



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *PENIOCEREUS* (CACTACEAE)

TESIS

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

PRESENTA:

DANIEL FRANCO ESTRADA

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

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

DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx. ENERO, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *PENIOCEREUS* (CACTACEAE)

TESIS

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

PRESENTA:

DANIEL FRANCO ESTRADA

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

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

DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx. ENERO, 2017



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 **FRANCO ESTRADA DANIEL** con número de cuenta **408051682** con la tesis titulada "**ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *PENIOCEREUS* (CACTACEAE)**", realizada bajo la dirección del **DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**:

Presidente: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Vocal: DR. DAVID SEBASTIAN GERMANDT
Secretario: DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO
Suplente: DRA. ANA LAURA WEGIER BRIUOLO
Suplente: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 14 de diciembre de 2016.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por la formación profesional durante el periodo de maestría, y por sus facilidades académicas y administrativas que me permitieron llevar a feliz término mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención otorgada.

Tutor principal

Dr. Ángel Salvador Arias Montes por su excelente postura como tutor en cada etapa del proyecto.

Comité tutor

Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado por compartir información anatómica de las cactáceas en estudio, comentarios críticos y correcciones al manuscrito.

Dr. Arturo Carlos Il Becerra Bracho por avivar mi entusiasmo en evolución y formar parte del comité tutor.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A los miembros del jurado Dra. Martha Juana Martínez Gordillo, Dra. Ana Laura Wegier Briuolo, Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado, Dr. Arturo Carlos Il Becerra Bracho y Dr. David Sebastian Gernandt, quienes revisaron y contribuyeron a mejorar este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología de la UNAM y Jardín Botánico del IB-UNAM.

Al herbario MEXU por facilitar las imágenes digitales de ejemplares de herbario.

Al Dr. Daniel Sánchez Carbajal por su gran apoyo en la metodología.

A la Biól. Berenice García Martínez por la ilustración.

Al M. en C. Miguel Cruz por ayudarme a fortalecer la técnica de PCR.

Al M. en C. Héctor Tapia por compartir algunas secuencias de ADNcp del grupo *Cephalocereus*.

A la Dra. Lidia Cabrera por su apoyo en el Laboratorio de Sistemática Molecular del Instituto de Biología de la UNAM.

Al M. en C. Héctor Tapia y Biól. Gabriel Olalde por su ayuda en campo.

A los biólogos Yolanda Morales y Gabriel Olalde por las facilidades de materiales en el Laboratorio de Cactáceas e Invernaderos.

A mis compañeros de laboratorio: Cristian Cervantes, Miguel Cruz, David Aquino, Daniel Sánchez, Héctor Tapia, Isaura Rosas, Jorge Blanco, María Luisa y Yolanda Morales, por compartir dudas y comentarios entorno a la familia Cactaceae.

DEDICATORIAS

A mis padres;

Jes ú s Antonio Franco Carmen por sus largos y cumplidos XV años de no beber ni una sola gota de alcohol.

Mar í a Guadalupe Estrada Rodr í guez por su gran paciencia y eterna alegr í a que nos brinda a quienes la queremos.

A mis hermanos;

Jes ú s Armando y Juan Carlos por su apoyo tras mis pasadas convalecencias.

Amigos;

Osmar Uriel Reyes Ascencio y Jos é Luis Muciño Hern á ndez por sus - donde duele inspira padrino-estoy pensando carajo-.

Para todos aquellos que escriben con los sentimientos rotos, y que solo saben llorar palabras.

ÍNDICE

RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	7
I. INTRODUCCIÓN.....	8
II. OBJETIVOS.....	10
III. ANTECEDENTES.....	11
Historia taxonómica de <i>Peniocereus</i>	11
Relaciones filogenéticas de <i>Peniocereus</i> (s.s.)	12
IV. METODOLOGÍA.....	15
Selección de taxones.....	15
Extracción de ADN, amplificación y secuenciación.....	15
Análisis filogenético.....	16
Reconstrucción de estados ancestrales en <i>Peniocereus</i> (s.s.)	17
Reconstrucción de áreas ancestrales para <i>Peniocereus</i> (s.s.)	18
V. RESULTADOS.....	19
Análisis filogenético.....	19
Datos de las matrices e INDELS.....	19
Análisis utilizando MP e IB.....	20
Reconstrucción de estados ancestrales en <i>Peniocereus</i> (s.s.).....	21
Reconstrucción de áreas ancestrales para <i>Peniocereus</i> (s.s.).....	22
VI. DISCUSIÓN.....	28
Relaciones de <i>Peniocereus</i> (s.s.) dentro de la subtribu Pachycereinae.....	28
Circunscripción y relaciones dentro del género <i>Peniocereus</i> (s.s.).....	29
Reconstrucción de estados ancestrales en <i>Peniocereus</i> (s.s.).....	29
Reconstrucción de áreas ancestrales para <i>Peniocereus</i> (s.s.).....	32
VII. CONCLUSIONES.....	35
VIII. LITERATURA CITADA.....	36
Apéndice 1. Lista de taxa muestreados, procedencia, voucher y número de accesión en GenBank.....	44
Apéndice 2. Caracteres morfológicos usados en la evolución y reconstrucción de estados ancestrales.....	48
Apéndice 3. Matriz de datos morfológicos utilizada en la reconstrucción de estados ancestrales.....	51

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Árbol consenso estricto de 163 árboles más parsimoniosos a partir de la concatenación de las secuencias <i>petL-psbE</i> , <i>psbA-trnH</i> , <i>rpl16</i> , <i>trnL-trnF</i> , <i>rpl32-trnL</i> e <i>INDELS</i>	23
Figura 2. Árbol consenso de mayoría de 7,461 árboles encontrados en el análisis IB a partir de la concatenación de las secuencias <i>petL-psbE</i> , <i>psbA-trnH</i> , <i>rpl16</i> , <i>trnL-trnF</i> , <i>rpl32-trnL</i> e <i>INDELS</i>	24
Figura 3. Reconstrucción de estados ancestrales en <i>Peniocereus</i> sobre un subárbol del árbol consenso de mayoría del análisis de IB.....	25
Figura 4. Reconstrucción de estados ancestrales en <i>Peniocereus</i> sobre un subárbol del árbol consenso de mayoría del análisis de IB.....	26
Figura 5. Representación de tres caracteres utilizados en el análisis de evolución morfológica y ancestro común de <i>Peniocereus</i>	26
Figura 6. Reconstrucción de áreas ancestrales para <i>Peniocereus</i> sobre un subárbol del árbol consenso de mayoría del análisis de IB.....	27

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Historia taxonómica de <i>Peniocereus</i> según seis autores.....	14
Cuadro 2. Caracteres morfológicos usados en la evolución y reconstrucción de estados ancestrales.....	18
Cuadro 3. Provincias biogeográficas utilizadas en la reconstrucción de áreas ancestrales.....	19
Cuadro 4. Información de las matrices usadas en la inferencia filogenética del presente estudio.....	21

RESUMEN

La relación filogenética del género *Peniocereus* con otros miembros de la subtribu Pachycereinae es controversial, y en filogenias moleculares previas su grupo hermano no es resuelto. Este estudio pretende corroborar la monofilia de *Peniocereus* y descubrir su posición dentro de Pachycereinae y las interrelaciones entre las especies que constituyen a la subtribu. Cinco marcadores moleculares del ADN de cloroplasto (*rpl16*, *petL-psbE*, *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, y *rpl32-trnL*) y un amplio grupo externo representado por todos los géneros de Pachycereinae y Echinocereinae fueron utilizados en los análisis de Máxima Parsimonia e Inferencia Bayesiana para generar una hipótesis filogenética. Los resultados apoyan con alto soporte la monofilia de *Peniocereus*, el cual incluye a *P. striatus*, *P. greggii*, *P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus*. El género es hermano del grupo *Pachycereus* (*Backebergia*, *Carnegiea*, *Lophocereus*, *Marshallocereus*, *Nyctocereus*, *Pachycereus* y *Pterocereus*). En adición, para inferir parte de la historia evolutiva de *Peniocereus* se realizó un análisis de reconstrucción de estados ancestrales para nueve caracteres morfológicos y uno de reconstrucción de áreas ancestrales. Las ramas escandentes, los tallos delgados, y la epidermis tabular papilosa son sinapomorfías de *Peniocereus*. La distribución geográfica del género es marcadamente disyunta, probablemente como resultado de su historia biogeográfica del Mioceno Tardío al Plioceno Temprano.

Palabras clave: ADNcp, epidermis tabular papilosa, escandente, evolución, filogenia, historia biogeográfica, *Peniocereus*.

ABSTRACT

The phylogenetic relationship of the genus *Peniocereus* with other members of the subtribe Pachycereinae is controversial, and in previous molecular phylogenies its sister group is unresolved. This study aimed to corroborate the monophyly of *Peniocereus* and to discover its position within Pachycereinae and the interrelationships among the species that make up the subtribe. Five molecular markers of chloroplast DNA (*rpl16*, *petL-psbE*, *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *rpl32-trnL*) and a broad outgroup represented by all genera of Pachycereinae and Echinocereinae were used in Maximum Parsimony and Bayesian Inference analyses to generate a phylogenetic hypothesis. The results strong support monophyly of *Peniocereus*, which comprises *P. striatus*, *P. greggii*, *P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis*, and *P. viperinus*. The genus is sister to the *Pachycereus* group (*Backebergia*, *Carnegiea*, *Lophocereus*, *Marshallocereus*, *Nyctocereus*, *Pachycereus*, and *Pterocereus*). In addition, to infer part of the evolutionary history of *Peniocereus* I performed an analysis of reconstruction of ancestral states for nine morphological characters and a reconstruction of ancestral areas. The scandent branches, thin stems, and tabular papillose epidermis are synapomorphies of *Peniocereus*. The geographical distribution of the genus is markedly disjunct, presumably as a result of its biogeographic history from the Late Miocene to Early Pliocene.

Key words: cpDNA, tabular papillose epidermis, scandent, evolution, phylogeny, biogeographic history, *Peniocereus*.

I. INTRODUCCIÓN

Peniocereus (A. Berger) Britton & Rose (1909), es un género de la familia Cactaceae, que ha transitado en varias propuestas taxonómicas sobre el número de especies, géneros hermanos y ubicación tribal en la subfamilia Cactoideae. De acuerdo con Hunt *et al.* (2006), *Peniocereus* es miembro de la tribu Echinocereae (Cuadro 1). Sin embargo, a partir del estudio filogenético de Arias *et al.* (2005), se reconoce que solo *P. striatus*, *P. greggii*, *P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenassii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus* constituyen al género *Peniocereus sensu stricto* (s.s.) como miembro de la subtribu Pachycereinae *sensu* Gibson y Horak (1978).

Estudios filogenéticos posteriores, con muestreos amplios en Cactaceae, pero reducidos en el número de especies por géneros, oscurecieron las relaciones entre especies de *Peniocereus* (s.s.) con géneros hermanos (Hernández-Hernández *et al.*, 2011, 2014; Bárcenas *et al.*, 2011). Por lo tanto, es pertinente el desarrollo de una investigación que integre el mayor número posible de miembros relacionados con este género, además de un estratégico número de marcadores moleculares posibles. De hecho, existen varios estudios filogenéticos en donde la selección de dos o más marcadores moleculares ayudó a evidenciar las relaciones entre especies y reconocer a grupos hermanos. Es el caso de los estudios realizados en *Rhipsalis* (Calvente *et al.*, 2011a), *Echinopsis* (Schlumpberger y Renner, 2012), *Opuntia* (Majure *et al.*, 2012), *Harrisia* (Franck *et al.*, 2013), *Echinocereus* (Sánchez *et al.*, 2014), *Astrophytum* (Vázquez-Lobo *et al.*, 2015) y *Disocactus* (Cruz *et al.*, 2016), por mencionar los más recientes.

Mientras tanto, las filogenias en los inicios del presente siglo XXI, con un apropiado número de caracteres moleculares e incorporación del mayor número de especies y/o géneros relacionados, de un grupo específico, han proporcionado una base imprescindible en las reconstrucciones de estados ancestrales e historias biogeográficas en distintos grupos de cactáceas (p. ej. Edwards *et al.*, 2005; Calvente *et al.*, 2011b; Demaio *et al.*, 2011; Majure *et al.*, 2012; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2013; Sánchez *et al.*, 2014; Vázquez-Lobo *et al.*, 2015). Por lo

tanto, el interés del presente estudio es corroborar la monofilia de *Peniocereus* (s.s.), conocer sus relaciones dentro de la subtribu Pachycereinae y las relaciones entre las especies que lo integran, utilizando cinco marcadores moleculares del ADN de cloroplasto e incluyendo todos los géneros que integran Pachycereinae. Finalmente, con los resultados realizar una reconstrucción de áreas ancestrales para inferir la historia biogeográfica de *Peniocereus* (s.s.).

II. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Generar una hipótesis filogenética del género *Peniocereus* (s.s.) con un amplio grupo externo, a partir de un conjunto de marcadores moleculares del ADN de cloroplasto.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Corroborar la monofilia de *Peniocereus* (s.s.).
- Explorar la relación filogenética de *Peniocereus* (s.s.) con *Nyctocereus* y otros géneros de la subtribu Pachycereinae.
- Conocer las relaciones de hermandad entre las especies de *Peniocereus* (s.s.).
- Inferir parte de la historia evolutiva de *Peniocereus* (s.s.), con base en la filogenia molecular.

III. ANTECEDENTES

Historia taxonómica de *Peniocereus*. *Peniocereus* lo integran cerca de 20 especies (Hunt *et al.*, 2006). El número de especies incluidas y de subgéneros reconocidos, ha tenido varios cambios desde que el género fue erigido por Britton y Rose (1909), quienes consideraron una especie (*Cereus greggii* Engelm., tipo), hasta la actualidad (Cuadro 1). Con relación a la clasificación infragenérica, Sánchez-Mejorada (1974), reconoció dos subgéneros con base en diferencias morfológicas del tallo, flor y semilla. El subgénero *Peniocereus*, con tres especies y caracterizado por tallos monomorfos (tallos juveniles y adultos semejantes), aréolas del tubo receptacular próximas entre sí y semillas opacas, con ornamentación rugosa. El subgénero *Pseudoacanthocereus*, con nueve especies y caracterizado por tallos dimorfos, aréolas del tubo receptacular más distantes y semillas brillantes, sin ornamentación evidente. Esta misma propuesta de clasificación infragenérica la retoma Bravo-Hollis (1978), quien además reconoce los géneros *Neoevansia*, *Nyctocereus* y *Wilcoxia*. Por su parte, Hunt *et al.* (2006), también reconocen los subgéneros *Peniocereus* y *Pseudoacanthocereus*, pero incluyen también a *Cullmannia*, *Neoevansia*, *Nyctocereus* y *Wilcoxia*. Más recientemente y con base en el estudio filogenético de Arias *et al.* (2005), Hunt (2016), propuso la transferencia del subgénero *Pseudoacanthocereus* a *Acanthocereus*, mientras que el subgénero *Peniocereus* + *Neoevansia* + *Wilcoxia* (dos especies), conforman el actual género *Peniocereus* (s.s.).

La ubicación tribal también ha cambiado; inicialmente fue incluido en la tribu Cereeae (Britton y Rose, 1920), después en Hylocereeae (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Nobel, 1986), en Pachycereeae (Anderson, 2001) y más recientemente en Echinocereeeae (Hunt *et al.*, 2006). En la actualidad, el subgénero *Pseudoacanthocereus* fue transferido a la tribu Hylocereeae, mientras que *Peniocereus* (s.s.) es reconocido en Echinocereeeae (Hunt, 2016). En la clasificación más reciente para la familia (Hunt *et al.*, 2006), Echinocereeeae agrupa cerca de 25 géneros y tiene una distribución principalmente en Norteamérica, aunque algunas especies se encuentran en Centroamérica y el Caribe (Hunt *et al.*,

2006). *Peniocereus* (s.s.) lo integran las especies *P. striatus*, *P. greggii*, *P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus* (Arias *et al.*, 2005). Se distribuye principalmente en México, aunque a *P. striatus* y *P. greggii* se les encuentra también en el suroeste de los Estados Unidos (Felger y Zimmerman, 2000; Pinkava, 2003). Su distribución general incluye los ambientes secos del litoral del Pacífico, desde el sur de Arizona en Estados Unidos hasta Guerrero y Oaxaca en México (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2011; Barthlott *et al.*, 2015).

Relaciones filogenéticas de *Peniocereus* (s.s.). La primera hipótesis de relaciones filogenéticas, realizada para las cactáceas de la actual tribu Echinocereae, con base en secuencias de cloroplasto provenientes del gen *rbcL* y el intrón *rpl16* fue propuesta por Wallace (2002), quien encuentra que una parte del linaje *Peniocereus* se relaciona con la subtribu Pachycereinae. Posteriormente, el estudio filogenético realizado por Arias *et al.* (2005), con base en el espaciador intergénico *trnL-trnF* y el intrón *rpl16* demostraron que *Peniocereus* es polifilético. Este estudio evidencia que, de los dos subgéneros reconocidos por Sánchez-Mejorada (1974) y Bravo-Hollis (1978), solo el subgénero *Peniocereus* compone al género (incluyendo *Cullmannia* y *Neoevansia*), mientras que el subgénero *Pseudoacanthocereus* es parte de la tribu Hylocereae y en particular forma parte del género *Acanthocereus*. Sin embargo, la relación de *Peniocereus* (s.s.) con otros géneros de Pachycereinae (p. ej. *Nyctocereus*) no se resolvió completamente en el estudio de Arias *et al.* (2005). Estudios filogenéticos posteriores, dirigidos a la familia Cactaceae, encontraron el mismo escenario básico obtenido por Arias *et al.* (2005). Por ejemplo, Hernández-Hernández *et al.* (2011), utilizando el gen *matK*, intrón *rpl16*, espaciadores intergénicos *trnL-trnF* y *trnK-matK* (ADNcp), y el gen nuclear *ppc* encuentran que las tres terminales analizadas de *Peniocereus* (s.s.), se resuelven en un clado donde están *Nyctocereus*, *Bergerocactus*, *Cephalocereus* y *Neobuxbaumia*. Mientras tanto, Bárcenas *et al.* (2011), usando el espaciador intergénico *trnK-matK* encontraron que las tres terminales incluidas de *Peniocereus* (s.s.) en el análisis, están relacionados con los géneros *Echinocereus*, *Stenocereus* y otros de la tribu

Echinocereae, mientras que las dos especies incluidas en su estudio, pertenecientes al subgénero *Pseudoacanthocereus*, se resuelven con *Acanthocereus*. Un estudio reciente, realizado por Hernández-Hernández *et al.* (2014) basados en *matK*, *rpl16*, *trnL-trnF* y *trnK-matK*, obtienen los mismos grupos más inclusivos antes señalados (Echinocereae, Hylocereae), en donde el grupo *Pachycereus*, incluido *Nyctocereus serpentinus* (= *Peniocereus serpentinus*), representan el clado hermano de las tres especies de *Peniocereus* (s.s.) incluidas. Respecto a *Bergerocactus emoryi*, evidencian su hermandad con parte del grupo *Cephalocereus*. Considerando que los estudios posteriores al realizado por Arias *et al.* (2005), utilizaron un número reducido de especies de *Peniocereus* (s.s.) y de miembros de la subtribu Pachycereinae, las relaciones de este género con los restantes miembros de la subtribu (p. ej. *Nyctocereus*) no están resueltas.

Cuadro 1. Historia taxonómica de *Peniocereus* según seis autores (- = no aplica, * = sin información).

Clasificación	Britton y Rose (1920)	Sánchez- Mejorada (1974)	Bravo-Hollis (1978)	Gibson y Nobel (1986)	Anderson (2001)	Hunt <i>et al.</i> (2006)
Tribu	Cereeae	*	Hylocereae	Hylocereeae	Pachycereeae	Echinocereeae
Subtribu	Cereanae	*	Nyctocereinae	*	*	*
<i>Peniocereus</i> (A. Berger) Britton y Rose (1909)	1 sp.	12 spp.	12 spp.	ca. 15 spp.	18 spp.	ca. 20 spp.
Subgéneros reconocidos	-	<i>Peniocereus</i> y <i>Pseudoacanthocereus</i>	<i>Peniocereus</i> y <i>Pseudoacanthocereus</i>	ninguno	ninguno	<i>Peniocereus</i> y <i>Pseudoacanthocereus</i>
<i>Nyctocereus</i> (A. Berger) Britton y Rose (1909)	5 spp.	-	6 spp.	ca. 6 spp.	Transferido a <i>Peniocereus</i>	Transferido a <i>Peniocereus</i>
<i>Wilcoxia</i> Britton y Rose (1909)	4 spp.	-	6 spp.	Transferido a <i>Echinocereus</i>	Transferido a <i>Echinocereus</i>	Transferido a <i>Echinocereus</i>
<i>Neoevansia</i> W.T.Marshall (1941)	-	-	2 spp.	Transferido a <i>Peniocereus</i>	Transferido a <i>Peniocereus</i>	Transferido a <i>Peniocereus</i>
<i>Cullmannia</i> Distefano (1956)	-	-	Transferido a <i>Wilcoxia</i>	Transferido a <i>Peniocereus</i>	Transferido a <i>Peniocereus</i>	Transferido a <i>Peniocereus</i>

IV. METODOLOGÍA

Selección de taxones. Todas las especies reconocidas en las síntesis taxonómicas recientes (Guzmán *et al.*, 2003; Hunt *et al.*, 2006) de *Peniocereus* (s.s.) y de grupos hermanos que conforman la subtribu Pachycereinae (*Backebergia*, *Bergerocactus*, *Carnegiea*, *Cephalocereus*, *Lemaireocereus*, *Lophocereus*, *Marshallocereus*, *Neobuxbaumia*, *Nyctocereus*, *Pachycereus*, *Pseudomitrocereus*, y *Pterocereus*), fueron incluidos en el presente estudio. Además se incorporaron de una a dos especies representantes de los géneros que conforman la subtribu Echinocereinae (*Echinocereus*, *Escontria*, *Morangaya*, *Myrtillocactus*, *Polaskia* y *Stenocereus*), por ser la subtribu hermana de Pachycereinae (Wallace, 2002, Arias *et al.*, 2003; 2005, Hernández-Hernández *et al.*, 2011, Sánchez *et al.*, 2014). El grupo externo funcional lo constituyen *Acanthocereus chiapensis*, *Harrisia earlei*, *Leptocereus quadricostatus* y *Selenicereus atropilosus*. La información del voucher y número de accesión en GenBank de las muestras utilizadas en este estudio se listan en el apéndice 1.

Extracción de ADN, amplificación y secuenciación. Muestras de tejido, de aproximadamente 1 cm³, fueron deshidratadas en silica gel, congeladas y pulverizadas. La extracción de ADN se obtuvo siguiendo los procedimientos del kit DNeasy Plant Mini (Qiagen, Inc., Valencia, California). Después de la extracción, el ADN total fue almacenado a -20°C. Las secuencias de cinco marcadores fueron amplificadas mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés), en un volumen de 25 µL. Los siguientes primers y condiciones de amplificación fueron usados: para *petL-psbE*, se usaron los primers *petL* y *psbE* (Shaw *et al.*, 2007), con un perfil de reacción de 94°C por 2 minutos; 30 ciclos de 94°C por 1 minuto, 52°C por 30 segundos, y 72°C por 1 minuto; y una extensión final de 72°C por 5 minutos. Para *psbA-trnH*, los primers *psbA* (Sang *et al.*, 1997) y *trnH* (Tate y Simpson, 2003), y para *trnL-trnF* los primers c, d, e y f (Taberlet *et al.*, 1991). Para estos dos marcadores se usó un perfil de reacción de 94°C por 2 minutos; 29 ciclos de 94°C por 30 segundos, 52°C por 30 segundos, y 72°C por 1 minuto; y una extensión final de 72°C por 7 minutos. Para *rpl16*, se usaron los

primers rpl16F y rpl16R (Hernández-Hernández *et al.*, 2011), con un perfil de reacción de 94°C por 5 minutos; 30 ciclos de 94°C por 1 minuto, 55°C por 50 segundos, y 72°C por 2 minutos; y una extensión final de 72°C por 4 minutos. Para *rpl32-trnL*, se usaron los primers rpl32F y trnL^(UAG) (Shaw *et al.*, 2007), con un perfil de reacción de 94°C por 2 minutos; 30 ciclos de 94°C por 1 minuto, 52°C por 30 segundos, y 72°C por 1 minuto y 30 segundos; y una extensión final de 72°C por 5 minutos. Finalmente, los productos de PCR fueron secuenciados en High Throughput Genomics Unit de la Universidad de Washington (<http://www.htseq.org>).

Análisis filogenético. Las secuencias para cada marcador fueron ensambladas usando Sequencher v. 4.8 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA). Después, se generaron matrices por marcador, las cuales fueron prealineadas con Muscle v. 3.8.31 (Edgar, 2004) y manualmente ajustadas en Mesquite v. 3.04 (Maddison y Maddison, 2015), excluyendo aquellos sitios poli T/A no alineables. Los eventos de inserción-delección (INDELs) fueron identificados y codificados usando el método de codificación simple (Simmons y Ochoterena, 2000; Ochoterena, 2009). Subsecuentemente, una matriz concatenada con los cinco marcadores e INDELs fue generada para los análisis filogenéticos. Los análisis incluyeron 62 terminales, con 309 secuencias del ADNcp, de las cuales, 192 son nuevas secuencias, y 117 son secuencias previamente depositadas en GenBank por Arias *et al.* (2005), Sánchez *et al.* (2014) y Cruz *et al.* (2016), principalmente. Un análisis bajo el principio de parsimonia (MP) fue realizado en TNT v. 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008), con una búsqueda heurística con 100,000 réplicas, de adición de secuencias al azar y permutación de ramas mediante bisección y reconexión de cladogramas “TBR”, guardando 10 árboles de cada réplica y los encontrados en la búsqueda. Por último, los valores de soporte en los nodos fueron resultado de 10,000 réplicas de bootstrap (BS) (Felsenstein, 1985) y jackknife (JK) (Farris *et al.*, 1996), siguiendo la misma estrategia de búsqueda que en el análisis de MP en TNT. Para los análisis de verosimilitud máxima (VM) e inferencia bayesiana (IB), dos particiones moleculares fueron requeridas.

En la partición de secuencias de ADN, los modelos de sustitución molecular fueron estimados usando el criterio de información de Akaike (AIC), implementado en jModelTest v. 2.1.7 (Darriba *et al.*, 2012), resultando un modelo TPM1uf para *petL-psbE*, *psbA-trnH* y *rpl16*, un modelo TPM2uf para *trnL-trnF*, un modelo GTR para *rpl32-trnL* y un modelo Mkv (Lewis, 2001) para la partición de INDELS. El análisis VM fue generado en RAxML v. 7.7.1, usando los valores por default en el servicio web BlackBox (Stamatakis *et al.*, 2008), con 100 réplicas de BS. Por su parte, el análisis IB fue realizado en MrBayes v. 3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012) y consistió de dos corridas de cuatro cadenas por 5 millones de generaciones, guardando un árbol cada mil generaciones, y comenzando con un árbol al azar. En la búsqueda cadena de Markov (MCMC), un 25% de los árboles iniciales fueron excluidos “burn-in”, y con los árboles restantes fue obtenido el árbol consenso de mayoría y sus probabilidades posteriores (PP) de soporte en nodos. Los árboles obtenidos en los análisis de MP e IB fueron editados usando FigTree v. 1.4.2 (Rambaut, 2014).

Reconstrucción de estados ancestrales en *Peniocereus* (s.s.). Un subárbol generado en TreeGraph2 v. 3 (Stöver y Müller, 2010), a partir de la poda del árbol consenso de mayoría, del análisis IB, fue usado en la evolución de caracteres morfológicos. El subárbol incluyó tres especies del clado Echinocereinae (*Echinocereus pentalophus*, *Myrtillocactus schenckii* y *Stenocereus stellatus*) y todas las especies del clado Pachycereinae. Se seleccionaron nueve caracteres morfológicos considerados relevantes en los tratamientos taxonómicos (Cuadro 2; Sánchez-Mejorada, 1974; Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006), los cuales se describen y codifican en los apéndices 2 y 3. Para codificar los estados de carácter, los datos fueron obtenidos por medio de revisión de ejemplares vivos (colección de cactáceas, Jardín Botánico del Instituto de Biología-UNAM), ejemplares de herbario (MEXU), información anatómica de las cactáceas en estudio, compartida por la Dra. Terrazas y descripciones previamente publicadas (Britton y Rose, 1920; Sánchez-Mejorada, 1974; Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006). El método de verosimilitud, en la reconstrucción de estados ancestrales, fue realizado en Mesquite v. 3.04, con la

suposición de estados no ordenados. El análisis estima la verosimilitud proporcional (P) de los estados morfológicos en cada nodo, dada una topología. El rango del valor p oscila entre 0 a 1, donde un valor cercano a 1 es más verosímil de ser un estado ancestral.

Cuadro 2. Caracteres morfológicos usados en la evolución y reconstrucción de estados ancestrales.

No.	Carácter	Estados de carácter
1	Hábito	arbusto = 0, árbol = 1
2	Tipo de raíz tuberosa	ausente = 0, engrosamiento de la primaria = 1, engrosamiento de las secundarias = 2
3	Rama	recta = 0, trepadora = 1, escandente = 2
4	Dimensión del tallo	grueso = 0, delgado = 1
5	Color de los tépalos internos	rosa-rojo = 0, amarillo = 1, blanco = 2
6	Antesis	diurna = 0, nocturna = 1
7	Pared periclinal de la epidermis	plana = 0, tabular papilosa corta = 1, tabular papilosa larga = 2, convexa hemisférica = 3
8	Floema	fibras ausentes = 0, fibras de origen primario = 1, fibras de origen secundario = 2
9	Haces medulares	ausente = 0, presente = 1

Reconstrucción de áreas ancestrales para *Peniocereus* (s.s.). Las áreas de distribución ancestral fueron inferidas usando el análisis bayesiano binario MCMC (BBM), implementado en RASP v. 3.2b (Yu *et al.*, 2015). Las distribuciones geográficas de las especies del subárbol previo fueron recopiladas de Yetman (2007), Arias y Terrazas (2009), Hernández y Gómez-Hinostrosa (2011), Barthlott *et al.* (2015), y de acuerdo con Paredes *et al.* (2000), la distribución natural de *N. serpentinus* parece estar en las áreas tropicales del sur de México en los estados de México, Morelos, Michoacán y Oaxaca. Respecto a las distribuciones geográficas de las especies de *Marshallocereus* y *Strophocactus*, igualmente

fueron consultadas las obras de Véliz *et al.* (2008) y Cerén *et al.* (2015). Las provincias biogeográficas propuestas por Morrone (2006) y las Ecorregiones de América del Norte, Nivel II, U. S. EPA (2010), fueron modificadas, y utilizadas en este estudio (Cuadro 3). Se utilizó la capa del Modelo Digital de Elevación para Norte América (U.S. Geological Survey's, 2010). Para el análisis BBM se corrieron simultáneamente 10 cadenas para cinco millones de generaciones, con una frecuencia de muestreo cada 100 generaciones y descartando 500 árboles. El modelo de entrada fue JC+G (Jukes-Cantor + Gamma) y el número máximo de áreas agrupadas en la reconstrucción del área ancestral fue igual a seis.

Cuadro 3. Provincias biogeográficas utilizadas en la reconstrucción de áreas ancestrales.

Códigos y provincias biogeográficas

A) California Mediterránea, B) Desierto de Sonora, C) Montañas de Gila, D) Desierto de Baja California, E) Sierra y planicies de El Cabo, F) Costa Occidental del Pacífico Mexicano, G) Sierra Madre Occidental, H) Altiplano Mexicano, I) Planicie Semiárida de Tamaulipas-Texas, J) Planicie Costera de Texas-Louisiana, K) Golfo de México, L) Sierra Madre Oriental, M) Faja Volcánica Transmexicana, N) Cuenca del Balsas, O) Sierra Madre del Sur, P) Costa Sur del Pacífico Mexicano, Q) Chiapas, R) Península de Yucatán, S) Oriente de América Central y T) Occidente del Istmo de Panamá.

V. RESULTADOS

Análisis filogenético

Datos de las matrices e INDELS. La matriz concatenada con los cinco marcadores más INDELS, incluye 4,766 nucleótidos y 143 INDELS, que en su conjunto sumaron 4,909 caracteres, de los cuales 530 fueron informativos para la parsimonia. Los sitios poli T/A, que fueron excluidos, sumaron un total de 12 sitios. La codificación de 143 INDELS informativos incluyó repeticiones de secuencias

simples, deleciones e inversiones (Ochoterena, 2009). En síntesis, las estadísticas de las matrices para cada marcador, y la matriz concatenada usada en la inferencia filogenética se muestran en el cuadro 4.

Análisis utilizando MP e IB. El análisis de MP resultó en 163 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 1,655 pasos (Fig. 1). El árbol consenso estricto muestra la hermandad de los clados denominados Echinocereinae y Pachycereinae, con alto soporte (Fig. 1; 99% BS / 99% JK). Al interior de Pachycereinae, se encuentran *Bergerocactus emoryi* y los clados *Strophocactus*, *Lemaireocereus*, *Cephalocereus*, *Pachycereus* y el grupo de estudio *Peniocereus* (s.s.) con moderado soporte (Fig. 1; 84% BS / 89% JK). La hermandad entre los grupos *Peniocereus* y *Pachycereus* tiene bajo soporte (Fig. 1; 54% BS / 62% JK). *Peniocereus* se recupera con alto soporte (Fig. 1; 89% BS / 93% JK), con las nueve terminales (siete especies) incorporadas al análisis y sin incluir a *Nyctocereus* (= *Peniocereus serpentinus*). Tres clados se reconocen al interior de *Peniocereus* con alto soporte, las dos subespecies de *P. greggii*, *P. johnstonii* + *P. marianus* y *P. lazaro-cardenasii* + *P. zopilotensis* + *P. viperinus*.

El mejor árbol de VM (resultado no mostrado) y el árbol consenso de mayoría de IB, fueron congruentes en sus topologías y también con la topología de MP, aunque algunas hermandades al interior de Pachycereinae y en particular al interior de *Peniocereus* se resolvieron. El árbol consenso de mayoría de IB, muestra que al interior de Pachycereinae, el clado *Strophocactus* es el primero que diversifica, seguido de *Lemaireocereus* con bajo a alto soporte (Fig. 2; 56% VM BS / 1 IB PP). Después la hermandad de *Bergerocactus* + *Cephalocereus* con bajo a moderado soporte (Fig. 2; 52% VM BS / 0.73 IB PP), así como la hermandad de *Peniocereus* + *Pachycereus* con alto soporte (Fig. 2; 99% VM BS / 1 IB PP). El clado *Peniocereus* lo conforman dos subclados, el subclado I con la hermandad de *P. striatus* y *P. greggii* (Fig. 2; 52% VM BS / 0.74 IB PP) y el subclado II con *P. johnstonii* y *P. marianus* hermanados con *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus* (Fig. 2; 74% VM BS / 0.96 IB PP).

Cuadro 4. Información de las matrices usadas en la inferencia filogenética del presente estudio.

	<i>petL-</i> <i>psbE</i>	<i>psbA-</i> <i>trnH</i>	<i>rpl16</i>	<i>trnL-</i> <i>trnF</i>	<i>rpl32-</i> <i>trnL</i>	Concatenado
Terminales	62	62	62	62	61*	62
Longitud	588	549	1,153	1,139	1,337	4,909
Caracteres constantes	527	456	898	958	1,002	3,841
Caracteres variables	39	41	149	118	129	538
Caracteres informativos	22	52	106	63	206	530
% Caracteres informativos	3.7	9.4	9.1	5.5	15.4	10.7
Sitios poli T/A	-	1	3	3	5	12
INDELS	6	24	30	43	40	143

* Amplificación de secuencia, sin éxito en *Lophocereus schottii*.

Reconstrucción de estados ancestrales en *Peniocereus* (s.s.). La optimización de la verosimilitud de nueve caracteres morfológicos sobre un subárbol del árbol consenso de mayoría, del análisis de IB se muestra en las figuras 3 y 4. El hábito arbustivo es el estado ancestral para *Peniocereus* ($P = 0.82$), con un cambio de árbol a arbusto (Fig. 3a). Las raíces secundarias tuberosas representan un estado ancestral para *Peniocereus* ($P = 0.91$) y a su vez un estado homoplásico de tipo paralelismo con *Nyctocereus serpentinus* (Fig. 5c). La raíz principal tuberosa surge en dos eventos independientes en *Peniocereus*; uno en *P. greggii* y otro en *P. johnstonii* (Fig. 3b). Las ramas escandentes ($P = 0.99$), los tallos delgados ($P = 0.99$) y la epidermis tabular papilosa ($P = 0.98$), representan claramente tres sinapomorfías para *Peniocereus* (Figs. 3c-d, 4a y 5a). Los tépalos internos blancos ($P = 0.96$) y la antesis nocturna ($P = 0.99$) se infieren como estados plesiomórficos en *Peniocereus* (Fig. 3e-f).

Los tépalos internos rosa-rojo en *Peniocereus* surgen en dos eventos independientes; uno en *P. lazaro-cardenasii* y otro en *P. viperinus* (Figs. 3e, 5b). El floema sin fibras es el estado ancestral para *Peniocereus* ($P = 0.54$). Mientras que el floema con fibras de origen primario ($P = 0.49$), es el estado ancestral para el subclado II (*P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus*), con una reversión en *P. johnstonii* hacia el floema sin fibras. Sin embargo, el floema con fibras de origen primario surge independientemente en *Strophocactus* y *Bergerocactus* (Fig. 4b). Los haces medulares ausentes son ancestrales para *Peniocereus* ($P = 0.98$). La ausencia de haces medulares surgen al menos en tres tiempos dentro la subtribu Pachycereinae y en la mayoría de sus especies se producen haces medulares (Fig. 4c). Por último, a partir de la inferencia de estados ancestrales en *Peniocereus* se ilustra su ancestro común (Fig. 5d).

Reconstrucción de áreas ancestrales para *Peniocereus* (s.s.). El análisis BBM encontró, con una probabilidad bayesiana (P) de 0.21, a la Cuenca del Balsas como el área de distribución ancestral para *Peniocereus* (nodo 61). También se identificaron cuatro eventos de dispersión (nodos 58, 59, 60 y 61) y tres eventos de vicarianza (nodos 58, 59 y 61) dentro del clado *Peniocereus*. Para el subclado I, que incluye a *P. striatus* y *P. greggii* resultó el Desierto de Sonora (nodo 60, $P = 0.19$) como el área de distribución ancestral. Para el subclado II, que incluye a *P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus*, resultó la Cuenca del Balsas (nodo 59, $P = 0.37$) como el área de distribución ancestral. Sin embargo, para *P. johnstonii* y *P. marianus*, igual que en el subclado I, el Desierto de Sonora (nodo 58, $P = 0.17$) fue encontrado como el área de distribución ancestral. La Cuenca del Balsas, en la mayoría de los nodos de Pachycereinae, es inferida como área ancestral y al parecer, la provincia de Chiapas como área ancestral de la subtribu (nodo 76, $P = 0.36$; Fig. 6).

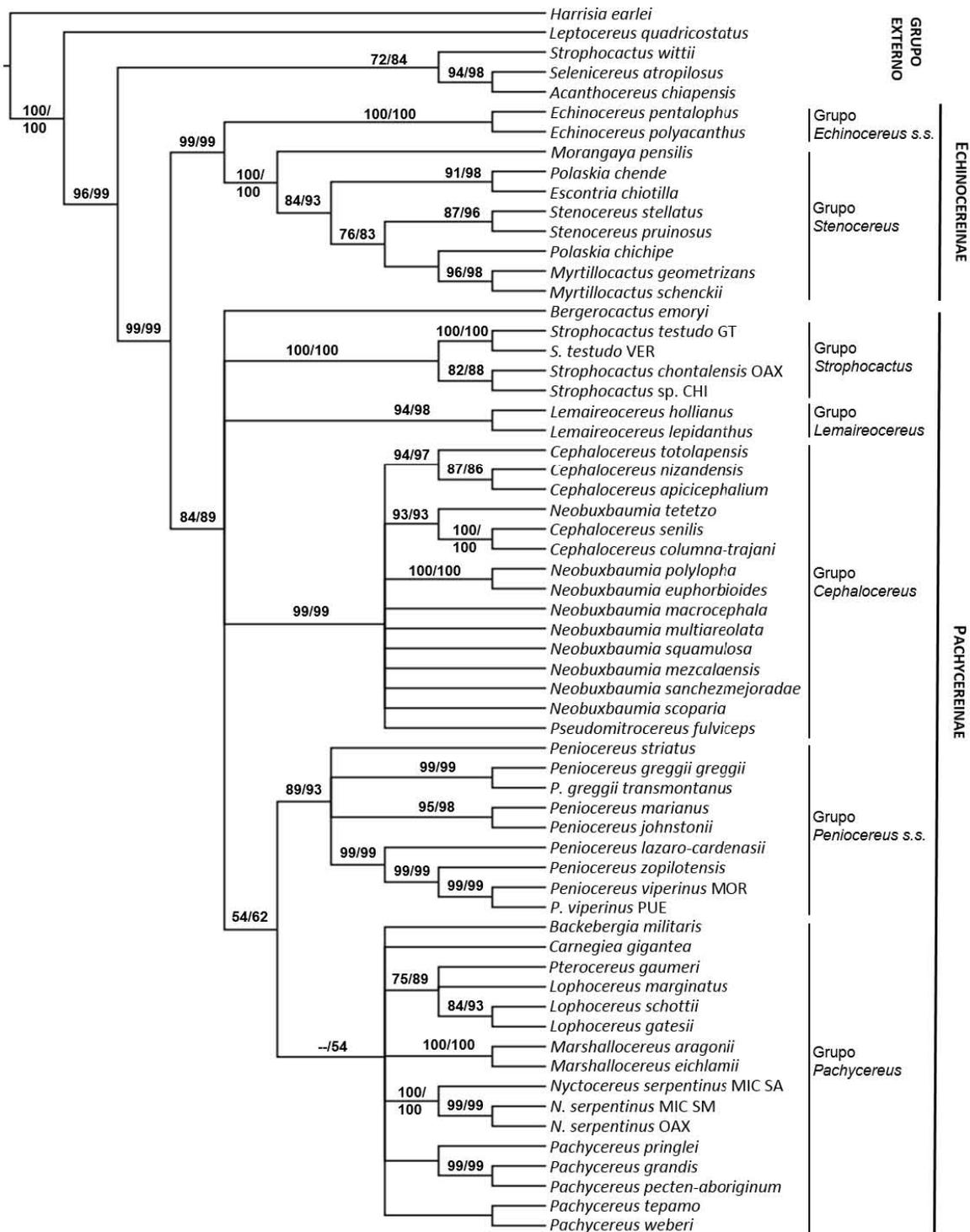


Figura 1. Árbol consenso estricto de 163 árboles más parsimoniosos a partir de la concatenación de las secuencias *petL-psbE*, *psbA-trnH*, *rpl16*, *trnL-trnF*, *rpl32-trnL* e *INDELS*. El valor en los nodos corresponde a los porcentajes de BS/JK del análisis de MP. Longitud del árbol = 1,655; CI = 0.73; RI = 0.79, RC = 0.58. Las líneas delimitan las subtribus y grupos.

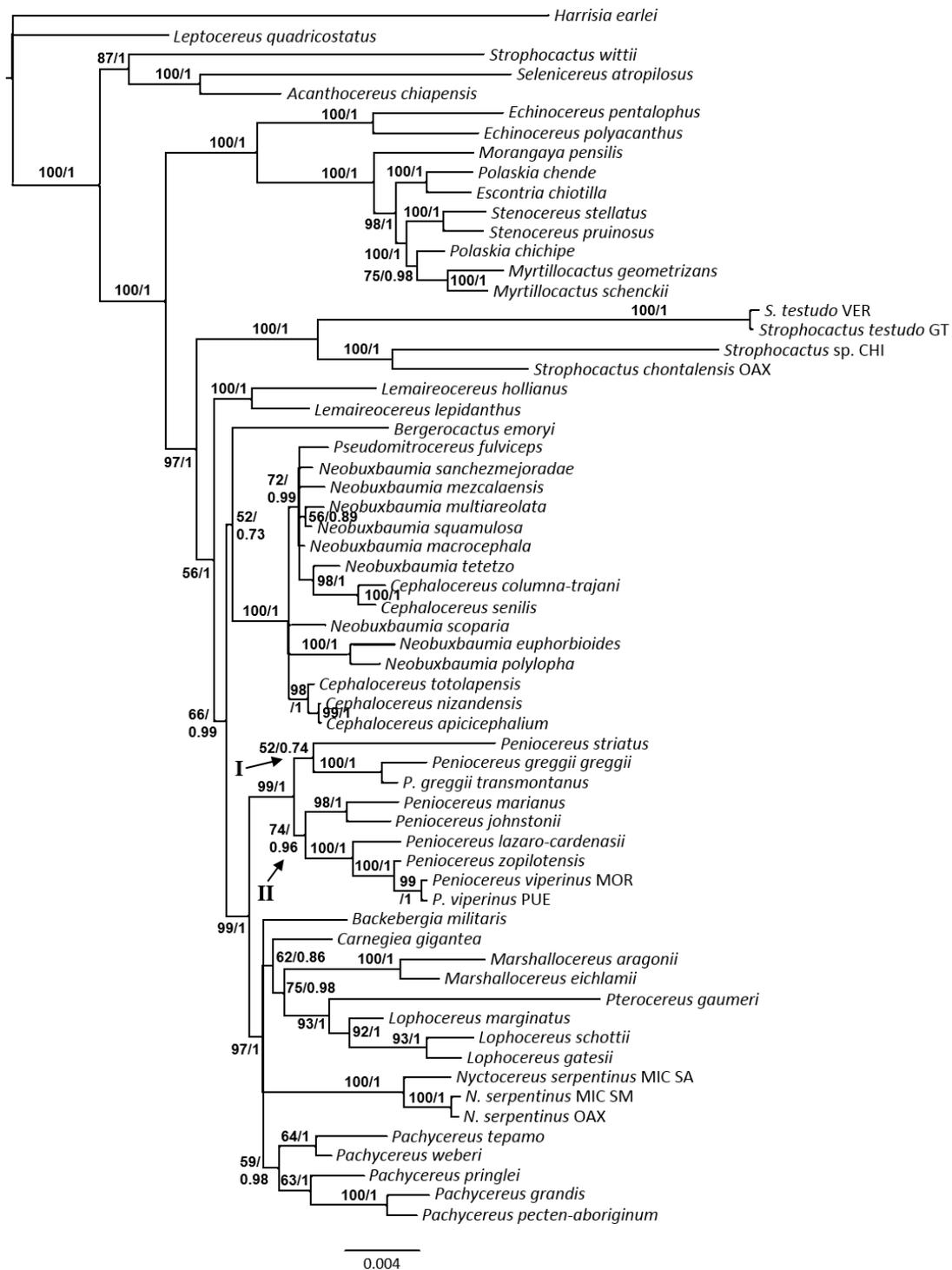


Figura 2. Árbol consenso de mayoría de 7,461 árboles encontrados en el análisis IB a partir de la concatenación de las secuencias *petL-psbE*, *psbA-trnH*, *rpl16*, *trnL-trnF*, *rpl32-trnL* e *INDELS*. El valor en los nodos corresponde al porcentaje de BS/PP de los análisis de VM e IB, respectivamente. Los números I y II hacen referencia a los subclados en *Peniocereus*.

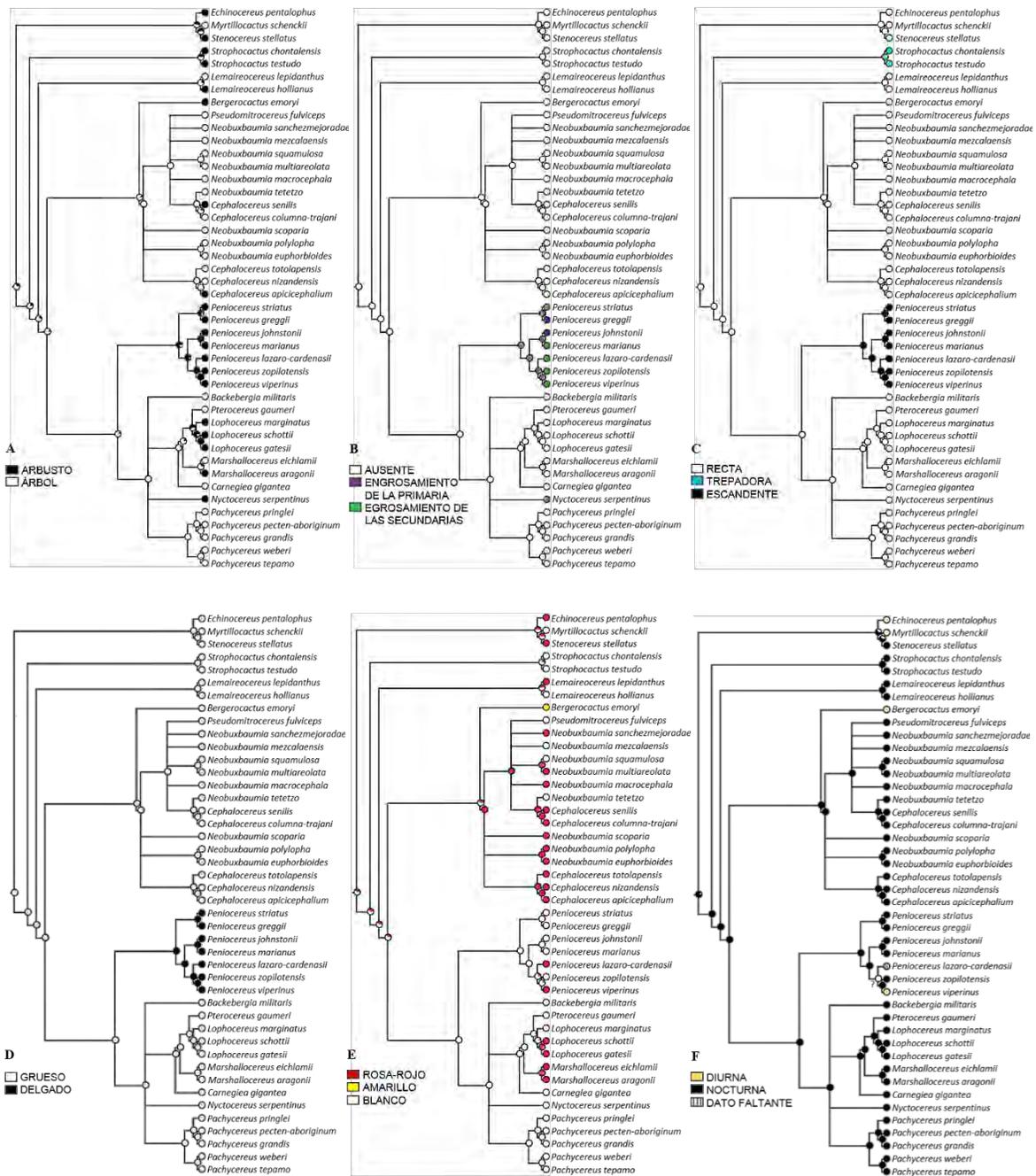


Figura 3. Reconstrucción de estados ancestrales en *Peniocereus* sobre un subárbol del árbol consenso de mayoría del análisis de IB. A: Hábito, B: Tipo de raíz tuberosa, C: Rama, D: Dimensión del tallo, E: Color de los tépalos internos y F: Antesis.

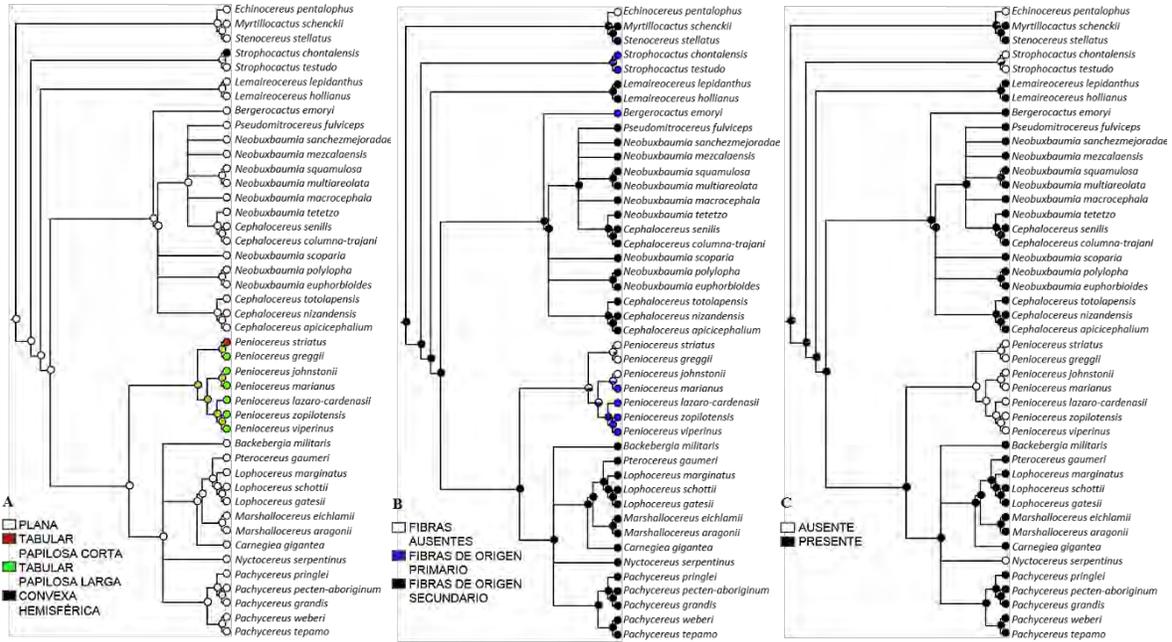


Figura 4. Reconstrucción de estados ancestrales en *Peniocereus* sobre un subárbol del árbol consenso de mayoría del análisis de IB. A: Pared periclinal de la epidermis, B: Floema y C: Haces medulares.

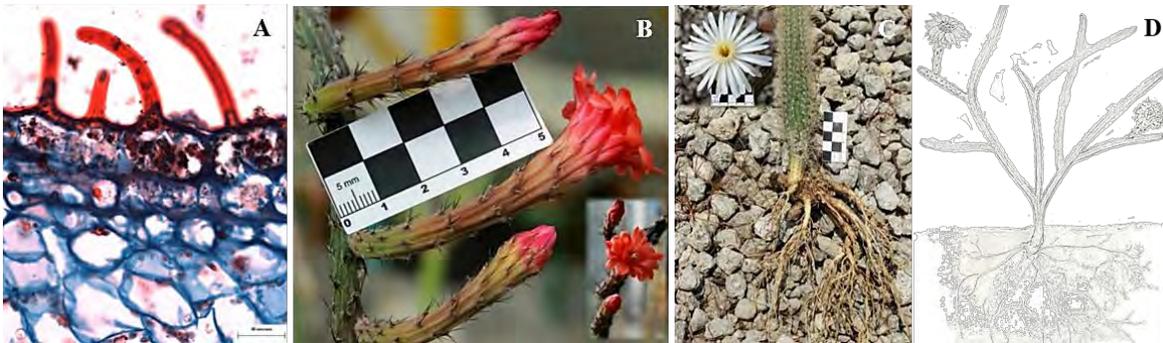


Figura 5. Representación de tres caracteres utilizados en el análisis de evolución morfológica y ancestro común de *Peniocereus*. A. *Peniocereus greggii* (epidermis tabular papilosa). B. *Peniocereus viperinus* (tépalos internos rosa-rojo; D. B. Gold s.n., Jardín Botánico, UNAM). C. *Nyctocereus serpentinus* (raíces secundarias tuberosas y tépalos internos blancos; S. Arias 2229, Jardín Botánico, UNAM). D. Ancestro común de *Peniocereus* inferido a partir del análisis de reconstrucción de estados ancestrales (ilustrado por Berenice García Martínez).

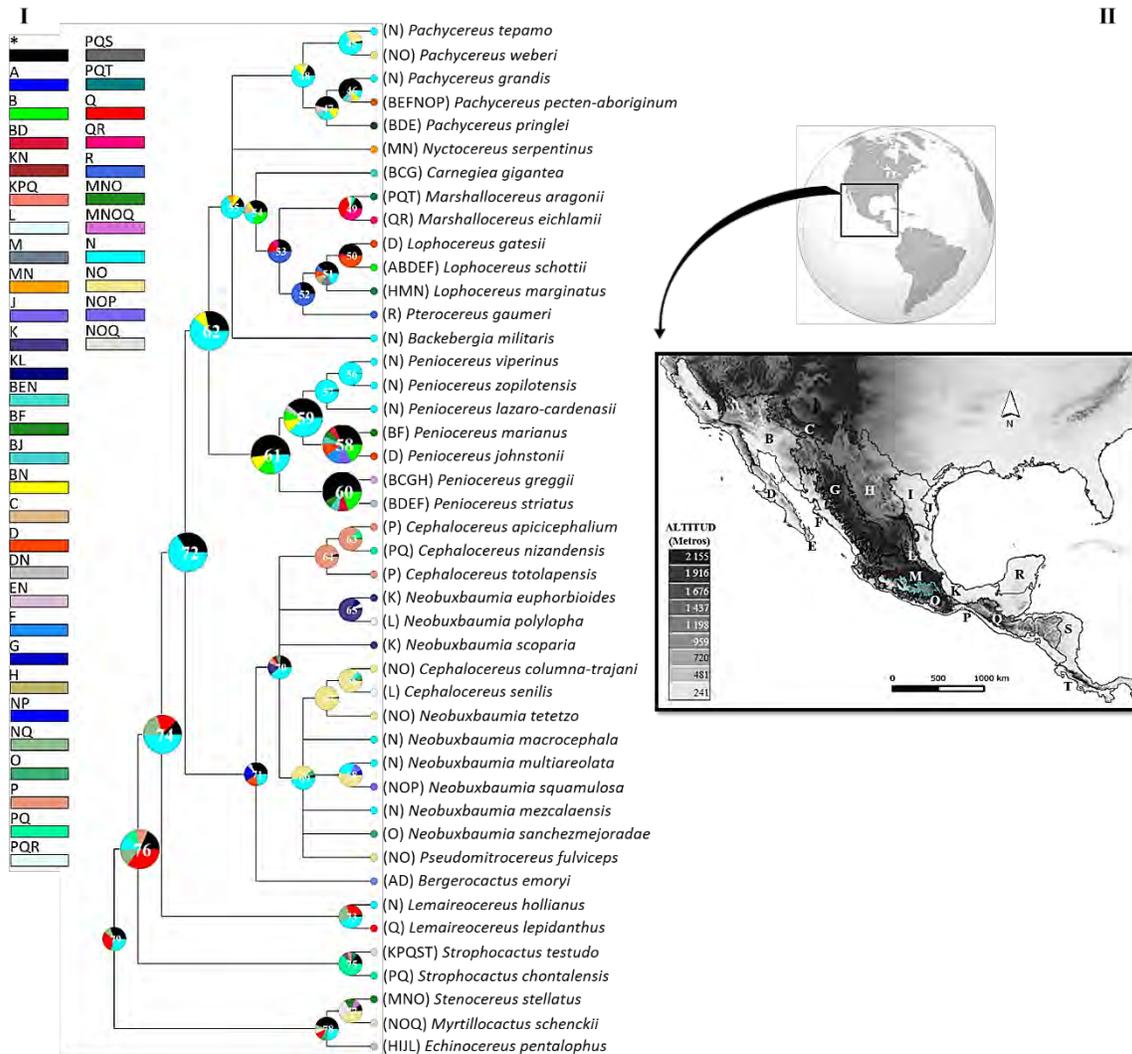


Figura 6. Reconstrucción de áreas ancestrales para *Peniocereus* sobre un subárbol del árbol consenso de mayoría del análisis de IB. I. Resultado del análisis BBM en RASP. Los códigos de colores de la izquierda representan las áreas de distribución. El color negro indica la probabilidad de los rangos de distribución alternativa (*). II. Provincias biogeográficas designadas en el análisis BBM. (A) California Mediterránea, (B) Desierto de Sonora, (C) Montañas de Gila, (D) Desierto de Baja California, (E) Sierra y planicies de El Cabo, (F) Costa Occidental del Pacífico Mexicano, (G) Sierra Madre Occidental, (H) Altiplano Mexicano, (I) Planicie Semiárida de Tamaulipas-Texas, (J) Planicie Costera de Texas-Louisiana, (K) Golfo de México, (L) Sierra Madre Oriental, (M) Faja Volcánica Transmexicana, (N) Cuenca del Balsas, (O) Sierra Madre del Sur, (P) Costa Sur del Pacífico Mexicano, (Q) Chiapas, (R) Península de Yucatán, (S) Oriente de América Central y (T) Occidente del Istmo de Panamá. El área resaltada en color azul sobre el mapa hace referencia al área ancestral para *Peniocereus*.

VI. DISCUSIÓN

Relaciones de *Peniocereus* (s.s.) dentro de la subtribu Pachycereinae.

Los resultados de los análisis de MP y de IB corroboran que el género *Peniocereus* es monofilético, que está constituido por siete especies (*P. striatus*, *P. greggii*, *P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus*) y que forma parte de la subtribu Pachycereinae, como fue señalado por autores previos (Wallace, 2002; Arias *et al.*, 2005; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Sin embargo, con base en los resultados del presente estudio, se postula que *Peniocereus* es el hermano del grupo *Pachycereus* (*Backebergia*, *Carnegiea*, *Lophocereus*, *Marshallocereus*, *Nyctocereus*, *Pachycereus* y *Pterocereus*) con soporte bajo (MP 54% BS / 62% JK; Fig. 1) a alto (IB 1 PP; Fig. 2). Congruente con Hernández-Hernández *et al.* (2014), pero no con otros estudios (Wallace, 2002; Arias *et al.*, 2005; Bárcenas *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Respecto a los atributos morfológicos compartidos entre *Peniocereus* y el grupo *Pachycereus* se encuentran los tépalos internos blancos (ver reconstrucción de estados ancestrales), la presencia de cerdas y/o espinas en el pericarpelo y tubo receptacular y el fruto con pulpa roja. En un contexto biogeográfico, las especies de *Peniocereus* y del grupo *Pachycereus* muestran una distribución congruente, por compartir su patrón de distribución en la Cuenca del Balsas, Desierto de Baja California y Desierto de Sonora. Este patrón es diferente al de los grupos *Cephalocereus*, *Lemaireocereus* y *Strophocactus*, que se encuentran en la Cuenca del Balsas, Golfo de México y Sierra Madre del Sur.

Los resultados sobre la relación de *Bergerocactus* y *Nyctocereus*, con los grupos *Cephalocereus* y *Pachycereus*, también son significativos. Para *Bergerocactus* se confirmó su relación con el grupo *Cephalocereus*, como lo habían propuesto Hernández-Hernández *et al.* (2011). *Nyctocereus* es un miembro del grupo *Pachycereus*, como lo demuestran los resultados aquí obtenidos (Figs. 1 y 2) y los de Hernández-Hernández *et al.* (2014); por lo tanto, esta hipótesis es contraria a la propuesta por Wallace y Gibson (2002) y Hernández-Hernández *et al.* (2011), quienes encuentran una relación con

Peniocereus. Sin embargo, los presentes análisis no resuelven la relación al interior del grupo *Pachycereus* (Figs. 1 y 2), el cual requiere un esfuerzo adicional para encontrar una relación entre los taxa incluidos.

Circunscripción y relaciones dentro del género *Peniocereus* (s.s.).

Este estudio corrobora que la actual circunscripción de *Peniocereus* incluye a las tres especies que conformaron el subgénero *Peniocereus* (*sensu* Sánchez-Mejorada, 1974; *P. greggii*, *P. johnstonii* y *P. marianus*), y algunas especies, que en su momento formaron parte de los géneros *Wilcoxia* (Britton y Rose 1909, 1920; *W. striata* y *W. viperina*), *Neoevansia* (Marshall 1941; Bravo-Hollis, 1978; Contreras *et al.*, 1980; *N. lazaro-cardenasii* y *N. zopilotensis*) y *Cullmannia* (Distefano 1956; *C. viperina*). *Peniocereus* puede ser reconocido por tres sinapomorfías: ramas escandentes, tallos delgados (diámetro general menor a 3 cm) y epidermis tabular papilosa (Figs. 3c-d y 4a), y por la combinación de los siguientes atributos: arbustos hasta de 6 m de alto; costillas 3-20, espinas radiales 6-13, espinas centrales ausentes, o bien presentes, de 1-3, raíces tuberosas; flores hipocrateriformes, blancas a rosa-rojizas; frutos ovoides a piriformes, con espinas cortas, pulpa roja y semillas negras (modificado de Hunt *et al.*, 2006).

Los resultados muestran que *P. striatus* es hermano de *P. greggii* (0.74 IB PP; Fig. 2) y que la hermandad de *P. johnstonii* y *P. marianus* (MP 95% BS / 98% JK; Fig. 1, 1 IB PP; Fig. 2), está relacionada al clado que habitan la Cuenca del Balsas (*P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus*; 0.96 IB PP; Fig. 2). En este estudio solo las relaciones entre las especies de *Peniocereus* son reconocidas con caracteres moleculares. Las incongruencias con otros autores (Arias *et al.*, 2005; Bárcenas *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011, 2014) pueden deberse al muestreo parcial y al número de marcadores moleculares utilizados.

Reconstrucción de estados ancestrales en *Peniocereus* (s.s.). El hábito de árbol es común en el muestreo de especies, mientras que el hábito arbustivo surge independiente en los linajes internos de Pachycereinae, pero, solo inferido como estado ancestral en *Peniocereus* ($P = 0.82$) y en el nodo del grupo

Pachycereus, que incluye a *Pterocereus gaumeri*, *Lophocereus marginatus*, *L. schottii* y *L. gatesii* ($P = 0.60$). Por su parte, Hernández-Hernández *et al.* (2011) encuentran que “la forma de crecimiento columnar” ($P = 0.46$), es el estado ancestral en Pachycereinae. Sin embargo, al emplear, en sentido estricto, los hábitos árbol y arbusto (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2012), se encuentra que el hábito árbol ($P = 0.77$) es el estado ancestral en Pachycereinae. Las raíces tuberosas dentro de Pachycereinae surgen en dos eventos independientes; uno en el ancestro de *Peniocereus* y otro en *Nyctocereus* (Fig. 5c-d). En *Peniocereus*, las raíces secundarias tuberosas, representan una condición ancestral ($P = 0.91$); mientras que el engrosamiento de la raíz primaria se adquirió en *P. greggii* y *P. johnstonii* de forma independiente (Fig. 3b). La raíz tuberosa es un carácter que evolucionó en distintos linajes dentro de las Cactaceae (Stone-Palmquist y Mauseth, 2002; Sánchez *et al.*, 2014), incluso también en los linajes filogenéticamente cercanos a Cactaceae (p. ej. *Anacampseros*, *Portulaca* y *Talinum*; Ogburn y Edwards, 2009). Lo que se desconoce es por qué vía genética o factores ambientales, o en su defecto ambas, distintos linajes de cactáceas desarrollan una raíz tuberosa.

El cambio de tallo grueso en el ancestro de *Peniocereus* hacia tallo delgado, permite sugerir la hipótesis que el almacenamiento fue transferido a sus raíces secundarias, en un aparente evento único. Según Mauseth y Stone-Palmquist (2001), es factible que cactáceas desplieguen cambios simultáneos en su morfogénesis. Este mismo proceso, de perder tejido de almacenamiento en tallo y su aumento en la raíz, fue reportado en especies de *Gymnocalycium* (Demaio *et al.*, 2011). En cuanto a la epidermis, en la subfamilia Cactoideae, *Peniocereus* es el único en presentar una epidermis tabular papilosa (Loza-Cornejo y Terrazas, 2003), con similar condición en *Pterocactus*, de la subfamilia Opuntioideae (Faigón *et al.*, 2010). Sin embargo, en *Peniocereus* y en otras cactáceas sería interesante analizarla bajo un contexto ecológico, para reconocer si es una característica que ayuda a captar la humedad atmosférica con mayor actividad en la época de sequía, como protección a herbívoros, si hay cristales, o como protección a los tejidos internos de la radiación solar.

Mauseth (1993), reporta que la presencia de haces medulares en cactáceas, es una condición adaptativa que permite utilizar una amplia médula para almacenar agua y almidón. Esta condición sucede en la mayoría de los miembros de Pachycereinae, donde los tallos son gruesos y de médula amplia. La ausencia de haces medulares en el ancestro de *Peniocereus* se puede explicar porque sus tallos delgados se relacionan con una médula angosta. Con respecto al floema sin fibras o fibras de origen primario, éstas pueden explicar la condición escandente de sus ramas. Por ejemplo, cuando se forman fibras de origen secundario (cámbium vascular), la hipótesis es que se incrementa el soporte en ramas para mantenerse rectas a través de las fibras en el floema. En cambio, para *Peniocereus*, la condición ancestral (ausencia de fibras) y derivada (fibras de origen primario o procámbium), originan la necesidad de apoyarse entre la vegetación, porque la contribución del xilema secundario no es suficiente. Similar condición ocurre en *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo*, aunque ellos desarrollan raíces aéreas para sujetarse. En *Bergerocactus*, igualmente con fibras de origen primario, pero con el desarrollo de haces medulares. Sin embargo, las correlaciones de fibras de origen primario y ausencias de fibras en el floema y haces medulares, con los estados delgado y escandente, solo podrán ser evaluadas a través de un análisis (p. ej. alométrico), como lo realizó Vázquez-Sánchez y Terrazas (2011), para el xilema secundario con especies de la tribu Cacteeae.

En la actualidad, existen evidencias de que varios caracteres reproductivos son críticos para entender las interacciones polinizador-flor (abejas, murciélagos, aves y polillas), como la forma y longitud del tubo receptacular, el color de los tépalos, así como también las formas de crecimiento de los tallos (Raguso *et al.*, 2003; Schlumpberger, 2012; Sánchez, 2015). Nuestros resultados permiten interpretar que hay una asociación entre el periodo de antesis (nocturno / diurno) y el color de los tépalos internos (blanco / rojos) que indican un proceso selectivo mediado por sus polinizadores, donde se favoreció la conservación de tépalos internos blancos y antesis nocturna en *Peniocereus* y géneros hermanos. En el caso de *P. viperinus*, los tépalos internos rosas a rojizos y antesis diurna, sugieren

una polinización por colibríes. Se propone que el mismo sistema de polinización se presente en *P. lazaro-cardenasii*. En las especies restantes de *Peniocereus*, con perianto blanco, se muestra un síndrome de polinización por polillas nocturnas (Sphingidae, Lepidoptera, Insecta) y un cambio de síndrome de polillas a colibríes (Raguso *et al.*, 2003; Schlumpberger, 2012).

Reconstrucción de áreas ancestrales para *Peniocereus* (s.s.). La inferencia de áreas ancestrales, mediante el análisis BBM, para la subtribu Pachycereinae, pero con énfasis en *Peniocereus*, permite reconocer como área ancestral las provincias de Chiapas y Cuenca del Balsas, respectivamente. Bajo esta hipótesis, se propone que las depresiones del noroeste de la provincia de Chiapas y sureste de la Sierra Madre del Sur, fueron la ruta de dispersión para dispersarse en la Cuenca del Balsas, al menos hace 5.8 millones de años (Ma), según la estimación recientemente para el grupo troncal de Pachycereinae (5.89 Ma, 3.85-8.57 Ma; Hernández-Hernández *et al.*, 2014). Después, el ancestro de *Peniocereus* y parte del grupo hermano, pudo diversificar del centro hacia el noroeste de México y suroeste de los Estados Unidos. La dispersión temprana y colonización a nuevos hábitats, probablemente fueron eventos importantes en los procesos de diversificación en los linajes de Pachycereinae. Las reconstrucciones ancestrales, de hábito y áreas, infieren un primer cambio de árbol a arbusto en las fases iniciales de dispersión en Pachycereinae (Figs. 3a y 6). Los restantes cambios de hábito (árbol→arbusto) surgieron, posiblemente, en la Cuenca del Balsas, entre ellos, los cambios particulares en el ancestro de *Peniocereus* (p. ej. la pérdida de tallos gruesos, arbustos con ramas escandentes y una epidermis tabular papilosa; Figs. 3 y 4).

Mientras tanto, quizás la Sierra Madre Occidental, con origen geológico de hace más de 40 Ma (Ferrari *et al.*, 2005), la Faja Volcánica Transmexicana, con inicios de formación de hace 13 Ma aproximadamente (Ferrari *et al.*, 1999) y la Sierra Madre Oriental, fueron barreras que impidieron su colonización en lo que sería el Altiplano Mexicano, en aquella época. Tal como se puede observar actualmente en las distribuciones geográficas de miembros de Pachycereinae,

similar, por lo menos a uno de los dispersores de sus semillas (Dávila-Aranda *et al.*, 2002; Yetman, 2007; Barthlott *et al.*, 2015; ver Fleming y Nassar, 2002; Godínez-Alvarez *et al.*, 2002). Durante las épocas del Mioceno Medio al Plioceno (ca. 12-5 Ma), según Helenes y Carreño (2014), el proto-Golfo de California estaba en expansión y la parte sur de la Península de Baja California se encontraba muy cercana de lo que actualmente es Nayarit y Jalisco. Ruta posible, por la cual algunos linajes ancestrales de Pachycereinae pudieron llegar, vía sus dispersores, de la Cuenca del Balsas en dirección noroeste, hasta el Desierto de Sonora. Como en el caso de la expansión geográfica del ancestro de *Peniocereus* (Fig. 5d). Esta hipótesis es congruente a la propuesta por Van Devender (2002); en donde la mayoría de las especies del Desierto Sonorense probablemente evolucionaron más temprano en el matorral espinoso o el bosque tropical subcaducifolio (p. ej. en la Cuenca del Balsas).

La separación de la Península de Baja California con el continente, entre 6 a 3 Ma, durante el Mioceno Tardío al Plioceno Temprano (Helenes y Carreño, 2014), quizás está estrechamente relacionada con los tres eventos vicariantes marcados en el análisis BBM, para el clado *Peniocereus*. Por su parte, las condiciones climáticas en estas épocas, después de una tendencia de sequía en el Mioceno Medio (15-8 Ma), según evidencias al sur de California y noroeste de Sonora, reflejan reversiones a climas más tropicales (Van Devender, 2002). Estas condiciones tropicales podrían haber favorecido la expansión geográfica del ancestro de *Peniocereus*, con una posterior divergencia biogeográfica de *P. johnstonii* y *P. marianus*.

El área ancestral de *Peniocereus greggii*, se estima que fue el Desierto de Sonora, donde dispersó en dirección noreste hacia el Altiplano Mexicano, en el Plioceno. Con base en las estimaciones de precipitación en Norte América (Eronen *et al.*, 2012), durante el Plioceno (4.9-1.9 Ma) se infieren extremas condiciones de sequía. En cambio, para el Pleistoceno (1.8 Ma-10,000 años), seguramente *P. greggii* contrajo su distribución, si se acepta la inferencia de un clima frío húmedo y la expansión de bosques y algunos lagos pluviales en su parte

norte (Wilson y Pitts, 2010). A finales del Pleistoceno e inicio del Holoceno (12,000-9,000 años), el matorral desértico reemplazó a los bosques que se retraían hacia zonas altas (Van Devender, 1990; Metcalfe, 2006). En síntesis, es probable que *P. greggii* expandiera su distribución inicial, en el Altiplano Mexicano, durante el Plioceno, después redujera su distribución en el Pleistoceno y durante el Holoceno se expandiera nuevamente. Similares interpretaciones, de contracciones y expansiones, se han sugerido en especies de la tribu Cacteeae (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2013) y especies de la sección *Costati*, del género *Echinocereus* (Sánchez, 2015), que habitan el Altiplano Mexicano.

A principios del Pleistoceno (ca. 2 Ma), el Valle de Tehuacán-Cuicatlán fue seccionado o cortado por fenómenos tectónicos, provocando que el agua drenara a través del río Papaloapan, lo que dio lugar a su configuración geomorfológica actual (Valiente-Banuet *et al.*, 2009). Después de estos procesos, tal vez, varios linajes de Pachycereinae colonizaron tardíamente la región semiárida del valle, entre ellos *Peniocereus viperinus*. Respecto al clima en el centro de México, durante el Plioceno Temprano (5.2-3.6 Ma), los amplios lagos y la fauna fósil sugiere un clima templado húmedo. Sin embargo, del Plioceno Tardío al Pleistoceno (ca. 3.5 Ma-10,000 años), las condiciones áridas predominaron, sugeridas por las contracciones de lagos y fósiles característicos de condiciones de pradera (Israde *et al.*, 2011). Estudios de los glaciares de montaña, en la Faja Volcánica Transmexicana, indican una máxima extensión, correspondiente con el último máximo glacial del Pleistoceno Tardío (21,000-18,000 años; Vázquez, 2011). De estas condiciones climáticas, las variaciones del Plioceno Tardío al Pleistoceno, en el centro de México, podrían haber afectado la vegetación de la Cuenca del Balsas e impactado en la distribución geográfica de *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus*.

Finalmente, del Holoceno Temprano al Tardío (10,000 años al presente), es probable un panorama hacia distribuciones geográficas actuales en las especies de *Peniocereus*.

VII. CONCLUSIONES

La filogenia molecular generada, con base en secuencias del ADNcp (intrón *rpl16*, espaciadores intergénicos *petL-psbE*, *psbA-trnH*, *trnL-trnF* y *rpl32-trnL* y sus respectivas codificaciones de *INDELS*), robusteció dos hipótesis principales: 1) El género *Peniocereus* (s.s.), constituido por las especies *P. striatus*, *P. greggii*, *P. johnstonii*, *P. marianus*, *P. lazaro-cardenasii*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus* es monofilético y 2) Es el hermano del grupo *Pachycereus* (*Backebergia*, *Carnegiea*, *Lophocereus*, *Marshallocereus*, *Nyctocereus*, *Pachycereus* y *Pterocereus*), dentro de la subtribu Pachycereinae. Se redefinen los límites de Pachycereinae, al incluir solo dos de tres especies del género *Strophocactus* (*sensu* Hunt *et al.*, 2006), como miembros de la subtribu, se evidencia que *Nyctocereus* es miembro del grupo *Pachycereus* y que no pertenece a *Peniocereus*. Además, la filogenia molecular, obtenida mediante métodos probabilísticos, permite obtener una nueva hipótesis de las relaciones dentro de *Peniocereus*.

La reconstrucción de estados morfológicos ancestrales en *Peniocereus*, permitió reconocer que la presencia de ramas escandentes, tallos delgados y epidermis tabular papilosa son sinapomorfías del género.

De manera general, Pachycereinae muestra una tendencia de diversificación de latitudes sur a norte (América Central→América del Norte), con una probable transición de bosques tropicales húmedos a bosques tropicales secos y matorrales. La Cuenca del Balsas resultó un área ancestral para miembros de la subtribu. En particular, se apoya el origen de *Peniocereus* en la Cuenca del Balsas, entre el Mioceno Tardío e inicios del Plioceno. La distribución geográfica disyunta actual de *Peniocereus*, es resultado de la expansión y fragmentación del área ancestral afectada aparentemente por la separación de la Península de Baja California con el continente, los períodos fríos característicos del Pleistoceno y la barrera Faja Volcánica Transmexicana, por la interrupción a la dispersión entre las especies del centro de México y la del Altiplano Mexicano.

VIII. LITERATURA CITADA

- Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Portland: Timber Press.
- Arias, S., T. Terrazas, y K. Cameron. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 28: 547–557.
- Arias, S., T. Terrazas, H. J. Arreola-Nava, M. Vázquez-Sánchez, y K. M. Cameron. 2005. Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *Journal of Plant Research* 118: 317-328.
- Arias, S., y T. Terrazas. 2009. Taxonomic revision of *Pachycereus* (Cactaceae). *Systematic Botany* 34: 68-83.
- Bárceñas, R. T., C. Yesson, y J. A. Hawkins. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27: 1-20.
- Barthlott, W., K. Burstedde, J. L. Geffert, P. L. Ibsch, N. Korotkova, A. Miebach, M. D. Rafiqpoor, A. Stein, y J. Mutke. 2015. Biogeography and Biodiversity of Cacti. *Schumannia* 7: 1-205.
- Beentje, H. J. 2010. *The Kew Plant Glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Kew U. K.: Royal Botanic Gardens.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Britton, N. L., y J. N. Rose. 1909. The genus *Cereus* and its allies in North America. *Contributions from the United States National Herbarium* 12: 413-437.
- Britton, N. L., y J. N. Rose. 1920. *The Cactaceae*. Vol. 2. Washington, D. C.: Carnegie Institution of Washington.
- Calvente, A., D. C. Zappi, F. Forest, y L. G. Lohmann. 2011a. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hatiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 456-468.
- Calvente, A., D. C. Zappi, F. Forest, y L. G. Lohmann. 2011b. Molecular phylogeny, evolution, and biogeography of South American epiphytic cacti. *International Journal of Plant Sciences* 172: 902-914.

- Cerén, L. J. G., J. E. Menjívar, y Á. S. Arias. 2015. *Diversidad de cactus de El Salvador*. El Salvador: Museo de Historia Natural de El Salvador.
- Contreras, J. L., J. Jiménez, H. Sánchez-Mejorada, y C. Toledo. 1980. *Neoevansia lazaro-cardenasii*, una nueva especie de cactácea. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 25: 51-54.
- Cruz, M. Á., S. Arias, y T. Terrazas. 2016. Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Disocactus* (Cactaceae), based on the DNA sequences of six chloroplast markers. *Willdenowia* 46: 145-164.
- Darriba D., G. L. Taboada, R. Doallo, y D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Dávila-Aranda, P., S. Arias-Montes, R. Lira-Saade, J. L. Villaseñor, y A. Valiente-Banuet. 2002. Phylogeography of the columnar cacti (tribe Pachycereeae) in Mexico: A cladistic approach. En: T. H. Fleming, y A. Valiente-Banuet, eds. *Columnar Cacti and Their Mutualists: Evolution, Ecology and Conservation*. Tucson: The University of Arizona Press, Pp. 25-41.
- Demaio, P. H., M. H. J. Barfuss, R. Kiesling, W. Till, y J. O. Chiapella. 2011. Molecular phylogeny of *Gymnocalycium* (Cactaceae): Assessment of alternative infrageneric systems, a new subgenus, and trends in the evolution of the genus. *American Journal of Botany* 98: 1841-1854.
- Distefano, C. 1956. *Cullmannia*. *Kakteen und Andere Sukkulente* 7: 8-9.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.
- Edwards, E. J., R. Nyffeler, y M. J. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *American Journal of Botany* 92: 1177-1188.
- Eronen, J. T., M. Fortelius, A. Micheels, F. T. Portmann, K. Puolamäki, y C. M. Janis. 2012. Neogene aridification of the Northern Hemisphere. *Geology* 40: 823-826.
- Faigón, A., B. G. Galati, S. Rosenfeldt, y R. Kiesling. 2010. Epidermal characters of *Pterocactus* (Opuntioideae, Cactaceae). *Haseltonia* 16: 57-66.

- Farris, J. S., V. A. Albert, M. källersjö, D. Lipscomb, y A. G. Kluge. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12: 99-124.
- Felger, R. S., y A. D. Zimmerman. 2000. Cactaceae Cactus Family. En: R. S. Felger, ed. *Flora of the Gran Desierto and Río Colorado of Northwestern Mexico*. Tucson: The University of Arizona Press, Pp. 224-225.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Ferrari, L., G. Pasquarè, S. Venegas-Salgado, y F. Romero-Rios. 1999. Geology of the western Mexican Volcanic Belt and adjacent Sierra Madre Occidental and Jalisco block. En: H. Delgado-Granados, G. Aguirre-Díaz, y J. M. Stock, eds., *Cenozoic Tectonics and Volcanism of Mexico*. Boulder: Geological Society of America Special Paper 334, Pp. 65-83.
- Ferrari, L., M. Valencia-Moreno, y S. Bryan. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, Volumen Conmemorativo del Centenario, Tomo LVII*, 3: 343-378.
- Fleming, T. H., y J. Nassar. 2002. Population biology of the Lesser Long-Nosed Bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and northern South America. En: T. H. Fleming, y A. Valiente-Banuet, eds. *Columnar Cacti and Their Mutualists: Evolution, Ecology and Conservation*. Tucson: The University of Arizona Press, Pp. 283-305.
- Font Quer, P. 1977. *Diccionario de Botánica*. España, Barcelona, Editorial Labor.
- Franck, A. R., B. J. Cochrane, y J. R. Garey. 2013. Phylogeny, biogeography, and infrageneric classification of *Harrisia* (Cactaceae). *Systematic Botany* 38: 210-223.
- Gibson, A. C., y K. E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 999-1057.
- Gibson, A. C., y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Cambridge: Harvard University Press.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet, y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617–2629.

- Goloboff, P. A., J. S. Farris, y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 1-13.
- Guzmán, U., S. Arias, y P. Dávila. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Helenes, J., y A. L. Carreño. 2014. Neogene sedimentary record of the Gulf of California: towards a highly biodiverse scenario. En: E. V. Wehncke, J. R. Lara-Lara, S. Álvarez-Borrego, y E. Ezcurra, eds. *Conservation science in Mexico's northwest. Ecosystem status and trends in the Gulf of California*. Riverside: University of California Institute for Mexico and the United States – SEMARNAT, Pp. 37-51.
- Hernández, H. M., y C. Gómez-Hinostrosa. 2011. *Mapping the Cacti of Mexico*. Milborne Port: DH Books.
- Hernández-Hernández, T., H. M. Hernández, J. A. De-Nova, R. Puente, L. E. Eguiarte, y S. Magallón. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44-61.
- Hernández-Hernández, T., J. W. Brown, B. O. Schlumpberger, L. E. Eguiarte, y S. Magallón. 2014. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202: 1382-1397.
- Hunt, D. R. 2016. *CITES Cactaceae Checklist*. 3a. ed. Royal Botanic Gardens Kew.
- Hunt, D. R., N. P. Taylor, y G. Charles. 2006. *The New Cactus Lexicon*. Milborne Port: DH Books.
- Israde, A. I., W. Miller, V. H. Garduño, y J. Barron. 2011. Estratigrafía y marco geodinámico de las cuencas lacustres del centro de México. En: M. Caballero, y B. Ortega, comps. *Escenarios de cambio climático: Registros del Cuaternario en América Latina I*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México - UMEC, Pp. 73-90.
- Koch, K., B. Bhushan, y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science* 54: 137-178.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50: 913-925.

- Loza-Cornejo, S., y T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 116: 27-35.
- Maddison, W. P., y D. R. Maddison. 2015. *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis* v. 3. 04. URL <http://mesquiteproject.org> [Acceso 24 Agosto 2015].
- Majure, L. C., R. Puente, M. P. Griffith, W. S. Judd, P. S. Soltis, y D. E. Soltis. 2012. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American Journal of Botany* 99: 847–864.
- Marshall, W. T. 1941. *Cactaceae 84*. California, Pasadena: Abbey Carden Press.
- Mauseth, J. D. 1993. Medullary bundles and the evolution of cacti. *American Journal of Botany* 80: 928–932.
- Mauseth, J. D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany* 98: 901–926.
- Mauseth, J. D., y M. E. Stone-Palmquist. 2001. Root wood differs strongly from shoot wood within individual plants of many Cactaceae. *International Journal of Plant Sciences* 162: 767-776.
- Metcalf, S. E. 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and central transvolcanic belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 258-273.
- Moreno, N. P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. México, Xalapa: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.
- Ochoterena, H. 2009. Homology in coding and non-coding DNA sequences: a parsimony perspective. *Plant Systematics and Evolution* 282: 151-168.
- Ogburn, R. M., y E. J. Edwards. 2009. Anatomical variation in Cactaceae and relatives: Trait lability and evolutionary innovation. *American Journal of Botany* 96: 391-408.
- Paredes, A. R., T. R. Van Devender, y R. S. Felger. 2000. *Cactáceas de Sonora, México: su Diversidad, Uso y Conservación*. IMADES – Arizona-Sonora Desert Museum Press, Tucson, Arizona.

- Pinkava, D. J. 2003. *Peniocereus* (A. Berger) Britton & Rose. En: *Flora of North America*. Vol. 4. Magnoliophyta: Caryophyllidae, part 1. New York, Oxford: Oxford University Press, Pp. 155-157.
- Raguso, R. A., C. Henzel, S. L. Buchmann, y G. P. Nabhan. 2003. Trumpet flowers of the Sonoran Desert: floral biology of *Peniocereus* cacti and sacred *Datura*. *International Journal of Plant Sciences* 164: 877-92.
- Rambaut, A. 2014. *FigTree Tree Figure Drawing Tool* v. 1.4.2. URL <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> [Acceso 31 Agosto 2015].
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, y J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology* 61: 539-542.
- Sánchez, C. D. 2015. *Sistemática filogenética de Echinocereus (Cactaceae)*. Tesis Doctoral, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México.
- Sánchez, D., S. Arias, y T. Terrazas. 2014. Phylogenetic relationships in *Echinocereus* (Cactaceae, Cactoideae). *Systematic Botany* 39: 1183-1196.
- Sánchez-Mejorada, H. 1974. *Revisión del género Peniocereus (Las cactáceas)*. México, Toluca: Dirección de Agricultura y Ganadería.
- Sang, T., D. J. Crawford, y T. F. Stuessy. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany* 84: 1120-1136.
- Schlumpberger, B. O. 2012. A survey on pollination modes in cacti and a potential key innovation. En: S. Patiny, ed. *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*. Cambridge: Cambridge University Press, Pp. 301-319.
- Schlumpberger, B. O., y S. S. Renner. 2012. Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): Polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *American Journal of Botany* 99: 1335-1349.
- Shaw, J., E. B. Lickey, E. E. Schilling, y R. L. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275-288.

- Simmons, M. P., y H. Ochoterena. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49: 369-381.
- Stamatakis, A., P. Hoover, y J. Rougemont. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology* 57: 758-771.
- Stone-Palmquist, M. E., y J. D. Mauseth. 2002. The structure of enlarged storage roots in cacti. *International Journal of Plant Sciences* 163: 89-98.
- Stöver, B. C., y K. F. Müller. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.
- Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou, y J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.
- Tate, J. A., y B. B. Simpson. 2003. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Systematic Botany* 28: 723-737.
- U.S. Environmental Protection Agency, Western Ecology Division. 2010. Level II Ecoregions. URL http://www.epa.gov/wed/pages/ecoregions/na_eco.htm#Downloads [Acceso Abril 2016].
- U.S. Geological Survey's Center for Earth Resources Observation and Science (EROS). 2010. 30 arc-second DEM of North America. URL <http://app.databasin.org/app/pages/datasetPage.jsp?id=d2198be9d2264de19cb93fe6a380b69c> [Acceso 25 Abril 2016].
- Valiente-Banuet, A., L. Solís, P. Dávila, M. C. Arizmendi, C. Silva, J. Ortega-Ramírez, J. Treviño, S. Rangel-Landa, y A. Casas. 2009. *Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México: Universidad Nacional Autónoma de México – Fundación Cuicatlán.
- Van Devender, T. R. 1990. Late Quaternary vegetation and climate of the Chihuahuan Desert, United States and Mexico. En: J. L. Betancourt, T. R. Van Devender, y P. S. Martin, eds. *Packrat Middens: The Last 40,000 Years of Biotic Change*. Tucson: The University of Arizona Press, Pp. 104-133.
- Van Devender, T. R. 2002. Environmental history of the Sonoran Desert. En: T. H. Fleming, y A. Valiente-Banuet, eds. *Columnar Cacti and Their Mutualists: Evolution, Ecology and Conservation*. Tucson: The University of Arizona Press, Pp. 3-24.

- Vázquez-Lobo, A., G. Aguilar M., S. Arias, J. Golubov, T. Hernández-Hernández, y M. C. Mandujano. 2015. Phylogeny and biogeographic history of *Astrophytum* (Cactaceae). *Systematic Botany* 40: 1022-1030.
- Vázquez-Sánchez, M., y T. Terrazas. 2011. Stem and wood allometric relationships in Cactaceae (Cactaceae). *Trees: Structure and Function* 25: 755-767.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, y S. Arias. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cactaceae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences* 90: 97-108.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, S. Arias, y H. Ochoterena. 2013. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe Cactaceae (Cactaceae). *Systematics and Biodiversity* 11: 103-116.
- Vázquez, S. L. 2011. Las glaciaciones en las montañas del centro de México. En: M. Caballero, y B. Ortega, comps. *Escenarios de cambio climático: Registros del Cuaternario en América Latina I*. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México - UMEC, Pp. 215-238.
- Véliz, M., T. Calderón, J. López, B. Mejicanos, L. Velásquez, S. Lemus, y F. Archila. 2008. Diversidad. En: Véliz, P. M. E. ed., *Las Cactáceas de Guatemala*. Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala - FONACON – ONCA, Pp. 18-95.
- Wallace, R. S. 2002. The phylogeny and systematics of columnar cacti: An overview. En: T. H. Fleming, y A. Valiente-Banuet, eds. *Columnar Cacti and Their Mutualists: Evolution, Ecology and Conservation*. Tucson: The University of Arizona Press, Pp. 42-65.
- Wallace, R. S., y A. C. Gibson. 2002. Evolution and systematics. En: P. S. Nobel, ed. *Cacti Biology and Uses*. Berkeley: University of California Press, Pp. 1-21.
- Wilson, J. S., y J. P. Pitts. 2010. Illuminating the lack of consensus among descriptions of earth history data in the North American deserts: A resource for biologists. *Progress in Physical Geography* 34: 419-441.
- Yetman, D. 2007. *The Great Cacti: Ethnobotany and Biogeography*. Tucson: The University of Arizona Press.

Yu, Y., A. J. Harris, C. Blair, y X. He. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): A tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 87: 46-49.

Apéndice 1. Lista de taxa muestreados, procedencia, voucher (acrónimo de herbario) y número de accesión en GenBank. Códigos de país: GT Guatemala, MX México, PR Puerto Rico, SV El Salvador y US Estados Unidos. El orden de las secuencias de acuerdo al número de accesión en GenBank es el siguiente: *trnL-trnF* *psbA-trnH* *petL-psbE* *rpl32-trnL* *rpl16*. Los guiones “-” representan secuencias que aún no forman parte de la base de datos en GenBank y la interrogante “?” indica secuencia faltante, solo en *rpl32-trnL* para *Lophocereus schottii*.

1. *Acanthocereus chiapensis* Bravo. MX, Chiapas: Guzmán 999 (MEXU) KU598057/ KU597952/ -/ -/ KU598005. 2. *Backebergia militaris* (Audot) Bravo ex Sánchez-Mej. MX, Michoacán: Arias 1339 (CHAPA) AY181628/ -/ -/ -/ AY181609. 3. *Bergerocactus emoryi* (Engelm.) Britton & Rose. MX, Baja Cal.: Arias 1307 (MEXU) DQ099925/ KF783478/ -/ -/ DQ099994. 4. *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose. US, Arizona: NYBG-sn., cult. AY181619/ -/ -/ -/ AY181591. 5. *Cephalocereus apicicephalium* E.Y.Dawson. MX, Oaxaca: Terrazas 632 (CHAPA) DQ099927/ -/ -/ -/ DQ099996. 6. *Cephalocereus columna-trajani* (Karw. ex Pfeiff.) K.Schum. MX, Puebla: Arias 1377 (CHAPA) AY181648/ -/ -/ -/ AY181599. 7. *Cephalocereus nizandensis* (Bravo & T.MacDoug.) Buxb. MX, Oaxaca: Terrazas 633 (CHAPA) DQ099928/ -/ -/ -/ DQ099997. 8. *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff. MX, Hidalgo: Terrazas 529 (CHAPA) AY181638/ -/ -/ -/ AY181616. 9. *Cephalocereus totolapensis* (Bravo & T.MacDoug.) Buxb. MX, Oaxaca: Terrazas 628 (MEXU) -/ -/ -/ -/ -. 10. *Echinocereus pentalophus* (DC.) Lem. MX, Querétaro: Arias 1737 (MEXU) KF783628/ KF783509/ -/ -/ KF783558. 11. *Echinocereus polyacanthus* Engelm. MX, Chihuahua: Sánchez 24 (MEXU) KF783655/ KF783510/ -/ -/ KF783585. 12. *Escontria chiotilla* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Rose. MX, Oaxaca: Arias 891 (MEXU) KF783680/ KF783542/ -/ -/ KF783610. 13. *Harrisia earlei* Britton & Rose. Saint Croix Bot. Garden, cult. (Fleming 118)

DQ099939/ -/ -/ -/ DQ100008. **14.** *Lemaireocereus hollianus* (F.A.C.Weber ex J.M.Coult.) Britton & Rose. MX, Puebla: *Arias 1373* (CHAPA) AY181623/ KF783544 -/ -/ AY181603. **15.** *Lemaireocereus lepidanthus* (Eichlam) S.Arias & Terrazas. GT: *Cseh s.n.*, cult. AY181639/ -/ -/ -/ AY181598. **16.** *Leptocereus quadricostatus* (Bello) Britton & Rose. PR, Cabo Rojo: *Arias 1464* (MEXU) KF783690/ -/ -/ -/ KF783620. **17.** *Lophocereus gatesii* M.E.Jones. MX, Baja Cal. Sur: *Hamann s.n.*, cult. AY181637/ -/ -/ -/ AY181601. **18.** *Lophocereus marginatus* (DC.) S.Arias & Terrazas. MX, Puebla: *Arias 1372* (CHAPA) AY181627/ -/ -/ -/ AY181618. **19.** *Lophocereus schottii* (Engelm.) Britton & Rose. MX, Baja Cal. Sur: *Terrazas 474* (CHAPA) AY181620/ -/ -/ ?/ AY181613. **20.** *Marshallocereus aragonii* (F.A.C.Weber) Backeb. SV, El Salvador: *JM 2996* () AY181630/ -/ -/ -/ AY181611. **21.** *Marshallocereus eichlamii* (Britton & Rose) MX, Yucatán: *Arias 1363* (MEXU) AY181629/ -/ -/ -/ AY181610. **22.** *Morangaya pensilis* (K.Brandegee) G.D.Rowley. MX, Baja Cal. Sur: *Arias 1295* (MEXU) KF783679/ KF783538/ -/ -/ KF783609. **23.** *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console. MX, Querétaro: *Terrazas 557* (CHAPA) DQ099943/ KF783546/ -/ -/ DQ100012. **24.** *Myrtillocactus schenckii* (J.A.Purpus) Britton & Rose. MX, Puebla: *Terrazas 500* (CHAPA) AY181633/ KF783547/ -/ -/ AY181607. **25.** *Neobuxbaumia euphorbioides* (Haw.) Buxb. ex Bravo. MX, Tamaulipas: *Hamann s.n.*, cult. AY181635/ -/ -/ -/ AY181595. **26.** *Neobuxbaumia macrocephala* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) E.Y.Dawson. MX, Puebla: *Arias 1048* (MEXU) DQ099944/ -/ -/ -/ DQ100013. **27.** *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb. MX, Guerrero: *Terrazas 533* (CHAPA) AY181645/ -/ -/ -/ AY181600. **28.** *Neobuxbaumia multiareolata* (E.Y.Dawson) Bravo, Scheinvar & Sánchez-Mej. MX, Guerrero: *HJT 34* (MEXU) AY181636/ -/ -/ -/ AY181594. **29.** *Neobuxbaumia polylopha* (DC.) Backeb. MX, Hidalgo: *Terrazas 530* (CHAPA) AY181644/ -/ -/ -/ AY181597. **30.** *Neobuxbaumia sanchezmejoradae* A.B.Lau. MX, Oaxaca: *HJT 39* (MEXU) -/ -/ -/ -/. **31.** *Neobuxbaumia scoparia* (Poselg.) Backeb. MX, Veracruz: *HJT 02* (MEXU) AY181625/ -/ -/ -/ AY181596. **32.** *Neobuxbaumia squamulosa* Scheinvar & Sánchez-Mej. MX, Oaxaca: *HJT 11* (MEXU) -/ -/ -/ -/. **33.** *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Backeb. MX, Oaxaca: *HJT 41* (MEXU)

AY181632/ -/ -/ -/ AY181592. **34.** *Nyctocereus serpentinus*-MIC (Lag. & Rodr.) Britton & Rose. MX, Michoacán: *Arias* 2229 (MEXU) -/ -/ -/ -/ -. **35.** *Nyctocereus serpentinus*-MIC (Lag. & Rodr.) Britton & Rose. MX, Michoacán: *Sánchez-Mejorada* 4249 (MEXU) DQ099959/ -/ -/ -/ DQ100028. **36.** *Nyctocereus serpentinus*-OAX (Lag. & Rodr.) Britton & Rose. MX, Oaxaca: *Guzmán* 1285 (MEXU) DQ099960/ -/ -/ -/ DQ100029. **37.** *Pachycereus grandis* Rose. MX, Puebla: *DFE* 31 (MEXU) AY181646/ -/ -/ -/ AY181605. **38.** *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm. ex S.Watson) Britton & Rose. MX, Guerrero: *Terrazas* 535 (CHAPA) AY181624/ -/ -/ -/ AY181615. **39.** *Pachycereus pringlei* (S.Watson) Britton & Rose. MX, Baja Cal. Sur: *Arias* 1348 (CHAPA) AY181642/ KF783549/ -/ -/ AY181589. **40.** *Pachycereus tepamo* Gama-López & S.Arias. MX, Michoacán: *Gama* 107 (MEXU) AY181647/ -/ -/ -/ AY181593. **41.** *Pachycereus weberi* (J.M.Coult.) Backeb. MX, Puebla: *Arias* 747 (MEXU) AY181631/ -/ -/ -/ AY181614. **42.** *Peniocereus greggii* (Engelm.) Britton & Rose subsp. *greggii*. MX, Durango: *Arias* 2054 (MEXU) DQ099948/ -/ -/ -/ DQ100017. **43.** *Peniocereus greggii* (Engelm.) Britton & Rose subsp. *transmontanus* (Engelm.) U.Guzmán. US, Arizona: *Quirk* s.n. (DES-1960.6704) DQ099949/ -/ -/ -/ DQ100018. **44.** *Peniocereus johnstonii* Britton & Rose. MX, Baja Cal. Sur: *Arias* 1296A (MEXU) DQ099951/ -/ -/ -/ DQ100020. **45.** *Peniocereus lazaro-cardenasii* (Contreras et al.) D.R.Hunt. MX, Michoacán: *Contreras* 20 (MEXU) DQ099952/ KF783550/ -/ -/ DQ100021. **46.** *Peniocereus marianus* (Gentry) Sánchez-Mej. MX, Sinaloa: *Guzmán* 1038 (MEXU) DQ099955/ -/ -/ -/ DQ100024. **47.** *Peniocereus striatus* (Brandeggee) Buxb. MX, Sonora: *McGill* s.n. (DES-1962.7225) DQ099962/ -/ -/ -/ DQ100031. **48.** *Peniocereus viperinus*-MOR (F.A.C.Weber) Buxb. MX, Morelos: *DBG* s.n. (MEXU) -/ -/ -/ -/ -. **49.** *Peniocereus viperinus*-PUE (F.A.C.Weber) Buxb. MX, Puebla: *Gama* 37 (MEXU) DQ099964/ -/ -/ -/ DQ100033. **50.** *Peniocereus zopilotesis* (J.Meyrán) Buxb. MX, Guerrero: *Scheinvar* s.n. (MEXU) DQ099965/ -/ -/ -/ DQ100034. **51.** *Polaskia chende* (Gosselin) A.C.Gibson & K.E.Horak. MX, Puebla: *Arias* 1528 (MEXU) -/ -/ -/ -/ -. **52.** *Polaskia chichipe* (Gosselin) Backeb. MX, Puebla: *Arias* 1529 (MEXU) KF783684/ KF783551/ -/ -/ KF783614. **53.** *Pseudomitrocereus fulviceps* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Bravo & Buxb. MX,

Puebla: *Arias* 1371 (CHAPA) AY181621/ -/ -/ -/ AY181602. **54.** *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) T.MacDoug. & Miranda. MX, Yucatán: *Arias* 1360 (MEXU) AY181626/ -/ -/ -/ AY181606. **55.** *Selenicereus atropilosus* Kimmach. MX, Jalisco: *Arreola* 1473 (MEXU) KU598082/ KU597977/ -/ -/ KU598029. **56.** *Stenocereus pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb. MX, Puebla: *Arias* 750 (MEXU) KF783688/ KF783554/ -/ -/ KF783618. **57.** *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. MX, Puebla: *Arias* 1375 (MEXU) AY181640/ KF783555/ -/ -/ AY181590. **58.** *Strophocactus* sp.-CHI (Alexander) Ralf Bauer. MX, Chiapas: *Arias* 1640 () -/ -/ -/ -/ -. **59.** *Strophocactus chontalensis*-OAX (Alexander) Ralf Bauer. MX, Oaxaca: *MY* 05 (MEXU) -/ -/ -/ -/ -. **60.** *Strophocactus testudo*-GT (Karw. ex Zucc.) Ralf Bauer. GT, Izabal: *MV* 19628 (BIGUA) -/ -/ -/ -/ -. **61.** *Strophocactus testudo*-VER (Karw. ex Zucc.) Ralf Bauer. MX, Veracruz: *MY* 01 (MEXU) -/ -/ -/ -/ -. **62.** *Strophocactus wittii* (K.Schum.) Britton & Rose. Shlumpberger B05X138 -/ -/ -/ -/ -.

Apéndice 2. Caracteres morfológicos usados en la evolución y reconstrucción de estados ancestrales. Los términos botánicos fueron referidos con base al diccionario Font Quer (1977) y los glosarios Moreno (1984) y Beentje (2010); sin embargo, en algunos caracteres particulares se indica la terminología.

1. Hábito. En sentido estricto se puede considerar que en la familia Cactaceae hay dos hábitos: arbustivo y arbóreo. Dependiendo la ubicación de la ramificación es designado el hábito. Por ejemplo, si las ramas surgen desde la base (ramificación basítona), el hábito correspondería a arbustivo y si de un tronco bien definido salen ramas que se van ramificando sucesivamente hasta formar por lo general una copa amplia (ramificación mesótona) o inclusive sin ramificación, el hábito correspondería a arbóreo, sin importar la altura de la cactácea (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2012).

Arbusto = 0, árbol = 1

2. Tipo de raíz tuberosa. La raíz, procede de la radícula del embrión y tiene la función de absorber el agua con las sustancias nutritivas en ella disueltas, donde en algunos casos pueden almacenarla. En las cactáceas hay tres tipos de raíces, 1) cuando las raíces secundarias crecen más que la principal, 2) cuando la raíz principal adquiere mayor desarrollo que las secundarias, y 3) cuando la raíz principal y las secundarias alcanzan aproximadamente el mismo desarrollo (Bravo-Hollis, 1978). Con base en lo anterior, se codificaron dos tipos de raíces tuberosas, una donde el engrosamiento es en la raíz primaria y la otra en las raíces secundarias. Entiéndase como raíz tuberosa, a la raíz desarrollada en mayor o menor grado, similar a un tubérculo.

Ausente = 0, engrosamiento de la primaria = 1, engrosamiento de las secundarias = 2

3. Rama. Las ramas de las especies muestreadas presentan dos portes distinguibles, uno donde las ramas pueden mantenerse rectas por sí mismas y otras donde no pueden valerse de sí mismas para mantenerse erguidas. Las ramas de las especies con soporte autónomo se codificaron como rectas, mientras que, en las de soporte no autónomo se consideraron las ramas trepadoras y las

escandentes. Las ramas trepadoras se sujetan y generalmente ascienden sobre cualquier soporte por medio de raíces aéreas, por ejemplo, sobre un árbol o un peñasco y las ramas escandentes se apoyan y sostienen sin la ayuda de raíces aéreas, entre la vegetación, comúnmente sobre arbustos (Font Quer, 1977; Moreno, 1984).

Recta = 0, trepadora = 1, escandente = 2

4. Dimensión del tallo. En la subtribu Pachycereinae, los representantes con tallos delgados son claramente distinguibles, sus peculiares tallos, en sección transversal, tienen un diámetro general menor a 3 cm (p. ej. *Peniocereus*). En contraste, los otros miembros tienen un diámetro general mayor a 3 cm en sección transversal. Por lo anterior, solo se codificaron los estados grueso y delgado.

Grueso = 0, delgado = 1

5. Color de los tépalos internos. Las diversas tonalidades de colores en las flores de cactáceas, están referidas principalmente al color del perianto, constituido por tépalos externos e internos. Durante la antesis, los tépalos internos de algunas de las especies muestreadas presentan tonalidades de rosas a rojizas, por lo cual se consideraron a las tonalidades que van de rosas a rojizas como un estado. Las especies restantes presentan tépalos internos color blanco y solo amarillo en *Bergerocactus emoryi*.

Rosa-rojo = 0, amarillo = 1, blanco = 2

6. Antesis. La antesis es la apertura de las flores durante un periodo de tiempo de fertilización (Beentje, 2010). En particular, las flores con antesis nocturna pueden cerrarse en el transcurso de la mañana “nocturna-matutina” y ser fertilizadas por una variedad de polinizadores, como en *Carnegiea gigantea* (Schlumpberger, 2012). Sin embargo, para el análisis solo se consideró el patrón general de apertura, es decir, solo como diurna o nocturna.

Diurna = 0, nocturna = 1

7. Pared periclinal de la epidermis. La pared periclinal de las células epidérmicas, en algunos casos, puede ser convexa y tomar diferentes formas. Se clasificaron de acuerdo a Koch *et al.* (2009).

Plana = 0, tabular papilosa corta = 1, tabular papilosa larga = 2, convexa hemisférica = 3

8. Floema. El floema es el tejido conductor de los productos de la fotosíntesis a los sitios de demanda. Este tejido es complejo, formado por elementos de tubo criboso, células acompañantes y puede desarrollar esclerénquima en forma de casquete, fibras y/o esclereidas de origen primario (procámbium), o en el floema secundario conductor o no conductor, de origen secundario (cámbium vascular). Comúnmente este esclerénquima es de fibras que son células alargadas y ahusadas.

Fibras ausentes = 0, fibras de origen primario = 1, fibras de origen secundario = 2

9. Haces medulares. La parte central del tallo está ocupada por la médula, tejido formado por células de parénquima, que forma una columna central, cuyo diámetro varía con la edad y las características de los distintos grupos. En esta región suelen encontrarse haces vasculares, constituidos por xilema y floema tanto primario como secundario (Bravo-Hollis, 1978; Mauseth, 2006).

Ausente = 0, presente = 1

Apéndice 3. Matriz de datos morfológicos utilizada en la reconstrucción de estados ancestrales. Los caracteres y estados de carácter son referidos en el apéndice 2.

TAXA	No. DE CARÁCTER								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
ECHINOCEREINAE									
<i>Echinocereus pentalophus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	1	0	0	0	2	0	0	2	1
<i>Stenocereus stellatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1
PACHYCEREINAE									
<i>Strophocactus chontalensis</i>	0	0	1	0	2	1	3	1	0
<i>Strophocactus testudo</i>	0	0	1	0	2	1	0	1	0
<i>Lemaireocereus lepidanthus</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Lemaireocereus hollianus</i>	0	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Bergerocactus emoryi</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Pseudomitrocereus fulviceps</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia sanchezmejoradae</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia squamulosa</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia multiareolata</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia scoparia</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia polylopha</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Neobuxbaumia euphorbioides</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Cephalocereus senilis</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Cephalocereus columna-trajani</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Cephalocereus totolapensis</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Cephalocereus nizandensis</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Cephalocereus apicicephalium</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1

TAXA	No. DE CARÁCTER								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Peniocereus striatus</i>	0	2	2	1	2	1	1	0	0
<i>Peniocereus greggii</i>	0	1	2	1	2	1	2	0	0
<i>Peniocereus johnstonii</i>	0	1	2	1	2	1	2	0	0
<i>Peniocereus marianus</i>	0	2	2	1	2	1	2	1	0
<i>Peniocereus lazaro-cardenasii</i>	0	2	2	1	0	?	2	1	0
<i>Peniocereus zopilotensis</i>	0	2	2	1	2	1	2	1	0
<i>Peniocereus viperinus</i>	0	2	2	1	0	0	2	1	0
<i>Backebergia militaris</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Pterocereus gaumeri</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Lophocereus marginatus</i>	0	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Lophocereus schottii</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Lophocereus gatesii</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Marshallocereus eichlamii</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Marshallocereus aragonii</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	1
<i>Carnegiea gigantea</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Nyctocereus serpentinus</i>	0	2	0	0	2	1	0	2	0
<i>Pachycereus pringlei</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Pachycereus grandis</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Pachycereus weberi</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1
<i>Pachycereus tepamo</i>	1	0	0	0	2	1	0	2	1