



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA

**DELIMITACIÓN DE ESPECIES DEL COMPLEJO *ECHINOCEREUS PARKERI***  
**(CACTACEAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**RAFAEL CRISTIAN CERVANTES SALCEDO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

.. Cd. Mx. ENERO, 2017



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.



Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de octubre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **CERVANTES SALCEDO RAFAEL CRISTIAN** con número de cuenta **301206448** con la tesis titulada **"DELIMITACION DE ESPECIES DEL COMPLEJO ECHINOCEREUS PARKERI (CACTACEAE)"**, realizada bajo la dirección del **DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**:

Presidente: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA  
Vocal: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO  
Suplente: DR. ULISES YUNUÉN ROSAS LÓPEZ  
Suplente: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 29 de noviembre de 2016.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la oportunidad brindada de adquirir conocimientos para mi formación académica y por los apoyos otorgados por parte del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca recibida durante mis estudios de maestría.

A los miembros del comité tutor:

Al Dr. Salvador Arias Montes, por el apoyo brindado durante la maestría, revisando constantemente mi trabajo.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado, por las observaciones y correcciones realizadas durante el proyecto, ya que fueron de gran importancia.

A la Dra. Martha Martínez Gordillo, por su comprensión y sugerencias brindadas en las sesiones de tutoría, las cuales ayudaron a mejorar este trabajo.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Al Dr. Salvador Arias que siempre ha estado pendiente de mi formación académica y que me ha brindado su apoyo en todo momento.

A mis sinodales: Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dra. Martha Martínez Gordillo, Dra. Hilda Flores Olvera, Dra. Sonia Vázquez Santana y al Dr. Ulises Rosas López, por su valioso tiempo realizando observaciones y correcciones que ayudaron a mejorar este trabajo.

A la Dra. Laura Yáñez Espinosa, quien me brindó su apoyo para realizar una estancia en su laboratorio del Instituto de Investigación en Zonas Desérticas, San Luis Potosí. Con sus sugerencias y ayuda se pudo obtener el coeficiente de espinación, el cual es un gran aporte de este trabajo.

A Peter Berresford y Michael Lange, por brindarme su ayuda al proporcionar las coordenadas de la mayor parte de mis colectas.

Al Dr. Daniel Sánchez, quien me ayudo a disipar algunas dudas sobre *Echinocereus* y otros temas.

A mis compañeros de laboratorio: Yolanda, David, Miguel, Daniel Franco, Daniel Quezada, Isaura, Marisela, Héctor y Jorge, quienes más que compañeros son amigos.

## **DEDICATORIA**

A mis padres, Rafael y Luisa, por estar siempre a mi lado y brindarme su apoyo y cariño, seguiré demostrando que sus esfuerzos siguen teniendo recompensas.

A Ana, Ale y Lucky, quienes siempre han estado en los momentos divertidos y el los dolorosos.

A Ulises, espero que sigamos compartiendo grandes momentos.

A mi chica Makryna le agradezco todo el apoyo brindado durante la maestría, ahora que compartimos un hogar espero que siempre sigamos teniendo momentos de felicidad.

A Martha y Jesús, quienes me han abierto las puertas de su hogar y me han dado su cariño.

# ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. OBJETIVOS .....	3
Objetivo general .....	3
Objetivos particulares .....	3
3. ANTECEDENTES .....	4
El género <i>Echinocereus</i> .....	4
Sección <i>Costati</i> .....	4
El grupo <i>Echinocereus parkeri</i> .....	5
Estudios morfométricos en la familia Cactaceae .....	9
4. MATERIAL Y MÉTODO .....	15
Revisión y análisis de literatura .....	15
Revisión de herbario .....	15
Trabajo de campo .....	15
Caracteres morfológicos .....	15
Tallo .....	16
Espinass .....	16
Coeficiente de espinación ( <i>coefrad</i> ) .....	17
Análisis estadístico .....	17
5. RESULTADOS .....	20
Estadística descriptiva .....	20
Análisis discriminante con caracteres vegetativos .....	21
Análisis de varianza de caracteres vegetativos entre especies .....	27
Análisis de variación morfológica entre poblaciones de <i>E. parkeri</i> .....	27
6. DISCUSIÓN .....	39
Contribución de los caracteres morfológicos en el reconocimiento de especies. ....	39
Variación en <i>Echinocereus parkeri</i> .....	42
7. CONCLUSIÓN .....	44
8. LITERATURA CITADA .....	45

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Distribución geográfica del género *Echinocereus*. A. Distribución general de *Echinocereus*. B. Distribución de la sección *Costati* (Sánchez, 2015). ..... 4
- Figura 2.** Árbol de consenso estricto de máxima parsimonia del género *Echinocereus*. En letras rojas se resalta la sección *Costati* y las especies del grupo *E. parkeri* (Sánchez, 2015)..... 6
- Figura 3.** Esquema de ubicación de los caracteres morfológicos vegetativos. A) tallo de *E. parkeri*. B) Aréola de *E. parkeri*. Acrónimos basados en el cuadro 5. .... 18
- Figura 4.** Gráficos circulares de posición angular y diagramas de caja y bigote de longitudes para espinas centrales para especies del grupo *Echinocereus parkeri*. A y B: *E. parkeri*; C y D: *E. rayonesensis*; E y F: *E. nivosus*..... 24
- Figura 5.** Gráficos circulares de posición angular y diagramas de caja y bigote de longitudes para espinas radiales para especies del grupo *Echinocereus parkeri*. A y B: *E. parkeri*; C y D: *E. rayonesensis*; E y F: *E. nivosus*. .... 25
- Figura 6.** Patrón de espinación para las tres especies del grupo *E. parkeri*. En rojo se representan las espinas centrales y en azul las espinas radiales. .... 26
- Figura 7.** Dos primeras funciones canónicas con base en caracteres vegetativos para las tres especies del grupo *Echinocereus parkeri*: *E. parkeri* , *E. rayonesensis* y *E. nivosus* ..... 27
- Figura 8.** Gráficos de media y desviación estándar de cinco caracteres vegetativos para tres especies del grupo *E. parkeri*. Letras diferentes indican diferencia estadística significativa ( $p < 0.05$ ). .... 29
- Figura 9.** Distribución geográfica de especies del grupo *Echinocereus parkeri*, realizado con información generada por el autor de la presente tesis (ver cuadro 3). ..... 31
- Figura 10.** Diagramas de circulares para espinas: a) centrales, b) radiales, c) gráfica donde se muestra las espinas radiales y centrales, transformadas a coordenadas vectoriales, obtenidas de los promedios. .... 34
- Figura 11.** Espiral logarítmica obtenida con las longitudes y ángulos de las espinas radiales y centrales. .... 34
- Figura 12.** Regresión lineal de  $\theta$  contra  $\ln r$  de espinas centrales y radiales. .... 35
- Figura 13.** Dos primeras funciones canónicas sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espinación para las tres especies del grupo *Echinocereus parkeri*: *E. parkeri*, *E. rayonesensis*, *E. nivosus* ..... 36
- Figura 14.** Gráficos de media y desviación estándar de *coefrad* para tres especies del grupo *E. parkeri*. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). 38

## LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1.** Especies del complejo *E. parkeri* reconocidas por diferentes taxónomos. .... 7
- Cuadro 2.** Estudios morfométricos en la familia Cactaceae. .... 13 y 14
- Cuadro 3.** Localización geográfica de las poblaciones estudiadas del grupo *Echinocereus parkeri*. Los ejemplares colectados fueron depositados en MEXU. 16
- Cuadro 4.** Caracteres cuantitativos para especies del complejo *Echinocereus parkeri*. Las mediciones fueron en milímetros (mm). .... 18
- Cuadro 5.** Caracteres morfométricos seleccionados para realizar los análisis multivariados ..... 20
- Cuadro 6.** Valores de media  $\pm$  desviación estándar para los caracteres morfológicos del tallo. Para la columna especie P: *E. parkeri*; R: *E. rayonesensis*; N: *E. nivosus*. Para cada carácter los valores mayores y menores se muestran en negritas. .... 22
- Cuadro 7.** Valores de media  $\pm$  desviación estándar para los caracteres morfológicos de las espinas. Para la columna especie P: *E. parkeri*. R: *E. rayonesensis*. N: *E. nivosus*. Para cada carácter los valores mayores y menores se muestran en negritas. .... 23
- Cuadro 8.** Coeficientes de estructura canónica para las tres especies del grupo *E. parkeri*, con base en caracteres vegetativos. Para cada carácter los valores mayores y menores se muestran en negritas. .... 28
- Cuadro 9.** Resumen de análisis discriminante clasificatorio con caracteres vegetativos para tres especies del grupo *E. parkeri*. Número de individuos y porcentaje (paréntesis) clasificados correctamente. .... 28
- Cuadro 10.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables morfológicas del tallo. Para cada carácter los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*. .... 30
- Cuadro 11.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables ambientales. Para cada carácter los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*. .... 31
- Cuadro 12.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables morfológicas y ambientales. Para cada carácter los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*. .... 32
- Cuadro 13.** Valores de media  $\pm$  desviación estándar para el coeficiente de espinación (*coefrad*) y el coeficiente de determinación ( $R^2$ ). Para la columna especie: P: *E. parkeri*. R: *E. rayonesensis*. N: *E. nivosus*. Para cada carácter los valores mayores se resaltan en negritas. .... 35
- Cuadro 14.** Coeficientes de estructura canónica para las tres especies del grupo *E. parkeri*, sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espinación. Para cada carácter, los valores más altos se resaltan en negritas. .... 37

**Cuadro 15.** Resumen de análisis discriminante clasificatorio, sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espinación para tres especies del grupo *E. parkeri*. Número de individuos y porcentaje (paréntesis) clasificados correctamente. .... 37

**Cuadro 16.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables morfológicas, sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espinación. Los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*. 38

## RESUMEN

Con base en una filogenia molecular recién publicada, *Echinocereus* sección *Costati* es un grupo natural. Dentro de esta sección, las especies que integran el complejo denominado *E. parkeri* son reconocidas en distintos tratamientos taxonómicos. Sin embargo, el número de especies que cada autor acepta es diferente. El objetivo de esta tesis fue realizar un análisis morfométrico, a partir de atributos del tallo y así buscar caracteres que permitan delimitar a las especies del complejo *E. parkeri*. Se visitaron 15 localidades y se analizaron 18 caracteres cuantitativos, de los cuales, 12 fueron atributos relacionados con las espinas. Mediante un análisis discriminante canónico y discriminante clasificadorio se pudieron identificar tres especies (*E. parkeri* N.P. Taylor, *E. rayonesensis* N.P. Taylor y *E. nivosus* Glass & R.A.Foster), así como cinco caracteres informativos: número de espinas radiales y centrales, posición angular de la espina radial R4, número de costillas y la relación altura/diámetro del tallo. Se exploró una reducción en el número de datos concerniente a las longitudes y ángulos de las espinas centrales y radiales, generando una sola variable que los contenga, a la que se denominó coeficiente de espinación (*coefrad*). El análisis discriminante canónico y el discriminante clasificadorio, mostraron que esta variable puede ser utilizada para el reconocimiento de las especies en estudio. En seguida se analizó la variación morfológica dentro de *E. parkeri*, ya que se trata de la especie con la más amplia distribución del grupo y algunos autores aceptan la existencia de categorías infraespecíficas para la especie. Sin embargo, los resultados del presente estudio muestran que los caracteres que se han sugerido para reconocer a las subespecies se sobreponen (i.e. número de espinas centrales y radiales), o presentan una variación clinal (i.e. altitud). Con estos resultados no se apoya el reconocimiento de categorías infraespecíficas.

## ABSTRACT

Based on a newly published molecular phylogeny *Echinocereus* section *Costati* is a natural group, within this section, the species that integrate the group called *E. parkeri* are recognized in different taxonomic treatments, however, the number of species that each author accepts is different. The objective of this study was to analyze morphometric attributes stem and therefore find characters that allow species that define it. 15 locations were visited and 18 quantitative characters were analyzed, of which 12 were related to the spine attributes. Through a canonical discriminant analysis and classificatory three species were identified (*E. parkeri*, *E. rayonesensis* and *E. nivosus*), as well as five informative characters: number of radial and central spines, angular position of the radial spine R4, number ribs and height/diameter stem ratio. A reduction was explored in the number of data concerning the lengths and angles of the central and radial spines, generating a single variable containing them, which it is called coefficient spination (*coefrad*). The canonical discriminant analysis and classificatory showed that this variable can be used for the recognition of the species under study. Then morphological variation within *E. parkeri* were analyzed as it is the species with the widest distribution group. Some authors accept the existence of infraspecific categories within *E. parkeri*, however the results of this study show that the characters have been suggested to recognize subspecies overlap (i. e. number of central spines and radial) or have a clinal variation (i.e. altitude). With these results the recognition of infraspecific categories is not supported.

## 1. INTRODUCCIÓN

La delimitación de una especie es un proceso por el cual se establecen los límites entre ella y al menos otra especie, en donde a veces se descubren nuevas taxa (Wiens, 2007). Entender la variación morfológica en los diferentes grupos de organismos es importante para identificar los caracteres diagnósticos que permiten establecer los límites entre especies (Pino-Bodas *et al.*, 2011). Sin embargo, esta labor puede verse limitada por la plasticidad fenotípica de cada especie (Cota y Wallace, 1996; Duminil y Di Michele, 2009; Pino-Bodas *et al.*, 2011), la cual puede expresarse en la modificación de caracteres morfológicos influenciados por el ambiente (i.e. número y tamaño de partes vegetativas y reproductivas) (Donoso *et al.*, 2004). Por lo tanto, es recomendable tener un muestreo riguroso para representar adecuadamente la variación y así poder definir los límites morfológicos entre taxones (Judd *et al.*, 1999).

En la actualidad, la morfometría es una herramienta que puede ayudar a entender la variación, a través de la categorización de la morfología en términos de mediciones lineales (i.e. relaciones, longitudes, ángulos) (Rohlf y Marcus, 1993). Los estudios morfométricos realizados en sistemática vegetal generalmente hacen uso de las técnicas de estadística multivariada (i.e. análisis de componentes principales, análisis de conglomerados, análisis discriminante), con el objetivo de reconocer la variabilidad morfológica de las especies, ayudando a delimitar grupos que presentan una complejidad taxonómica (Stuessy, 2009).

Los análisis multivariados se han utilizado ampliamente en estudios taxonómicos de diversos grupos de plantas con semillas, sin embargo aún son pocos los estudios que emplean análisis multivariados en la familia Cactaceae con propósitos taxonómicos (i.e. Baker y Johnson, 2000; Schmalzel *et al.*, 2004; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010; Tapia *et al.*, 2016). La necesidad de continuar desarrollando estos estudios es imprescindible, ante las discrepancias en el número de especies reconocidas, ya que mientras Anderson (2001) y Hunt (2006), consideran un aproximado de 1438 especies, Nyffeler y Eggli (2010) reconocen alrededor de 1870 para la familia.

*Echinocereus* es el tercer género con mayor número de especies en Cactaceae, pero también incluye un desacuerdo entre taxónomos sobre el número de especies reconocidas, ya que mientras Blum *et al.* (1998) reconocen cerca de 70 taxones

específicos, Hunt (2006) reconoce 64. Más recientemente se han generado estudios morfométricos para delimitar especies en la sección *Triglochidiati*, nativa del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos (Baker, 2006a; Baker, 2006b; Sánchez *et al.*, 2013). Estos primeros estudios morfométricos para especies de *Echinocereus* muestran la necesidad utilizar metodologías que permitan la correcta delimitación de las especies. De las ocho secciones taxonómicas reconocidas en *Echinocereus* (Sánchez, 2015), *Costati* incluye cerca de once especies, entre las que se encuentra *E. parkeri* más un conjunto de dos a cuatro especies poco conocidas (Taylor, 1988; Hunt, 2006; Felix y Blum 2011). Por lo tanto se propone en el presente proyecto de investigación realizar un estudio con técnicas de análisis multivariados, evaluando caracteres del tallo, con particular énfasis en las aréolas y sus espinas, que ofrezcan información para reconocer los límites entre especies.

## **2. OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

- Evaluar bajo una propuesta de estadística multivariada, atributos morfológicos (principalmente del tallo), que permitan delimitar especies del complejo *Echinocereus parkeri*.

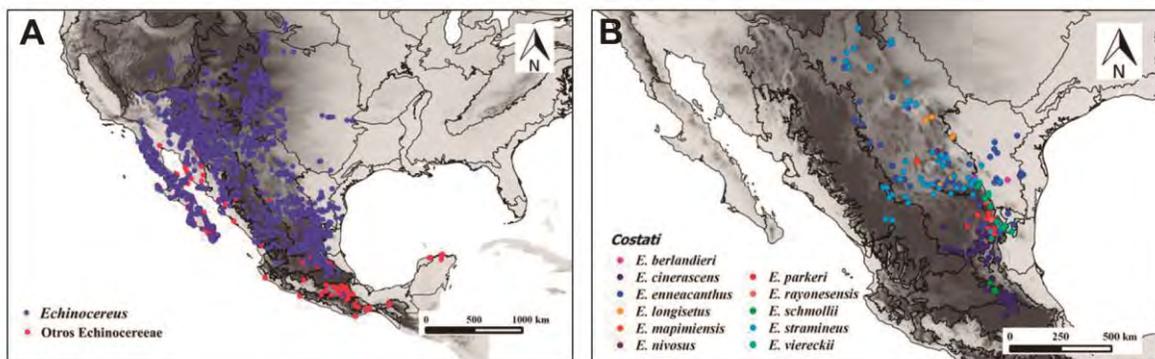
### **Objetivos particulares**

- Realizar un análisis morfométrico sobre caracteres del tallo que discriminen diferentes entidades taxonómicas.
- Conocer si existe correlación entre los caracteres morfológicos, así como entre estos caracteres y algunos atributos ambientales (altitud, latitud y longitud).

### 3. ANTECEDENTES

#### El género *Echinocereus*

*Echinocereus* fue descrito por Engelmann en 1848, con base en plantas que Wislizenus había colectado en el suroeste de Estados Unidos y al norte de México. Su distribución actual abarca desde el centro de los Estado Unidos hasta el sur de México (Figura 1-A), donde se ha diversificado en varios tipos de vegetación (i.e. matorral xerófilo, bosque de pino-encino, bosque tropical caducifolio) y desarrollando cambios en características morfológicas, tanto vegetativas (raíz, tallo y espinas) como reproductivas (flores, frutos y semillas) (Sánchez, 2015). Dentro de la familia Cactaceae, *Echinocereus* es el tercer género con mayor número de especies. Existen varias propuestas de clasificación para el mismo, pero entre las recientes se encuentran la de Blum *et al.*, (1998) quienes reconocen cerca de 70 taxones específicos y 98 infraespecíficos, mientras Hunt (2006) reconoce 64 y 66, respectivamente. Esta discrepancia en el número de especies aceptadas, surge de la interpretación de cada taxónomo, ya que existen muy pocos estudios (i.e. Baker, 2006a, 2006b; Sánchez *et al.*, 2013) que validen sus propuestas.



**Figura 1.** Distribución geográfica del género *Echinocereus*. A. Distribución general de *Echinocereus*. B. Distribución de la sección *Costati* (Sánchez, 2015).

#### Sección *Costati*

La sección *Costati* es una de las ocho secciones del género *Echinocereus*, de acuerdo con Taylor (1993), quien agrupa a nueve especies por compartir la coloración café que toman las flores cuando son colocadas en una solución alcohol-formaldehído. La sección fue dividida en dos grupos, uno de ellos denominado *E. cinerascens*, con tres especies (*E. berlandieri* (Engelm.) Haage, *E. cinerascens* (D.C.) Lem., y *E. enneacanthus* Engelm.), que se distribuyen del este y centro de México, hacia el norte de Río Grande. El segundo

grupo fue llamado *E. stramineus* y está integrado por seis especies (*E. stramineus* (Engelm.) Engelm. Ex F. Seitz, *E. viereckii* Werderm., *E. parkeri* N. P. Taylor, *E. rayonesensis* N. P. Taylor, *E. nivosus* Glass & R. A. Foster, y *E. longisetus* (Engelm.) Lem.), con un rango de distribución similar al anterior grupo, pero ausente en el este y centro de México y en las planicies de Río Grande (Figura 1-B). Blum *et al.* (1998) concuerdan parcialmente con el agrupamiento propuesto por Taylor (1993) para el grupo *E. stramineus*, en donde excluyen a *E. stramineus* y *E. viereckii*, llamando al grupo *E. longisetus*, el cual presentan espinas blancas, forman conglomerados compactos, ramificando desde la base y desarrollan estolones, así como flores del mismo color pero de diferentes tamaños.

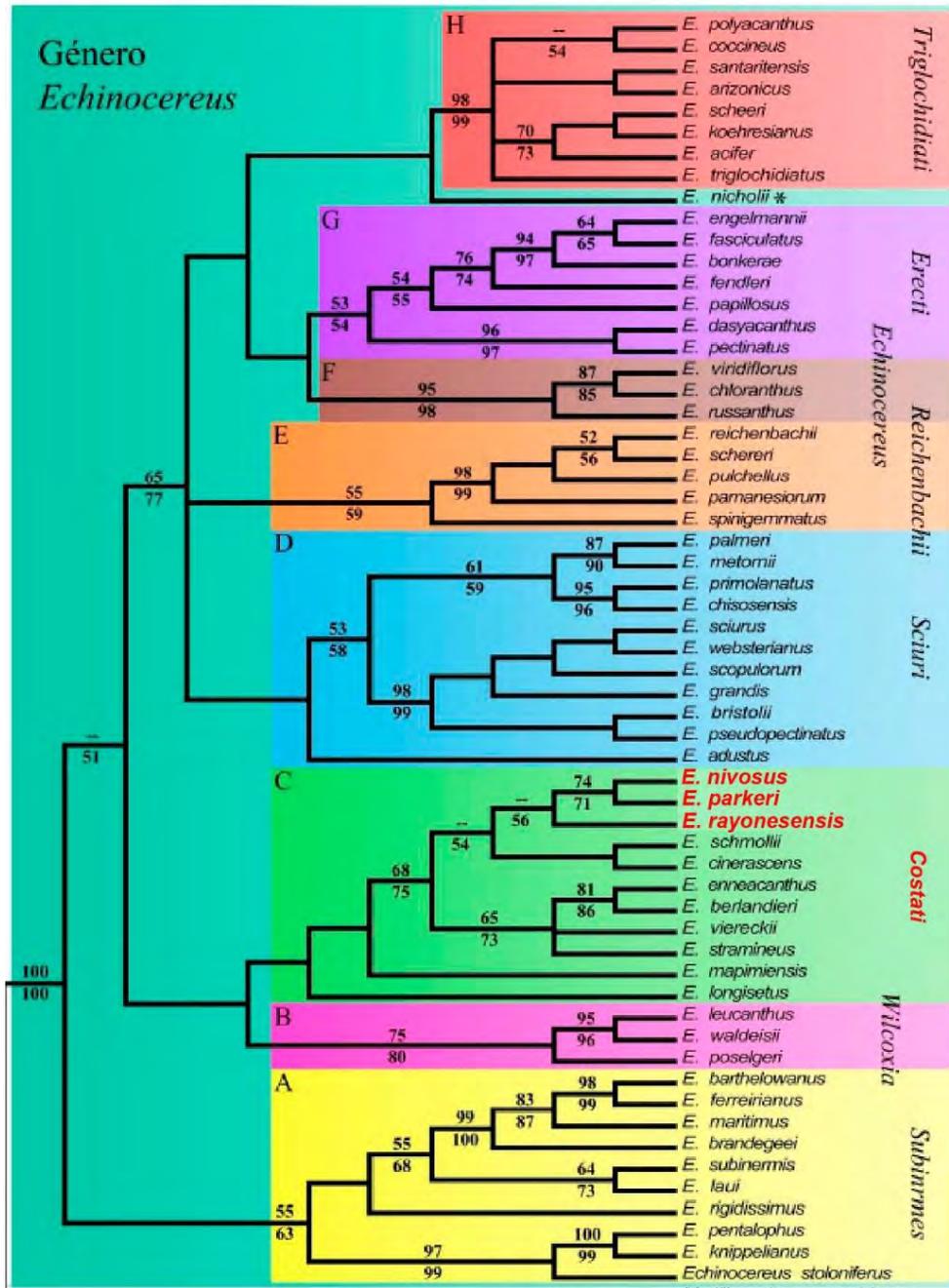
Con base en datos morfológicos y secuencias de ADN, Sánchez (2015), realizó un análisis de máxima parsimonia para el género *Echinocereus* (Figura 2), los resultados demostraron que las nueve especies ubicadas en la sección *Costati* (sensu Taylor, 1993) forman un clado, incluyendo además a *E. mapimiensis* Anderson, anteriormente ubicado en la sección *Echinocereus* y *E. schmollii* (Weing.) N. P. Taylor, antes parte de la sección *Wilcoxia*. Con estos nuevos resultados, *Costati* se define con la combinación de tres atributos morfológicos: presencia de tricomas cortos en las aréolas del tubo receptacular de la flor, embriones con cotiledones largos y presencia de taninos en la epidermis de los tépalos.

### **El grupo *Echinocereus parkeri***

El grupo *Echinocereus parkeri* lo integran entre dos y cuatro especies (Taylor, 1988; Hunt, 2006; Felix y Blum 2011) (Cuadro 1). En el análisis realizado por Sánchez (2015), muestra que *E. parkeri*, *E. rayonesensis*, *E. nivosus*, forman un grupo monofilético (Figura 2).

*Echinocereus parkeri* fue descrito por Taylor (1988), con plantas colectadas por Hansen *et al.*, en 1976, en el municipio de Galeana, Nuevo León. En el protólogo se menciona que la especie se reconoce por la presencia de espinas blancas, flores pequeñas, con segmentos del perianto que van de 20-32 x 4-8 mm y la floración que se da a principios de la primavera. En trabajos posteriores (Cuadro 1), se reconocen cuatro subespecies, las cuales se distribuyen al oeste de Tamaulipas, norte de San Luis potosí, sur de Nuevo León, sureste de Coahuila y en el noreste de Zacatecas (Figura 1-B). Por lo cual, es la

especie con más amplia distribución en el grupo, presentando una gran variabilidad morfológica, principalmente en sus partes vegetativas, reflejándose en el número, tamaño y forma se estas.



**Figura 2.** Árbol de consenso estricto de máxima parsimonia del género *Echinocereus*. En letras rojas se resalta la sección *Costati* y las especies del grupo *E. parkeri* (Sánchez, 2015).

**Cuadro 1.** Especies del complejo *E. parkeri* reconocidas por diferentes taxónomos.

Taylor 1988, 1993	Blum <i>et al.</i> 1998	Hunt 2006	Felix y Blum 2011
<i>E. parkeri</i> ssp. <i>parkeri</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>parkeri</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>parkeri</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>parkeri</i>
<i>E. parkeri</i> ssp. <i>gonzalezii</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>gonzalezii</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>gonzalezii</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>gonzalezii</i>
<i>E. parkeri</i> ssp. (sin nom.)	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>mazapilensis</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>mazapilensis</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>mazapilensis</i>
	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>arteagensis</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>arteagensis</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>arteagensis</i>
<i>E. rayonesensis</i>	<i>E. rayonesensis</i>	<i>E. rayonesensis</i>	<i>E. parkeri</i> ssp. <i>rayonesensis</i>
<i>E. nivosus</i>	<i>E. nivosus</i>	<i>E. nivosus</i>	<i>E. nivosus</i>

*Echinocereus rayonesensis* también fue descrito por Taylor (1988). Su distribución se restringe al Valle de Rayones en Nuevo León. De acuerdo con el protólogo, este taxón presenta de 10 a 15 costillas, de 5 a 9 espinas centrales y de 15 a 25 o más espinas radiales. Es reconocida como especie por varios taxónomos (Cuadro 1), pero Felix y Blum (2011) reconsideran su posición y la incluyen como subespecie de *E. parkeri*, sin presentar algún análisis que sostenga su propuesta.

*Echinocereus nivosus* fue descrito por Glass y Foster (1978), quienes lo colectaron al sur del municipio de General Cepeda, en Coahuila, siendo la única zona donde ha sido reportado. Esta especie se distingue por presentar de 12 a 14 costillas, de 30 a 50 espinas radiales y de 6 a 12 espinas centrales, mientras que los individuos generalmente forman conglomerados compactos.

La mayoría de las especies reconocidas se han delimitado o descrito con base en sus diferencias morfológicas, utilizando desde uno a más caracteres cuantitativos o cualitativos (Wiens, 2007). Estas características morfológicas han sido usadas por un tiempo más largo que las evidencias anatómicas y moleculares, siendo los primeros recursos disponibles desde los comienzos de la botánica sistemática. Aunque debido a la alta variación morfológica intraespecífica, ya sea causada por factores intrínsecos o extrínsecos, se aumenta la posibilidad de afectar la delimitación de especies, por lo cual es recomendable tener un muestreo riguroso para representar adecuadamente la variación y así poder definir los límites morfológicos entre taxones. (Grant, 1991; Cota y Wallace, 1996; Judd *et al.*, 1999; Ingrouille y Eddie, 2006; Chalcoff *et al.*, 2008; Duminil y Michele, 2009). Entre las ventajas que proporciona utilizar caracteres morfológicos está

la fácil observación de las estructuras y su utilización para la descripción de las especies (Judd *et al.*, 1999).

La morfometría se puede definir como el análisis cuantitativo de las formas biológicas (Henderson, 2006). A mediados del siglo XX se incrementó el uso de la morfometría y de la estadística multivariada, debido en parte a la creciente disponibilidad de computadoras, así como a su capacidad de procesar y analizar grandes cantidades de datos (Lévy y Varela, 2003). Durante los últimos 30 años, la morfometría se ha utilizado de diferentes perspectivas, siendo una de ellas la delimitación de especies (Henderson, 2006; Stuessy, 2009). Los estudios morfométricos han ayudado a resolver problemas que eran complicados de disipar con los métodos tradicionales de la sistemática y han sido utilizados, tanto en animales, i.e. Annelida: Polychaeta (Costa-Paiva y Paiva, 2007), Hemiptera: Cicadidae (Simões y Quartau, 2009); Pisces: Cyprinidae (Tancioni *et al.*, 2013), como en plantas, i.e. Orchidaceae: *Pleurothallis* (Borba *et al.*, 2002); Fabaceae: *Pedimelum* (Egan, 2015).

Las técnicas de estadística multivariada se dividen en dos grupos. Un primer conjunto son las técnicas descriptivas, que tienen como propósito investigar la existencia o ausencia de relaciones entre dos grupos de variables. En sistemática se suelen utilizar dos técnicas: 1) análisis de conglomerados (AC), el cual trabaja con variables cualitativas, mediante un procedimiento que agrupa a objetos similares de una manera jerárquica, donde los resultados son presentados usualmente en árboles o dendogramas, y 2) análisis de componentes principales (ACP) que tiene como propósito organizar objetos (i.e. especies), a través de un continuo o gradiente, las variables utilizadas son generalmente cuantitativas y son transformadas a través de combinaciones lineales (i.e. componentes), las cuales describen la máxima variación entre los objetos analizados. El segundo grupo incluye las técnicas explicativas, que analizan la existencia o ausencia de relaciones entre dos grupos de variables, basándose en un marco teórico que justifica y fundamenta una hipótesis que se intenta validar empíricamente. En sistemática se suele utilizar con mayor frecuencia el análisis discriminante (AD), para clasificar a distintos individuos en grupos definidos *a priori*, a partir de un conjunto de variables cuantitativas. Esta técnica tiene dos posibles aplicaciones: 1) análisis discriminante clasificatorio (ADCl), es de carácter predictivo y utiliza los valores de las variables independientes para describir a cada nuevo individuo al grupo que le corresponda, proporcionando los

porcentajes de los individuos correctamente clasificados, y 2) análisis discriminante canónico (ADca), que es de carácter descriptivo, con un procedimiento analítico que crea combinaciones lineales (i.e. funciones canónicas) de las variables independientes originales, que maximizan las diferencias entre grupos (McGarigal *et al.*, 2000; Lévy y Varela, 2003; Henderson, 2006; Closas *et al.*, 2013).

### **Estudios morfométricos en la familia Cactaceae**

En Cactaceae se ha empleado la morfometría tradicional, la cual aplica técnicas de estadística multivariada a un conjunto de variables basadas en la medición de distancias, relaciones y/o ángulos (Rohlf y Marcus, 1993). El empleo de estos métodos ha permitido reconocer la variabilidad morfológica de las especies, ayudando a delimitar grupos que presentan una complejidad taxonómica dentro de la familia (Cuadro 2). Entre los primeros estudios que emplearon técnicas multivariadas, se encuentra el de Chamberland (1997), quien trabajó con el denominado complejo *Echinocactus polycephalus* Engelm. & J. M. Bigelow, integrado por tres taxones, con el objetivo de encontrar las diferencias morfológicas que permitieran reconocerlos (Cuadro 2). En un primer ACP, utilizando todos los caracteres, encontró que el primer y segundo componente explicaban 31% y 12.3% de la variación. La utilización de los caracteres vegetativos y reproductivos permitió reconocer a dos especies, mientras que para reconocer variedades solo fue posible mediante caracteres reproductivos. Se detectó una zona de intermedios entre variedades, posiblemente debido al flujo de genes entre éstas. El segundo ACP realizado incluyó solo caracteres vegetativos, donde el primer y segundo componente explicaron 33.8% y 15% de la variación, además los caracteres vegetativos mostraron una variación clinal en *E. polycephalus* var. *xeranthemoides*, que va de este a oeste.

Baker y Johnson (2000) realizaron un estudio para conocer los límites entre dos variedades de *Escobaria sneedii* Britton & Rose (*E. var. sneedii*, *E. sneedii* var. *leei*) y *E. guadalupensis* S.Brack & K.D.Heil (Cuadro 2). En la selección de caracteres omitieron los cualitativos, debido a su dificultad para codificar, y dentro de los cuantitativos solo seleccionaron aquellos que no presentaban correlación. Los resultados demostraron que solo cuatro caracteres vegetativos presentan diferencias significativas entre los taxones. Mediante un análisis discriminante (ADcl), se clasificó correctamente 100% de los individuos de *E. guadalupensis*, 87.1% de los individuos de *E. sneedii* var. *sneedii* y 93.4% para los individuos de *E. sneedii* var. *leei*. Al graficar las funciones discriminantes 1 y 2

observaron que *E. sneedii* var. *sneedii* ocupa una posición intermedia entre los otros dos taxones, por lo cual concluyen que este taxón es posiblemente resultado de la hibridación entre *E. guadalupensis* y *E. sneedii* var. *leei*.

Baker (2006a), llevó a cabo un análisis para conocer los límites de *E. yavapaiensis* M. A. Baker, comparando características cromosómicas y morfológicas entre cinco taxones (Cuadro 2). Un primer ACP, que incluyó caracteres reproductivos y vegetativos, reveló que los dos primeros componentes explicaban 45.3% de la variación y al graficarlos se encontró una pobre agrupación de los individuos. Un segundo ACP fue llevado a cabo excluyendo los caracteres reproductivos, ahora los dos primeros componentes explicaban 47.7% de la variación y el primer componente ayudó a separar a *E. arizonicus* Rose ex Orcutt de los demás grupos, mientras que el segundo componente mostraba una clina en la variación morfológica entre *E. yavapaiensis* y *E. santaritensis* Blum & Rutow. Por último, aplicaron un ADcl, donde 90% de los individuos se asignaron correctamente en los grupos asignados *a priori*. Los análisis multivariados demostraron que con tres caracteres vegetativos y tres reproductivos el reconocimiento de *E. yavapaiensis* como especie nueva.

Posteriormente Baker (2006b), evaluó la circunscripción de *E. arizonicus* ssp. *arizonicus*, empleando técnicas de estadística multivariada. A través de un ACP se compararon cinco taxones (Cuadro 2). Los dos primeros componentes explicaron 34.8% de la variación, siendo los caracteres reproductivos los de mayor peso. El tercer componente explicó 10.3% de la variación y los caracteres con mayor peso fueron vegetativos. También ejecutó un ACP intraespecífico, donde el número de espinas fue más informativo. Un ADcl corroboró que 97.8% de los individuos se asignaron correctamente en los grupos asignados *a priori*. Estas evidencias permitieron reconocer dos entidades taxonómicas: *E. arizonicus* ssp. *arizonicus* y *E. arizonicus* ssp. *nigrihorridispinus*.

Con el objetivo de evaluar los niveles de variación genética y morfológica dentro y entre poblaciones de *Melocactus paucispinus* Heimen & R. Paul, así como verificar la hibridación con *M. concinnus* Buining & Brederoo, Mota-Lambert *et al.* (2006) realizaron un estudio molecular (alozimas) y morfométrico (Cuadro 2). Mediante un ADcl mostraron que 84.69% de los individuos se asignaron correctamente en los grupos asignados *a priori*. Realizaron un ADca donde el primer, segundo y tercer eje explican 48.81%, 27.67% y 8.82% de la variación morfológica, respectivamente. El primer eje canónico separa a

dos taxones, aunque *M. concinnus* se superpone con una población de *M. paucispinus*, el segundo eje separa a las poblaciones ligeramente, formando un gradiente, siendo los caracteres vegetativos lo que presentaron mayor valor informativo. De acuerdo con los resultados obtenidos, una explicación a que una población de *M. paucispinus* se traslape con *M. concinnus* es que podría existir hibridación entre los dos taxones, generando diferenciación morfológica y genética.

Arroyo-Cosultchi *et al.* (2010), realizaron una comparación entre cuatro taxones, para comprobar si existen diferencias morfológicas que apoyen su reconocimiento como especies (Cuadro 2). Utilizaron 46 caracteres morfológicos para realizar un ADca, en donde las dos primeras funciones canónicas les permitió definir cuatro grupos, la primera y segunda función canónica explicaron 63.51% y 24.45% de la variación morfológica, respectivamente. Un ADcl mostró que 100% de los individuos se asignaron correctamente en los grupos asignados *a priori*.

Sánchez *et al.* (2013), realizaron un estudio en 14 taxones del género *Echinocereus* sección *Triglochidiati*, para conocer los límites entre las especies e identificar los caracteres que permitan reconocerlas (Cuadro 2). Un primer ADca fue realizado incluyendo solo caracteres vegetativos, la función canónica 1 y 2 explicaron 74% y 15.6% de la variación y al graficarlas permitió distinguir cuatro grupos. También aplicaron un ADca, combinando caracteres vegetativos con reproductivos, donde la primera y segunda función explicaron 60.7% y 21.6% de la variación, cuando se graficaron las dos primeras funciones se pudieron identificar seis grupos. Igualmente hicieron un ADcl en el cual los individuos se agruparon en la especie designada *a priori*, con un porcentaje mayor a 95%.

Tapia *et al.*, (2016), llevaron a cabo un estudio morfométrico, evaluando la posición angular y el tamaño de las espinas, con el objetivo de conocer la utilidad de los patrones de espinación en la delimitación de especies del género *Neobuxbaumia*. Realizaron un ADca, en donde la primera y segunda función canónica explicaron el 31.6% y el 27.6% de la variación, respectivamente. La posición angular y la longitud de las espinas centrales y radiales fueron importantes en la separación de las especies. Igualmente aplicaron un ADcl, los resultados mostraron que *Neobuxbaumia tetetzo* y *N. sp. 2* se agruparon correctamente en el 86% de los casos, mientras que para *N. sanchezmejoradae*, *N. mezcalaensis* y *N. squamulosa* se obtuvo un porcentaje de agru-

pación más bajo (80 a 85%). Los patrones de espiración fueron informativos para el reconocimiento de especies del género *Neobuxbaumia*.

*Echinocereus* es un género diverso en morfología, formas de crecimiento e interpretación sobre el número de especies. Mientras Blum *et al.* (1998) reconocen 70 taxones específicos, Hunt (2006) reconoce 65. Esta misma diferencia sucede en el grupo *E. parkeri*, ya que Hunt (2006) acepta tres especies y cuatro subespecies, mientras que Felix y Blum (2011) reconocen a través de caracteres morfológicos vegetativos, dos especies y cinco subespecies, sin realizar ningún análisis que compruebe sus afirmaciones. Por lo tanto, resulta importante explorar y evaluar la delimitación de las especies del grupo *E. parkeri*, utilizando métodos morfométricos. Un primer acercamiento a este grupo fue realizada por Sánchez *et al.* (2015), quienes encuentran que las especies del grupo *E. parkeri* (*E. parkeri*, *E. rayonesensis* y *E. nivosus*) forman un grupo monofilético, utilizando seis regiones del plastidio (*matK*, *rbcL*, *psbA-trnH*, *trnQ-rps16*, *rpl16* y *trnL-F*). Teniendo en cuenta ese resultado, en el presente estudio se aborda la delimitación de especies, utilizando técnicas de estadística multivariada y evaluando caracteres morfológicos, principalmente del tallo. Una de las principales razones para tomar esta decisión se basa en los trabajos anteriormente señalados sobre análisis morfométricos en Cactaceae, en donde los caracteres vegetativos presentan mayor contribución para establecer los límites entre las especies.

**Cuadro 2.** Estudios morfométricos en la familia Cactaceae.

Taxones problema	# de caracteres morfológicos	Caracteres informativos	Métodos multivariados	Taxones reconocidos spp. / infrasp.	Detección de híbridos	Autores
<i>Echinocactus parry</i> <i>E. polycephalus</i> var. <i>polycephalus</i> <i>E. polycephalus</i> var. <i>xeranthemoides</i>	18	Vegetativos (# de tallos, # de costillas, # de espinas). Reproductivos (tiempo de floración, color de flor, color del hipantio, indumento del hipantio, longitud del hipantio, longitud de semilla, forma de semilla, textura de semilla).	ACP	2 / 2	SI	Chamberland (1997)
<i>Escobaria sneedii</i> var. <i>sneedii</i> <i>E. sneedii</i> var. <i>leei</i> <i>E. guadalupensis</i>	4	Vegetativos (# de tallos inmaduros, diámetro de tallo, longitud de espina central, número de espinas radiales).	ADcl	2 / 2	SI	Baker y Johnson (2000)
<i>Echinocereus arizonicus</i> <i>E. canyonensis</i> <i>E. coccineus</i> <i>E. pacificus</i> <i>E. santaritensis</i> <i>E. yavapaiensis</i>	22	Vegetativos (# de costillas, # de espinas centrales, longitud de espinas radiales). Reproductivos (longitud del pericarpelo, longitud del ovario).	ACP y ADcl	4 / 0	NO	Baker (2006a)
<i>E. arizonicus</i> ssp. <i>arizonicus</i> <i>E. arizonicus</i> ssp. <i>nigrihorridispinus</i> <i>E. santaritensis</i> <i>E. triglochidiatus</i> spp. <i>triglochidiatus</i> <i>E. triglochidiatus</i> spp. <i>mojavensis</i>	21	Vegetativos (longitud de espinas radiales y centrales, # de espinas centrales, diámetro del tallo, distancia entre aréolas, grosor de espina central).	ACP, Manova y ADcl	3 / 4	NO	Baker (2006b)
<i>Melocactus paucispinus</i> <i>M. concinnus</i>	17	Vegetativos (altura de costillas, ancho de costilla, # de aréolas por costillas, diámetro de tallo, # de costillas).	ADcl y ADca	2 / 0	SI	Mota-Lambert <i>et al.</i> , (2006)

**Cuadro 2.** Estudios morfométricos en la familia Cactaceae (continuación).

Taxones problema	# de caracteres morfológicos	Caracteres informativos	Métodos multivariados	Taxones reconocidos spp. / infrasp.	Detección de híbridos	Autores
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> <i>N. multiareolata</i> <i>N. squamulosa</i> <i>N. polylopha</i>	46	Vegetativos (# de costillas, longitud de aréolas, ancho de aréolas, longitud de espina central). Reproductivos (longitud de flor, longitud de tubo, longitud de escama, longitud/anchura de fruto, longitud de podario, longitud de semilla, área semilla).	ADcl y ADca	4 / 0	NO	Arroyo-Cosultchi <i>et al.</i> (2010)
<i>Echinocereus acifer</i> <i>E. arizonicus</i> <i>E. chaletii</i> <i>E. coccineus</i> <i>E. huitcholensis</i> <i>E. klapperi</i> <i>E. mombergerianus</i> <i>E. ortegae</i> ssp. <i>ortegae</i> <i>E. ortegae</i> ssp. <i>koehresianus</i> <i>E. pacificus</i> <i>E. polyacanthus</i> <i>E. salm-dyckianus</i> <i>E. sanpedroensis</i> <i>E. scheeri</i>	20	Vegetativos (# de costillas, número de espina central, diámetro de tallo, longitud de espina radial en posición nueve, longitud de espina central). Reproductivos (tubo receptacular/longitud perianto, longitud de flor, longitud de tricomas del tubo receptacular).	ADcl y ADca	6 / 0	NO	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
<i>Neobuxbaumia euphorbioides</i> <i>N. sanchezmejoradae</i> <i>N. macrocephala</i> <i>N. mezcalaensis</i> <i>N. multiareolata</i> <i>N. polylopha</i> <i>N. scoparia</i> <i>N. squamulosa</i> <i>N. tetetzo</i> <i>N. sp. 1</i> <i>N. sp. 2</i> <i>Pseudomitrocereus fulviceps</i>	20	Vegetativos (orientación y longitud de espinas centrales y radiales).	ADcl y ADca	9 / 0	NO	Tapia <i>et al.</i> (2016)

## **4. MATERIAL Y MÉTODO**

### **Revisión y análisis de literatura**

Se realizó una búsqueda de literatura especializada en *Echinocereus*, en particular para las especies incluidas en el grupo *E. parkeri*, con el objetivo de conocer los taxones descritos. En las descripciones se buscaron caracteres relevantes para el reconocimiento de las especies, así como para obtener información relacionada con su ubicación y fenología, para coleccionar estructuras reproductivas. En el presente trabajo se siguió la propuesta de clasificación de Hunt (2006), por ser una síntesis taxonómica reciente. Adicionalmente se revisó y actualizó la información sobre estudios morfométricos con enfoque taxonómico, particularmente en cactáceas.

### **Revisión de herbario**

Se revisaron 35 ejemplares depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU), para corroborar y documentar caracteres que permitan reconocer a los taxones, así como recabar información para la ubicación de localidades para colecta de ejemplares.

### **Trabajo de campo**

Con la información recabada de literatura, herbario y datos obtenidos de terceras personas (com. pers.), se realizaron salidas al campo para obtener el mayor número de localidades y así abarcar la distribución de las especies (Cuadro 3). En cada localidad se coleccionaron cinco ramas de plantas maduras diferentes, así como una planta, que fue incorporada a la colección de cactáceas del jardín botánico, con el propósito de obtener flores y frutos. Se tomaron fotos *in-situ*, para posteriormente realizar las mediciones de algunos caracteres vegetativos. También se coleccionaron flores cuando los individuos las presentaban, se hicieron cortes longitudinales y posteriormente se tomaron fotos para futuras mediciones. Las flores se colocaron en FAA (Formaldehído-ácido acético-alcohol-agua) y/o se herborizaron. Las coordenadas geográficas y la altitud se obtuvieron con un GPS (Global Positioning System) Garmin eTrex Vista H.

### **Caracteres morfológicos**

Los caracteres morfológicos seleccionados fueron principalmente vegetativos. Una de las razones para tomar esta decisión se basa en los trabajos anteriormente señalados

sobre análisis morfométricos en la familia Cactaceae, en donde los caracteres vegetativos presentan mayor contribución para establecer los límites entre las especies (Cuadro 2). También se consideró la cuestión práctica, ya que solo se obtuvieron flores para *E. parkeri* y *E. rayonesensis*.

**Cuadro 3.** Localización geográfica de las poblaciones estudiadas del grupo *Echinocereus parkeri*. Los ejemplares colectados fueron depositados en MEXU.

Taxón (Hunt, 2006)	Localidad	No. De colecta = Id colector (Cristian Cervantes)	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m.)
<i>E. parkeri ssp. parkeri</i>	NL, Aramberri, El Salto	CC002	24°05 N 99°55 W	1561
	NL, Galeana, carretera Linares - Matehuala	CC009	24°44 N 99°57 W	1750
	NL, Galeana, Pablillo	CC010	24°39 N 100°01 W	1892
	NL, Galeana, Puerto Cieneguillas	CC011	24°30 N 99°59 W	2483
<i>E. parkeri ssp. mazapilensis</i>	SLP, Catorce, La Luz	CC001	23°41 N 100°51 W	2645
	Zac, Concepción del Oro, El Oro	CC018	24°37 N 101°28 W	2742
<i>E. parkeri ssp. gonzalezii</i>	Tamps, Bustamante, Bustamante	CC004	23°18 N 99°40 W	1788
	Tamps, Bustamante, Miquihuana	CC005	23°27 N 99°37 W	1735
	Tamps, Bustamante, Gabino Vazquez	CC006	23°29 N 99°43 W	1753
	NL, Dr. Arroyo, La Bolsa	CC007	23°44 N 100°02 W	1675
<i>E. parkeri ssp. arteagensis</i>	Coah, General Cepeda, La Casita	CC015	25°13 N 101°25 W	2024
	Coah, Arteaga, Las Vigas	CC017	25°28 N 100°37 W	2235
<i>E. rayonesensis</i>	NL, Galeana, Puerto Prieto	CC008	24°48 N 99°59 W	1472
	NL, Galeana, carretera Linares-Matehuala	CC012	24°44 N 99°57 W	1750
<i>E. nivosus</i>	Coah, General Cepeda, El Cinco	CC014	25°15 N 101°37 W	1952

**Tallo-** En cada localidad se seleccionaron diez plantas maduras y se tomó una foto por planta, posteriormente se realizó la medición de los caracteres seleccionados (Cuadro 4), mediante el programa ImageJ ver. 1.48b (Abràmoff *et al.*, 2004). Todas las mediciones se tomaron en la región media del tallo (Figura 3-A).

**Espinas-** Para obtener la información de las espinas se obtuvieron fotos de cada aréola, mediante una cámara Logitech HD Pro Webcam C920, colocada en un portacámaras.

Cuando la cantidad de espinas fue alta, fue necesario tomar la imagen con la ayuda de un estereoscopio Olympus SZ61, con cámara Infinity1. Mediante el programa ImageJ ver. 1.48b (Abràmoff *et al.*, 2004), se cuantificó el número, se midió la longitud y se registró la posición angular, tanto de espinas radiales y centrales de diez aréolas por cada rama colectada. Para la posición angular se usó una escala de 0°- 360° para ambas espinas (radiales y centrales), de acuerdo a Tapia *et al.* (2016) (Figura 3-B).

**Coeficiente de espinación (coefrad)**-. Con la intención de reducir el elevado número de datos de longitudes y ángulos de las espinas centrales y radiales, se generó una sola variable que los contenga, a la que llamamos coeficiente de espinación. Actualmente se sabe que en la naturaleza, los patrones en las formas de las plantas están fuertemente conservados, donde los órganos laterales (i.e. ramas, hojas) tienen arreglo geométrico, y que, se le conoce como filotaxis (Hanan *et al.*, 2004; Caballero, 2008). Su estudio se basa en modelos matemáticos, siendo la sucesión de Fibonacci uno de los más estudiados (Gibson y Nobel, 1986). Mauseth (2004) menciona que en Cactaceae este patrón de espiral podría estar presente en muchas especies, sobre todo en el arreglo de las aréolas, incluso Boke (1952, 1955), encuentra que la formación de espinas en la aréola se da de manera sucesiva y que surgen con una filotaxis normal.

Para desarrollar esta propuesta se utilizó la ecuación en coordenadas polares de la espiral logarítmica:

$$r = ke^{c\theta}$$

donde:

$$r = \text{distancia de origen (o radio)}$$
$$k = \text{constante}$$
$$\theta = \text{ángulo (en radianes) desde el eje horizontal}$$
$$c = \cot\phi$$

### **Análisis estadístico**

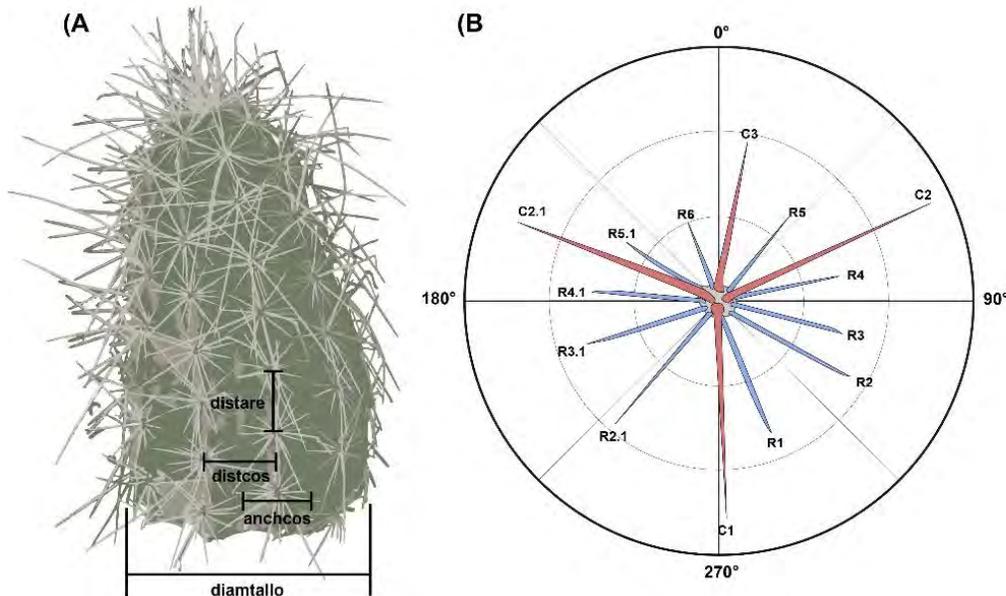
Se calcularon las medidas de tendencia central y dispersión para todos los caracteres seleccionados, para cada especie y localidad, la estadística básica fue realizada en el programa R Core Team (2013).

Para analizar la posición de cada espina radial y central en la aréola, se realizaron gráficas circular-lineales, en donde las espinas son vistas como vectores. Todos los

gráficos se obtuvieron del programa Oriana, version 4.02 (Kovach Computing Services, 2015). También se realizó un análisis de varianza para detectar diferencias en la longitud de las espinas radiales y centrales, seguido de una comparación de medias Tukey (95% de probabilidad).

**Cuadro 4.** Caracteres cuantitativos para especies del complejo *Echinocereus parkeri*. Las mediciones fueron en milímetros (mm).

Tallo	Espinas
• Altura	• Número de espinas centrales
• Diámetro	• Longitud de espinas centrales
• Número de costillas	• Ángulo de espinas centrales
• Ancho de costilla	• Número de espinas radiales
• Distancia entre costillas	• Longitud de espinas radiales
• Distancia entre aréolas	• Ángulo de espinas radiales
• Longitud de aréola	
• Ancho de aréola	



**Figura 3.** Esquema de ubicación de los caracteres morfológicos vegetativos. A) tallo de *E. parkeri*. B) Aréola de *E. parkeri*. Acrónimos basados en el cuadro 5.

Se aplicó un ADca para encontrar los caracteres vegetativos y conocer su contribución para separar a las especies. Posteriormente se realizó un ADcl para designar a cada individuo en la especie que le corresponda, proporcionando los porcentajes de los individuos correctamente clasificados. Para realizar estos análisis se utilizó el programa estadístico R Core Team (2013).

*Echinocereus parkeri* es la especie de más amplia distribución geográfica dentro del grupo de estudio (Figura 1-B). Por lo tanto es de esperar que factores ambientales contribuyan a la variación morfológica. En este caso, la variación en caracteres morfológicos pueden presentarse a menudo como una clina, es decir, un gradiente de variación para un carácter en una serie continua de poblaciones de una especie (Morrone, 2013). Estas variaciones geográficas han sido utilizadas para asignar categorías infraespecíficas. Por lo cual, es necesario documentar los patrones de variación geográfica, ya que es un paso importante para conocer los límites de las especies (Judd *et al.*, 1999). En este trabajo se pretendió analizar la variación morfológica y su correlación con algunos factores ambientales (altitud, latitud y longitud). Se realizó un análisis de correlación entre variables morfológicas vegetativas y los factores ambientales, utilizando el coeficiente no-paramétrico de Spearman, el cual es adecuado para muestras pequeñas y distribuciones que no cumplan los supuestos de normalidad (Wahid *et al.*, 2006).

Siguiendo la propuesta para analizar la variable *coefrad*, se realizó un ADca y ADcl sustituyendo los caracteres de longitud y ángulos de las espinas centrales y radiales por el *coefrad*. Con este análisis se pretende comprobar la utilidad del *coefrad* en la delimitación de las especies en estudio.

## 5. RESULTADOS

### Estadística descriptiva

Se seleccionaron seis caracteres morfométricos del tallo (Cuadro 5), para 75 individuos de *E. parkeri*, *E. rayonesensis* y *E. nivosus*, las medias y desviaciones estándar se presentan en el cuadro 6.

**Cuadro 5.** Caracteres morfométricos seleccionados para realizar los análisis multivariados

Tallo	Acrónimo
• Índice altura / diámetro	• indtallo
• Número de costillas	• numcos
• Ancho de la costilla (mm)	• anchcos
• Distancia entre costillas (mm)	• distcos
• Distancia entre aréolas (mm)	• distare
• Longitud de aréola (mm)	• longare
<b>Espinas</b>	
• Número de espinas centrales	• numspC
• Longitud espina central C3 (mm)	• C3
• Ángulo de espina central C3	• angC3
• Número de espinas radiales	• numspR
• Longitud de espinas radial R1 (mm)	• R1
• Longitud de espinas radial R2 (mm)	• R2
• Longitud de espinas radial R3 (mm)	• R3
• Longitud de espinas radial R4 (mm)	• R4
• Ángulo de espinas radial R1	• angR1
• Ángulo de espinas radial R2	• angR2
• Ángulo de espinas radial R3	• angR3
• Ángulo de espinas radial R4	• angR4

Los resultados muestran que *E. parkeri* tiene el menor número de espinas centrales y radiales, presentando en promedio cuatro centrales, pero el número en radiales fue variable entre las localidades, oscilando de 7 a 14 espinas. *Echinocereus rayonesensis* y *E. nivosus* tienen mayor número de espinas radiales y centrales, en promedio de 8 a 12 centrales y de 22 a 28 radiales (Cuadro 7).

La distribución de las espinas centrales en la aréola, muestra que cada especie tiene una configuración diferente, aunque en las tres especies, las espinas de mayor longitud se encuentran a 180° y el tamaño disminuye en dirección al punto de origen (0°) (Figuras 4

y 6). Para *E. parkeri* se utilizaron 12 localidades, los análisis de varianza muestran que la espina C1 es la de mayor longitud, seguida de la espina C2 y C2.1 las cuales presentan longitudes similares y se encuentran entre 90° y 270°, respectivamente. La espina C3 es la de menor tamaño y se encuentra en dirección 0°. *Echinocereus parkeri* también puede presentar más espinas centrales, dependiendo de la localidad y éstas suelen variar dentro de la misma localidad (Figura 4 A-B). En *E. rayonesensis*, los análisis de varianza también demuestran que la espina C1 es la de mayor longitud, mientras que la espina C2 presenta menor tamaño que la anterior y se encuentra en dirección 0°. Las espinas C3 y C3.1 son las que siguen en tamaño y son similares en longitud, éstas se encuentran entre 150° y 240°, respectivamente. Las espinas que se encuentran en dirección 0° son las de menor tamaño (Figura 4 C-D). Para *E. nivosus* no se obtuvieron diferencias significativas en las longitudes. La configuración de las espinas centrales en *E. nivosus* estuvo en función de la posición angular que ocupan las espinas en la aréola, ya que mientras la espina C1 se encuentra en dirección 180°, como en las dos especies anteriores, la espina C2 se encuentre en la misma posición que C1 a diferencia de *E. parkeri* y *E. rayonesensis* (Figura 4 E-F).

Las espinas radiales tienen una distribución similar en la aréola para las tres especies (Figura 5 y 6). Las espinas radiales de mayor longitud también se encuentran en dirección 180° y el tamaño va disminuyendo en dirección 0°, excepto en *E. nivosus* en donde todas las espinas radiales presentan los mismos tamaños (Figura 5 E-F).

Se seleccionaron 12 caracteres correspondientes a las espinas (cuadro 5). Esto fue en función de la posición angular en las espinas centrales, ya que la espina central C1 fue la única que se encontraba en la misma posición en las tres especies, y para las espinas radiales la selección se basó en el número de espinas, siendo *E. parkeri* la especie que presentó el menor número.

### **Análisis discriminante con caracteres vegetativos**

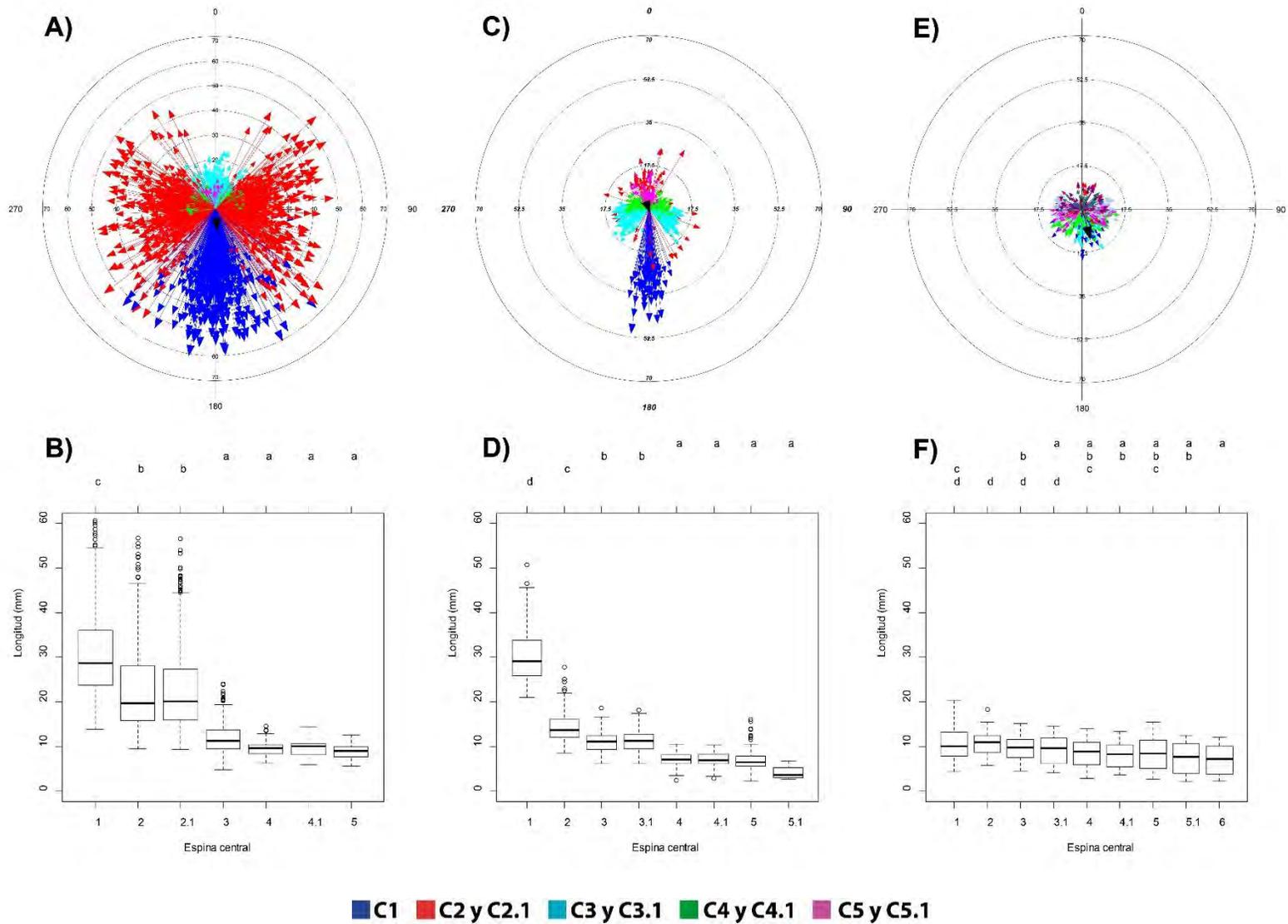
El ADca mostró que la primera función canónica explica 78.5% de la variación, mientras que la segunda función explica 21.5%. Los coeficientes de estructura canónica muestran que en la primera función fueron cuatro caracteres los que obtuvieron los valores más altos (numspC, numspR, angR4, numcos), mientras en la segunda función solo un carácter (indtallo) obtuvo la mayor carga (Cuadro 8). En el gráfico generado, a partir de

**Cuadro 6.** Valores de media  $\pm$  desviación estándar para los caracteres morfológicos del tallo. Para la columna especie P: *E. parkeri*; R: *E. rayonesensis*; N: *E. nivosus*. Para cada carácter los valores mayores y menores se muestran en negritas.

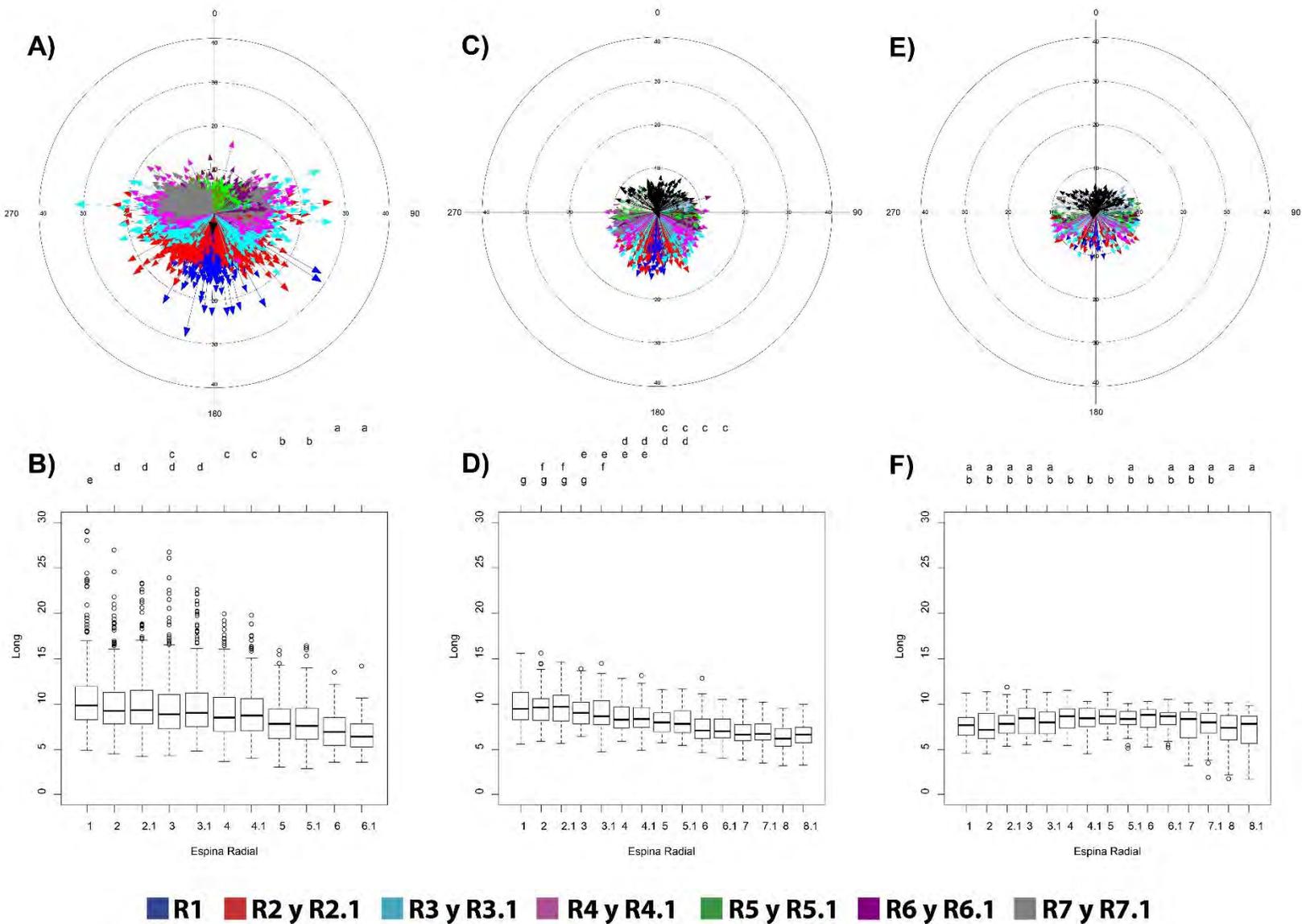
Espece	id	numcos	anchcos	distcos	distare	indtallo	indare
P	CC002	9.00 $\pm$ 0.54	<b>15.47<math>\pm</math>2.38</b>	<b>18.61<math>\pm</math>2.84</b>	12.45 $\pm$ 1.40	1.95 $\pm$ 0.47	<b>1.03<math>\pm</math>0.05</b>
P	CC009	10.00 $\pm$ 1.58	11.75 $\pm$ 1.12	12.65 $\pm$ 0.80	9.03 $\pm$ 1.49	2.15 $\pm$ 0.52	1.09 $\pm$ 0.05
P	CC010	8.00 $\pm$ 1.81	12.87 $\pm$ 0.50	14.11 $\pm$ 0.41	9.38 $\pm$ 2.66	1.88 $\pm$ 0.34	1.13 $\pm$ 0.06
P	CC011	<b>8.00<math>\pm</math>0.00</b>	13.51 $\pm$ 1.16	14.35 $\pm$ 0.71	9.75 $\pm$ 0.76	1.36 $\pm$ 0.06	1.10 $\pm$ 0.05
P	CC004	9.00 $\pm$ 0.70	12.01 $\pm$ 1.39	12.97 $\pm$ 1.39	9.46 $\pm$ 1.41	2.88 $\pm$ 0.40	1.06 $\pm$ 0.05
P	CC005	9.00 $\pm$ 1.14	11.12 $\pm$ 1.27	12.07 $\pm$ 1.41	9.47 $\pm$ 1.73	2.47 $\pm$ 0.34	1.08 $\pm$ 0.07
P	CC006	10.00 $\pm$ 1.14	10.08 $\pm$ 0.90	11.42 $\pm$ 1.50	8.91 $\pm$ 1.40	2.42 $\pm$ 0.14	1.10 $\pm$ 0.02
P	CC007	9.00 $\pm$ 0.44	12.11 $\pm$ 1.15	13.53 $\pm$ 1.77	9.49 $\pm$ 1.25	2.17 $\pm$ 0.16	1.07 $\pm$ 0.04
P	CC001	10.00 $\pm$ 1.14	12.92 $\pm$ 1.46	14.67 $\pm$ 1.92	10.99 $\pm$ 2.23	1.69 $\pm$ 0.17	<b>1.03<math>\pm</math>0.05</b>
P	CC018	9.00 $\pm$ 0.54	12.95 $\pm$ 0.56	13.89 $\pm$ 0.91	10.39 $\pm$ 0.97	<b>1.31<math>\pm</math>0.20</b>	1.09 $\pm$ 0.07
P	CC015	11.00 $\pm$ 0.83	12.55 $\pm$ 1.65	12.73 $\pm$ 1.71	<b>12.83<math>\pm</math>2.50</b>	1.71 $\pm$ 0.21	1.13 $\pm$ 0.07
P	CC017	9.00 $\pm$ 1.14	14.68 $\pm$ 1.44	15.32 $\pm$ 0.95	12.67 $\pm$ 2.27	1.70 $\pm$ 0.08	1.04 $\pm$ 0.03
R	CC008	12.00 $\pm$ 1.81	<b>7.84<math>\pm</math>1.08</b>	<b>7.66<math>\pm</math>1.06</b>	7.44 $\pm$ 2.06	<b>3.99<math>\pm</math>0.58</b>	1.07 $\pm$ 0.05
R	CC012	12.00 $\pm$ 2.07	10.87 $\pm$ 1.38	10.84 $\pm$ 1.15	7.98 $\pm$ 1.27	3.44 $\pm$ 0.34	1.04 $\pm$ 0.03
N	CC014	<b>14.00<math>\pm</math>0.83</b>	9.53 $\pm$ 2.25	8.38 $\pm$ 1.12	<b>6.39<math>\pm</math>1.66</b>	1.81 $\pm$ 0.13	<b>1.14<math>\pm</math>0.07</b>

**Cuadro 7.** Valores de media  $\pm$  desviación estándar para los caracteres morfológicos de las espinas. Para la columna especie P: *E. parkeri*. R: *E. rayonesensis*. N: *E. nivosus*. Para cada carácter los valores mayores y menores se muestran en negritas.

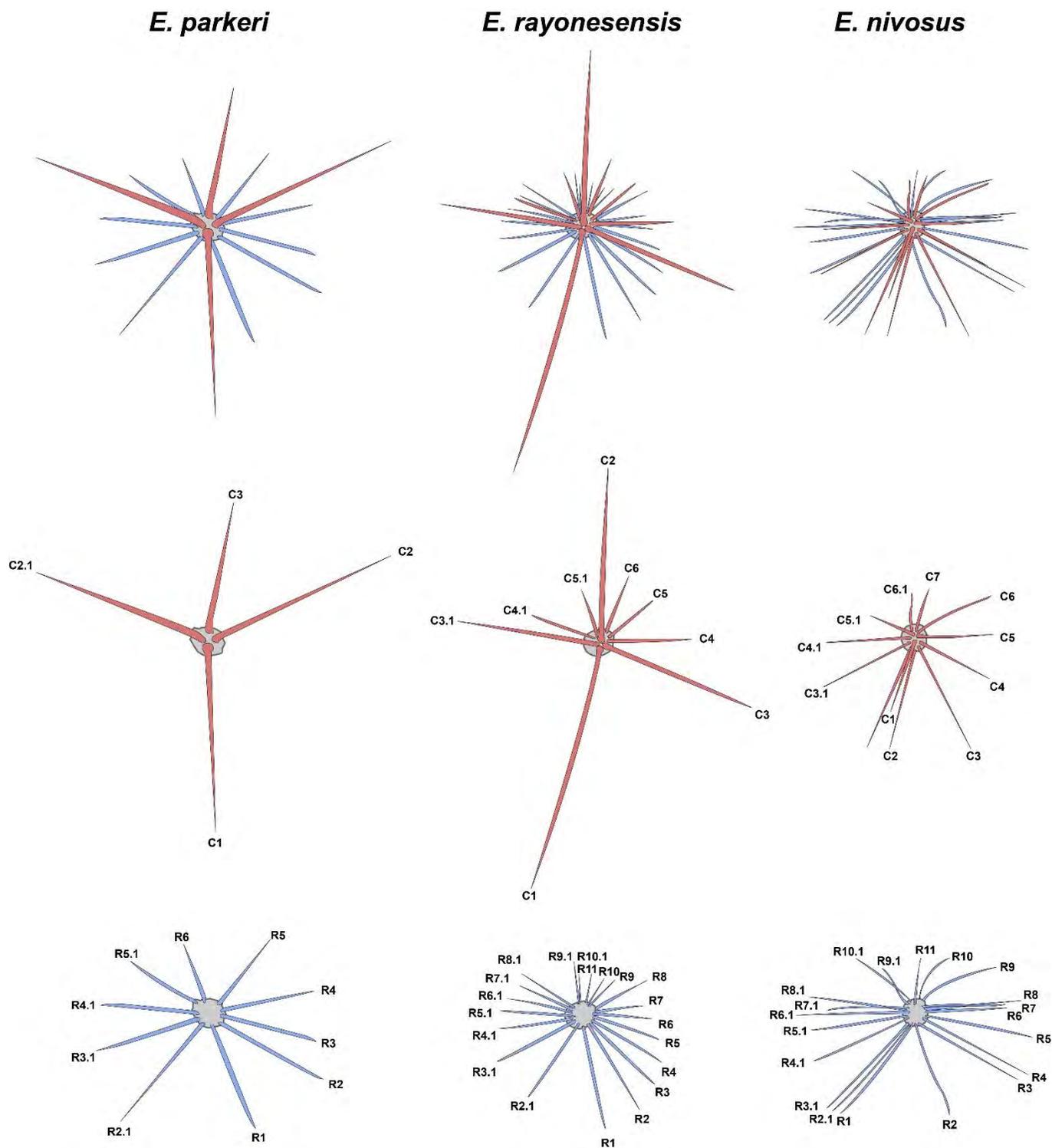
Especie	Id	numspC	C1	angC1	numspR	R1	R2	R3	R4	angR1	angR2	angR3	angR4
P	CC002	4.0 $\pm$ 0.42	23.4 $\pm$ 4.3	181 $^{\circ}$ $\pm$ 16 $^{\circ}$	9.0 $\pm$ 1.07	8.7 $\pm$ 2.0	8.0 $\pm$ 1.8	7.2 $\pm$ 1.5	<b>6.70<math>\pm</math>1.17</b>	187 $^{\circ}$ $\pm$ 16 $^{\circ}$	140 $^{\circ}$ $\pm$ 15 $^{\circ}$	103 $^{\circ}$ $\pm$ 19 $^{\circ}$	75 $^{\circ}$ $\pm$ 14 $^{\circ}$
P	CC009	5.0 $\pm$ 0.99	25.2 $\pm$ 4.0	181 $^{\circ}$ $\pm$ 9 $^{\circ}$	14.0 $\pm$ 2.01	9.9 $\pm$ 2.2	9.1 $\pm$ 1.7	8.7 $\pm$ 1.2	8.4 $\pm$ 1.0	184 $^{\circ}$ $\pm$ 10 $^{\circ}$	153 $^{\circ}$ $\pm$ 17 $^{\circ}$	121 $^{\circ}$ $\pm$ 16 $^{\circ}$	99 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$
P	CC010	4.0 $\pm$ 0.70	20.0 $\pm$ 4.5	175 $^{\circ}$ $\pm$ 9 $^{\circ}$	10.0 $\pm$ 1.61	8.3 $\pm$ 1.8	7.8 $\pm$ 1.6	<b>7.2<math>\pm</math>1.2</b>	6.5 $\pm$ 1.3	180 $^{\circ}$ $\pm$ 12 $^{\circ}$	136 $^{\circ}$ $\pm$ 12 $^{\circ}$	106 $^{\circ}$ $\pm$ 12 $^{\circ}$	81 $^{\circ}$ $\pm$ 15 $^{\circ}$
P	CC011	4.0 $\pm$ 1.14	25.8 $\pm$ 5.0	180 $^{\circ}$ $\pm$ 8 $^{\circ}$	11.0 $\pm$ 1.54	8.0 $\pm$ 1.6	7.7 $\pm$ 1.5	7.4 $\pm$ 1.6	6.9 $\pm$ 1.3	179 $^{\circ}$ $\pm$ 15 $^{\circ}$	141 $^{\circ}$ $\pm$ 20 $^{\circ}$	104 $^{\circ}$ $\pm$ 26 $^{\circ}$	79 $^{\circ}$ $\pm$ 27 $^{\circ}$
P	CC004	4.0 $\pm$ 0.48	41.3 $\pm$ 10.4	177 $^{\circ}$ $\pm$ 15 $^{\circ}$	13.0 $\pm$ 1.03	11.1 $\pm$ 3.2	10.5 $\pm$ 2.8	9.7 $\pm$ 2.3	9.8 $\pm$ 2.0	189 $^{\circ}$ $\pm$ 15 $^{\circ}$	153 $^{\circ}$ $\pm$ 14 $^{\circ}$	119 $^{\circ}$ $\pm$ 15 $^{\circ}$	95 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$
P	CC005	4.0 $\pm$ 0.46	40.0 $\pm$ 5.4	180 $^{\circ}$ $\pm$ 12 $^{\circ}$	14.0 $\pm$ 1.55	10.3 $\pm$ 2.3	9.8 $\pm$ 2.3	9.7 $\pm$ 2.7	9.3 $\pm$ 2.4	186 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$	149 $^{\circ}$ $\pm$ 14 $^{\circ}$	117 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$	91 $^{\circ}$ $\pm$ 10 $^{\circ}$
P	CC006	4.0 $\pm$ 0.37	32.8 $\pm$ 8.4	178 $^{\circ}$ $\pm$ 7 $^{\circ}$	12.0 $\pm$ 1.51	11.5 $\pm$ 2.5	10.3 $\pm$ 2.4	9.0 $\pm$ 1.8	8.1 $\pm$ 1.4	184 $^{\circ}$ $\pm$ 10 $^{\circ}$	148 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$	116 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$	92 $^{\circ}$ $\pm$ 11 $^{\circ}$
P	CC007	4.0 $\pm$ 0.63	28.5 $\pm$ 5.2	175 $^{\circ}$ $\pm$ 12 $^{\circ}$	11.0 $\pm$ 1.09	9.5 $\pm$ 1.6	8.7 $\pm$ 1.2	8.1 $\pm$ 1.4	7.8 $\pm$ 1.5	184 $^{\circ}$ $\pm$ 8 $^{\circ}$	143 $^{\circ}$ $\pm$ 14 $^{\circ}$	105 $^{\circ}$ $\pm$ 15 $^{\circ}$	82 $^{\circ}$ $\pm$ 12 $^{\circ}$
P	CC001	4.0 $\pm$ 0.35	29.5 $\pm$ 6.3	179 $^{\circ}$ $\pm$ 17 $^{\circ}$	11.0 $\pm$ 1.21	9.3 $\pm$ 2.2	8.9 $\pm$ 2.1	9.0 $\pm$ 2.1	9.3 $\pm$ 2.3	182 $^{\circ}$ $\pm$ 11 $^{\circ}$	140 $^{\circ}$ $\pm$ 18 $^{\circ}$	100 $^{\circ}$ $\pm$ 16 $^{\circ}$	83 $^{\circ}$ $\pm$ 20 $^{\circ}$
P	CC018	<b>3.0<math>\pm</math>0.49</b>	<b>44.9<math>\pm</math>8.1</b>	178 $^{\circ}$ $\pm$ 23 $^{\circ}$	<b>7.5<math>\pm</math>0.86</b>	9.4 $\pm$ 1.8	<b>14.1<math>\pm</math>4.1</b>	<b>13.8<math>\pm</math>4.4</b>	12.4 $\pm$ 3.1	<b>176<math>^{\circ}</math><math>\pm</math>19<math>^{\circ}</math></b>	<b>110<math>^{\circ}</math><math>\pm</math>19<math>^{\circ}</math></b>	<b>84<math>^{\circ}</math><math>\pm</math>11<math>^{\circ}</math></b>	<b>63<math>^{\circ}</math><math>\pm</math>14<math>^{\circ}</math></b>
P	CC015	4.0 $\pm$ 0.52	27.4 $\pm$ 5.8	178 $^{\circ}$ $\pm$ 9 $^{\circ}$	11.5 $\pm$ 1.13	<b>12.4<math>\pm</math>2.4</b>	13.0 $\pm$ 2.7	13.4 $\pm$ 2.8	<b>12.6<math>\pm</math>2.3</b>	183 $^{\circ}$ $\pm$ 8 $^{\circ}$	139 $^{\circ}$ $\pm$ 17 $^{\circ}$	101 $^{\circ}$ $\pm$ 20 $^{\circ}$	79 $^{\circ}$ $\pm$ 18 $^{\circ}$
P	CC017	6.5 $\pm$ 1.43	30.5 $\pm$ 6.1	179 $^{\circ}$ $\pm$ 9 $^{\circ}$	12.0 $\pm$ 1.22	10.5 $\pm$ 2.0	9.7 $\pm$ 1.6	10.0 $\pm$ 1.4	10.1 $\pm$ 1.4	186 $^{\circ}$ $\pm$ 11 $^{\circ}$	152 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$	120 $^{\circ}$ $\pm$ 14 $^{\circ}$	93 $^{\circ}$ $\pm$ 12 $^{\circ}$
R	CC008	<b>12.0<math>\pm</math>1.95</b>	30.8 $\pm$ 6.1	179 $^{\circ}$ $\pm$ 5 $^{\circ}$	<b>28.5<math>\pm</math>4.06</b>	9.4 $\pm$ 1.8	9.1 $\pm$ 1.6	8.8 $\pm$ 1.6	8.3 $\pm$ 1.3	178 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$	<b>162<math>^{\circ}</math><math>\pm</math>16<math>^{\circ}</math></b>	<b>142<math>^{\circ}</math><math>\pm</math>29<math>^{\circ}</math></b>	<b>123<math>^{\circ}</math><math>\pm</math>31<math>^{\circ}</math></b>
R	CC012	8.0 $\pm$ 1.28	29.8 $\pm$ 5.7	178 $^{\circ}$ $\pm$ 7 $^{\circ}$	22.0 $\pm$ 3.79	10.3 $\pm$ 2.3	10.0 $\pm$ 2.0	9.5 $\pm$ 1.8	8.9 $\pm$ 1.7	182 $^{\circ}$ $\pm$ 8 $^{\circ}$	160 $^{\circ}$ $\pm$ 13 $^{\circ}$	140 $^{\circ}$ $\pm$ 24 $^{\circ}$	119 $^{\circ}$ $\pm$ 27 $^{\circ}$
N	CC014	<b>12.0<math>\pm</math>1.78</b>	<b>11.1<math>\pm</math>3.7</b>	174 $^{\circ}$ $\pm$ 20 $^{\circ}$	24.0 $\pm$ 3.40	<b>7.7<math>\pm</math>1.5</b>	<b>7.5<math>\pm</math>1.7</b>	9.6 $\pm$ 2.8	8.7 $\pm$ 2.9	177 $^{\circ}$ $\pm$ 25 $^{\circ}$	154 $^{\circ}$ $\pm$ 36 $^{\circ}$	130 $^{\circ}$ $\pm$ 45 $^{\circ}$	118 $^{\circ}$ $\pm$ 50 $^{\circ}$



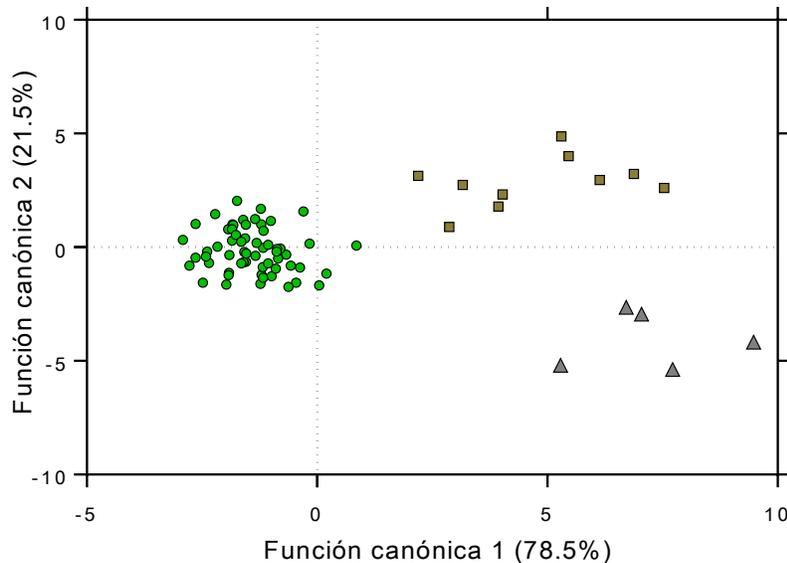
**Figura 4.** Gráficos circulares de posición angular y diagramas de caja y bigote de longitudes para espinas centrales para especies del grupo *Echinocereus parkeri*. A y B: *E. parkeri*; C y D: *E. rayonesensis*; E y F: *E. nivusus*.



**Figura 5.** Gráficos circulares de posición angular y diagramas de caja y bigote de longitudes para espinas radiales para especies del grupo *Echinocereus parkeri*. A y B: *E. parkeri*; C y D: *E. rayonesensis*; E y F: *E. nivosus*.



**Figura 6.** Patrón de espinación para las tres especies del grupo *E. parkeri*. En rojo se representan las espinas centrales y en azul las espinas radiales.



**Figura 7.** Dos primeras funciones canónicas con base en caracteres vegetativos para las tres especies del grupo *Echinocereus parkeri*: *E. parkeri* ●, *E. rayonesensis* ■ y *E. nivusus* ▲ .

las dos funciones canónicas, se pueden reconocer tres grupos que corresponden a *E. parkeri*, *E. rayonesensis* y *E. nivusus* (Figura 7). El análisis ADcl permitió reconocer que 100% de los individuos de las especies del complejo *E. parkeri*, se clasifican correctamente en sus respectivos grupos designados *a priori* (Cuadro 9).

### **Análisis de varianza de caracteres vegetativos entre especies**

Con los caracteres seleccionados como los de mayor peso en el ADca se realizó un análisis de varianza para cada carácter entre especies y una prueba de Tukey, con una confianza de 95% (Figura 8). Los resultados muestran que el número de espinas centrales y el número de costillas presentan diferencias significativas entre las tres especies. Mientras que en el número de espinas radiales y la posición angular de la espina R4 no registraron diferencias entre *E. rayonesensis* y *E. nivusus*, pero sí entre estas dos especies y *E. parkeri*. Para el índice de tallo no hubo diferencias entre *E. parkeri* y *E. nivusus*, pero sí entre estas especies y *E. rayonesensis*, que presenta tallos más delgados y mayor altura.

### **Análisis de variación morfológica entre poblaciones de *E. parkeri*.**

La matriz de correlación entre variables vegetativas, muestra que las espinas son las estructuras que más alta correlación presentan (Cuadro 10). Las correlaciones más altas se

presentaron entre las longitudes de las espinas radiales, en donde la espina R1 se correlacionó con la espina R2 (0.97), R3 (0.94) y R4 (0.89), mientras que la espina R2 tuvo una correlación con la espina R3 (0.97) y R4 (0.94) y la espina R3 se correlacionó con la espina R4 (0.97). La longitud de la espina C1 también presenta correlación positiva con la longitud de las espinas R1 (0.81). La variable distancia entre costillas se correlacionó positivamente con el ancho de costilla (0.9).

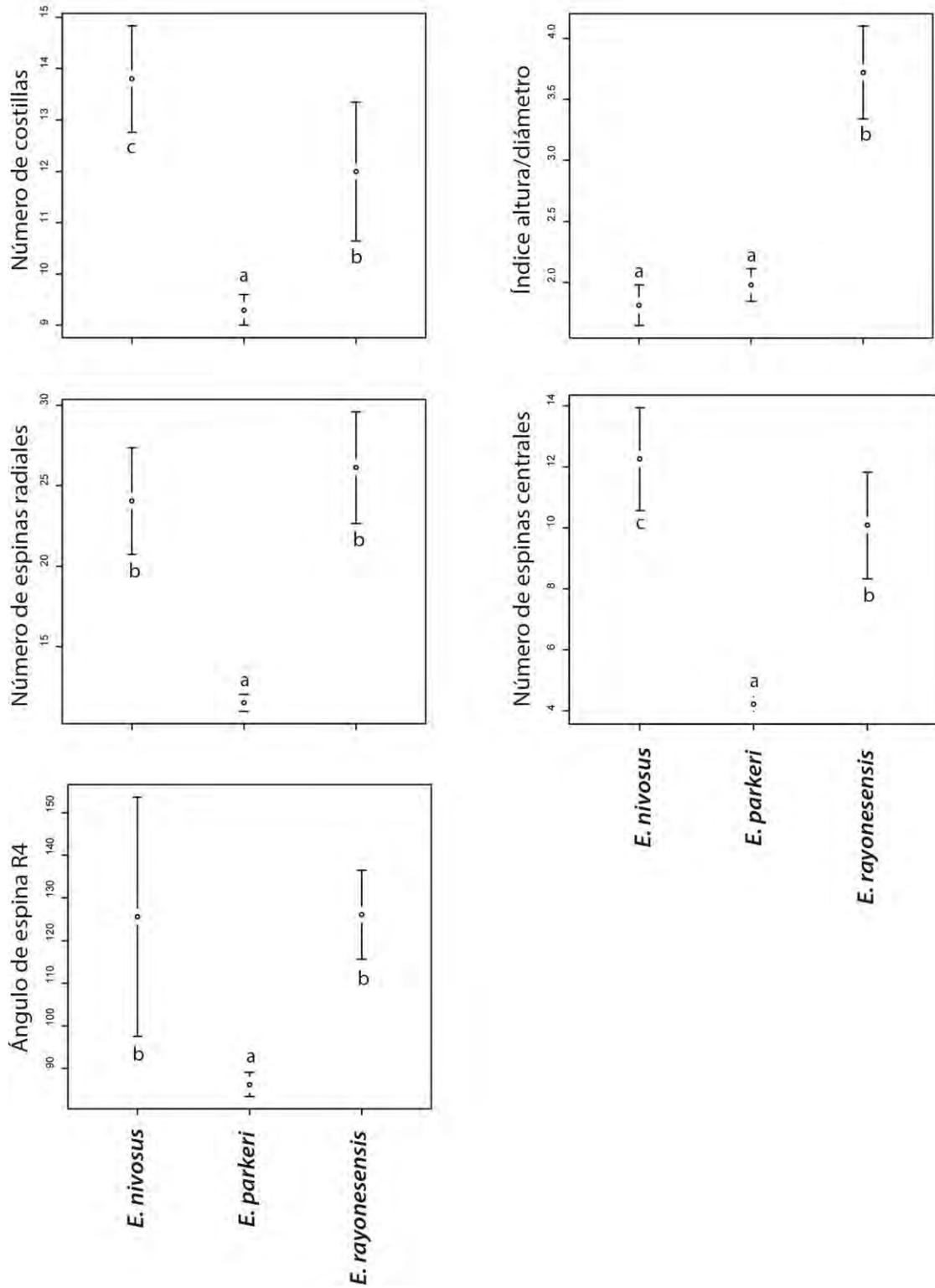
Las variables ambientales también guardan una correlación. Las variables Alt y Long presentan una correlación positiva (0.68), al igual que las variables Lat y Long (0.57) (Cuadro 11).

**Cuadro 8.** Coeficientes de estructura canónica para las tres especies del grupo *E. parkeri*, con base en caracteres vegetativos. Para cada carácter los valores mayores y menores se muestran en negritas.

Variable	Can1	Can2	Variable	Can1	Can2
<b>Variación explicada (%)</b>	<b>78.5</b>	<b>21.5</b>			
numcos	<b>0.7830</b>	-0.1234	C1	-0.3625	0.4584
<b>anchcos</b>	-0.5993	-0.1193	angR1	-0.3578	0.0960
<b>distcos</b>	-0.7187	-0.0412	R1	-0.2114	0.1601
<b>distare</b>	-0.5677	0.0494	angR2	0.4617	0.2669
indtallo	0.5161	<b>0.7205</b>	R2	-0.1709	0.1678
<b>indare</b>	0.0189	-0.3520	angR3	0.7143	0.2962
numspC	<b>0.9659</b>	-0.0321	R3	-0.1100	0.0770
numspR	<b>0.9405</b>	0.2441	<b>angR4</b>	<b>0.8318</b>	0.1431
<b>angC1</b>	-0.3771	0.5069	R4	-0.0934	0.0178

**Cuadro 9.** Resumen de análisis discriminante clasificatorio con caracteres vegetativos para tres especies del grupo *E. parkeri*. Número de individuos y porcentaje (paréntesis) clasificados correctamente.

	<i>E. parkeri</i>	<i>E. rayonesensis</i>	<i>E. nivosus</i>	total
<i>E. parkeri</i>	60 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	60 (100)
<i>E. rayonesensis</i>	0 (0.0)	10 (100)	0 (0.0)	10 (100)
<i>E. nivosus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	5 (100)	5 (100)

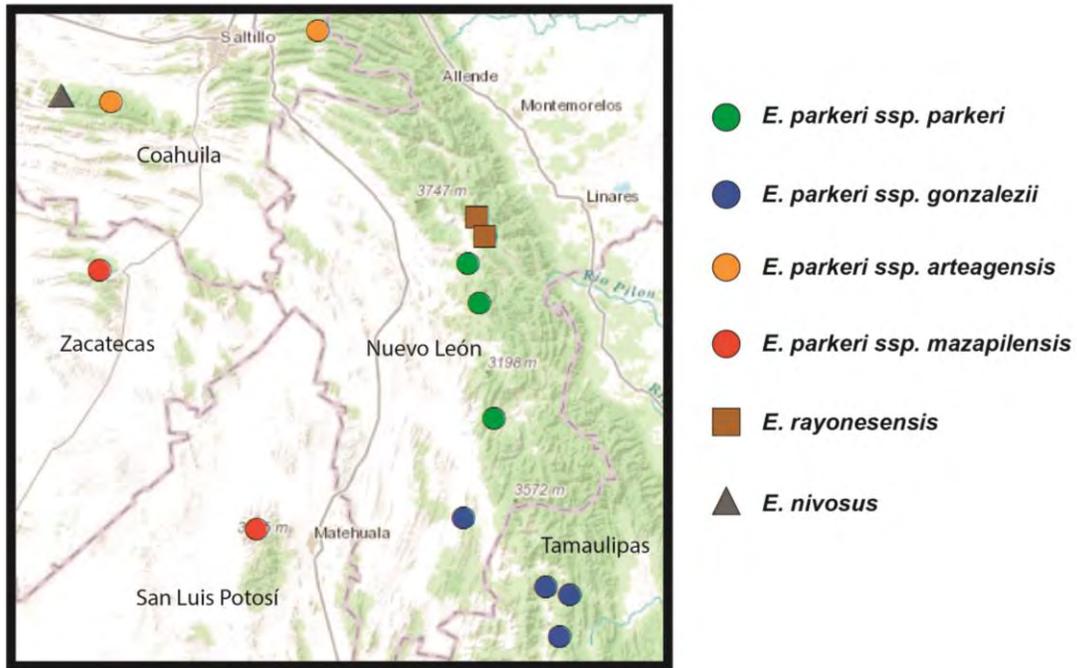


**Figura 8.** Gráficos de media y desviación estándar de cinco caracteres vegetativos para tres especies del grupo *E. parkeri*. Letras diferentes indican diferencia estadística significativa ( $p < 0.05$ ).

**Cuadro 10.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables morfológicas del tallo. Para cada carácter los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*.

Variables	numcos	anchcos	distcos	distare	indtallo	indare	numspC	numspR	angC1	C1	angR1	R1	angR2	R2	angR3	R3	angR4	R4	
numcos	<b>1</b>																		
anchcos	-0.311	<b>1</b>																	
distcos	-0.305	<b>0.903*</b>	<b>1</b>																
distare	-0.033	0.481	0.444	<b>1</b>															
indtallo	0.018	-0.449	-0.330	-0.263	<b>1</b>														
indare	-0.118	0.037	0.068	0.189	0.046	<b>1</b>													
numspC	0.098	0.142	0.077	0.1643	0.016	-0.070	<b>1</b>												
numspR	0.214	-0.267	-0.311	0.023	0.489	0.049	0.535	<b>1</b>											
angC1	-0.031	0.113	0.242	0.165	0.042	0.194	0.170	0.177	<b>1</b>										
C1	-0.119	-0.102	-0.171	-0.087	0.146	-0.180	-0.130	0.021	0.039	<b>1</b>									
angR1	0.085	-0.030	0.022	0.057	0.382	-0.119	0.128	0.285	-0.099	-0.007	<b>1</b>								
R1	-0.010	0.031	-0.083	0.036	-0.092	-0.066	-0.063	-0.095	0.076	<b>0.814*</b>	-0.181	<b>1</b>							
angR2	0.256	-0.179	-0.153	-0.069	0.485	-0.066	0.353	0.657	0.059	-0.312	0.509	-0.488	<b>1</b>						
R2	0.035	0.027	-0.098	0.107	-0.090	-0.014	-0.058	-0.063	0.090	0.792	-0.156	<b>0.977*</b>	-0.476	<b>1</b>					
angR3	0.137	-0.183	-0.192	-0.090	0.501	-0.044	0.490	0.751	0.154	-0.150	0.464	-0.315	0.750	-0.314	<b>1</b>				
R3	0.068	0.043	-0.112	0.164	-0.141	-0.043	0.004	-0.036	0.102	0.752	-0.168	<b>0.941*</b>	-0.459	<b>0.979*</b>	-0.316	<b>1</b>			
angR4	0.205	-0.262	-0.299	-0.183	0.426	-0.048	0.495	0.782	0.244	0.022	0.368	-0.106	0.670	-0.089	0.762	-0.086	<b>1</b>		
R4	0.097	0.046	-0.114	0.194	-0.108	-0.097	0.059	0.030	0.084	0.754	-0.109	<b>0.891*</b>	-0.390	<b>0.941*</b>	-0.269	<b>0.979*</b>	-0.038	<b>1</b>	

Para el caso de la comparación entre las 18 variables vegetativas y las tres ambientales, el análisis muestra que indtallo expresa alta correlación con todas las variables ambientales. Además las variables angR2 y angR3 también mostraron altas correlaciones con Long. Adicionalmente, resultó que las variables ambientales Alt y Long presentaron mayor correlación con los atributos morfológicos evaluados, mientras que la variable Lat mostró menor número de correlaciones (Cuadro 12).



**Figura 9.** Distribución geográfica de especies del grupo *Echinocereus parkeri*, realizado con información generada por el autor de la presente tesis (ver cuadro 3).

**Cuadro 11.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables ambientales. Para cada carácter los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*.

Variables	Alt	Lat	Long
Alt	1		
Lat	0.3177	1	
Long	<b>0.6860*</b>	<b>0.5788*</b>	1

**Cuadro 12.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables morfológicas y ambientales Para cada carácter los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*.

Variables	Alt	Lat	Long
numcos	-0.1671	0.0435	0.1393
anchcos	0.1863	0.3800	0.2178
distcos	0.0641	0.1843	0.0812
distare	0.1332	0.3672	0.3929
indtallo	<b>-0.6453*</b>	<b>-0.5711*</b>	<b>-0.6022*</b>
indare	-0.0968	0.1272	0.0165
numspC	0.0019	0.4995	-0.0247
numspR	-0.3645	-0.0444	-0.4214
angC1	0.0531	0.0634	-0.0064
C1	0.1914	-0.2810	0.1072
angR1	-0.4831	-0.2062	-0.3379
R1	0.2151	0.0885	0.3807
angR2	-0.5167	-0.1811	-0.5881
R2	0.2172	0.1368	0.4469
angR3	-0.4828	-0.0982	-0.6106
R3	0.2936	0.2242	0.5431
angR4	-0.2964	-0.1185	-0.4650
R4	0.3142	0.2184	0.5559

### **Coeficiente de espinación (*coefrad*)**

Para utilizar los datos de longitud y ángulos de las espinas centrales y radiales fue necesario, en un inicio, encontrar las coordenadas vectoriales para cada espina mediante las siguientes fórmulas (Figura 10):

$$x = h * \text{sen}(\alpha)$$

$$y = h * \text{cos}(\alpha)$$

donde  $h$  = longitud de la espina y  $\alpha$  = ángulo de la espina

Para resolver la ecuación de la espiral logarítmica se obtuvo el radio ( $r$ ) y el ángulo ( $\theta$ ) para cada espina con las siguientes fórmulas:

$$r = \sqrt{x^2 + y^2}$$

$$\theta = \arctan\left(\frac{y}{x}\right) + n\pi$$

$n = \text{número de veces que se completa } 180^\circ \text{ equivalente a } \pi$

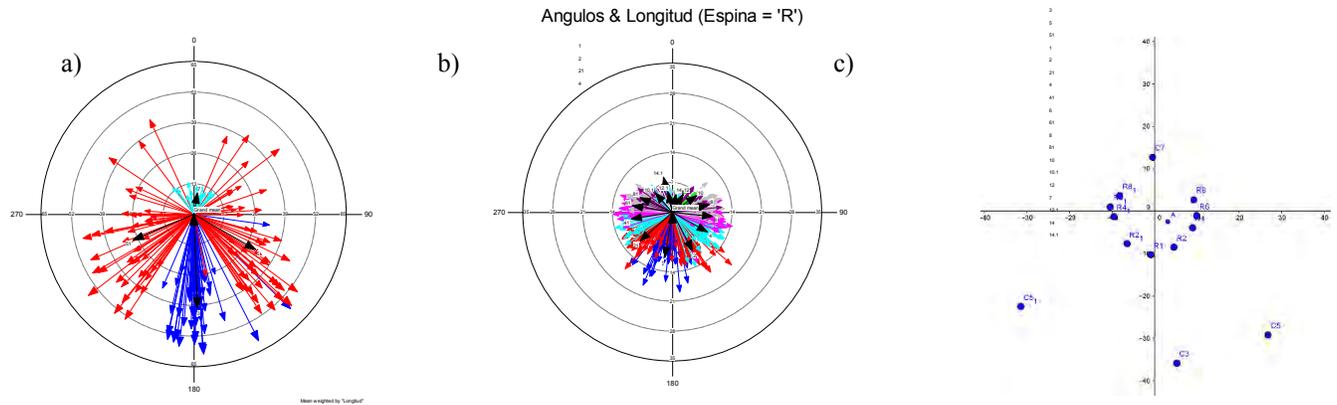
El orden de iniciación de la espiral fue seleccionado de acuerdo a la longitud de las espinas, donde las espinas radiales fueron de menor tamaño y las espinas centrales de mayor longitud (Figura 11). En ambos grupos de espinas (radiales y centrales), las que presentan menores tamaños se encuentran cercanas al meristemo areolar o en dirección  $0^\circ$ , como se muestra en las figuras 4 y 5, así mismo las espinas con mayores longitudes están hacia los  $180^\circ$ .

Para obtener el *coefrad* se hizo una regresión lineal, al graficar  $\theta$  contra  $\ln r$ , en donde la pendiente de la ecuación de la recta es el *coefrad* (Figura 12). Este cálculo se obtuvo al promediar las mediciones de ángulos y longitudes de espinas radiales y centrales de 10 aréolas por rama colectada, por tanto se obtuvieron cinco coeficientes por localidad (Cuadro 13). También se obtuvo  $R^2$ , el cual indica la relación que existe entre el incremento en los ángulos y la longitud de las espinas centrales y radiales (Figuras 12; Cuadro 13). Los resultados muestran que, en promedio, *E. parkeri* presenta los valores más altos de la variable *coefrad*, seguido de *E. rayonesensis*, mientras que *E. nivosus* tiene los menores valores del coeficiente. Los valores de  $R^2$  se comportan de manera similar que la variable *coefrad* (Cuadro 13).

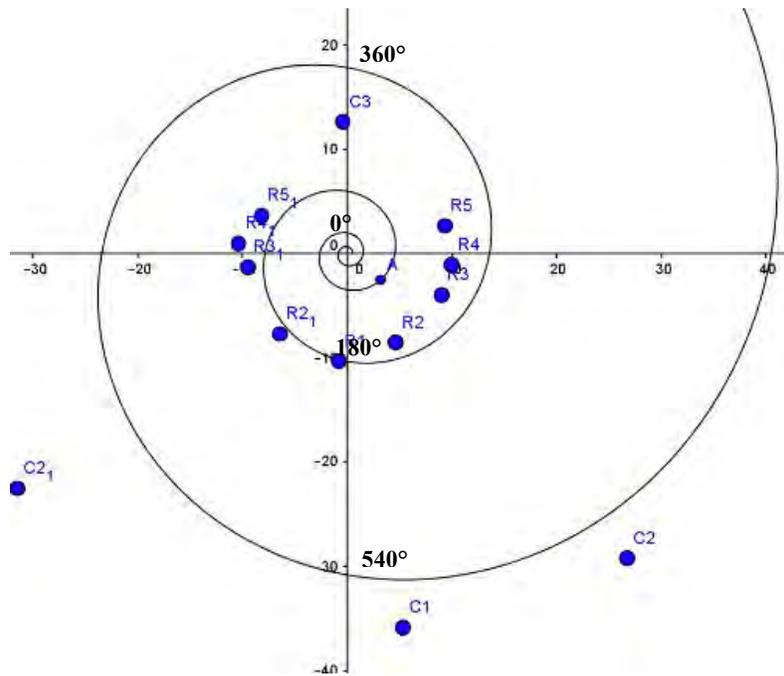
### **Análisis discriminante incluyendo la variable *coefrad***

Se realizó un ADca sustituyendo las variables de ángulos y longitudes de espinas centrales y radiales por la variable *coefrad*. La primera función canónica explica 85.1% de la variación, mientras que la segunda función explica 14.9% (Cuadro 14). Los coeficientes de estructura canónica muestran que en la primera función fueron cinco caracteres los que obtuvieron los valores más altos (numcos, distcos, numspC, numspR y *coefrad*), mientras en la segunda función solo el carácter indtallo obtuvo mayor carga (Cuadro 14). En el gráfico generado a partir de las dos primeras funciones canónicas se pueden distinguir tres grupos

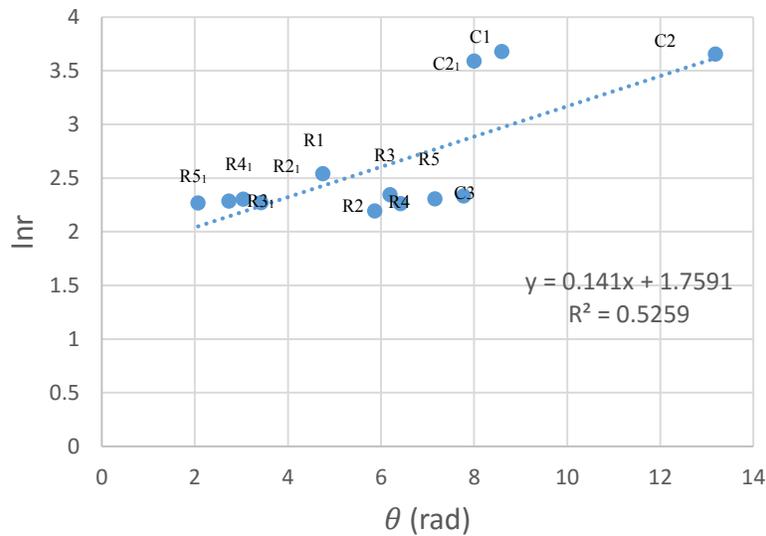
correspondientes a *E. parkeri*, *E. rayonesensis* y *E. nivosus* (Figura 13). El ADCl permitió reconocer que 100% de los individuos de las especies del complejo *E. parkeri* se clasifican correctamente en sus respectivos grupos designados *a priori* (Cuadro 15).



**Figura 10.** Diagramas de circulares para espinas: a) centrales, b) radiales, c) gráfica donde se muestra las espinas radiales y centrales, transformadas a coordenadas vectoriales, obtenidas de los promedios.



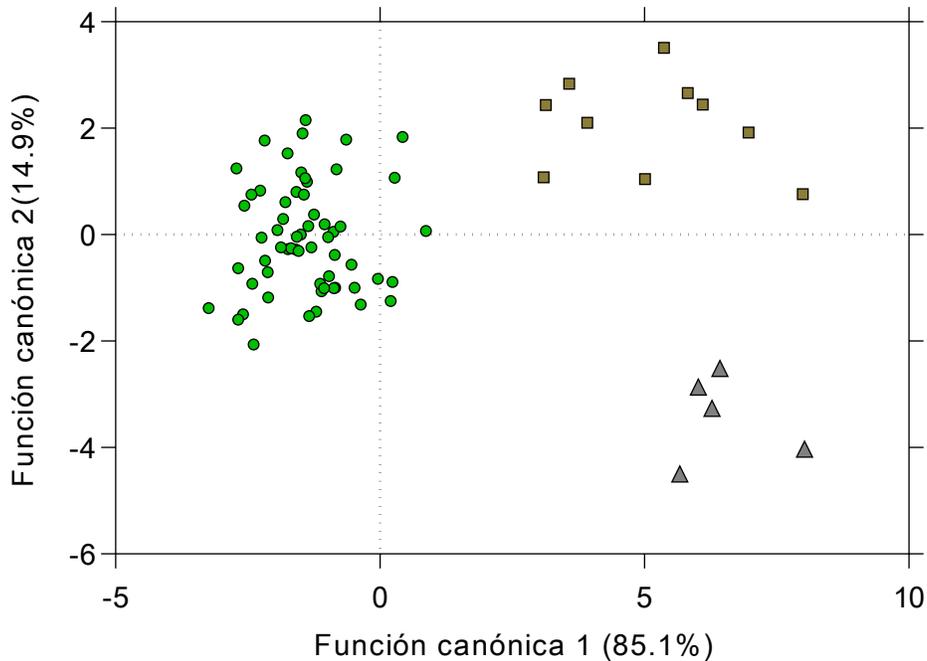
**Figura 11.** Espiral logarítmica obtenida con las longitudes y ángulos de las espinas radiales y centrales.



**Figura 12.** Regresión lineal de  $\theta$  contra  $\ln r$  de espinas centrales y radiales.

**Cuadro 13.** Valores de media  $\pm$  desviación estándar para el coeficiente de espinación (*coefrad*) y el coeficiente de determinación ( $R^2$ ). Para la columna especie: P: *E. parkeri*. R: *E. rayonesensis*. N: *E. nivosus*. Para cada carácter los valores mayores se resaltan en negritas.

Especie	Id	<i>coefrad</i>	$R^2$
P	CC002	0.093 $\pm$ 0.021	0.584 $\pm$ 0.179
P	CC009	0.089 $\pm$ 0.020	0.599 $\pm$ 0.151
P	CC010	0.106 $\pm$ 0.005	0.677 $\pm$ 0.088
P	CC011	0.133 $\pm$ 0.018	0.729 $\pm$ 0.053
P	CC004	0.159 $\pm$ 0.024	0.746 $\pm$ 0.049
P	CC005	<b>0.166<math>\pm</math>0.032</b>	<b>0.773<math>\pm</math>0.031</b>
P	CC006	0.140 $\pm$ 0.034	0.683 $\pm$ 0.084
P	CC007	0.129 $\pm$ 0.029	0.714 $\pm$ 0.073
P	CC001	0.105 $\pm$ 0.024	0.684 $\pm$ 0.076
P	CC018	0.133 $\pm$ 0.018	0.731 $\pm$ 0.043
P	CC015	0.055 $\pm$ 0.008	0.471 $\pm$ 0.101
P	CC017	0.104 $\pm$ 0.032	0.683 $\pm$ 0.142
R	CC008	0.071 $\pm$ 0.012	0.497 $\pm$ 0.147
R	CC012	0.060 $\pm$ 0.010	0.431 $\pm$ 0.104
N	CC014	<b>0.021<math>\pm</math>0.007</b>	<b>0.281<math>\pm</math>0.287</b>



**Figura 13.** Dos primeras funciones canónicas sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espinación para las tres especies del grupo *Echinocereus parkeri*: *E. parkeri*, ● *E. rayonesensis*, ■ *E. nivosus* ▲ .

Como complemento, se realizó un análisis de varianza, para para conocer si existen diferencias de la variable *coefrad* entre las tres especies en estudio, aplicando de igual manera una prueba de Tukey, con una confianza de 95%. Los resultados muestran que existen diferencias significativas entre las especies (Figura 14).

**Análisis de variación morfológica en *E. parkeri* incluyendo la variable *coefrad*.**

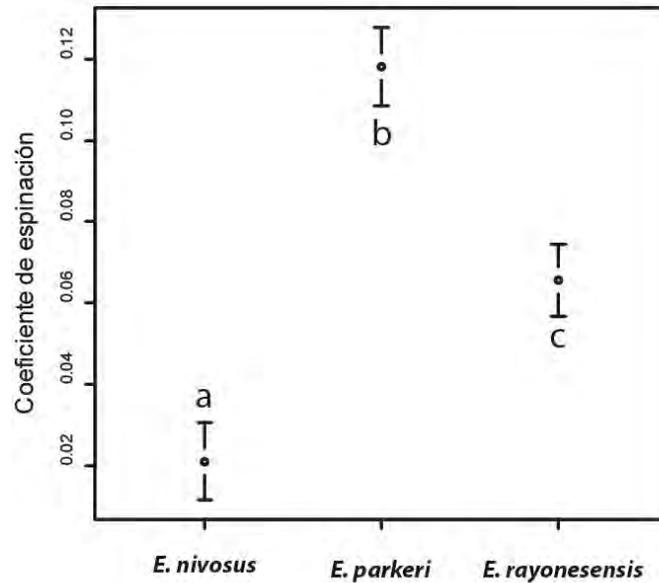
La matriz de correlación entre variables vegetativas muestra que anchcos y discos tienen el más alto valor de correlación, seguido de numspR que se correlaciona con numspC (Cuadro 16). Además, la variable indtallo representa el atributo morfológico de mayor correlación con los tres variables ambientales y solo después existe una moderada correlación entre *cofrad* con Lat (Cuadro 16).

**Cuadro 14.** Coeficientes de estructura canónica para las tres especies del grupo *E. parkeri*, sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espinación. Para cada carácter, los valores más altos se resaltan en negritas.

Variable	Can1	Can2
Variación explicada (%)	85.1	14.9
<b>numcos</b>	<b>0.7773</b>	-0.1696
anchcos	-0.6022	-0.0988
<b>distcos</b>	<b>-0.7186</b>	-0.0095
distare	-0.5649	0.0801
<b>indtallo</b>	0.5395	<b>0.7456</b>
indare	0.0069	-0.3773
<b>numspC</b>	<b>0.9628</b>	-0.0808
<b>numspR</b>	<b>0.9469</b>	0.2158
<b>coefrad</b>	<b>-0.6664</b>	0.1932

**Cuadro 15.** Resumen de análisis discriminante clasificatorio, sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espinación para tres especies del grupo *E. parkeri*. Número de individuos y porcentaje (paréntesis) clasificados correctamente.

	<i>E. parkeri</i>	<i>E. rayonesensis</i>	<i>E. nivosus</i>	total
<i>E. parkeri</i>	60 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	60 (100)
<i>E. rayonesensis</i>	0 (0.0)	10 (100)	0 (0.0)	10 (100)
<i>E. nivosus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	5 (100)	5 (100)



**Figura 14.** Gráficos de media y desviación estándar de *coefrad* para tres especies del grupo *E. parkeri*. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

**Cuadro 16.** Coeficiente de correlación de Spearman entre pares de variables morfológicas, sustituyendo las variables de ángulos y longitudes por el coeficiente de espination. Los valores con significancia  $p < 0.05$  se resaltan en negritas y \*.

Variables	anchcos	distare	distcos	indare	indtallo	<i>coefrad</i>	numcos	numspC	numspR	Alt	Lat	Long
anchcos	1											
distare	0.481	1										
distcos	<b>0.903*</b>	0.444	1									
indare	0.037	0.189	0.068	1								
indtallo	-0.449	-0.263	-0.33	0.046	1							
<i>coefrad</i>	0.063	-0.112	0.235	-0.178	0.267	1						
numcos	-0.311	-0.033	-0.305	-0.118	0.018	-0.272	1					
numspC	0.142	0.164	0.077	-0.07	0.016	-0.278	0.098	1				
numspR	-0.267	0.023	-0.311	0.049	0.489	-0.151	0.214	0.505	1			
Alt	0.186	0.133	0.064	-0.096	<b>-0.645*</b>	-0.14	-0.167	0.002	-0.364	1		
Lat	0.38	0.367	0.184	0.127	<b>-0.571*</b>	<b>-0.509*</b>	0.043	0.499	-0.044	0.317	1	
Long	0.217	0.393	0.081	0.016	<b>-0.602*</b>	-0.316	0.139	-0.024	-0.421	<b>0.686*</b>	<b>0.578*</b>	1

## 6. DISCUSIÓN

### **Contribución de los caracteres morfológicos en el reconocimiento de especies.**

Los resultados obtenidos en el presente trabajo, muestran que dentro del grupo *Echinocereus parkeri* se reconocen tres especies: *E. parkeri*, *E. rayonesensis* y *E. nivosus*. Estos resultados corroboran las clasificaciones realizadas por Blum *et al.* (1998) y Hunt (2006), quienes reconocieron a las tres especies. Por lo tanto, los resultados no apoyan la propuesta de clasificación más reciente para este grupo, realizada por Felix y Blum (2011), quienes solo reconocen a *E. nivosus* y *E. parkeri* y transfirieron a *E. rayonesensis* como parte de esta última especie.

Dentro de los caracteres que resultaron importantes en el ADca se encuentran el número de espinas centrales y radiales, estos atributos ya han sido reportados como importantes para otros géneros de cactáceas (*Echinocactus*, Chamberland, 1997; *Escobaria*, Baker y Johnson, 2000), así como en *Echinocereus* (Baker, 2006a; Baker, 2006b; Sánchez *et al.*, 2013). El número de espinas centrales y radiales permitió separar a *E. parkeri* de *E. rayonesensis* y *E. nivosus*, siendo estas dos últimas especies las que presentan el mayor número de ambas espinas. La posición angular de la espina R4 también fue carácter informativo, para *E. parkeri* la posición angular en promedio va de 99° a 75°, mientras que en *E. rayonesensis* y *E. nivosus* se presenta una mayor amplitud en la posición angular que va en promedio de 118° a 123°. Tapia *et al.*, (2016) señalan que la posición angular de espinas radiales y centrales son atributos que ayudan al reconocimiento de especies en *Neobuxbaumia*.

El número de costillas también ha resultado significativo en el reconocimiento de especies de cactáceas (*Echinocactus*, Chamberland, 1997; *Echinocereus*, Baker, 2006a; *Melocactus*, Mota-Lambert *et al.*, 2006; *Neobuxbaumia*, Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010; *Echinocereus*, Sánchez *et al.*, 2013). Los análisis de varianza realizados indican que este carácter presenta diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las tres especies. En *E. parkeri* se presentó el menor número de costillas, de ocho a 11 en promedio, mientras que en *E. rayonesensis* se presentan 12 costillas y el mayor número de costillas se registraron en *E. nivosus* con 14 en promedio. De acuerdo con Gibson y Nobel (1986), el número de costillas puede estar fijado genéticamente debido a que su desarrollo se produce en el meristemo apical, sin embargo el

número de costillas también tiene un rango de variación según las especie a la que se haga referencia, como en las especies estudiadas, donde *E. parkeri* mostró una mayor amplitud respecto a las otras dos (Cuadro 6), En este mismo sentido, Menezes *et al.* (2015) encuentran que el número de costillas puede estar determinado genéticamente en *Pilosocereus arrabidae*, aunque no descartan que también esté correlacionado con algún factor ambiental, como la latitud.

Los resultado del ADca muestran la relación altura/diámetro del tallo fue la variable que obtuvo mayor peso en la segunda función canonica. Este atributo permitió separa a *E. rayonesensis* de *E. nivosus* y *E. parkeri*, mientras en la primera especie la altura del tallo es más de tres veces su diámetro en *E. nivosus* y *E. parkeri*, la altura es menor a tres veces. No obstante otros estudios, llevados a cabo en Cactaceae, han reportado que solo el diámetro del tallo es relevante para el reconocimiento de los taxones (Baker y Johnson, 2000; Baker, 2006b; Mota-Lambert *et al.*, 2006; Sánchez *et al.*, 2013).

En la familia Cactaceae, los caracteres vegetativos siempre han sido empleados en los estudios morfométricos donde el objetivo es el reconocimiento de taxones (Chamberland, 1997; Baker y Johnson, 2000; Baker, 2006a; Baker, 2006b; Mota-Lambert *et al.*, 2006; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010; Sánchez *et al.*, 2013; Tapia *et al.*, 2016) y en la mayoría de los trabajos han aportado información para dicho fin. Las estructuras vegetativas es posible encontrarlas durante todo el año, caso contrario a las estructuras reproductivas, en donde la dificultad que existe para encontrarlas durante la mayor parte del año, puede ser debido a su corta duración de floración y en algunos casos las estructuras pueden estar ausentes por largos periodos (Tapia *et al.*, 2016). También es importante señalar que, en ocasiones las estructuras reproductivas son homogéneas y no ofrecen información (Baker, 2006b). Para el grupo *E. parkeri*, autores como Blum *et al.*, (1998) y Felix y Blum (2011) señalan que algunas características de la flor, como el color y su forma son homogéneas, mientras que el único carácter que pudiera ser informativo sería el tamaño, también mencionan que la estructura de la semilla podría ser relevante para diferenciar a las especies. Sin embargo, su contribución no ha sido evaluada críticamente y requiere de estudios morfométricos como el aquí presente.

Las espinas han sido utilizadas en la mayoría de los estudios morfométricos de cactáceas. Un atributo de las espinas que ha sido evaluado es la posición que ocupan en la aréola, como lo

demonstró de forma cualitativa Moore (1967), al establecer los límites en tres especies de *Echinocereus* (*E. enneacanthus*, *E. dubius* y *E. stramineus*), aunque no empleó técnicas estadísticas. Estudios recientes, como el de Arroyo-Cosultchi *et al.*, (2010), Sánchez *et al.*, (2013) y Tapia *et al.*, (2016), donde se categoriza a las espinas de acuerdo a su posición y poder evaluar la longitud de las espinas centrales y radiales. La filotaxia es el arreglo o disposición geométrica de órganos laterales en un tallo (i.e. orden de las hojas) (Prusinkiewicz y Lindenmayer, 1990). En la naturaleza existen organismos con esta disposición geométrica, es el caso de *Nautilus*, en donde el crecimiento de su concha se da de manera constante, manteniendo su forma (Thompson, 2000). Este crecimiento también ha sido registrado en los meristemas apicales de las plantas, en donde los primordios de hoja se desarrollan de manera sucesiva, formando una espiral (i.e. los frutos de la piñas y la inflorescencia en la cabezuela del girasol) (Bell, 1991). Además su utilidad taxonómica ha sido probada en algunos grupos de plantas, como en Magnoliaceae (Liao y Xia, 2007). En Cactaceae la disposición de los tubérculos sigue un arreglo en donde éstos se posicionan cada  $137^\circ$  sobre el tallo, siguiendo la secuencia de Fibonacci (Gibson y Nobel, 1986). De acuerdo con Boke (1952, 1955), la disposición de las espinas en una aréola surge de manera sucesiva con una filotaxis normal, por lo tanto en el presente trabajo se pretendió encontrar la organización de las espinas dentro de la aréola que las contiene. La disposición de las espinas se obtuvo mediante una espiral logarítmica, la cual tiene como propiedades ser extendida hacia afuera y dentro de forma indefinida, manteniéndose siempre independiente del tamaño (Bell, 1991).

En las especies que forman el grupo *Echinocereus parkeri*, el tamaño de las espinas sirvió para establecer un orden sobre el cual se generó una espiral logarítmica. Los resultados muestran que el incremento en la longitud de las espinas, por cada ángulo recorrido, fue mayor para *E. parkeri*, seguido de *E. rayonesensi* y menor en *E. nivosus*. En las pruebas de regresión lineal, la espiral logarítmica se ajustó más al orden en las espinas de *E. parkeri*, seguido por *E. rayonesensis*, mientras que en *E. nivosus* el ajuste fue mínimo. La variable coeficiente de espinación (*coefrad*), presentó valores altos en los ADca y en los ANOVA's obtuvo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) para las tres especies. Por lo tanto, esta variable se revela como significativa, como carácter, para reconocer a las tres especies del grupo *E. parkeri*. La importancia de reducir los datos de posición angular y longitud de las espinas a un solo dato, como lo es el coeficiente de espinación, radica en que se simplifican los análisis multivariados

permitiendo interpretaciones más prácticas ya que si se aumentara el número de especies los modelos se volverían aún más complicados.

### **Variación en *Echinocereus parkeri*.**

El análisis de correlación de Spearman, entre variables vegetativas, muestra que las espinas radiales son las estructuras que presentan más alta correlación. Esta relación es positiva y se da en el tamaño de las espinas, mientras R1 tenga mayor longitud las espinas R2, R3 y R4 también tienden a ser de mayor tamaño. También se presentó una correlación positiva entre la espina C1 y R1, ya que guardan esta proporción en su longitud. Otra correlación positiva se presentó entre el ancho de la costilla y la distancia entre costillas, lo cual indica posiblemente que las dimensiones y distancias de las costillas estén en función de la capacidad del tallo de hidratarse (Menezes *et al.*, 2015), ya que su arquitectura facilita el poder contraerse y expandirse (Gibson y Nobel, 1986).

Los resultados del análisis de correlación de Spearman, entre variables ambientales, también mostraron correlación positiva entre la altitud y la longitud, ya que las localidades de *E. parkeri* con mayor altitud se encuentran en la zona occidental de la distribución total de la especie (Figura 9; Cuadro 3). También las variables latitud y longitud presentaron correlación positiva, lo que significa que la ubicación de las 12 localidades analizadas se encuentran en un área geográfica con orientación de suroeste a noroeste, en la ladera occidental de la Sierra Madre Oriental (Figura 9; Cuadro 3). Por su parte, el análisis de correlación entre variables ambientales y morfológicas reveló que el índice altura/diámetro del tallo (indtallo) tiene mayor correlación con las tres variables ambientales. Los resultados muestran que a menor altitud y latitud los tallos presentan una altura dos veces mayor que el diámetro, como sucede en las tres localidades del municipio de Bustamante, Tamaulipas, que se ubican en la zona sureste de la distribución general de la especie. Por otra parte, a mayor altitud y latitud los tallos presentan una altura dos veces menor que el diámetro. Para *Carnegiea gigantea*, Niklas y Buchman (1994), señalan que las plantas más altas tienen tallos que son proporcionalmente más delgados que las plantas más cortas, ésto también ha sido corroborado para otras especies de cactáceas (Backeberg, 1977; Niklas, 1993).

El coeficiente de espinación (*coefrad*), entendido aquí como la organización entre longitudes y ángulos de todas las espinas en la aréola, permite corroborar la correlación entre las espinas

y la latitud. Los individuos con mayor incremento en la longitud de las espinas, por cada ángulo recorrido, se encuentran en las localidades del sur, mientras que en localidades del norte la longitud es menor. La relación entre la longitud de las espinas y los factores ambientales ha sido abordado en estudios ecológicos y correlacionado con la precipitación, como en *Pilosocereus arrabidae* (Menezes *et al.*, 2015). Pero también se ha demostrado que las espinas pueden proteger al tallo de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) (Nobel, 1998). Por lo tanto, conocer otras variables ambientales como son la precipitación anual y la RFA podrían complementar la explicación de la variación del número, longitud y ángulo que hay en las espinas de *E. parkeri*.

Blum *et al.*, (1998) y Felix y Blum (2011), reconocen cuatro subespecies en *E. parkeri*, con base en supuestas diferencias en el número de espinas centrales y radiales. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que esos caracteres se superponen entre las diferentes localidades estudiadas, que incluyeron las localidades tipo asignadas. El coeficiente de espinación mostró una correlación positiva con la latitud, lo que indica que este patrón es continuo a lo largo de la distribución de *E. parkeri*. Los autores antes citados también señalan que los rangos altitudinales son distintos entre las unidades infraespecíficas que reconocen. Sin embargo, los resultados muestran que en realidad se trata de una variación clinal, ya que las localidades con mayor altitud se encuentran en la zona occidental y las de menor altitud en la parte sureste (Figura 9; Cuadro 3).

## 7. CONCLUSIÓN

Con solo cinco caracteres morfológicos vegetativos, se pudo establecer los límites entre las tres especies que integran el grupo *Echinocereus parkeri*. *E. parkeri* presenta de 3 a 6 espinas centrales, de 7 a 14 espinas radiales, la posición angular de la espina R4 va de 75° a 99° y la relación altura/diámetro del tallo va de 1.31 a 2.88, mientras que *E. rayonesensis* tiene de 8 a 12 espinas centrales, de 22 a 28 espinas radiales, la posición angular de la espina R4 va de 123° a 129° y la relación altura/diámetro del tallo va de 3.44 a 3.99. Por lo cual, el valor de los caracteres no se sobreponen, por lo que esta variación es discontinua y no apoya la propuesta de Felix y Blum (2011) de incluir a *E. rayonesensis* como parte de *E. parkeri*.

Al realizar los ADca y ADcl, sustituyendo las variables de longitud y posición angular de las espinas radiales y centrales por el coeficiente de espinación, se comprobó que contribuye de forma significativa a reconocer a las tres especies de *Echinocereus* en estudio. Por lo tanto, este carácter puede ser útil en el reconocimiento de algunas especies, donde otros atributos estructurales son poco informativos.

Dentro de *Echinocereus parkeri*, se encontró una variación clinal al observar variación continua en el índice de altura/diámetro y número de espinas centrales, con respecto a las variables altitud y latitud. Se pudo observar que estos caracteres morfológicos presentan valores mayores o menores de acuerdo con la posición geográfica. El coeficiente de espiración también presentó una variación clinal correlacionada con la latitud, por lo cual se puede observar que este carácter presenta aumento o reducción, de acuerdo a la posición geográfica.

## 8. LITERATURA CITADA

- Abràmoff, M. D., Magelhães, P. J., y Ram, S. J. (2004). Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36–42.
- Anderson, E. F. (2001). *The cactus family*. Portland: Timber Press.
- Arroyo-Cosultchi, G., Terrazas, T., Arias, S., y López-Mata, L. (2010). Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiaréolata* (Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 86, 53–64.
- Backeberg, C. (1997). *Das Kakteenlexikon*. Jena: Fischer Verlag.
- Baker, M. A. (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. A. (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. A., y Johnson, R. A. (2000). Morphometric analysis of *Escobaria sneedii* var. *sneedii*, *E. sneedii* var. *leei* and *E. guadalupensis* (Cactaceae). *Systematic Botany*, 24(4), 577–587.
- Bell, A. D. (1993). *Plant Form*. New York: Oxford University Press.
- Blum, W., Lange, M., Rischer, W., y Rutow, J. (1998). *Echinocereus*. Belgium: Fa. Proost N. V.
- Boke, N. H. (1952). Leaf and Areole Development in *Coryphantha*. *American Journal of Botany*, 2, 134–145.
- Boke, N. H. (1955). Dimorphic Areoles of *Epithelantha*. *American Journal of Botany*, 8, 725–733.
- Borba, E. L., Shepherd, G. J., Van Den Berg, C., y Semir, J. (2002). Floral and vegetative morphometrics of five *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: Correlation with taxonomy, phylogeny, genetic variability and pollination systems. *Annals of Botany*, 90, 219–230.

- Caballero, L. (2008). *Emergencia de las formas vivas: aspectos dinámicos de la biología evolutiva*. México: Coplt arXives.
- Chalcoff, V. R., Ezcurra, C., y Aizen, M. A. (2008). Uncoupled geographical variation between leaves and flowers in a South-Andean Proteaceae. *Annals of Botany*, 102, 79–91.
- Chamberland, M. (1997). Systematics of the *Echinocactus polycephalus* Complex (Cactaceae). *Systematic Botany*, 22(2), 303–313.
- Closas, H. A., Arriola, C. I., Zening, M. R., Amarilla, M. R., y Jovanovich, E. C. (2013). Análisis multivariante, conceptos y aplicaciones en Psicología Educativa y Psicometría. *Enfoques*, 25(1), 65–92.
- Costa-Paiva, E. M., y Paiva, P. C. (2007). A morphometric analysis of Eunice Cuvier (Annelida, Polychaeta) species. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(2), 353–358.
- Cota, J. H., y Wallace, R. S. (1996). La citología y la sistemática en la familia Cactaceae. *Cactáceas Y Suculentas Mexicanas*, 41, 105–122.
- Donoso, C., Gallo, L. A., Donoso, P., y Azpilicueta, M. M. (2004). Variación en *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. In *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Santiago de Chile, Chile: Editorial Universitaria.
- Duminil, J., y Di Michele, M. (2009). Plant species delimitation: A comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosystems*, 142, 528–542.
- Egan, A. N. (2015). Species delimitation and recognition in the *Pediomelum megalanthum* complex (Fabaceae) via multivariate morphometrics. *Phyto Keys*, 44, 65–87.
- Felix, D., y Blum, W. (2011). *Echinocereus - Die parkeri Gruppe*. Rhaderfehn: Arbeitsgruppe Echinocereus der Deutschen Kakteen-Gesellschaft e.V.
- Gibson, A. C., y Nobel, P. S. (1986). *The Cactus Primer*. Cambridge: Harvard University Press.
- Glass, C., y Foster, R. (1978). *Echinocereus nivosus*. *Cactus and Succulent Journal*, 50(1), 18.
- Grant, V. (1991). *The evolutionary process*. New York: Columbia University Press.

- Hanan, J. S., Fracchia, D., Fowler, D., de Boer, J. M., y Mercer, L. (2004). *The Algorithmic Beauty of Plants*. New York: Springer-Verlag.
- Henderson, A. (2006). Traditional morphometrics in plant systematics and its role in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 103–111.
- Hunt, D. R. (2006). *The new cactus lexicon*. The Manse Chapel Lane Milbourne Port: DH Books.
- Ingrouille, M., y Eddie, B. (2006). *Plants: Evolution and Diversity*. Cambridge University Press.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., y Stevens, P. F. (1999). *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sunderland, Massachusetts.: Sinauer Associates, Inc.
- Kovach Computing Services. (2014). Oriana 4.0. [consultado 6 Sep 2015]. Disponible en: <http://www.kovcomp.co.uk/oriana/>
- Lévy, J. D., y Varela, J. (2003). *Análisis multivariable para las ciencias sociales*. Madrid: Prentice Hall.
- Liao, W. F., y Xia, N. H. (2007). Phyllotaxis of vegetative shoots, lamina rotation and their systematic implication in Magnoliaceae. *Nordic Journal of Botany*, 25, 199–205.
- Mauseth, J. D. (2004). Giant Shoot Apical Meristems in Cacti Have Ordinary Leaf Primordia but Altered Phyllotaxy and Shoot Diameter. *Annals of Botany*, 94, 145–153.
- McGarigal, K., Cushman, S., y Stafford, S. (2000). *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. New York: Springer Verlag.
- Menezes, O. T., Taylor, N. P., Zappi, D. C., y Loiola, M. I. (2015). Spines and ribs of *Pilosocereus arrabidae* (Lem.) Byles y G.D. Rowley and allies (Cactaceae): Ecologic or genetic traits? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 214, 44–49.
- Moore, W. O. (1967). The *Echinocereus enneacanthus-dubius-stramineus* Complex (Cactaceae). *Brittonia*, 19(1), 77–94.
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática: Fundamentos, métodos, aplicaciones*. México: Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Mota-Lambert, S., Leite-Borba, E., Camara-Machado, M., y Da Silva-Andrade, S. (2006). Allozyme Diversity and Morphometrics of *Melocactus paucispinus* (Cactaceae) and Evidence for Hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, North-eastern Brazil. *Annals of Botany*, 97, 389–403.
- Niklas, K. J. (1993). Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. *Annals of Botany*, 72, 173–179.
- Niklas, K. J., y Buchman, S. L. (1994). The allometry of Sahuaro height. *American Journal of Botany*, 81, 1161–1168.
- Nyffeler, R., y Eggli, U. (2010). A farewell to dated ideas and concepts Molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia*, 6, 109–149.
- Pino-Bodas, R., Burgaz, A., Martín, M., y Lumbsch, H. T. (2011). Phenotypical plasticity and homoplasy complicate species delimitation in the *Cladonia gracilis* group (Cladoniaceae, Ascomycota). *Organism Diversity and Evolution*, 11, 343–355.
- Prusinkiewicz, P., y Lindenmayer, A. (1990). *The algorithmic beauty of plants*. New York: Springer Verlag.
- R Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rohlf, F. J., y Marcus, L. F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4), 129–132.
- Sánchez, D. (2015). *Sistemática Filogenética de Echinocereus (Cactaceae)* (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Sánchez, D., Arias, S., y Terrazas, T. (2013). Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección Triglochidiati (Cactaceae) en México. *Brittonia*, 65, 368–385.
- Schmalzel, R. J., Nixon, R. T., Amanda, A. L., y Tress, J. A. (2004). Morphometric Variation in *Coryphantha robustispina* (Cactaceae). *Systematic Botany*, 29(3), 553–568.

- Simões, P. C., y Quartau, J. A. (2009). Patterns of morphometric variation among species of the genus *Cicada* (Hemiptera: Cicadidae) in the Mediterranean area. *European Journal of Entomology*, 106, 393–403.
- Stuessy, T. F. (2009). *Plant Taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. New York: Columbia University Press.
- Tancioni, L., Russo, T., Cataudella, S., Milana, V., Hett, A. K., Corsi, E., y Rossi, A. R. (2013). Testing Species Delimitations in Four Italian Sympatric Leuciscine Fishes in the Tiber River: A Combined. Morphological and Molecular Approach. *PLoS ONE*, 8(4), e60392.
- Tapia, H. J., Arias, S., Yáñez-Espinosa, L., y Terrazas, T. (2016). El uso de espinas del tallo en la identificación de las especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(2), 288–300.
- Taylor, N. P. (1988). Supplementary notes on Mexican *Echinocereus* (1). *Bradleya*, 7, 73–77.
- Taylor, N. P. (1993). Ulteriori studi su *Echinocereus*. *Piante Grasse*, 13, 79–96.
- Thompson, D. (2000). *Sobre el crecimiento y la forma*. Madrid: Cambridge University Press.
- Wahid, N., González-Martínez, S. C., El Hadrami, I., y Boulli, A. (2006). Variation of morphological traits in natural populations of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Morocco. *Annals of Forest Science*, 63, 83–92.
- Wiens, J. J. (2007). Species Delimitation: New approaches for discovering diversity. *Systematic Botany*, 56(6), 875–878.