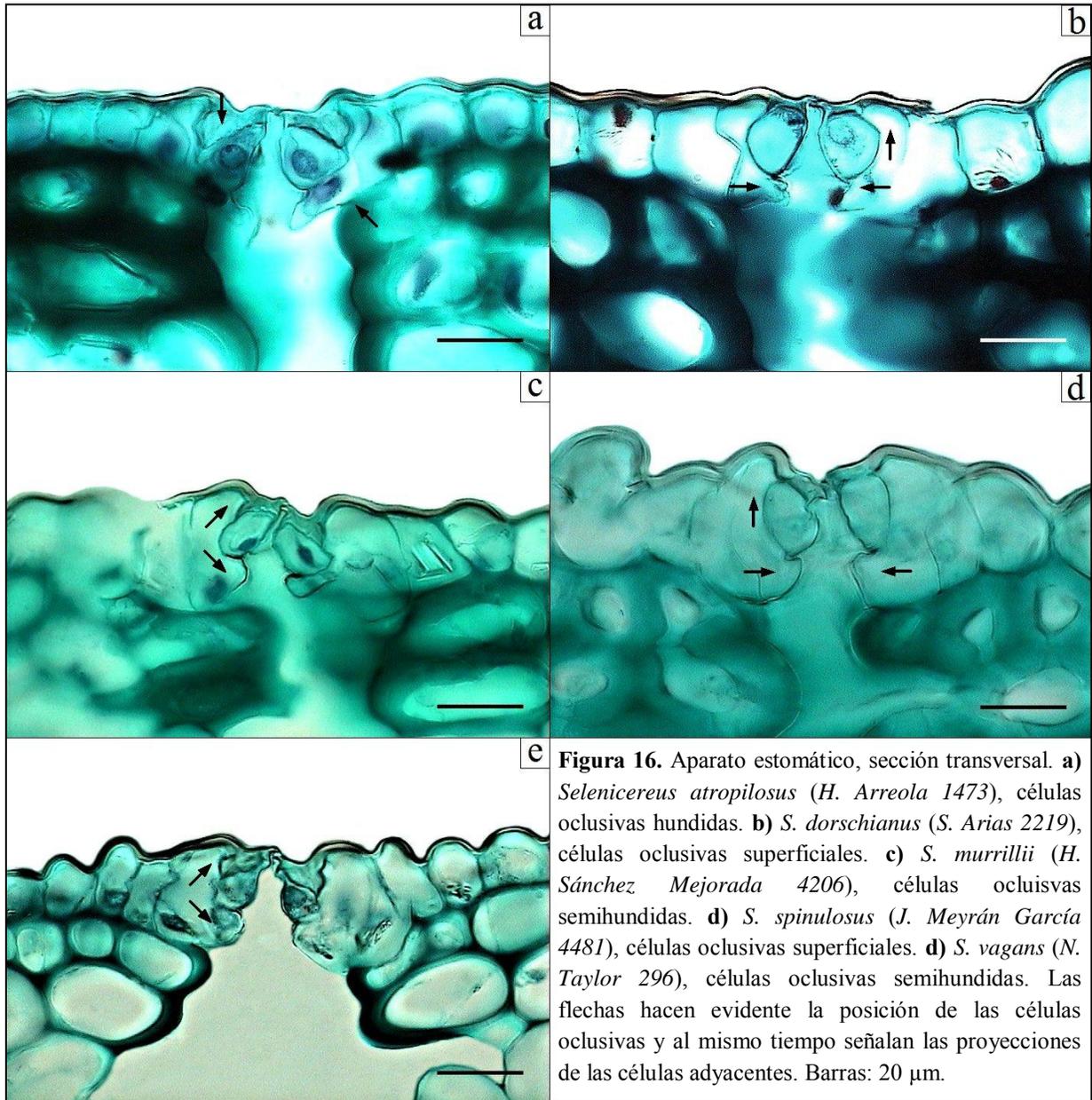
En los cinco taxa evaluados las células epidérmicas presentan cristales de oxalato de calcio que pueden ser múltiples o solitarios y presentar diferentes tamaños y formas, por ejemplo, prismáticos cortos, hasta elongados, aciculares y arenas; sin embargo, en *Selenicereus atropilosus*, *S. dorschianus*, *S. murrillii* y *S. vagans* presentan predominantemente cristales prismáticos cortos (Fig. 15a); por otra parte, *S. spinulosus* presenta predominantemente cristales prismáticos elongados (Fig. 15b).



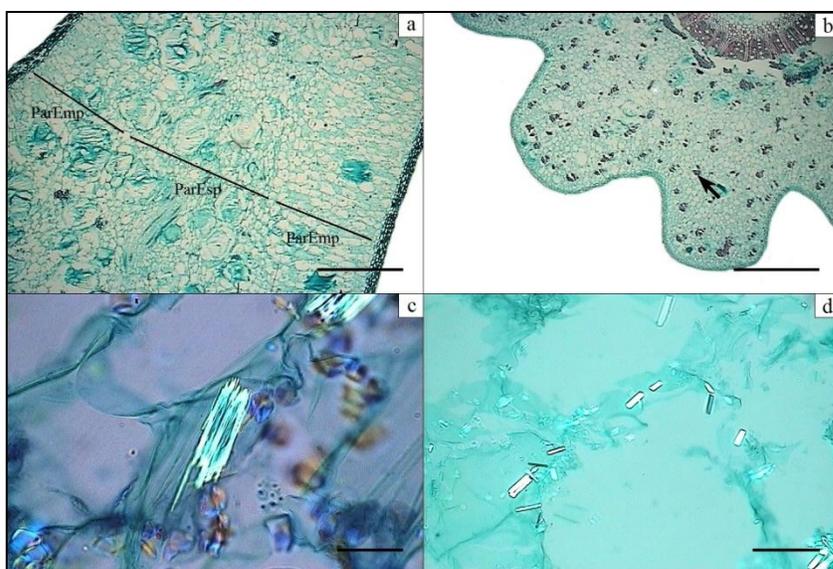
**Figura 15.** Cristales epidérmicos bajo luz polarizada con cuña de cuarzo. **a)** *Selenicereus atropilosus* (*S. Arias 2216*), prismáticos cortos. **b)** *S. spinulosus* (*J. Meyrán García 4481*), prismáticos alargados. Barras: 20  $\mu\text{m}$ .

La posición de las células oclusivas respecto a las células adyacentes en el aparato estomático de las especies de *Selenicereus* analizadas, se resumen en tres condiciones distintas. En el primer caso las células oclusivas se encuentran hundidas ubicándose a nivel de la pared periclinal interna de las células adyacentes, estas últimas se proyectan al interior de la cámara subestomática, sobre las células oclusivas se presentan depósitos de cutícula que denotan su posición, esta condición es única de *S. atropilosus* (Fig. 16a). En el segundo caso, las células oclusivas se encuentran a un nivel intermedio entre ambas paredes anticlinales de las células adyacentes, por lo que las oclusivas se encuentran semihundidas; esta condición es compartida por *S. murrillii* y *S. vagans* (Fig. 16c y e). En la tercera

condición las células oclusivas se encuentran a nivel de la pared periclinal externa de las células adyacentes, por lo que se puede decir que las oclusivas son superficiales, esto es compartido por *S. dorschianus* y *S. spinulosus* (Fig. 16b y d).



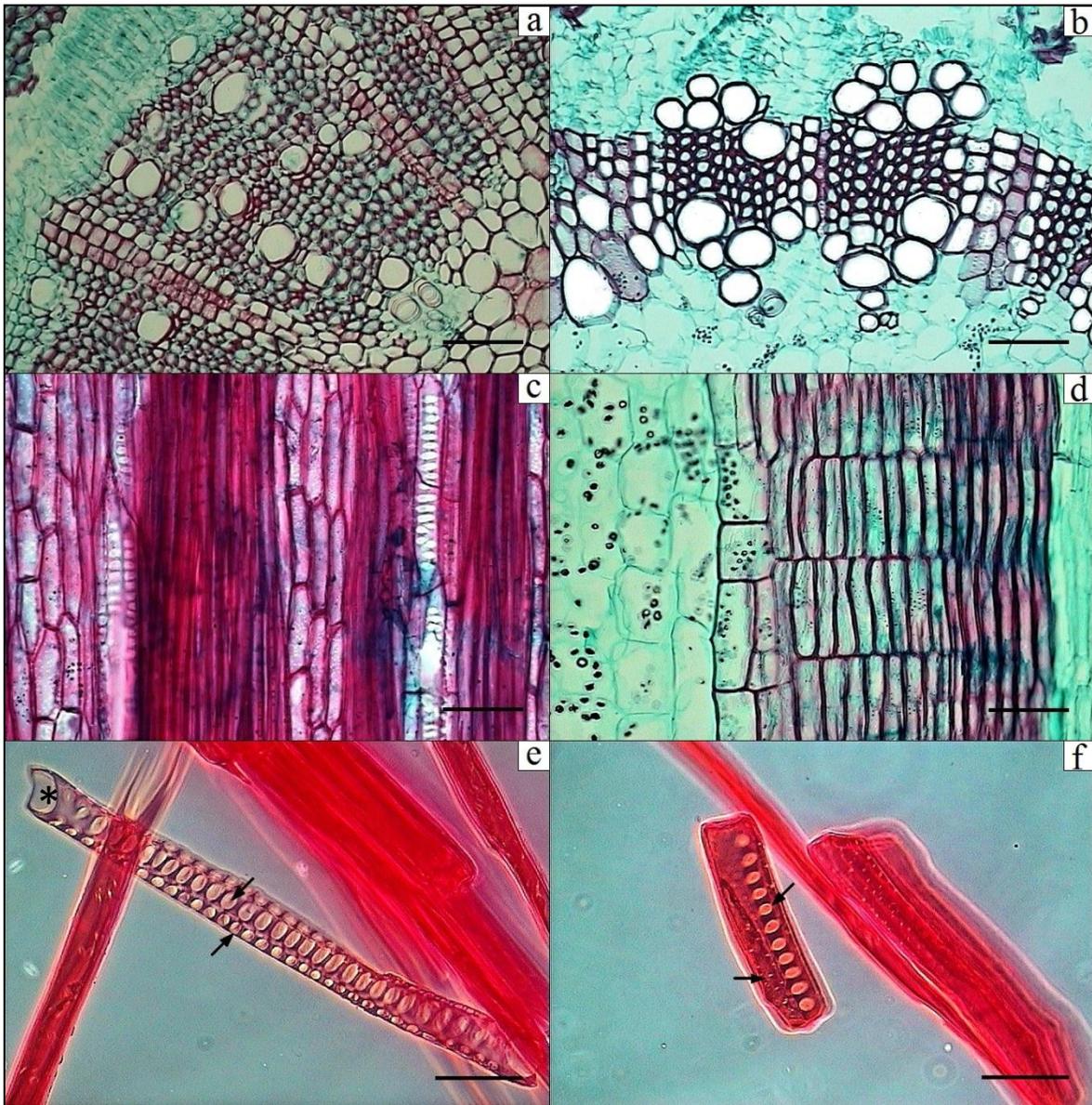
**Córtex, sección transversal.** Debajo de la epidermis se encuentra la hipodermis, conformada por células oblongas, colenquimatosas, con depositación tipo anular y difiere en grosor en los cinco taxa evaluados. El córtex es homogéneo en *Selenicereus dorschianus*, *S. murrillii* y *S. vagans*, conformado por células isodiamétricas de parénquima de reserva, mientras que en *S. atropilosus* y *S. spinulosus* es heterogéneo, conformado por parénquima en empalizada inmediatamente debajo de la hipodermis y por parénquima de reserva hacia el cilindro vascular (Fig. 17a). En todos los casos hay presencia de células de mucílago, pero en *S. dorschianus* aparecen en grupos y próximas al ápice de las costillas, mientras que en el resto de las especies se encuentran distribuidas al azar. En *S. vagans* los haces vasculares corticales son muy abundantes (Fig. 17b), mientras que en el resto de las especies son escasos. En *S. atropilosus*, *S. dorschianus* y *S. spinulosus* hay abundantes cristales en el córtex, que pueden ser prismáticos alargados, cortos o rafidios y haces vasculares corticales escasos (Fig. 17c y d); por otra parte, en *S. murrillii* y *S. vagans*, los cristales están totalmente ausentes.



**Figura 17.** Córtex, sección transversal. **a)** *Selenicereus spinulosus* (*S. Arias 2191*), córtex dividido en parénquima en empalizada al exterior (ParEmp) y parénquima de reserva en el centro (ParEsp). **b)** *S. vagans* (*S. Arias 1832*), haces corticales abundantes (flecha). **c)** *S. atropilosus* (*H. Arreola 1473*), rafidios. **d)** *S. dorschianus* (*S. Arias 2221*), cristales prismáticos. Barras: a) y b) 1000  $\mu\text{m}$ , c) 20  $\mu\text{m}$ , d) 50  $\mu\text{m}$ .

**Xilema secundario.** El cilindro vascular tiene en la región más externa, esclerénquima conformado por estratos variables de fibras, después se encuentra el floema e inmediatamente se encuentra el xilema. En sección transversal, el xilema no presenta anillos de crecimiento, los vasos son solitarios embebidos en una matriz de fibras como en *S. atropilosus*, *S. murrillii*, *S. spinulosus* y *S. vagans* (Fig. 18a), o en grupos embebidos en una matriz de parénquima no lignificado como en *S. dorschianus* (Fig. 18b). Borde de vasos regular, circulares en sección transversal. Placas de perforación simples, punteaduras intervasculares escalariformes o pseudoescalariformes, grandes y con rebordes simples. Elementos de vaso con engrosamientos helicoidales presentes hacia la médula (protoxilema). Diámetro tangencial promedio fluctúa de 35 a 38  $\mu\text{m}$  en *S. murrillii*, *S. spinulosus* y *S. vagans*, mientras que en *S. atropilosus* y *S. dorschianus* varía de 45 a 50  $\mu\text{m}$ . El número de vasos/ $\text{mm}^2$ , en todos los casos es mayor a 100. La longitud de los elementos de vaso varía de 194 a 200  $\mu\text{m}$  en todas las especies. Fibras libriformes septadas, de paredes delgadas a gruesas presentes tanto en el xilema como en el esclerénquima asociado al floema, de 400 a 500  $\mu\text{m}$  en todas las especies. Parénquima axial presente. Los radios son homogéneos, multiseriados (4 a 5 series), la altura de los mismos excede los 1000  $\mu\text{m}$  (Fig. 18c y d), conformados por células erectas alargadas, lignificadas y con punteaduras simples en forma de ranura y laterales grandes cuando se encuentran asociadas a los elementos de vaso (Fig. 18e y f); muy poca proporción de células cuadradas hacia la médula. Madera monomorfa, a excepción de *S. dorschianus*, en donde los vasos pueden encontrarse embebidos en una matriz fibrosa o parenquimatosa (madera dimorfa).

**Médula.** En todos los casos es parenquimatosa, carece de haces vasculares y presenta células de mucílago así como gran cantidad de almidón de reserva.



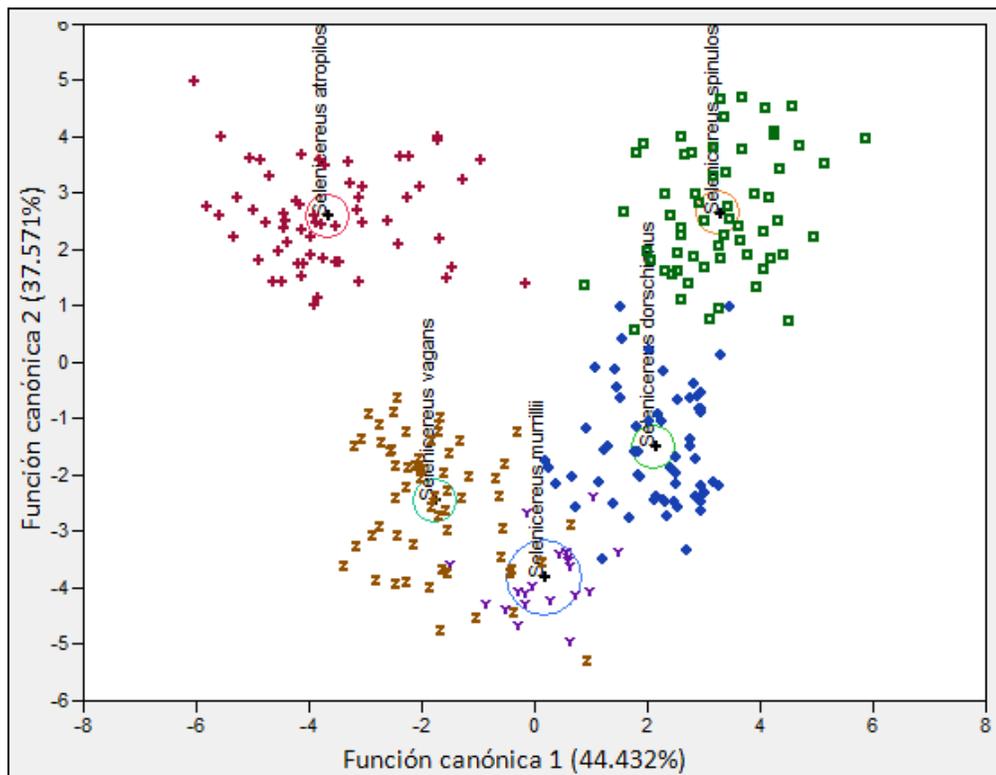
**Figura 18.** Xilema secundario. **a)** *Selenicereus vagans* (S. Arias 1832), madera en sección transversal, vasos solitarios y madera monomorfa. **b)** *S. dorschianus* (S. Arias 2219), madera en sección transversal, vasos agrupados, madera dimorfa. **c)** *S. atropilosus* (S. Arias 2217), madera en sección tangencial, radios multiseriados conformados por células erectas alargadas. **d)** *S. spinulosus* (S. Arias 2191), madera en sección radial, células erectas de los radios. **e)** *S. vagans* (J. Blancas 111), elemento de vaso con placa de perforación (\*) y punteaduras intervasculares simples (flechas). **f)** *S. vagans* (J. Blancas 111), célula erecta de los radios, punteaduras en forma de ranura y punteaduras laterales simples cuando están asociadas a los elementos de vaso. Barras en a, b, c y d: 100  $\mu$ m; e y f: 50  $\mu$ m.

**Análisis de discriminante canónico de caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie.**

El resultado del ADC mostró que las tres primeras funciones poseen una representatividad de 98.20%. Los valores propios y los valores de correlación canónica de estas funciones son altos (valores muy próximos a 1), lo cual indica que los parámetros evaluados tienen un gran peso en la discriminación de grupos (Cuadro 14). El valor de Lambda de Wilks es bajo ( $\lambda=0.033157$ ) y posee un valor crítico de  $F$ , estadísticamente significativo ( $F<0.05$ ), lo que indica que los grupos poseen centroides distintos en las variables discriminantes.

En la representación gráfica (Fig. 19), a la derecha del eje canónico 1 se encuentran las especies que tienen células hipodérmicas con paredes más gruesas pero estomas tanto en longitud como en diámetro más pequeños en promedio (*S. spinulosus* y *S. dorschianus*); hacia el lado izquierdo sobre este mismo eje se encuentran las especies con células hipodérmicas de paredes más delgadas (*S. murrillii* y *S. vagans*), pero estomas tanto en longitud como en diámetro más grandes (*S. atropilosus*). Sobre el eje canónico 2, hacia la parte superior se encuentran las especies con un mayor número de estratos hipodérmicos (*S. spinulosus* y *S. atropilosus*), mientras que hacia la parte inferior se encuentran las especies que poseen un menor número de estratos hipodérmicos (*S. dorschianus*, *S. vagans* y *S. murrillii*). Al analizar el eje canónico 3 (no incluido gráficamente), resulta que hacia el extremo positivo del mismo se encuentran las especies que poseen un mayor diámetro de los vasos del xilema y fibras de esclerénquima con paredes más gruesas (*S. dorschianus* y *S. atropilosus*), mientras que hacia el extremo negativo se encuentran las especies con menor diámetro de vasos del xilema y fibras de esclerénquima con paredes más delgadas (*S. vagans*, *S. spinulosus* y *S. murrillii*) (Cuadro 16).

El análisis clasificatorio arrojó que 96.92% de los registros se clasificaron correctamente a los grupos establecidos *a priori*, un solo registro de *S. atropilosus* y uno de *S. dorschianus* se clasificaron en *S. spinulosus*, mientras que seis registros de *S. vagans* se clasificaron en *S. murrillii*. Los valores de las distancias cuadradas de Mahalanobis muestran que la distancia entre las nubes de puntos es grande (Cuadro 15); el valor de la prueba de distancias de Fisher es estadísticamente significativo ( $P < 0.05$ ).



**Figura 19.** Diagrama de dispersión de puntos en el espacio bidimensional del análisis discriminante canónico de 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie. *Selenicereus atropilosus* (+), *S. dorschianus* (◆), *S. murrillii* (Y), *S. spinulosus* (■), *S. vagans* (Z).

**Cuadro 14.** Resumen del análisis discriminante canónico de los 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie.

Función canónica	Valor propio	Porcentaje	Porcentaje acumulado	Correlación canónica
1	7.480	44.432	44.432	0.939
2	6.325	37.571	82.003	0.929
3	2.727	16.200	<b>98.204</b>	0.855

**Cuadro 15.** Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) de los 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie.

Especie	<i>S. atropilosus</i>	<i>S. dorschianus</i>	<i>S. murrillii</i>	<i>S. spinulosus</i>	<i>S. vagans</i>
<i>S. atropilosus</i>	0	-	-	-	-
<i>S. dorschianus</i>	53.174	0	-	-	-
<i>S. murrillii</i>	62.544	26.223	0	-	-
<i>S. spinulosus</i>	53.381	33.676	54.176	0	-
<i>S. vagans</i>	35.233	31.871	10.583	51.577	0

**Cuadro 16.** Representatividad de los 20 caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie en cada una de las tres primeras funciones canónicas del análisis discriminante canónico. En negritas los caracteres con mayor peso.

Carácter	Función canónica 1	Función canónica 2	Función canónica 3
Grosor de la cutícula	-0.455	0.587	0.539
Largo de células epidérmicas en sección transversal	0.258	0.044	-0.066
Ancho de células epidérmicas en sección transversal	0.361	0.412	-0.380
Longitud de células oclusivas	<b>-0.594</b>	<b>0.714</b>	0.077
Diámetro de células oclusivas	<b>-1.139</b>	0.340	-0.044
Área de células epidérmicas en vista superficial	0.380	0.388	0.467
Grosor de la pared de células epidérmicas en vista superficial	-0.275	<b>0.644</b>	0.096
Índice estomático	0.168	-0.054	-0.224
Número de estratos hipodérmicos	0.153	<b>0.645</b>	<b>-0.675</b>
Largo de células hipodérmicas en sección transversal	0.357	0.080	0.302
Ancho de células hipodérmicas en sección transversal	0.075	-0.091	-0.136
Grosor de la pared de células hipodérmicas	<b>1.469</b>	0.460	-0.464
Diámetro de los vasos del xilema	-0.223	-0.321	<b>0.730</b>
Longitud de los elementos de vaso del xilema	-0.006	0.022	0.098
Grosor de la pared de fibras del xilema	-0.140	-0.151	-0.080
Grosor de la pared de fibras de esclerénquima	0.093	-0.292	<b>0.801</b>
Longitud de fibras	-0.064	0.124	-0.431
Grosor de fibras	-0.073	-0.119	0.260
Longitud de células erectas de los radios	-0.316	-0.051	-0.360
Ancho de células erectas de los radios	0.006	0.032	-0.011

**Análisis de varianza (ANOVA) y prueba de Tukey de los siete caracteres anatómicos cuantitativos con mayor peso en el ADC evaluados por especie.**

**Cuadro 17.** ANOVA de los siete caracteres anatómicos cuantitativos con mayor peso en el ADC.

Carácter	g.l.	F	P
Longitud de células oclusivas	4	106.79	$P<0.05$
Diámetro de células oclusivas	4	136.58	$P<0.05$
Grosor de la pared de células epidérmicas	4	79.98	$P<0.05$
Número de estratos hipodérmicos	4	78.16	$P<0.05$
Grosor de la pared de células hipodérmicas	4	137.50	$P<0.05$
Diámetro de los vasos del xilema	4	40.99	$P<0.05$
Grosor de la pared de fibras de esclerénquima	4	39.80	$P<0.05$

Los seis caracteres con mayor carga en el ADC presentaron diferencias significativas ( $P<0.05$ ) (Cuadro 17). El comportamiento de los datos se presenta a continuación:

1) La **longitud de células oclusivas** permite reconocer cuatro grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *Selenicereus atropilosus*, al segundo grupo lo conforma *S. spinulosus*; el tercer grupo está conformado por *S. dorschianus* y *S. vagans*, mientras que el último grupo está conformado por *S. murrillii* (Fig. 20a, Cuadro 18).

2) El **diámetro de células oclusivas** permite reconocer dos grupos para las especies en estudio. Un primer grupo está conformado por *S. atropilosus*; el segundo grupo está conformado por *S. vagans*, *S. spinulosus*, *S. murrillii* y *S. dorschianus* (Fig. 20b, Cuadro 18).

3) El **grosor de la pared de las células epidérmicas** permite reconocer cuatro grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *S. atropilosus*, el segundo grupo está conformado por *S. spinulosus*, el tercero por *S. dorschianus*, mientras que el cuarto grupo está conformado por *S. vagans* y *S. murrillii* (Fig. 20c, Cuadro 18).

4) El **número de estratos hipodérmicos** permite reconocer cuatro grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *S. spinulosus*, el segundo grupo está conformado por *S. atropilosus*, por otra parte el tercer grupo está conformado por *S. vagans* y *S. dorschianus*, mientras que el último grupo está conformado por *S. murrillii* (Fig. 20d, Cuadro 18).

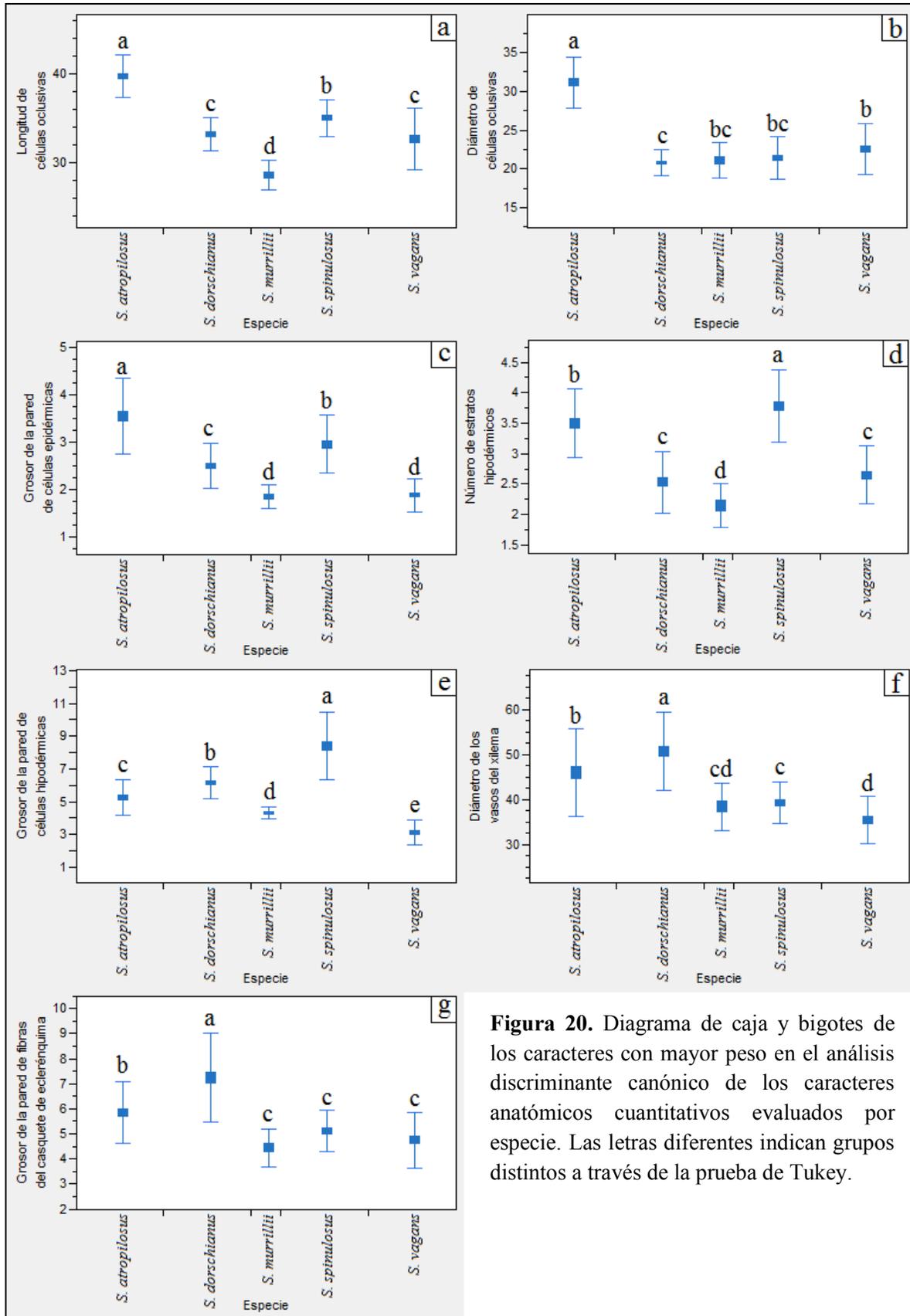
5) El **grosor de la pared de las células hipodérmicas** permite reconocer cinco grupos correspondientes a cada una de las especies en estudio (Fig. 20e, Cuadro 18).

6) El **diámetro de los vasos del xilema** permite reconocer tres grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *S. dorschianus*, al segundo grupo lo conforma *S. atropilosus*, mientras que el tercer grupo está conformado por *S. spinulosus*, *S. murrillii* y *S. vagans* (Fig. 20f, Cuadro 18).

7) El **grosor de la pared de fibras de esclerénquima** permite reconocer tres grupos para las especies en estudio. El primer grupo está conformado por *S. dorschianus*, al segundo grupo lo conforma *S. atropilosus*, mientras que el tercer grupo está conformado por *S. spinulosus*, *S. vagans* y *S. murrillii* (Fig. 20g, Cuadro 18).

**Cuadro 18.** Caracteres anatómicos cuantitativos del tallo evaluados por especie. P=promedio, D.E.=desviación estándar, m=moda. Letras distintas indican grupos distintos en la prueba de Tukey ( $P<0.05$ ).

Especie	Longitud de células oclusivas	Diámetro de células oclusivas	Grosor de la pared de células epidérmicas	Número de estratos hipodérmicos	Grosor de la pared de células hipodérmicas	Diámetro de vasos	Grosor de la pared de fibras de esclerénquima
	P±D.E.	P±D.E.	P±D.E.	m	P±D.E.	P±D.E.	P±D.E.
<i>S. atropilosus</i>	39.74±2.36a	31.14±3.32a	3.54±0.80a	3b	5.25±1.10c	45.94±9.80b	5.85±1.21b
<i>S. dorschianus</i>	33.21±1.89c	20.80±1.74c	2.50±0.46c	3c	6.16±0.95b	50.73±8.60a	7.24±1.78a
<i>S. murrillii</i>	28.57±1.66d	21.08±2.25bc	1.85±0.25d	2d	4.30±0.37d	38.38±5.20cd	4.44±0.73c
<i>S. spinulosus</i>	35.02±2.09b	21.40±2.75bc	2.95±0.61b	4a	8.38±2.06a	39.31±4.66c	5.10±0.83c
<i>S. vagans</i>	32.66±3.53c	22.55±3.35b	1.88±0.34d	3c	3.11±0.77e	35.46±5.34d	4.75±1.11c

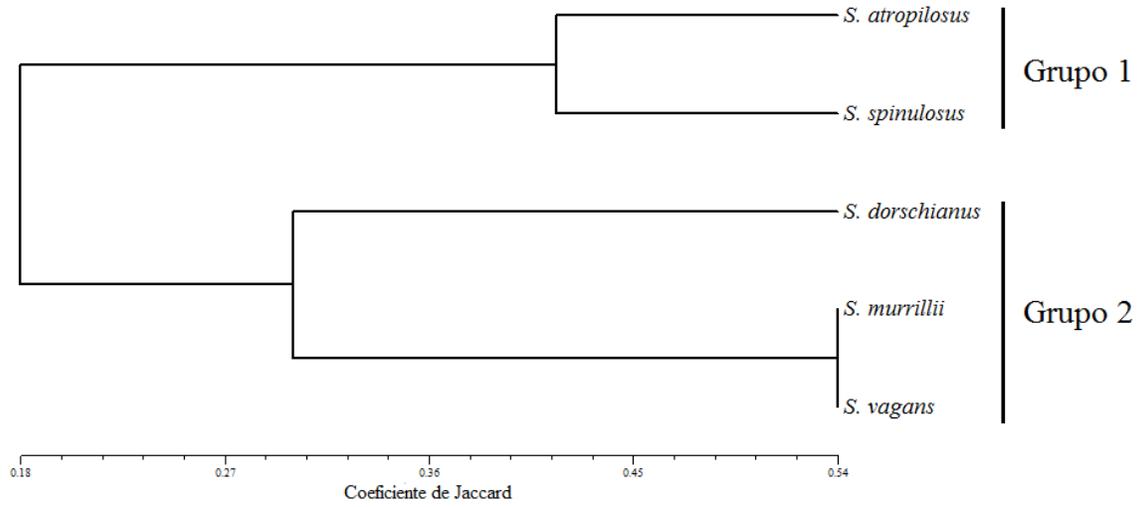


**Figura 20.** Diagrama de caja y bigotes de los caracteres con mayor peso en el análisis discriminante canónico de los caracteres anatómicos cuantitativos evaluados por especie. Las letras diferentes indican grupos distintos a través de la prueba de Tukey.

## **Análisis de agrupamiento**

Para el análisis de agrupamiento se evaluaron los caracteres cuantitativos morfológicos y anatómicos con mayor relevancia en los respectivos ADC por especie junto con los caracteres cualitativos, sumando un total de 34 caracteres (Apéndice V). El análisis de agrupamiento arrojó dos grupos principales, el primero (Grupo 1) está conformado por *Selenicereus atropilosus* y *S. spinulosus* (Fig. 21), este grupo está caracterizado por poseer tallos de color verde claro, 3-5 costillas, agudas en sección transversal, abiertas 70° o más grados, depresión interareolar presente, 3 o menos espinas centrales y menos de 8 espinas radiales subuladas, intrusiones cuticulares presentes en las células epidérmicas y mesofilo heterogéneo.

El segundo grupo está conformado por *S. dorschianus* y el complejo *S. vagans*-*S. murrillii*, (Fig. 21), que se caracteriza por poseer tallos color verde oscuro, 8-10 costillas, obtusas en sección transversal, abiertas menos de 50° grados, depresión interareolar ausente, 4 o más espinas centrales y 10 o más espinas radiales aciculares, intrusiones cuticulares en la epidermis ausentes y mesofilo homogéneo. Por otra parte el agrupamiento de *S. vagans*-*S. murrillii*, está dado por el ancho de las costillas en la región media ( $1.28 \pm 0.13 \mu\text{m}$ ), grosor de la pared de células epidérmicas ( $1.86 \pm 0.59 \mu\text{m}$ ), grosor de la pared de células hipodérmicas ( $3.70 \pm 0.57 \mu\text{m}$ ), cristales en el córtex ausentes y haces corticales abundantes.



**Figura 21.** Fenograma de las cinco especies evaluadas con el coeficiente de Jaccard y UPGMA.

## 7. DISCUSIÓN

### *Morfología*

En la presente tesis, el análisis discriminante de los caracteres morfológicos evaluados para las especies analizadas, mostró que el número de espinas radiales es un carácter que ya había sido reportado por Baker y Johnson (2000) así como por Baker y Butterworth (2013) quienes refieren este atributo como significativo para *Escobaria* y *Coryphantha* respectivamente; el número de costillas ya había sido reportado por Baker (2006a y 2006b) y Sánchez *et al.*, (2013) quienes lo reportan como un carácter importante para *Echinocereus*, mientras que Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2010) lo reportan para *Neobuxbaumia*; el ancho de las costillas en la región media así como el alto de las mismas fue reportado por Mota-Lambert *et al.*, (2006) para *Melocactus* como un atributo significativo; por su parte, la longitud de las espinas radiales (en este caso, la espina en posición 05) es un carácter reportado por Baker (2006 a y 2006b) y Sánchez *et al.*, (2013) para *Echinocereus*, Grimaldo-Juárez *et al.*, (2007) para *Hylocereus undatus* y Baker y Butterworth (2013) para *Coryphantha*; mientras que el número de espinas centrales es reportado como un carácter de carga en el ADC para *Echinocereus* realizado por Baker (2006 a y 2006b) y Sánchez *et al.*, (2013), así como para *Coryphantha* realizado por Baker y Butterworth (2013). Por otro lado, el ángulo de apertura de las costillas es un carácter con importancia taxonómica que se reporta por primera vez en este proyecto.

Los caracteres morfológicos cualitativos también resultan ser de gran importancia en la definición de grupos, por ejemplo la posición de las espinas. En este estudio se encontró que la espina radia ER02 está ausente en *S. spinulosus*, mientras que la ER03 está ausente

en *S. murrillii* pero presente en *S. vagans*, mientras que las ER06 y ER07 ese encuentran ausente y presente en *S. atropilosus* y *S. dorschianus* respectivamente. La forma de las costillas en sección transversal, la presencia/ausencia de depresión interareolar, la forma de las espinas radiales y el color del tallo, aunque no aparecen como caracteres diagnósticos a nivel de especie en este estudio, sí permiten formar grupos en estas entidades taxonómicas.

Los atributos referentes a las costillas son los que explican la mayor parte de la variación, lo cual puede ser explicado en parte a que en su desarrollo, estas estructuras están definidas por el plano de división de las células del meristemo apical, por tanto es probable que estén determinadas genéticamente (Gibson y Nobel, 1986).

Para el caso de *S. atropilosus*, en el ADC de caracteres morfológicos, la nube correspondientes a esta especie muestra una gran variación en sus registros en comparación con el resto de las nubes de las otras especies, lo cual puede ser explicado debido a que se analizaron muestras de plantas procedentes de su hábitat (*S. Arias 2216* y *2217*) y cultivadas en invernadero (*H. Arreola 1473*). Es importante mencionar que la muestra *S. Arias 2216* presenta las costillas más anchas y altas de las muestras analizadas; esta planta y la muestra *S. Arias 2217*, proceden de la misma localidad, por lo que se puede descartar el efecto de la variación ambiental y sugerir un probable dimorfismo en las ramas de esta especie, fenómeno reportado para el género *Selenicereus* por Arias *et al.*, (2012); sin embargo, esta especie forma una sola nube que no se sobrepone con alguna otra especie (100% de registros clasificados en el grupo *a priori*) y su centroide es estadísticamente distinto al resto de los centroides de las especies evaluadas ( $P < 0.05$ ), por lo que se puede inferir que sus caracteres poseen una alta carga genética.

Kimnach (1978), resalta la gran similitud entre *S. atropilosus* y *S. spinulosus*; esto se ve respaldado con el resultado del análisis de varianza, que indica que estos taxa presentaron los valores más altos en gran parte de los parámetros morfológicos, con excepción de los referentes al número de espinas centrales, así como con el ADC, en donde de manera gráfica se muestra que ambas nubes se ubican más próximas entre sí respecto a otras nubes de acuerdo a las distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2=41.375$ ). Bauer (2003), ubica a estas dos especies en grupos distintos (grupo *S. vagans* y grupo *S. spinulosus* respectivamente), de acuerdo a la morfología floral y a la forma de las costillas en sección transversal; sin embargo, las costillas de *S. atropilosus* no son prolatas sino deltoides. Las evidencias aportadas por Kimnach (1978) sobre la morfología floral de *S. atropilosus* y el resultado del análisis de agrupamiento, permiten observar que entre *S. atropilosus* y *S. spinulosus* hay un mayor parecido morfológico que con *S. vagans* y aunque la distribución geográfica de ambas especies sea disyunta (parámetro utilizado por Bauer como parte de su clasificación), se sugiere transferir a *S. atropilosus* como parte del grupo *S. spinulosus sensu* Bauer (2003).

En la región positiva del eje canónico 1 del espacio bidimensional del ADC, se ubican *Selenicereus dorschianus*, *S. murrillii* y *S. vagans*; de estas especies, *S. dorschianus* tiene los registros en una nube compacta, esto se puede atribuir a que las muestras fueron recolectadas bajo las mismas condiciones de crecimiento y las localidades se ubicaron muy próximas entre sí. El análisis clasificatorio indicó que 100% de los registros se clasificaron correctamente en este grupo y la prueba de distancias de Fisher indicó que su centroide es estadísticamente distinto al resto de las especies ( $P<0.05$ ). De acuerdo a las distancias cuadradas de Mahalanobis, *S. dorschianus* se ubica más próximo a *S. vagans* ( $D^2=46.391$ ),

que con alguna otra de las especies analizadas. Bauer (2009), con base en la morfología floral indica que *S. dorschianus* debería ser clasificado en el grupo *Selenicereus* de su propia clasificación (Bauer, 2003) junto con *S. grandiflorus*; sin embargo, la morfología del tallo de *S. dorschianus* es sólo compartida con *S. vagans* y *S. murrillii* y es única en el género, por lo que, respaldado por estos análisis se sugiere incluir a *S. dorschianus* como parte del grupo *S. vagans sensu* Bauer (2003).

El reconocimiento o no de *S. murrillii* ha sido debatido de manera informal por mucho tiempo, por un lado, los tratamientos taxonómicos para el género (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978; Hunt, 1989; Bauer, 2003; Hunt, 2006) incluyen a esta especie como un taxón reconocido, y por otra parte se ha puesto en duda el reconocimiento de la especie porque el protólogo es escueto (Britton y Rose, 1920), carece de una localidad tipo, así como la falta de registros de herbario (Terrazas *et al.*, 2013). En la presente tesis se partió de la hipótesis del reconocimiento de *S. murrillii* como ha sido tradicionalmente considerada. En el ADC, se observan dos nubes correspondientes a *S. vagans* y *S. murrillii* y aunque sus respectivos centroides se mantienen independientes, presentan la menor distancia entre sí respecto al resto de los taxa de acuerdo al valor de las distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2=15.641$ ), lo que denota el mayor parecido morfológico de entre todos los taxa analizados.

En 1920, Britton y Rose describieron a *S. murrillii* y mencionan que el carácter que la diferencia de *S. vagans* es la presencia de espinas cortas y cónicas; sin embargo, en la fotografía que ofrecen los autores en la descripción original no se aprecian claramente las espinas. La caracterización de la forma de las espinas (cónicas, aciculares o subuladas) en las especies de *Selenicereus* no es tan sencilla debido a que las espinas de las aréolas de los

tallos suelen ser de menos de 1 cm, pero una revisión minuciosa revela que las espinas en *S. murrillii* parecen ser más cortas; sin embargo, las espinas radiales son aciculares, mientras que las centrales no son cónicas sino subuladas con la base bulbosa (carácter compartido con *S. vagans*). Al analizar los ejemplares de herbario tipo digitalizados (JSTOR) resultó complicado realizar observaciones de caracteres tan puntuales; sin embargo, en algunas aréolas se puede apreciar bien la condición antes mencionada.

Al realizar la matriz de similitud utilizando tanto caracteres morfológicos cuantitativos como cualitativos para el análisis de agrupamiento, queda claro que son cuatro los caracteres morfológicos que discriminan a *S. murrillii* de *S. vagans* (Cuadro 19); sin embargo, estos dos taxa aparecen en la misma rama del fenograma con la mayor similitud, lo que indica que ambos son idénticos, por lo que queda claro que estos caracteres no son suficientemente fuertes para apoyar el reconocimiento de dos taxa, sino uno solo; por consiguiente, con la información y análisis obtenidos en este proyecto de tesis, se reconoce que *S. murrillii* es parte de *S. vagans*.

**Cuadro 19.** Caracteres evaluados que diferencian a *S. murrillii* de *S. vagans*.

<b>Carácter/Especie</b>	<b><i>S. murrillii</i></b>	<b><i>S. vagans</i></b>
Número de espinas centrales	2	4
Número de espinas radiales	8	10
Espina radial en posición 03	Ausente	Presente
Espina radial en posición 04	Presente	Ausente

### **Anatomía**

No existe un estudio anatómico dirigido exclusivamente al género *Selenicereus*, sólo existen ejemplos de especies particulares en algunos trabajos sobre la anatomía de Cactaceae (Eggl, 1983; Terrazas y Arias, 2002; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003); por lo que los resultados obtenidos en la presente tesis aportan valiosa información en el conocimiento del género.

En el análisis discriminante canónico de los caracteres anatómicos cuantitativos, se presentaron siete parámetros que permitieron reconocer cinco grupos; de estos caracteres, tres corresponden a la epidermis, lo cual es congruente con lo reportado por Terrazas y Arias (2002), quienes mencionan que la epidermis es la mayor fuente de caracteres de importancia taxonómica en la familia Cactaceae. Los parámetros correspondientes a la epidermis permiten reconocer a *S. atropilosus*, que tiene los valores más altos para la longitud de células oclusivas y el diámetro de las células oclusivas. Por otra parte *S. vagans* y *S. murrillii* presentan los valores más bajos en promedio en el grosor de la pared de células epidérmicas y el grosor de la pared de células hipodérmicas.

En todas las especies analizadas se presentan estomas de tipo paralelocítico, esto es consistente con lo reportado por Eggl (1983) en *S. anthonyanus*, *S. coccineus* y *S. grandiflorus*. Tradicionalmente se considera que el índice estomático es útil para el reconocimiento de taxa a diferentes niveles (Salisbury, 1928, Meidner y Mansfield, 1968, Sharma y Dunn, 1968); sin embargo, para las especies evaluadas en este trabajo, el índice estomático no mostró tener una representatividad alta en los análisis. De acuerdo con

Conde (1975), en la familia Cactaceae, el índice estomático cambia con la continua adición de nuevas células epidérmicas, por lo que no funciona como un carácter diagnóstico.

En vista transversal, los estomas de *S. dorschianus* y *S. spinulosus* son superficiales, como habían sido reportados por Eggli (1984) para *S. anthonyanus* y *S. coccineus*. Por otra parte, en *S. atropilosus* los estomas se encuentran hundidos como en *S. grandiflorus* y en *S. vagans* semihundidos. Esta última posición es nuevo reporte en el aparato estomático del género *Selenicereus*; este patrón de distribución espacial de los estomas respecto a las células epidérmicas es de importancia taxonómica como lo reportan Grego-Valencia *et al.*, (2014) para el género *Ferocactus*. Eggli (1984) resalta que las investigaciones en los estomas pueden ser valiosas en la clasificación dentro de la tribu Hylocereeae.

La pared periclinal externa de las células epidérmicas de *S. spinulosus* y *S. vagans* es convexa (tipo domo), condición que no había sido reportada antes para miembros de la tribu Hylocereeae (Gibson y Nobel, 1986; Bravo-Hollis, 1978; Terrazas y Arias, 2002; Terrazas y Mauseth, 2002), y parece ser un estado de carácter taxonómicamente informativo.

En estudios previos se reportan cristales múltiples en las células de la epidermis sólo en algunos miembros de Cactoideae (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Terrazas y Arias, 2002); en este trabajo se reportan cristales múltiples por célula en todas las especies analizadas, siendo prismáticos en *S. atropilosus*, *S. dorschianus*, *S. murrillii* y *S. vagans*, mientras que en *S. spinulosus* son aciculares como ya habían sido descritos por Loza-Cornejo y Terrazas (2003).

De acuerdo con Terrazas y Arias (2002), las condiciones ambientales influyen sobre el grosor de la cutícula y la hipodermis, por lo que recomiendan evitar su uso como caracteres taxonómicos; sin embargo, en este caso, el número de estratos hipodérmicos y el grosor de la pared de células hipodérmicas presentan valores de carga altos en el ADC, donde *S. spinulosus* presenta el mayor número de estratos en la hipodermis y células hipodérmicas con las paredes más gruesas. Aunque no hay otros estudios que respalden la eficacia de estos tejidos para el reconocimiento de especies, sí los hay para categorías supraespecíficas, como en el caso de los géneros que habían sido incluidos como subgéneros en *Opuntia* (Conde, 1975).

Terrazas y Mauseth (2002), señalan que el córtex en Cactaceae no es informativo; sin embargo, en *S. vagans*, a diferencia del resto de las especies analizadas, no se observó ningún tipo de cristal en el córtex, pero hay abundantes haces corticales. Terrazas y Mauseth (2002), también reportaron cristales aciculares exclusivamente para la tribu Hylocereeae, pero en las especies evaluadas, además de cristales aciculares, hay cristales prismáticos y rafidios, siendo esta última forma cristalina, el primer reporte para la familia Cactaceae.

En este estudio la longitud de los elementos de vaso, la longitud de las fibras, así como la longitud de las células erectas de los radios, a través de los disociados del cilindro vascular, no tuvieron un valor de carga alto en el ADC de caracteres anatómicos; sin embargo, el grosor de la pared de las fibras del xilema y de esclerénquima asociado al cilindro central evaluados a partir de las secciones transversales de tallo, sí tuvieron valor de carga alto en el análisis discriminante. Conde (1975), reporta en el género *Opuntia* un comportamiento similar en los elementos del xilema y señala que la amplia variación en la longitud de estos

tipos celulares se debe a que en el origen, las células iniciales cambiales tienen un diámetro bien definido que se conserva hasta su madurez, lo contrario ocurre con la longitud de estas células, en donde la fase de elongación se lleva a cabo tardíamente y se ve afectado por el ambiente (Bailey y Srivastava, 1962). En este caso, *S. dorschianus*, a diferencia del resto de las especies, tiene los valores más altos en cuanto al diámetro de los vasos del xilema y el grosor de la pared de fibras de esclerénquima asociado al floema, así como madera dimorfa, en donde se presenta una fase de desarrollo de la madera que tiene los vasos embebidos en una matriz parenquimatosa, alternándose con una fase de madera con vasos embebidos en una matriz fibrosa. La condición del dimorfismo en la madera ya había sido reportada para el género *Selenicereus* por Terrazas y Arias (2002).

Los resultados obtenidos del análisis discriminante canónico de los caracteres anatómicos cuantitativos, son similares a los obtenidos con en el ADC de caracteres morfológicos; los cinco grupos establecidos a priori se mantienen independientes con centroides estadísticamente distintos entre sí, sin embargo, las distancias entre los mismos se acortan, lo que indica que la variación anatómica entre las especies, aunque existe, no es tan grande. En este análisis se hace evidente la gran disimilitud entre *S. vagans* y *S. atropilosus*, lo que soporta la reasignación de esta última al grupo *S. spinulosus*; los valores de las distancias cuadradas de Mahalanobis también permiten observar que existe similitud entre *S. dorschianus*, *S. vagans* y *S. murrillii*.

## 8. CONCLUSIONES

- Los caracteres morfológicos y anatómicos del tallo son taxonómicamente informativos para el grupo *Selenicereus vagans*, porque permiten delimitar grupos y especies dentro de los mismos.
- Existe correspondencia entre los caracteres morfológicos y anatómicos, por lo que la suma de ambas fuentes de información permitió aclarar las relaciones de similitud a partir del análisis fenético.
- A partir de estos resultados se concluye que *S. murrillii* es un sinónimo de *S. vagans*, reconociéndose así cuatro especies: *S. atropilosus* Kimnach, *S. dorschianus* Bauer, *S. spinulosus* (DC.) Britton & Rose y *S. vagans* (Brandege) Britton & Rose.
- Con base en caracteres vegetativos y siguiendo la clasificación de Bauer (2003), se propone transferir a *S. atropilosus* al grupo *S. spinulosus*, e integrar a *S. dorschianus* a la clasificación, como parte del grupo *S. vagans*.
- La falta de precisión en la delimitación taxonómica en el grupo *S. vagans*, se debe principalmente a la descripción somera de sus atributos morfológicos y anatómicos, sin someter estos parámetros a un detallado análisis numérico.
- Los análisis numéricos aplicados son útiles en la delimitación de subgrupos y especies dentro de grupo *S. vagans*.

## 9. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS.

La clasificación de Bauer (2003) no considera caracteres morfológicos o anatómicos vegetativos del tallo, y en este proyecto se demuestra la eficacia que poseen estos caracteres en la delimitación de especies, por lo que sería indispensable incluir este tipo de datos para tener mayor claridad en la delimitación taxonómica de otros grupos y especies de *Selenicereus*, sometiendo estos parámetros a análisis numéricos.

En estudios previos se argumenta que los parámetros epidérmicos aportan gran cantidad de información a nivel taxonómico en Cactaceae; sin embargo, en la presente tesis se considera que parámetros de otros tejidos como la hipodermis, también contribuyen de forma significativa; por lo que se sugiere incluirlos en futuros estudios.

Los caracteres morfológicos y anatómicos vegetativos poseen influencia ambiental; sin embargo, las varianzas bajas sugieren una influencia genética fuerte, lo que los hace estables y útiles como caracteres taxonómicos y por lo tanto debe ser imprescindible su uso en los estudios sistemáticos.

La disposición de las espinas en las aréolas del tallo puede verse afectada con la aparición de espinas de crecimiento secundario, por lo que debe hacerse un estudio minucioso del desarrollo de las mismas para identificar con seguridad las espinas homólogas.

Es importante esclarecer si en las especies evaluadas hay dimorfismo en las ramas (ramas de crecimiento vegetativo y ramas reproductivas), por lo que se recomienda asegurarse de usar los tallos con similar diámetro, número y tamaño de costillas, para descartar error por este fenómeno.

Para confirmar las delimitaciones taxonómicas propuestas en el presente estudio, se sugiere evaluar además caracteres de estructuras reproductivas (flores, frutos y semillas) y simultáneamente analizarlos junto con los vegetativos.

Se podría poner a prueba los caracteres que en este caso resultaron tener un gran peso en los análisis estadísticos para ver su comportamiento con un mayor número de taxa o en especies de amplia distribución como *Selenicereus grandiflorus* y *S. spinulosus*.

Se propone ampliar el muestreo de las especies del grupo *S. vagans*, tanto del número de individuos como de localidades, de tal forma que se tenga una mayor representatividad de las especies.

Dado que no se conoce la distribución real de estas especies, resulta indispensable realizar más estudios exploratorios de campo para conocer más acerca de la distribución geográfica de las mismas; de tal forma que se pueda tener un mayor conocimiento de los recursos bióticos del país, así como aportar datos para futuros estudios biogeográficos y de conservación, particularmente para este grupo y para otras especies del género.

Realizar un estudio filogenético a partir de caracteres estructurales y moleculares para conocer las relaciones de parentesco entre las especies de *Selenicereus*, de tal forma que sea posible generar una propuesta de clasificación sólida. A partir de esta propuesta filogenética realizar un mapeo de los caracteres para evaluar sus estados plesio/apomórficos.

**10. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DE *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, EVALUADAS EN ESTE PROYECTO A PARTIR DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS VEGETATIVOS DEL TALLO.**

**1a.** Plantas con 5 o menos costillas, abiertas más de 70°, deltoides en sección transversal, depresión interareolar presente, tallos de color verde claro, espinas centrales 1-3, espinas radiales subuladas, menos de 8, intrusiones cuticulares presentes en la epidermis, mesofilo heterogéneo.....**2**

**2a.** Espinas radiales en posición 01 y 06 ausentes, espina radial en posición 02 presente, espina radial en posición 06 ausente, espinas centrales amarillas, las radiales blancas, células oclusivas en vista superficial de  $39.74 \pm 2.36$   $\mu\text{m}$  de largo por  $31.14 \pm 3.32$   $\mu\text{m}$  de diámetro, cristales epidérmicos prismáticos cortos, células oclusivas hundidas en sección transversal, pared periclinal externa de las células epidérmicas aplanada, 3 o menos estratos hipodérmicos.....*S. atropilosus*

**2b.** Espinas radiales en posición 01 y 06 presentes, espina radial en posición 02 ausente, espina radial en posición 06 presente, espinas centrales y radiales cafés, células oclusivas en vista superficial  $35.02 \pm 20.9$   $\mu\text{m}$  de largo por  $21.40 \pm 2.75$   $\mu\text{m}$  de diámetro, cristales epidérmicos prismáticos alargados, células oclusivas superficiales en sección transversal, pared periclinal externa de las células epidérmicas convexa, 4 o más estratos hipodérmicos.....*S. spinulosus*

**1b.** Plantas con 8 o más costillas, abiertas menos de 40°, prolatas en sección transversal, depresión interareolar ausente, tallos de color verde oscuro, espinas centrales 4 o más, espinas radiales aciculares, 10 o más, intrusiones cuticulares ausentes en la epidermis, mesofilo homogéneo.....**3**

**3a.** Espina radial en posición 05 de 4.03±0.57 mm de longitud, espina radial en posición 01 ausente, espina radial en posición 07 presente, costillas en la región media de 3.51±0.57 mm de ancho, pared de células epidérmicas en vista superficial de 2.50±0.46 µm de grosor, pared periclinal externa de las células epidérmicas aplanada en sección transversal, células oclusivas superficiales, pared de células hipodérmicas de 6.16±0.95 µm de grosor, células de mucílago remitidas a las costillas, cristales presentes en el córtex, haces vasculares corticales escasos, pared de las fibras de esclerenquima de 7.24±1.78 µm de grosor, vasos del xilema de 50.73±8.60 µm de diámetro y arreglados en grupos en el cilindro vascular.....*S. dorschianus*

**3b.** Espina radial en posición 05 de 2.23±0.39 mm de longitud, espina radial en posición 01 presente, espina radial en posición 07 ausente, costillas en la región media de 1.28±0.13 mm de ancho, pared de células epidérmicas en vista superficial de 1.86±0.29 µm de grosor, pared periclinal externa de las células epidérmicas convexa en sección transversal, células oclusivas semihundidas, pared de células hipodérmicas de 3.70±0.57 µm de grosor, células de mucílago dispuestas al azar, cristales ausentes en el córtex, haces vasculares corticales abundantes, pared de las fibras de esclerenquima de 4.59±0.92 µm de grosor, vasos del xilema de 36.92±5.27 µm de diámetro y solitarios en el cilindro central.....*S. vagans*

## 11. LITERATURA CITADA

- Arias, S., S. Gama, U. Guzmán y B. Vázquez. 2012. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Fasc. 95. Cactaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Arroyo-Cosultchi, G., T. Terrazas, S. Arias y L. López-Mata. 2010. Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 86: 53-64.
- Bailey, I. W. y L. M. Srivastava. 1962. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, IV. The fusiform initials of the cambium and the form and structure of their derivatives. *Journal of the Arnold Arboretum* 43: 187-202.
- Baker, M. A. y R. A. Johnson. 2000. Morphometric Analysis of *Escobaria sneedii* var. *sneedii*, *E. sneedii* var. *leei* and *E. guadalupensis* (Cactaceae). *Systematic Botany* 25(4): 577-587.
- 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 the morphological characters in section *Triglochidiatus* (Cactaceae), Part II. *Madroño* 53(4):388-399.

- Baker, M. y C. A. Butterworth. 2013. Geographic distribution and taxonomic circumscription of populations within *Coryphantha* section *Robustispina* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 100(5): 984-997.
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. En: K. Kubitzki [ed.], *The families and the genera of vascular plants*, vol. 2, 161-196. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.
- Bauer, R. 2003. A synopsis of the tribe Hylocereeae F. Buxb. *Cactaceae Systematics Initiatives* 17: 43-50.
- Bauer, R. 2009. *Selenicereus dorschianus* Ralf Bauer spec. nov., eine neue Art aus dem westlichen México (Jalisco) mit grünen Früchten-Beschreibung unter Berücksichtigung neuer Erkenntnisse über *Selenicereus vagans* (K. Brandegee) Britton & Rose und *Selenicereus murrillii* Britton & Rose. *EPIG* 69: 5-19.
- Bio7 v.2.0. – Copyright © 2007-2015. M. Austenfeld.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1913. *Selenicereus vagans*. *Contributions from the US National Herbarium* 16(7): 242.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1920. *The Cactaceae. Descriptions and Illustrations of Plants of the Cactus Family*. Vol. II. Press of Gibson Brothers. Washington, USA.
- Buxbaum, F. 1948. Zur Klärung der phylogenetischen Stellung der Aizoaceae und Cactaceae im Pflanzenreich. *Sukkulantenkunde* 2: 3–16.

- Buxbaum, F. 1950. *Morphology of Cacti*. Section I. Roots and Stems. Abbey Garden Press, Pasadena.
- Calvente, A., R. H. P. Andreatta y R. C. Vieira. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. *Plant Systematics and Evolution* 276: 271-277.
- Conde, L. 1975. Comparisons of Five Species of *Opuntia* (Cactaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62(2): 425-473.
- Cope, J. S., D. Corney, J. Y. Clark, P. Remagnino y P. Wilkin. 2012. Plant species identification using digital morphometrics: A review. *Expert Systems with Applications* 39: 7562-7573.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. Nueva York, USA.
- Eggl, U. 1983. Stomatal Types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146: 197-214.
- Font Quer, P. 2000. Diccionario de Botánica. Primera edición. Ediciones Península. Barcelona, España. 1244p.
- García Aguilar, M. A., T. Terrazas y S. Arias. 2009. Anatomía caulinar de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 32(3): 201-208.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. USA.

- Grego-Valencia, D., T. Terrazas, M. Vázquez-Sánchez y S. Arias. 2014. *Ferocactus* (Cactaceae) epidermis: its systematic value. *Journal of the Torrey Botanical Society* 141(4): 313-325.
- Grimaldo-Juárez, O., T. Terrazas, A. García-Velásquez, M. Cruz-Villagas y J. Ponce-Medina. 2007. Morphometric Analysis of 21 Pitahaya (*Hylocereus undatus*) Genotypes. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 9: 99-117.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2007. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Primera reimpresión. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Hunt, D. 1989. Notes on *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose and *Aporocactus* Lemaire (Cactaceae-Hylocereinae). *Bradleya* 7: 89-96.
- Hunt, D. R. 2006. *The New Cactus Lexicon. Descriptions & Illustrations of the Cactus Family, compiled and edited by members of the International Cactaceae Systematics Group*. Vol. 1. DH Books.
- IAWA, International Association of Wood Anatomists Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *International Association of Wood Anatomists Bulletin new series* 10: 219-332.
- ImageJ v.1.48. – Copyright © 1997-2012. Rasband, W. U.S. National Institute of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- JMP® v.7. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007.

- Kimnach, M. 1978. *Selenicereus atropilosus*, a new species from Jalisco. *Cactus and Succulent Journal* 50(6): 268-270.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 116: 27-35.
- Mauseth, J. D. 1993. Medullary Bundles and the Evolution of Cacti. *American Journal of Botany* 80(8): 928-932.
- Meidner, H. y T. A. Mansfield. 1968. *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill, New York.
- Metcalfé, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of Dicotyledons*. Vol. I. Claredon Press. Oxford, UK.
- Metzing, D. y R. Kiesling. 2008. The Study of the Cactus Evolution: The Pre-DNA Era. *Haseltonia* 14: 6-28.
- Moreno, N. 1984. Glosario botánico ilustrado. Primera edición. Compañía Editorial Continental S.A. de C.V.-Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. 287p.
- Mota-Lambert, S., E. Leite-Borba, M. Camara-Machado y S. Da Silva-Andrade. 2006. Allozyme Diversity and Morphometrics of *Melocactus paucispinus* (Cactaceae) and Evidence for Hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, Northeastern Brazil. *Annals of Botany* 97: 389-403.
- NTSYS v. 2.1. Copyright © 2000 by Applied Biostatistics Inc. (Exeter Software), 10 Inwood Road, Port Jefferson, New York 11777. All rights reserved worldwide.

The Plant List (2014). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).

Plume, O., S. Straub, N. Tel-Zur, A. Cisneros, B. Schneider y J. Doyle. 2013. Testing a Hypothesis of Intergeneric Allopolyploidy in Vine Cacti (Cactaceae: Hylocereeae). *Systematic Botany* 38(3): 737-751.

Salisbury, E. J. 1928. On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 216: 1-65.

Sánchez, D., S. Arias y T. Terrazas. 2013. Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *Brittonia* 65(3): 368-385.

Sandoval-Zapotitla, E., A. Rojas-Leal, C. Guzmán Ramos, L. Carmona Jiménez, R.M. Ponce Salazar, C. León Gómez, C. Loyola Blanco, M.A. Vallejo Zamora y A. Medina Ávila. 2005. *Cuadernos 38: Técnicas Aplicadas al Estudio de la Anatomía Vegetal*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Sharma, G. K. y D. B. Dunn. 1968. Effect of environment of the cuticular features in *Kalanchoe fedschenkoi*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95(5): 464-473.

Stevens, P. F. 2012. Angiosperm Phylogeny Website, Version 12. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.

Terrazas, T. y S. Arias. 2002. Comparative Stem Anatomy in the Subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* 68(4): 444-473.

- Terrazas, T. y S. Loza-Cornejo. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. En: Flemming T. H. y A. Valiente-Banuet (Eds.) *Evolution, ecology, conservation of the columnar cacti, their mutualists*. Arizona University Press, Arizona. p: 66-86.
- Terrazas, T. y J. D. Mauseth. 2002. Shoot Anatomy and Morphology. En: Nobel, P. S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles, California. p: 23-40.
- Terrazas, T., M. Cházaro y H. Arreola. 2013. *Selenicereus murrillii*. En: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- Toro Ibacache, M. V., G. Manriquez Soto y I. Suazo Galdames. 2010. Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28(4): 977-990.
- XLStat. 2008. XLStat Software. Version 2008. 6.07. Copyright Addinsoft SARL, 1995-2008. <http://www.xlstat.com>

## APÉNDICE I

### Técnica de inclusión en parafina

#### I. Fijación

Las secciones de tallo seleccionadas para el estudio anatómico se fijó en FAA (Formaldehído-ácido acético-alcohol-agua) por 72 horas como máximo, posteriormente se realizaron varios enjuagues con agua para eliminar el fijador del tejido.

#### II. Ablandamiento

Debido a que las muestras de interés poseen una sección suave de parénquima en el córtex y una rígida y dura en el cilindro vascular, se sometieron a ablandamiento en una solución de GAA (Glicerina-alcohol etílico-agua 1:1:1) por varias semanas hasta su procesamiento, para lograr que la dureza de los tejidos fuera un poco más uniforme. Una vez que ha transcurrido el tiempo de ablandamiento, es necesario enjuagar las muestras perfectamente bien antes de comenzar el proceso de deshidratación.

#### III. Deshidratación

Para el proceso de deshidratación se decidió utilizar una serie alcohólica de alcohol butílico terciario (ABT), de acuerdo a la siguiente tabla:

Tren de deshidratación de ABT.	
Concentración (%) de ABT	Tiempo (horas)
35%	72
50%	72
60%	72
70%	72
85%	72
95%	72
100%	72
Absoluto cambio 1	48
Absoluto cambio 2	48

Se decidió utilizar el ABT porque ofrece muy buenos resultados en el proceso de deshidratación, además de que actúa como un disolvente de la parafina lo que evita el uso de xilol como paso previo a la infiltración.

#### IV. Infiltración-inclusión

Una vez deshidratado el tejido, se procedió a la infiltración del tejido añadiendo escamas de parafina gradualmente, hasta completar el doble del volumen original del recipiente con la muestra; cuando la parafina se haya fundido y mezclado con el ABT absoluto, se deja destapado el recipiente por al menos 24 horas para permitir la evaporación del disolvente. Cuando el ABT se haya evaporado, se realiza un cambio de parafina pura y se deja ahí hasta que se decida cubitar la muestra para su posterior corte.

## APÉNDICE II

### Tinción doble de safranina “O”-verde rápido FCF para tejidos incluidos en parafina.

#### Desparafinación

I. Colocar los portaobjetos con las secciones en canastillas de metal o vidrio e introducirlos en un horno a aproximadamente a 60°C, hasta haber eliminado el exceso de parafina de las secciones.

II. Sacar la canastilla del horno y colocarla inmediatamente en la siguiente serie:

Desparafinación	
Reactivo	Tiempo
Xilol absoluto	20 minutos
Xilol-etanol absoluto 1:1	15 minutos
Etanol 100%	15 minutos
Etanol 95%	15 minutos
Etanol 70%	15 minutos
Etanol 50%	15 minutos

Una vez desparafinadas las muestras se procede a la tinción.

#### Tinción

Después de que las muestras han sido retiradas del etanol 30% se procede a la tinción de acuerdo a la siguiente tabla:

Tren de tinción	
Reactivo	Tiempo
Safranina	24 hrs
Agua destilada	2 lavados de 1 minuto
Deshidratación: dos cambios por alcohol	
Etanol 30%	5 minutos
Etanol 50%	5 minutos
Etanol 70%	5 minutos
Etanol 95%	5 minutos
Etanol 100%	5 minutos
Verde rápido FCF	3 minutos
Alcohol absoluto	3 lavados de 1 minuto
Aceite de clavo	5 minutos
Xilol	2 cambios de 1 minuto

Una vez concluida la tinción, se montan las muestras con resina sintética a base de xilol, se secan en un horno a 60°C por 8 días y se procede a la limpieza y etiquetado de las preparaciones.

## APÉNDICE III

### Técnica de aislamiento de epidermis

Esta técnica permite observar la forma y tamaño de las células epidérmicas, orientación de las mismas, ornamentaciones epidérmicas o cuticulares, tricomas, papilas u otros apéndices epidérmicos, estomas y cristales.

- I. Se cortaron secciones frescas de tallo de 1 cm de longitud aproximadamente, se removieron las aréolas con ayuda de una navaja y se sumergieron en agua por alrededor de dos días, para eliminar la mayor cantidad de mucílago.
- II. Una vez que se enjuagaron las muestras, se realizaron 2 cortes longitudinales para obtener 4 secciones de tallo, con una navaja se retiró manualmente la mayor cantidad de mesofilo posible y el cilindro vascular, este último se procesó mediante la técnica de maceración con solución Jeffrey (Apéndice III).
- III. Las secciones epidérmicas se sometieron a una solución de NaOH 20%, por un tiempo máximo de 30 minutos, posteriormente se enjuagan para retirar la mayor cantidad de hidróxido de sodio.
- IV. Una vez enjuagadas las muestras, se añade hipoclorito de sodio al 20% como agente aclarador, hasta que las muestras se tornen totalmente blancas; transcurrido este tiempo se enjuagan y se vuelven a limpiar con la navaja, para eliminar los restos del tejido del mesofilo.
- V. Las epidermis limpias se montan con la cara externa hacia arriba en gelatina glicerizada, se dejan secar por 24 horas, se limpia el excedente y se sellan con barniz de uñas transparente.

## APÉNDICE IV

### Maceración de tejidos vasculares con solución Jeffrey

Esta técnica permite estudiar de manera individual los elementos traqueales que componen el xilema del tejido vascular.

- I. El cilindro vascular, obtenido del procesamiento de las muestras del Apéndice II, se sometió a tratamiento con solución Jeffrey en calentamiento a 60°C en una estufa por aproximadamente 5 minutos; es muy importante mencionar que el tiempo de acción de la solución depende del tejido que se trate, por lo que es necesario hacer varias pruebas.
- II. Cuando el tejido ya esté bastante suavizado, se enjuaga perfectamente bien con agua destilada, posteriormente se tiñe con Safranina, se enjuaga y se somete a un tren de deshidratación alcohólica (etanol) de acuerdo con la siguiente tabla y se monta en resina sintética a base de xilol:

Tren de deshidratación etanol-xilol	
Reactivo	Tiempo (minutos)
Alcohol etílico 30%	5
Alcohol etílico 50%	5
Alcohol etílico 70%	5
Alcohol etílico 85%	5
Alcohol etílico 96%	5
Alcohol etílico 100%	5
Xilol 1	5
Xilol 2	5

**APÉNDICE V. Matriz básica de datos.**

Carácter/Especie	<i>S. atropilosus</i>	<i>S. dorschianus</i>	<i>S. murrillii</i>	<i>S. spinulosus</i>	<i>S. vagans</i>
Longitud de la espina radial en posición 05	0	1	0	0	0
Número de costillas	0	1	1	0	1
Ancho de las costillas en la región media	1	1	0	1	0
Ángulo de apertura de las costillas	1	0	0	1	0
Número de espinas centrales	0	1	0	0	1
Número de espinas radiales	0	1	0	0	1
Espina radial en posición 01	0	0	1	1	1
Espina radial en posición 02	1	1	1	0	1
Espina radial en posición 03	1	1	0	1	1
Espina radial en posición 04	0	1	1	0	0
Espina radial en posición 06	0	1	1	1	1
Espina radial en posición 07	0	1	0	0	0
Forma de la costilla en sección transversal	1	0	0	1	0
Depresión interareolar	1	0	0	1	0
Color de las espinas centrales	0	0	0	1	0
Forma de las espinas radiales	1	0	0	1	0
Color de las espinas radiales	0	0	0	1	0
Color del tallo	0	1	1	0	1
Longitud de células oclusivas	1	0	0	0	0
Diámetro de células oclusivas	1	0	0	0	0
Grosor de la pared de células epidérmicas	1	1	0	1	0
Número de estratos hipodérmicos	0	0	0	1	0
Grosor de la pared de células hipodérmicas	1	1	0	1	0
Diámetro de vasos del xilema	1	1	0	0	0
Grosor de la pared de fibras de esclerénquima	1	1	0	0	0
Intrusiones cuticulares en la epidermis	1	0	0	1	0
Tipo de cristales presentes en la epidermis	0	0	0	1	0
Posición de las células oclusivas respecto a las células subsidiarias en sección transversal	1	0	1	0	1
Presencia de cristales en el córtex	1	1	0	1	0
Distribución de las células de mucílago en el córtex	0	1	0	0	0
Forma de la pared periclinal externa de las células epidérmicas en sección transversal.	0	0	1	1	1
Tipo de mesofilo	1	0	0	1	0
Disposición de los vasos en el xilema	0	1	0	0	0
Abundancia de haces vasculares corticales	0	0	1	0	1

**APÉNDICE V (continuación). Estados de carácter para cada uno de los caracteres evaluados en análisis de agrupamiento.**

Carácter	Estado de carácter	
Longitud de la espina radial en posición 05	0=<3.14	1=>3.14
Número de costillas	0=5 o menos	1=8 o más
Ancho de las costillas en la región media	0=<2	1=>2
Ángulo de apertura de las costillas	0=<40	1=70 o más
Número de espinas centrales	0=3 o menos	1=4 o más
Número de espinas radiales	0=8 o menos	1=10 o más
Espina radial en posición 01	0=ausente	1=presente
Espina radial en posición 02	0=ausente	1=presente
Espina radial en posición 03	0=ausente	1=presente
Espina radial en posición 04	0=ausente	1=presente
Espina radial en posición 06	0=ausente	1=presente
Espina radial en posición 07	0=ausente	1=presente
Forma de la costilla en sección transversal	0=aguda	1=obtusa
Depresión interareolar	0=ausente	1=presente
Color de las espinas centrales	0=amarillas	1=café
Forma de las espinas radiales	0=aciculares	1=subuladas
Color de las espinas radiales	0=blancas	1=café
Color del tallo	0=verde claro	1=verde oscuro
Longitud de células oclusivas	0=<33.21	1=>33.21
Diámetro de células oclusivas	0=<22.55	1=>22.55
Grosor de la pared de células epidérmicas	0=<2	1=>2
Número de estratos hipodérmicos	0=<3	1=>3
Grosor de la pared de células hipodérmicas	0=<5	1=>5
Diámetro de vasos del xilema	0=<39.31	1=>39.31
Grosor de la pared de fibras de esclerénquima	0=<5.10	1=>5.10
Intrusiones cuticulares en la epidermis	0=ausente	1=presente
Tipo de cristales presentes en la epidermis	0=prismáticos cortos	1=prismáticos alargados
Posición de las células oclusivas respecto a las células subsidiarias en sección transversal	0=superficiales	1=hundidas a semihundidas
Presencia de cristales en el córtex	0=ausente	1=presente
Distribución de las células de mucílago en el córtex	0=al azar	1=agrupadas en las costillas
Forma de la pared periclinal externa de las células epidérmicas en sección transversal.	0=aplanada	1=convexa
Tipo de mesofilo	0=homogéneo	1=heterogéneo
Disposición de los vasos en el xilema	0=solitarios	1=agrupados
Abundancia de haces vasculares corticales	0=escasos	1=abundantes