



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

**EVOLUCIÓN DE CARACTERES ANATÓMICOS DEL TALLO EN LA TRIBU
HYLOCEREEAE (CACTOIDEAE, CACTACEAE)**

TESIS

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

PRESENTA:

DANIEL MARTÍN MARTÍNEZ QUEZADA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

CD. MX.

SEPTIEMBRE, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



OFICIO CPCB/716/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

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 Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de julio de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **MARTÍNEZ QUEZADA DANIEL MARTÍN** con número de cuenta **308224582** con la tesis titulada **"EVOLUCIÓN DE CARACTERES ANATÓMICOS DEL TALLO EN LA TRIBU HYLOCEREEAE (CACTOIDEAE, CACTACEAE)"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO**:

Presidente: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO
Vocal: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Secretario: DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES
Suplente: DRA. ESTELA SANDOVAL ZAPOTITLA
Suplente: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 27 de agosto de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la oportunidad de continuar con mi desarrollo profesional y académico.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca de manutención otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

A la Dra. Teresa Terrazas, por aceptar ser mi tutora principal durante la maestría, por todo su apoyo y las valiosas enseñanzas durante la realización de este proyecto.

A los miembros de mi comité tutor, el Dr. Salvador Arias Montes y la Dra. Silvia Aguilar Rodríguez por sus acertados comentarios durante las evaluaciones tutorales.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A la Dra. Teresa Terrazas, por transmitirme su pasión por el estudio de la anatomía vegetal, por aceptar ser parte fundamental de mi desarrollo académico y por quien siento una profunda admiración y cariño.

A los miembros de mi jurado: Dra. Martha Martínez, Dr. Salvador Arias, Dra. Sonia Vázquez, Dra. Estela Sandoval Zapotitla y Dra. Silvia Aguilar por las observaciones y correcciones que ayudaron a enriquecer este manuscrito.

Al Dr. Salvador Arias, por permitirme hacer uso de las plantas de los invernaderos de investigación del Jardín Botánico IB-UNAM.

A la Biól. Yolanda Morales, por todo su apoyo en el trabajo de invernadero y las facilidades para obtener los datos de recolecta.

A los académicos y personal del Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin por todas las facilidades otorgadas durante mi estancia en el Jardín: Dr. Thomas Borsch, Dr. Nils Köster, Dra. Nadja Korotkova, Dr. Robert Vogt, Ing. Kim Govers, B.Sc. Juliane Bettig, Christopher Neuenfeldt y especialmente a Gabriela Michaelis.

A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias, por su ayuda con el procesamiento de muestras y toma de fotografías en el microscopio electrónico de barrido, del Laboratorio Nacional de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (IB-UNAM).

A mis amigos del cubículo A-105, Marysol Ramírez, Emilio Petrone, Alejandro de la Rosa, Alicia Rojas, Silvia Zumaya y Valeria González.

A mis amigas del Jardín Botánico, Janeth Zamora, Verónica Rodríguez y Bárbara Estrada.

A la Dra. Estela Sandoval y a la Dra. Laura Calvillo, por fomentar y formar parte de mi crecimiento académico y personal.

A Minerva Reynoso.

A Dios, por estar siempre conmigo.

*A mi mamá y a mi hermana Emilia, a quienes amo con todo mi ser;
por su infinito amor y apoyo incondicional en todo momento.*

A mi abuelita Tita, por todas las enseñanzas de vida.

*A mis tíos Pablo, Rosario, Luis, Marcela y especialmente a
Eugenio, a quien le hubiera gustado leer esto.*

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
Análisis filogenéticos en Cactaceae	4
Optimización de caracteres.....	5
Anatomía del tallo	6
Arquitectura caulinar	7
3. OBJETIVOS	10
4. MATERIALES Y MÉTODOS	11
Muestreo	11
Procesamiento histológico	11
Descripción morfo-anatómica	12
Selección y codificación de caracteres	13
Análisis filogenéticos.....	14
Optimización de caracteres y reconstrucción de estados ancestrales	15
Correlación de caracteres.....	15
5. RESULTADOS	17
Arquitectura y morfología caulinar en la tribu Hylocereeae.....	17
Anatomía del tallo en la tribu Hylocereeae	18
Hipótesis de homología: selección y codificación de caracteres	28
Análisis filogenéticos.....	29
Optimización de caracteres y reconstrucción de estados ancestrales	29
Correlación de caracteres.....	30
6. DISCUSIÓN.....	40
Análisis filogenéticos y relevancia de los caracteres estructurales del tallo.....	40
Epifitismo en Hylocereeae.....	43
7. CONCLUSIONES	46
8. LITERATURA CITADA.....	47

LISTADO DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Morfología de los tallos en Hylocereeae.....	20
Figura 2. Micromorfología de la superficie epidérmica en Hylocereeae.....	21
Figura 3. Sistema dérmico en Hylocereeae.....	22
Figura 4. Divisiones e inclusiones minerales de las células epidérmicas.....	23
Figura 5. Hipodermis y córtex en Hylocereeae	24
Figura 6. Diversidad de cristales en el córtex.....	25
Figura 7. Haces vasculares corticales	26
Figura 8. Xilema secundario y peridermis.....	27
Figura 9. Topología del árbol de consenso estricto obtenido mediante Máxima Parsimonia (MP).	31
Figura 10. Topología del mejor árbol obtenido mediante Máxima Verosimilitud (ML)	32
Figura 11. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae	34
Figura 12. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae	35
Figura 13. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae	36
Figura 14. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae	37
Figura 15. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae	38
Figura 16. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae	39
Cuadro 1. Arquitectura caulinar en la tribu Hylocereeae	17
Cuadro 2. Listado de caracteres y sus estados de carácter	29
Cuadro 3. Resumen del análisis de correlación de Pagel.....	33
Apéndice 1	63
Apéndice 2	70

RESUMEN

Este proyecto de investigación está encaminado a entender la evolución de los caracteres morfológicos y anatómicos del tallo en la tribu Hylocereeae, así como determinar la correlación de los caracteres estructurales con la adquisición del epifitismo en este grupo de plantas. Se analizaron 70 especies, correspondientes a los ocho géneros reconocidos para la tribu Hylocereeae y cinco especies de la tribu Echinocereae como grupo externo. Las muestras fueron procesadas para microscopía fotónica y electrónica de barrido. Se obtuvieron 35 caracteres estructurales, que fueron integrados en una matriz combinada con caracteres moleculares de cuatro regiones de ADN de cloroplasto. Se llevaron a cabo análisis filogenéticos mediante Máxima Parsimonia y Máxima Verosimilitud, de evolución de caracteres y de correlación entre los parámetros estructurales estudiados. Los análisis filogenéticos combinados permitieron obtener hipótesis filogenéticas más robustas y recuperar todos los géneros de Hylocereeae con soportes de bootstrap de moderados a máximos. Existen sinapomorfías estructurales y combinaciones particulares de caracteres que apoyan el reconocimiento de los géneros en Hylocereeae. Se corrobora que existe correlación entre la morfología externa de los tallos y la organización de sus tejidos. Los resultados permitieron plantear que tribu Hylocereeae posiblemente apareció como un grupo de plantas terrestres. El hemiepifitismo es un estado transicional importante en la evolución de Hylocereeae, el cual ha sido fundamental para la diversificación de la tribu, particularmente de *Selenicereus*. El epifitismo en Hylocereeae se presenta en los taxones de más reciente diversificación y su adquisición está relacionada con modificaciones en los tejidos de sus tallos.

Palabras clave: Análisis combinado, hemiepifitismo, epifitismo, córtex, tejido vascular.

ABSTRACT

This research project is focused to understand the evolution of the stem morphological and anatomical characters in the Hylocereeae tribe, as well as determinate the correlation of structural characters with the acquisition of epiphytism in this group of plants. Seventy species were analyzed, corresponding to the eight genera recognized for the Hylocereeae and five species of the Echinocereae as an outgroup. The samples were processed for photonic and scanning electron microscopy. Thirty-five structural characters were obtained and integrated into a combined matrix with molecular data of four chloroplast DNA regions. Phylogenetic analysis were carried out using Maximum Parsimony and Maximum Likelihood. In addition, an analysis of character optimization was carried out and the correlation between the structural parameters studied was analyzed. The combined phylogenetic analysis in Hylocereeae allowed to obtaining more robust phylogenetic hypotheses and recover all genera with moderate to maximum bootstrap supports. There are structural synapomorphies or unique combinations of characters that support the recognition of genera in Hylocereeae. There are significant correlations between the external morphology of the stem and their tissues. Character optimization allows hypothesizing that the Hylocereeae appeared as a group of terrestrial plants. Hemiepiphytism is an important transitional state in the evolution of the Hylocereeae, which has been fundamental for the diversification of the tribe, particularly of *Selenicereus*. Epiphytism in Hylocereeae occurs in the most recently diversified taxa and is related to tissue modifications of their stems.

Keywords: Combined analysis, hemiepiphytism, epiphytism, cortex, vascular tissue.

1. INTRODUCCIÓN

La biología comparada es una rama de la biología que se encarga de estudiar los patrones generados como resultado de los procesos evolutivos; una de sus disciplinas es la sistemática filogenética, la cual estudia la diversidad orgánica a través del reconocimiento de las relaciones de parentesco entre los organismos representadas en filogenias, las cuales constituyen un punto de partida para comprender patrones evolutivos y desarrollar hipótesis adaptativas, describir cambios morfológicos, así como dilucidar las relaciones de la biota con su distribución geográfica (Morrone, 2000; Judd *et al.*, 2002; Morrone, 2013).

La familia Cactaceae tiene una gran diversidad morfológica vegetativa y reproductiva, condiciones que les han permitido proliferar en una gran variedad de ambientes. Un caso excepcional es el de las cactáceas epífitas, las cuales se distribuyen en tres tribus dentro de Cactoideae: Echinocereae, Rhipsalideae e Hylocereae. Esta última, resulta ser muy importante debido al número de taxones que la integran y su diversidad de formas de vida (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978; Plume *et al.*, 2013; Korotkova *et al.*, 2017). La tribu Hylocereae se distribuye mayoritariamente en México, las especies que la integran se caracterizan por tener hábito arbustivo, terrestres, trepadoras o epífitas; con tallos acostillados, espinosos o con espinas reducidas, con o sin raíces aéreas, erectos, procumbentes, trepadores o colgantes (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001).

La sistemática de Hylocereeae es compleja, situación que se ve reflejada en el número de géneros que se han reconocido para esta tribu a través del tiempo, el cual ha oscilado entre tres y 32 géneros, de acuerdo con varios autores (Schumann, 1899; Britton y Rose, 1920; Buxbaum, 1958; Backeberg, 1959; Bravo-Hollis, 1978; Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001; Bauer, 2003; Hunt, 2006); sin embargo, actualmente existe un consenso en reconocer ocho géneros: *Acanthocereus*, *Aporocactus*, *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Kimnachia*, *Pseudorhipsalis*, *Selenicereus* y *Weberocereus* (Korotkova *et al.*, 2017). Este proyecto de investigación tiene como propósito principal estudiar la evolución de los caracteres anatómicos y morfológicos de los tallos dentro de la tribu Hylocereeae y determinar la correlación de los caracteres estructurales con la adquisición del epifitismo en este grupo de plantas.

2. ANTECEDENTES

En 1981, Nelson y Platnick propusieron dividir a la biología en dos grandes grupos de disciplinas científicas, que denominaron biología general y biología comparada. La primera estudia la uniformidad de la vida, comprendiendo aquellas que trabajan usualmente con una especie concreta, las cuales permiten descubrir propiedades que luego pueden generalizarse al resto de los seres vivos como la genética, la citología, la ecología y la fisiología. Por su parte, la biología comparada estudia la biodiversidad y las causas que la explican, comprendiendo disciplinas que comparan especies diferentes, para entender los datos acumulados por la biología general, tal es el caso de la sistemática y la biogeografía, principalmente (Morrone, 2007).

La sistemática busca reconocer los patrones de relación entre las especies y entre los diferentes grupos de éstas, trata de indagar acerca de la naturaleza de tales relaciones; mientras que, la biogeografía estudia cómo diferentes grupos taxonómicos entrelazaron sus historias de distribución geográfica (Espinosa y Llorente, 1996). Estas disciplinas trabajan en conjunto, ofreciendo así, un sistema de referencia natural estable, robusto y predictivo, sobre el cual otras disciplinas biológicas pueden analizar los patrones generados como resultado de procesos evolutivos (Papavero *et al.*, 2001). Los análisis filogenéticos establecen un vínculo que unifica a la sistemática con la biogeografía, constituyendo un punto de partida para comprender patrones evolutivos y desarrollar hipótesis adaptativas, describir cambios morfológicos, así como dilucidar las relaciones de la biota con su distribución geográfica (Morrone, 2000; Judd *et al.*, 2002; Morrone, 2013).

Análisis filogenéticos en Cactaceae

Desde la década de 1970, con el desarrollo de tecnologías aplicadas al aislamiento, amplificación y secuenciación de ADN, el uso de datos moleculares en los análisis filogenéticos comenzó a incorporarse cada vez más extensivamente (Moritz y Hillis, 1996). Los estudios filogenéticos con datos moleculares, han sido fundamentales para entender las relaciones de ancestría de los taxones en Cactaceae (Wallace, 1995; Butterworth *et al.*, 2002; Nyffeler, 2002; Arias *et al.*, 2003; Arias *et al.*, 2005; Butterworth y Wallace, 2005; Griffith y Porter, 2009; Ritz *et al.*, 2007; Bárcenas *et al.*, 2011; Calvente *et al.*, 2011; Demaio *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Ritz *et al.*, 2012; Schlumpberger y Renner, 2012; Franck *et al.*, 2013; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2013; Sánchez *et al.*, 2014; Bárcenas, 2015; Vázquez-Lobo *et al.*, 2015; Calvente *et al.*, 2016). No obstante, existen muy pocos estudios filogenéticos moleculares para la tribu Hylocereeae y los géneros que la integran (Cruz *et al.*, 2016; Rosas Reinhold, 2017; Korotkova *et al.*, 2017).

Aunque por muchos años, las observaciones obtenidas por métodos de la taxonomía tradicional (morfología, anatomía o citogenética) dominaron el ámbito de los estudios filogenéticos, en Cactaceae, los análisis filogenéticos con caracteres morfológicos son pocos (Nyffeler y Eggli, 1997; Terrazas y Loza-Cornejo, 2002; Arias y Terrazas, 2006); sin embargo, existen otros ejemplos en donde se han combinado caracteres estructurales y moleculares para esclarecer las relaciones de ancestría en algunos taxones de Cactaceae, demostrando así, la relevancia de incluir diferentes fuentes de información para resolver problemas en la topología de las filogenias donde una sola fuente de datos no permitió la resolución de clados como en *Trichocereus* (Albesiano y Terrazas, 2012),

Cephalocereus (Tapia *et al.*, 2017), *Hylocereeae* (Cruz, 2018) y *Echinocereus* (Sánchez *et al.*, 2018).

Optimización de caracteres

La optimización o mapeo de caracteres, engloba un conjunto de técnicas que permiten representar sobre un cladograma la historia evolutiva de un carácter determinado. En dicha historia se pueden reconocer sus estados de carácter plesiomórficos y apomórficos, permitiendo reconstruir la evolución de un sistema de órganos e incluso organismos completos, lo que implica la reconstrucción de las secuencias de los distintos estados de carácter, para revelar series de transformación (Morrone, 2013).

El mapeo de los caracteres sobre una filogenia conocida lo más resuelta posible, permite reconocer qué caracteres morfológicos pueden ser utilizados para identificar un grupo monofilético particular, además de contrastar hipótesis sobre procesos evolutivos, como el origen de caracteres adaptativos, patrones de diversificación y convergencias evolutivas (Morrone, 2000).

Actualmente, son pocos los estudios de optimización de caracteres en *Cactaceae* (Edwards *et al.*, 2005; Griffith y Porter, 2009; Calvente *et al.*, 2011; Demaio *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Schlumpberger y Renner *et al.*, 2012; Sánchez *et al.*, 2014; Calvente *et al.*, 2016); éstos hacen uso principalmente de caracteres morfológicos y en menor medida de atributos anatómicos, a pesar de que éstos han demostrado ser valiosos para soportar clados y entender aspectos biomecánicos y ecofisiológicos en

muchos grupos de plantas (Horn *et al.*, 2009; Sandoval-Zapotitla *et al.*, 2010a, 2010b; Schmerler *et al.*, 2012; Ocampo *et al.*, 2013; Andrés-Hernández *et al.*, 2014; Clement *et al.*, 2014).

Anatomía del tallo

Los estudios orientados a analizar la anatomía de los tallos en Cactaceae, enfatizan la relevancia taxonómica y evolutiva de los caracteres anatómicos, principalmente dentro de la subfamilia Cactoideae. Los atributos anatómicos proveen caracteres importantes como diagnósticos a diferentes niveles taxonómicos, incluso para ayudar a distinguir entre géneros y especies estrechamente relacionados, y han demostrado ser caracteres informativos en las filogenias morfológicas y los análisis combinados (Terrazas y Arias, 2003; Terrazas y Mauseth, 2002; Sánchez *et al.*, 2018; Tapia *et al.*, 2017).

Los caracteres anatómicos en Cactaceae resultan muy útiles para estudiar los tallos en términos de anatomía funcional, debido a que proveen diferentes propiedades mecánicas y al mismo tiempo están correlacionados con la morfología de los tallos (Terrazas y Mauseth, 2002; Reyes-Rivera *et al.*, 2015; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017). Existen algunos estudios dedicados a analizar la estructura anatómica de los tallos en Hylocereeae; sin embargo, aunque estos trabajos sólo analizan algunas especies de la tribu con fines descriptivos, se resalta la importancia sistemática de los tejidos dérmico y fundamental. Por lo anterior, estudiar los atributos anatómicos del tallo bajo un contexto filogenético ayuda a entender la evolución estructural y su relación con la arquitectura de los tallos, en esta familia de plantas (Eggli, 1984; Sajeve y Mauseth, 1991; Mauseth y

Sajeva, 1992; Loza-Cornejo y Terrazas, 2003; Terrazas y Arias, 2003; Dettke y Milazene-Gutierrez *et al.*, 2008; García-Aguilar *et al.*, 2009; Gómez-Hinostrosa *et al.*, 2014; Martínez-Quezada, 2016; Jáuregui *et al.*, 2017).

Arquitectura caulinar

La morfología de los tallos en las angiospermas es compleja, pues es el resultado de la combinación de componentes genéticos, estructurales y fisiológicos, los cuales son una respuesta a componentes ambientales. Al conjunto de características que expresan la forma de las plantas se denomina arquitectura, la cual engloba el hábito, la forma de crecimiento, el tipo de ramificación y orientación de las ramas, así como la forma y anatomía de los tallos (Tomlinson, 1983).

Para describir la morfología de los tallos en cactáceas, tradicionalmente se ha utilizado la terminología referente al hábito (forma y aspecto exterior general de una planta en su etapa madura), en donde se reconocen los árboles, sufrútices, arbustos, lianas, enredaderas y hierbas (Judd *et al.*, 2002; Valencia Ávalos *et al.*, 2012); sin embargo, considerando la complejidad de los tallos en esta familia de plantas, el hábito es insuficiente para describirlos. Esto se vuelve aún más problemático en el caso de las cactáceas que crecen sobre otras plantas, en donde el mismo taxón es reportado como terrestre o epífita, cuando en realidad el medio de enraizamiento puede ser transicional en su ciclo de vida.

Vázquez-Sánchez *et al.* (2012), propusieron utilizar la forma de crecimiento para describir el diseño o figura y la construcción de los individuos, junto con los cambios que

sufre a lo largo de su vida. Estos autores reconocieron en la subfamilia Cactoideae formas de crecimiento sin ramificaciones (columnares), ramificadas (candelabroiformes) y tallos esféricos, con o sin ramificaciones (globosas). En cuanto al tipo de ramificación, señalan que puede ser acrótona, cuando las ramas se desarrollan cerca del ápice del eje principal, dicótoma cuando el meristemo apical se divide en dos, mesótona, cuando de un eje definido se desarrollan ramas que se ramifican a su vez formando una copa amplia, o basítona, cuando las ramas surgen desde la base.

Las ramas pueden tener diferente orientación, pueden ser erectas o ascendentes, decumbentes, cuando tienden a inclinarse, postradas, cuando se posan directamente sobre el sustrato, o péndulas, cuando las ramas cuelgan libremente como en las cactáceas epífitas. Los tallos en Cactaceae presentan una gran diversidad de formas, actualmente se reconocen tallos cilíndricos, aplanados y globosos; sin embargo, esto no es suficiente para describir la gran variación de los tallos en la familia, lo que ha llevado a problemas en su descripción.

La terminología mencionada no ha sido aplicada a las cactáceas epífitas, particularmente a la tribu Hylocereeae, que incluye las formas más especializadas dentro de la familia y dadas sus modificaciones morfológicas, ha sido complicado definir su plan arquitectónico, aspecto indispensable para entender su evolución y las relaciones que establecen con el ambiente.

Dados los antecedentes, en esta tesis se pretende dar respuesta a las preguntas: ¿cuáles son los estados de carácter plesiomórficos y apomórficos de los

caracteres anatómicos y morfológicos de la tribu Hylocereeae?, ¿existen caracteres que apoyen el reconocimiento de clados a diferentes niveles taxonómicos?, ¿la variación morfológica y los aspectos mecánicos de los tejidos de los tallos en Hylocereeae pueden explicar su arquitectura caular?, y ligado a esta pregunta, ¿existe una correlación de los caracteres estructurales de los tallos de este grupo de plantas con la adquisición del epifitismo y sus variantes (epifitismo estricto vs. hemiepifitismo)?

3. OBJETIVOS

Objetivo general

- Entender la evolución estructural del tallo en la tribu Hylocereeae (Cactoideae, Cactaceae) sensu Korotkova *et al.* (2017).

Objetivos particulares

- Evaluar la morfología y anatomía del tallo de los miembros de la tribu Hylocereeae y su grupo hermano (Echinocereeae).
- Llevar a cabo análisis filogenéticos y de optimización de caracteres para reconocer los estados de carácter plesiomórficos y apomórficos, así como saber si existen atributos estructurales que apoyen el reconocimiento de los clados en la filogenia propuesta para Hylocereeae.
- Identificar los atributos morfológicos y mecánicos en los tejidos de los tallos, que permiten explicar la arquitectura caulinar en los miembros de esta tribu.
- Determinar si existe relación entre la evolución estructural del tallo de las plantas de esta tribu y el tipo de interacción que establecen con el medio de enraizamiento.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Se estudiaron 70 especies correspondientes a todos los géneros de Hylocereeae: *Acanthocereus*, *Aporocactus*, *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Kimnachia*, *Pseudorhipsalis*, *Selenicereus* y *Weberocereus* (Korotkova *et al.* 2017; Apéndice 1). Para representar al grupo externo se seleccionaron cinco especies de la tribu Echinocereae, grupo hermano de Hylocereeae (Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Korotkova *et al.*, 2017): *Bergerocactus emoryi* (Engelm.) Britton & Rose, *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, *Escontria chiotilla* (Weber ex Schum.) Rose, *Pachycereus pecten-aborginum* (Engelm. ex Watson) Britton & Rose, *Polaskia chichipe* (Gosselin) Backeb. y *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. Por cada especie se seleccionaron, al menos, tres individuos diferentes de la Colección de Cactáceas del Jardín Botánico, Instituto de Biología (Universidad Nacional Autónoma de México), así como de la Colección de Plantas Tropicales y Subtropicales del Jardín Botánico de Berlín (Freie Universität Berlin). De cada planta se removieron segmentos de la región media y la base de tallos maduros, que incluían el tejido dérmico, cortical y parte del tejido vascular, inmediatamente se fijaron con formaldehído, ácido acético, etanol y agua (Ruzin, 1999), por 72 h.

Procesamiento histológico

Las muestras se enjuagaron con agua corriente y se prosiguió con la deshidratación de las mismas. Las muestras se dividieron en dos partes, una se procesó a través de la microtecnia convencional de inclusión en parafina, la cual se inició con la deshidratación

en una serie gradual de etanol al 50%, 70%, 96% y 100%, en un cambiador automático Leica TP1020. Con los bloques orientados en el plano transversal, se obtuvieron cortes a 14 μm de espesor con un micrótopo de rotación Leica RM2125RT, éstos se tiñeron mediante la técnica de tinción doble de safranina-verde rápido y fueron montadas con resina sintética. La segunda parte del material se preparó para su análisis con microscopía electrónica de barrido (MEB), las muestras se deshidrataron manualmente en una serie ascendente de etanol al 50%, 70%, 96% y 100%, enseguida se ultrasonificaron con cloroformo, por 15 min, para eliminar las ceras epicuticulares (Cota-Sánchez y Bomfim-Patricio, 2010), posteriormente se desecaron hasta punto crítico con CO_2 y se montaron en portamuestras de aluminio con cinta doble cara para cubrirlas con oro.

Descripción morfo-anatómica

La descripción morfológica se llevó a cabo mediante la observación de los ejemplares de las colecciones vivas de ambos jardines botánicos, así como de los ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU) y el Herbarium Berolinense (B). La terminología empleada se basó principalmente en las descripciones de Britton y Rose (1920), Bravo-Hollis (1978) y Gibson y Nobel (1986); esta misma literatura se utilizó para conocer el tipo de interacción con el medio de enraizamiento, dado que este atributo no es observable en los ejemplares vivos o en los herborizados.

Para llevar a cabo las descripciones anatómicas, se realizaron observaciones del tejido dérmico, cortical, así como el tejido vascular, con un fotomicroscopio Olympus Bx51 utilizando campo claro y polarización y se generaron fotomicrografías con una cámara

digital Evolution™ LC Color. Las observaciones de superficie epidérmica se realizaron con un microscopio electrónico de barrido Hitachi SU1510, a 10 kV y se generaron fotomicrografías. Las descripciones anatómicas se llevaron a cabo utilizando la terminología propuesta por Koch *et al.* (2009) para el tejido dérmico, la terminología propuesta por Hartl *et al.* (2007) y Angyalossy *et al.* (2016), para describir el tipo de inclusiones minerales, así como la terminología de Terrazas y Arias (2003) y Terrazas y Mauseth (2002) para describir el tejido cortical y vascular.

Selección y codificación de caracteres

La selección de los caracteres y su codificación parte de una hipótesis de homología, la cual establece que la presencia de un carácter, en dos o más taxones, puede ser explicada como continuidad histórica (ancestría común) e incluye una serie de transformación polarizada (De Luna y Mishler, 1996). Los caracteres cualitativos se codificaron como binarios o multiestado ordenados.

Para el espesor de la cutícula, se tomaron diez mediciones de cada individuo con el analizador de imágenes Image-Pro Plus v.6.0 (Media Cybernetics), los datos se procesaron mediante un análisis de varianza (ANOVA) y posteriormente se compararon las medias con una prueba de Tukey; con base en el resultado de esta prueba se establecieron sus estados de carácter. En el caso del número de estratos hipodérmicos, por ser un carácter cuantitativo discreto, se utilizó la moda para establecer los estados de carácter.

Se utilizaron las secuencias de los marcadores de DNA de cloroplasto: intrón *trnK*, *matK*, el intrón *rpl16*, el espaciador *rps3-rpl16* y el espaciador *trnL-F*, generadas y

alineadas por Korotkova *et al.* (2017). Debido a que, en la mayoría de los casos, cada especie en el alineamiento original tenía más de un individuo representado, se eliminaron los taxones repetidos, dejando un representante por especie, siempre y cuando se contaran con datos estructurales para las mismas. En total se eliminaron 77 individuos de las 154 terminales de la filogenia publicada, es importante mencionar que algunas subespecies que Korotkova *et al.* (2017) consideraron en su análisis, se conservaron, pues aún se desconoce si corresponden o no a especies.

Análisis filogenéticos

Se realizó una matriz combinada con 5145 datos moleculares y 35 caracteres estructurales. Se llevó a cabo un análisis de máxima parsimonia (MP) con TNT v.1.5 (Goloboff y Catalano, 2016), los *indels* y los datos estructurales fueron codificados como nucleótidos (0=A, 1=C, 2=G, 3=T; Cruz, 2018). Todos los caracteres se trataron como desordenados y con pesos iguales. Se empleó búsqueda heurística con adición de secuencias simple y 15000 réplicas, el algoritmo de intercambio de ramas utilizado fue TBR (tree bisection reconnection). Para el soporte de ramas se emplearon 5000 réplicas de bootstrap (BS).

Para el análisis de máxima verosimilitud (ML) se empleó RAxMLGUI (Silvestro y Michalak, 2012), se declaró una partición para cada marcador molecular, así como una partición para los *indels*, declarada como datos binarios y otra para los datos morfo-anatómicos, declarada como datos multiestado (Cruz, 2018). Para los datos moleculares cada partición utilizó el modelo de sustitución GTR+I+G (Korotkova *et al.*, 2017) y para los

datos estructurales se utilizó el modelo Mk (Lewis, 2001; Cruz, 2018). Se llevó a cabo el cálculo del árbol de máxima verosimilitud, posteriormente se realizaron 5000 réplicas de bootstrap y se generó un árbol de consenso de mayoría.

Optimización de caracteres y reconstrucción de estados ancestrales

El análisis de evolución de caracteres se llevó a cabo en Mesquite v.3.2 (Maddison y Maddison, 2017), se utilizó el mejor árbol obtenido del análisis de máxima verosimilitud, y la reconstrucción de los estados ancestrales se llevó a cabo mediante máxima verosimilitud. Las reconstrucciones de máxima verosimilitud fueron calculadas bajo el modelo Mk1 (Markov k -state 1-parameter), el cual asume que todas las transiciones entre los caracteres discretos son iguales (Clement *et al.*, 2014).

Correlación de caracteres

Para probar la relación de los atributos anatómicos con la arquitectura caulinar en Hylocereeae, se utilizó el método de correlación de Pagel (Pagel, 1994), a través de la librería Phytools (Revell, 2012) de RStudio v.1.1.447 (RStudio Team, 2016); esta prueba describe la evolución independiente de dos caracteres binarios, utilizando un modelo de cuatro parámetros y calcula la significancia del radio de verosimilitud ($-2\ln L$) usando la distribución χ^2 . La hipótesis de independencia filogenética se rechaza sólo cuando el valor de significancia es menor a 0.05 ($P < 0.05$).

Para llevar a cabo este análisis se eliminaron las terminales pertenecientes al grupo externo en el árbol de máxima verosimilitud obtenido, además se generó una nueva matriz de datos, recodificando los caracteres multiestado relacionados con la arquitectura

caulinar: tipo de interacción con el medio de enraizamiento, orientación de las ramas, número de costillas en los tallos maduros, la apariencia de las espinas y el desarrollo de raíces adventicias a lo largo del tallo.

El mismo procedimiento fue aplicado a los caracteres anatómicos que se asocian con el soporte mecánico: la forma y engrosamiento de la pared periclinal externa de las células epidérmicas, tipo de células hipodérmicas, el número de estratos hipodérmicos, el tipo de córtex, la esclerificación del córtex, el esclerénquima asociado al floema de los haces vasculares corticales, el crecimiento secundario de los haces vasculares corticales, el retraso en el desarrollo de fibras en el xilema secundario, así como el crecimiento secundario diferencial. El listado de los caracteres recodificados con sus estados de carácter se encuentra en el Apéndice 2.

5. RESULTADOS

Arquitectura y morfología caular en la tribu Hylocereeae

El hábito es arbustivo en todos los taxones de la tribu Hylocereeae, la forma de crecimiento es ramificada difusa y las ramas pueden ser arqueadas, decumbentes o péndulas (Fig. 1A-C). Los tallos de los taxones analizados presentan un número variable de costillas, desde dos hasta más de siete (Fig. 1D-H). Los podarios pueden tener o no proyecciones (Fig. 1I); cuando éstas existen son agudas (Fig. 1J), redondeadas (Fig. 1K) o espoloneadas (Fig. 1L). Las aréolas en el tallo tienen espinas conspicuas o inconspicuas. La tribu Hylocereeae se caracterizó por mucho tiempo por incluir taxones trepadores; sin embargo, tiene representantes que son terrestres, hemiepífitos secundarios, con raíces adventicias (Fig. 1M), así como epífitos estrictos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Arquitectura caular en las especies analizadas de la tribu Hylocereeae.

Arquitectura caular de la tribu Hylocereeae						
Hábito	Forma de crecimiento	Tipo de ramificación	Orientación de las ramas	Tipo de interacción con el medio de enraizamiento	No. de costillas	Género
Arbusto	Ramificada (candelabroiformes)	Difusa	Arqueadas	Terrestre	Más de dos	<i>Acanthocereus</i>
			Decumbentes	Hemiepífita secundaria	Más de dos	<i>Selenicereus</i> , <i>Weberocereus</i>
					Dos	
			Péndulas	Epífita	Más de dos	<i>Aporocactus</i>
Dos	<i>Disocactus</i> , <i>Epiphyllum</i> , <i>Kimnachia</i> , <i>Pseudorhipsalis</i>					

Anatomía del tallo en la tribu Hylocereeae

Epidermis en vista superficial. Las células epidérmicas son poligonales, tetragonales, tetragonal-elongadas o poligonal-elongadas (Fig. 2A-D); por su parte los contornos celulares son rectos u ondulados tipo S o tipo U (Fig. 2E-G). El microrrelieve de las paredes anticlinales puede ser liso o estriado (Fig. 2H y I). Las paredes periclinales pueden tener microrrelieve liso o estriado (Fig. 2J). En todos los casos los taxones tienen estomas paralelocíticos.

Epidermis en sección transversal. La cutícula es lisa y varía en grosor desde 1.97 hasta 5.26 μm , en algunos taxones hay intrusiones de la cutícula entre las células epidérmicas (Fig. 3A). La epidermis es uniestratificada, está conformada por células de paredes delgadas; la pared periclinal externa puede ser aplanada, convexa o hemiesférica (Fig. 3B-D) y en algunos taxones se encuentra engrosada. Los estomas pueden estar superficiales o hundidos (Fig. 3E). Las células epidérmicas pueden dividirse anticlinalmente de forma secundaria (Fig. 3F) o desarrollar protuberancias epidérmicas (Fig. 4A). Todos los taxones revisados tienen cristales de oxalato de calcio en las células epidérmicas, los cuales pueden ser prismáticos grandes o de tamaño variable y naviculares (Fig. 4B-D).

Córtex. Por debajo de la epidermis se encuentra la hipodermis, la cual tiene entre 1 y 4 estratos y puede ser colenquimatosa (Fig. 5A) o parenquimatosa (Fig. 5B). Las células hipodérmicas son tangencial o radialmente alargadas (Fig. 5C). El córtex es heterogéneo (Fig. 5D) u homogéneo (Fig. 5E) y llega a esclerificarse (Fig. 5F). La forma de los cristales de oxalato de calcio en esta región son muy variables: cúbicos, pinacoides (estiloideos,

naviculares, aciculares solitarios o en rafidios) y drusas (Fig. 6A-E). Todos los taxones presentan una gran cantidad de células de mucílago. Los haces vasculares corticales son colaterales, algunas veces con fibras sobre el floema o con crecimiento secundario (Fig. 7A-C).

Cilindro vascular. El cilindro vascular está delimitado por un número variable de estratos de fibras. El floema secundario es conductor y no conductor. El xilema secundario (madera) forma un cilindro uniforme (Fig. 8A) o diferencial, debido a que no hay actividad cambial en dos polos opuestos, formando una elipse (Fig. 8B). La madera es fibrosa, sin anillos de crecimiento y el parénquima axial es paratraqueal escaso (Fig. 8C); sin embargo, los vasos pueden estar embebidos en parénquima (Fig. 8D).

Peridermis. Los tallos eventualmente desarrollan peridermis en las secciones más viejas; notoriamente en algunas especies, la peridermis se desarrolla en el ápice de las costillas de los tallos, que son relativamente jóvenes (Fig. 8E). En todos los casos, el felógeno se origina de las células epidérmicas, no hay felodermis, las células del felema son tabulares, con engrosamiento y esclerificación uniforme de todas sus paredes, dejando el lumen celular muy reducido.

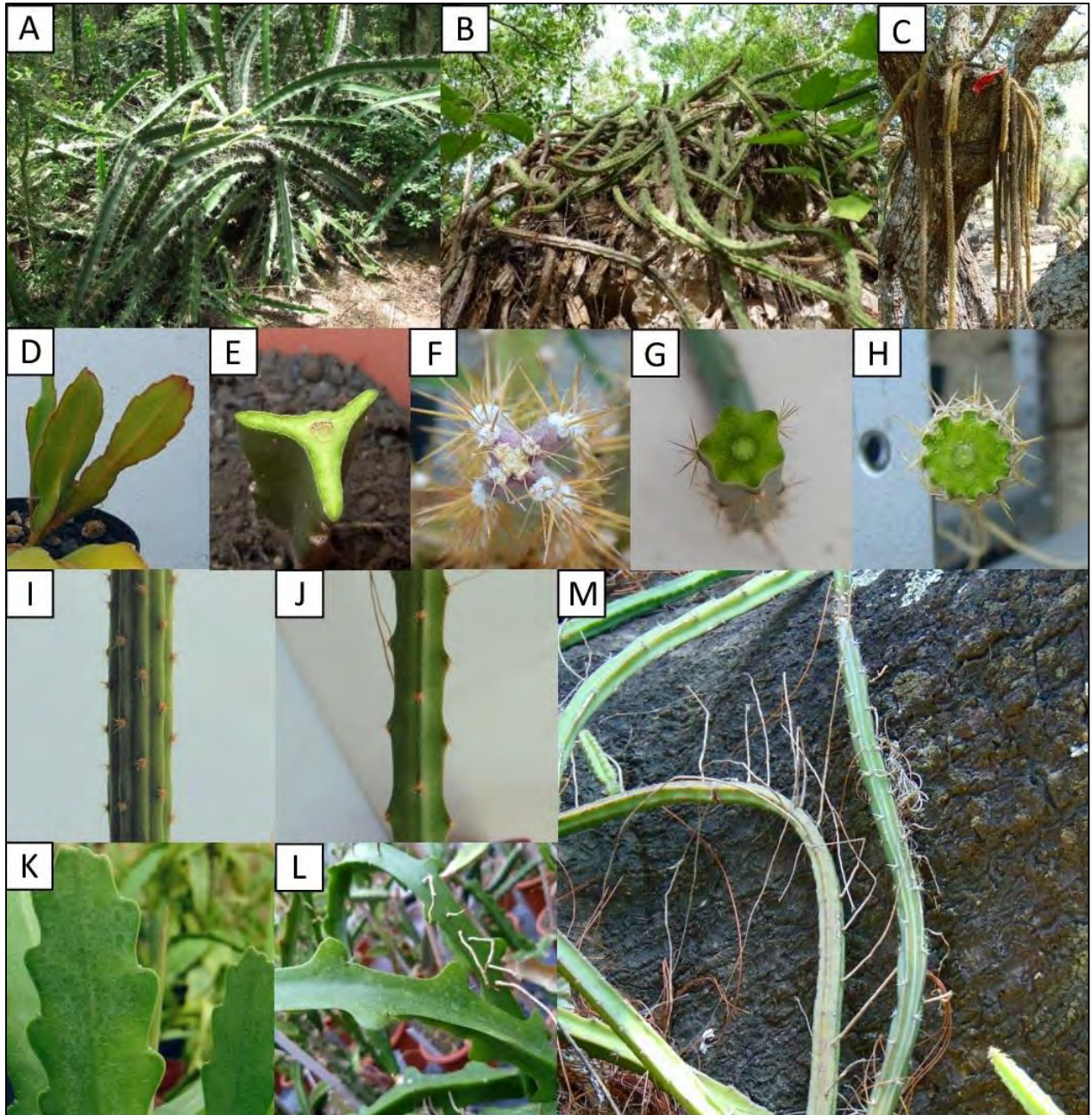


Figura 1. Morfología de los tallos en Hylocereeae. **A)** *Acanthocereus tetragonus*, hábito arbustivo se muestra la orientación de las ramas arqueadas. **B)** *Selenicereus grandiflorus*, tallos decumbentes. **C)** *Aporocactus flagelliformis*, tallos péndulos. **D)** *Epiphyllum phyllanthus*, tallos con dos costillas. **E)** *Selenicereus glaber*, tallos con tres costillas. **F)** *Disocactus speciosus*, tallos con cuatro costillas. **G)** *Selenicereus atopilosus*, tallos con seis costillas. **H)** *Selenicereus vagans*, tallos con más de siete costillas. **I)** *Selenicereus dorschianus*, podarios sin proyecciones. **J)** *Selenicereus spinulosus*, podarios agudos. **K)** *Epiphyllum* sp., podarios redondeados. **L)** *Selenicereus calcaratus*, podarios espoloneados. **M)** *Selenicereus spinulosus*, raíces adventicias a lo largo del tallo.

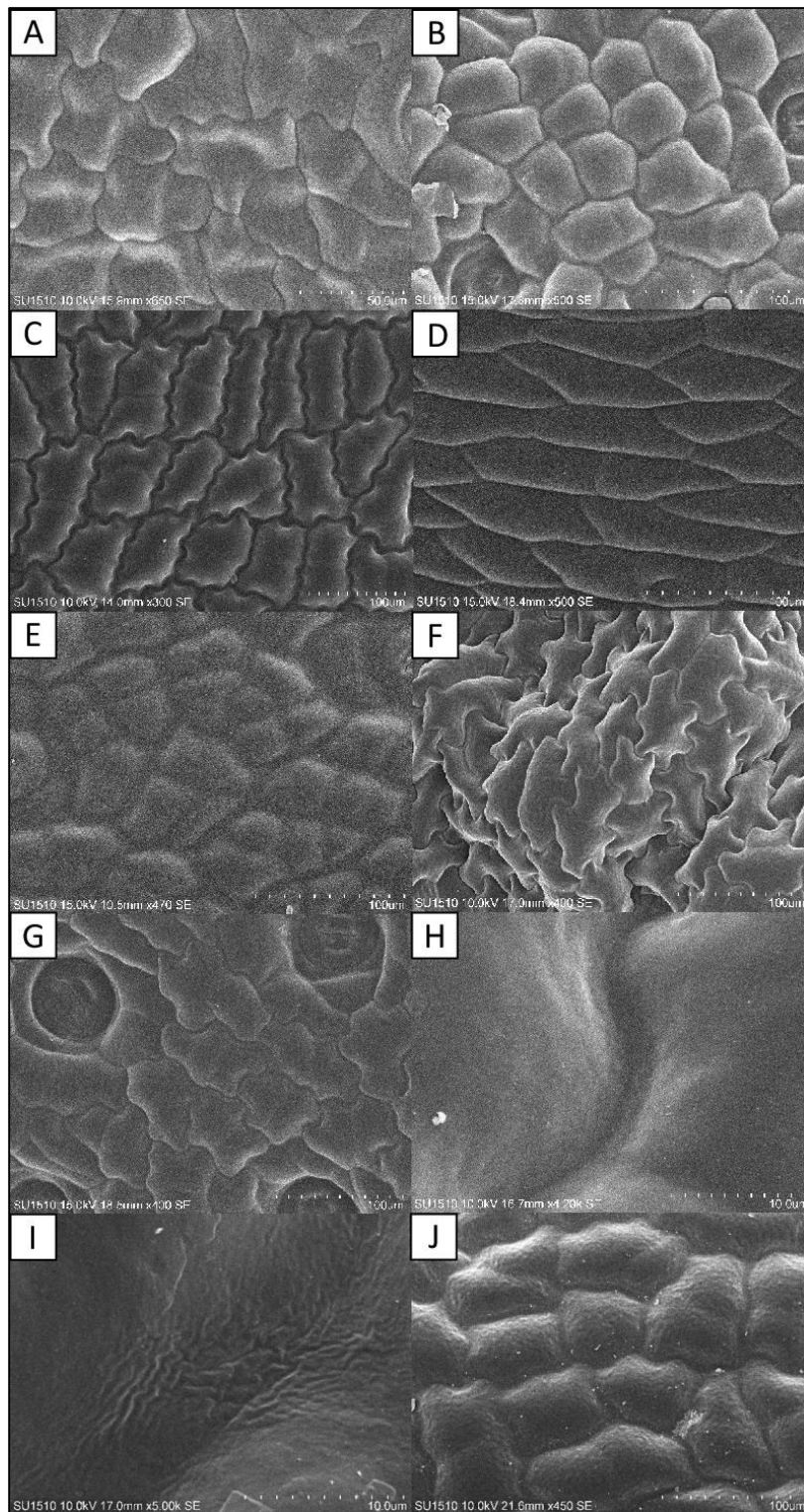


Figura 2. Micromorfología de la superficie epidérmica en Hylocereeae. A-D) Forma de las células epidérmicas. **A)** *Selenicereus dorschianus*, poligonales. **B)** *S. purpusii*, tetragonales. **C)** *S. megalanthus*, tetragonal-elongadas. **D)** *Weberocereus tunilla* subsp. *biolleyi*, poligonal-elongadas. E-G) Forma de los contornos celulares. **E)** *S. hamatus*, rectos. **F)** *Kimnachia ramulosa*, ondulados tipo U. **G)** *S. ocamponis*, ondulados tipo S. H-I) Microrrelieve de las paredes anticlinales. **H)** *Disocactus quezaltecus*, liso. **I)** *Acanthocereus chiapensis*, estriado. **J)** *Disocactus crenatus* subsp. *kimnachii*, microrrelieve ligeramente rugoso de la pared periclinal externa.

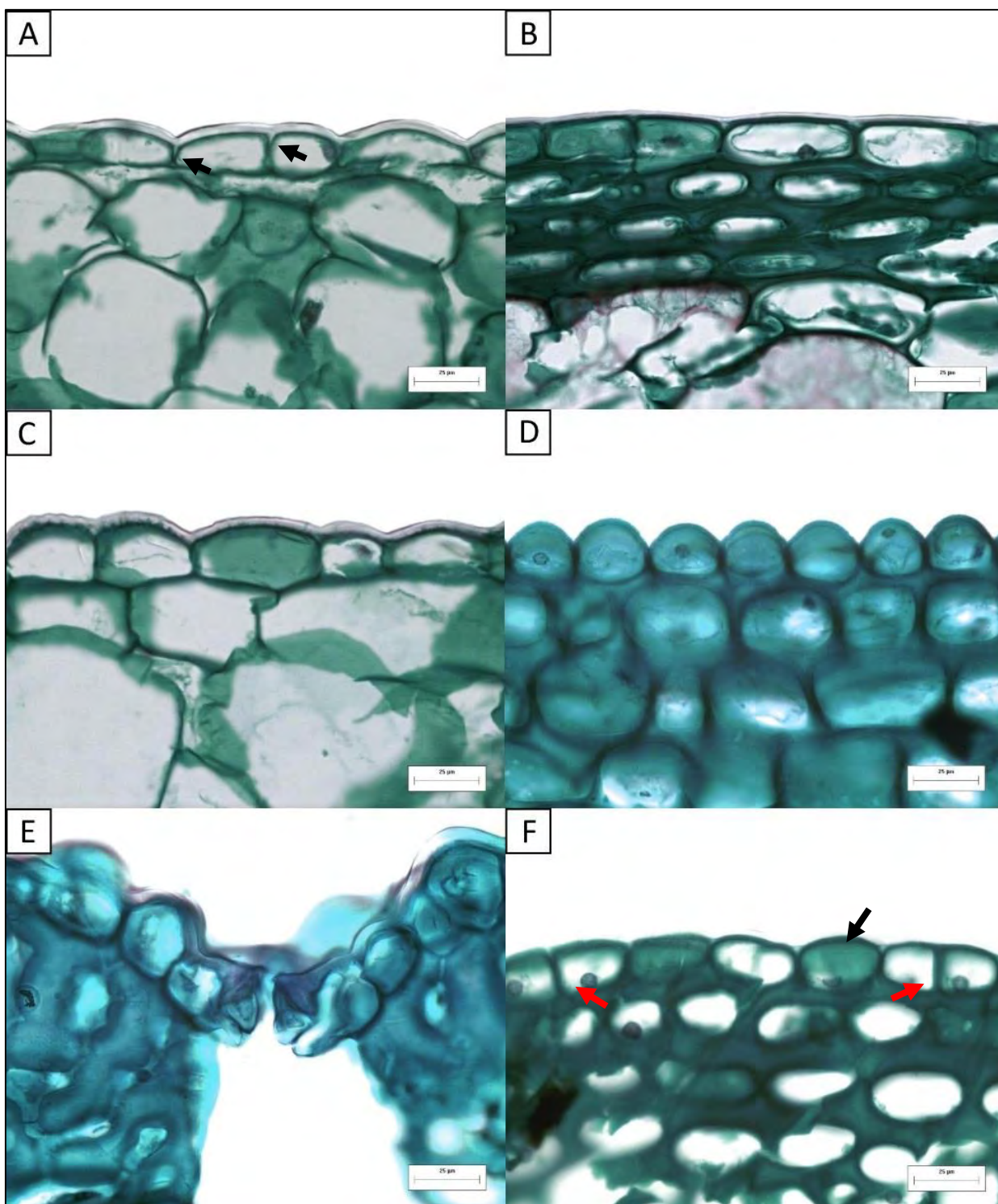


Figura 3. Sistema dérmico en Hylocereeae. **A)** *Psudorhypsalis ramulosa*, intrusiones cuticulares (flechas negras). **B)** *Selenicereus hamatus*, paredes periclinales externas aplanadas. **C)** *Disocactus quezaltecus*, paredes periclinales externas convexas. **D)** *Weberocereus biolleyi*, paredes periclinales externas hemiesféricas. **E)** *Selenicereus ocamponis*, estomas hundidos. **F)** *Selenicereus atropilosus*, células epidérmicas con divisiones secundarias anticlinales (flechas rojas) y sin divisiones secundarias (flecha negra). Barras: 25 µm.

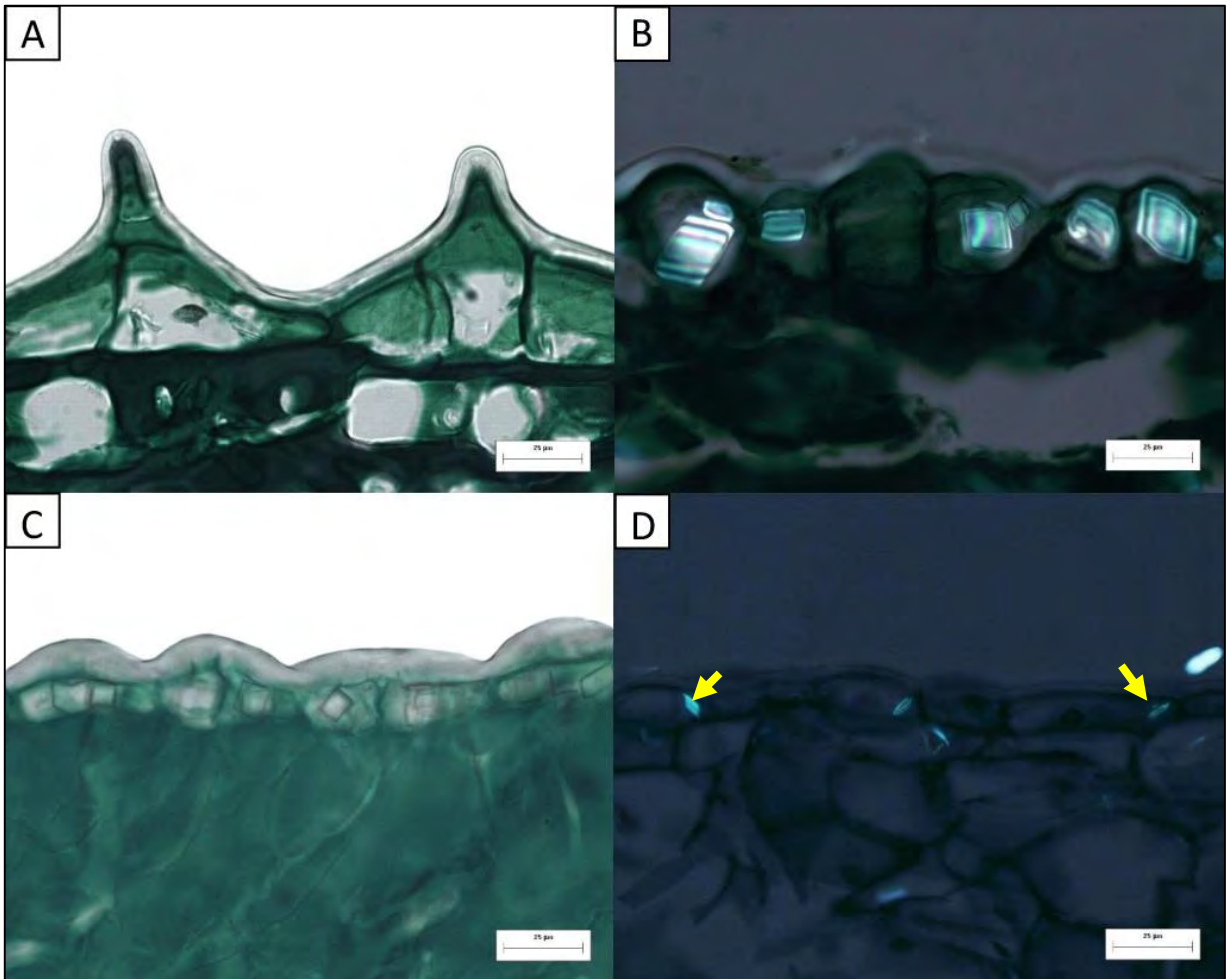


Figura 4. Divisiones e inclusiones minerales de las células epidérmicas. **A)** *Selenicereus validus*, protuberancias epidérmicas. **B)** *Acanthocereus chiapensis*, cristales prismáticos vistos con luz polarizada. **C)** *Selenicereus purpusii*, cristales prismáticos. **D)** *Epiphyllum pumilum*, cristales naviculares en las células epidérmicas (flechas amarillas) vistos con luz polarizada. Barras: 25 µm.

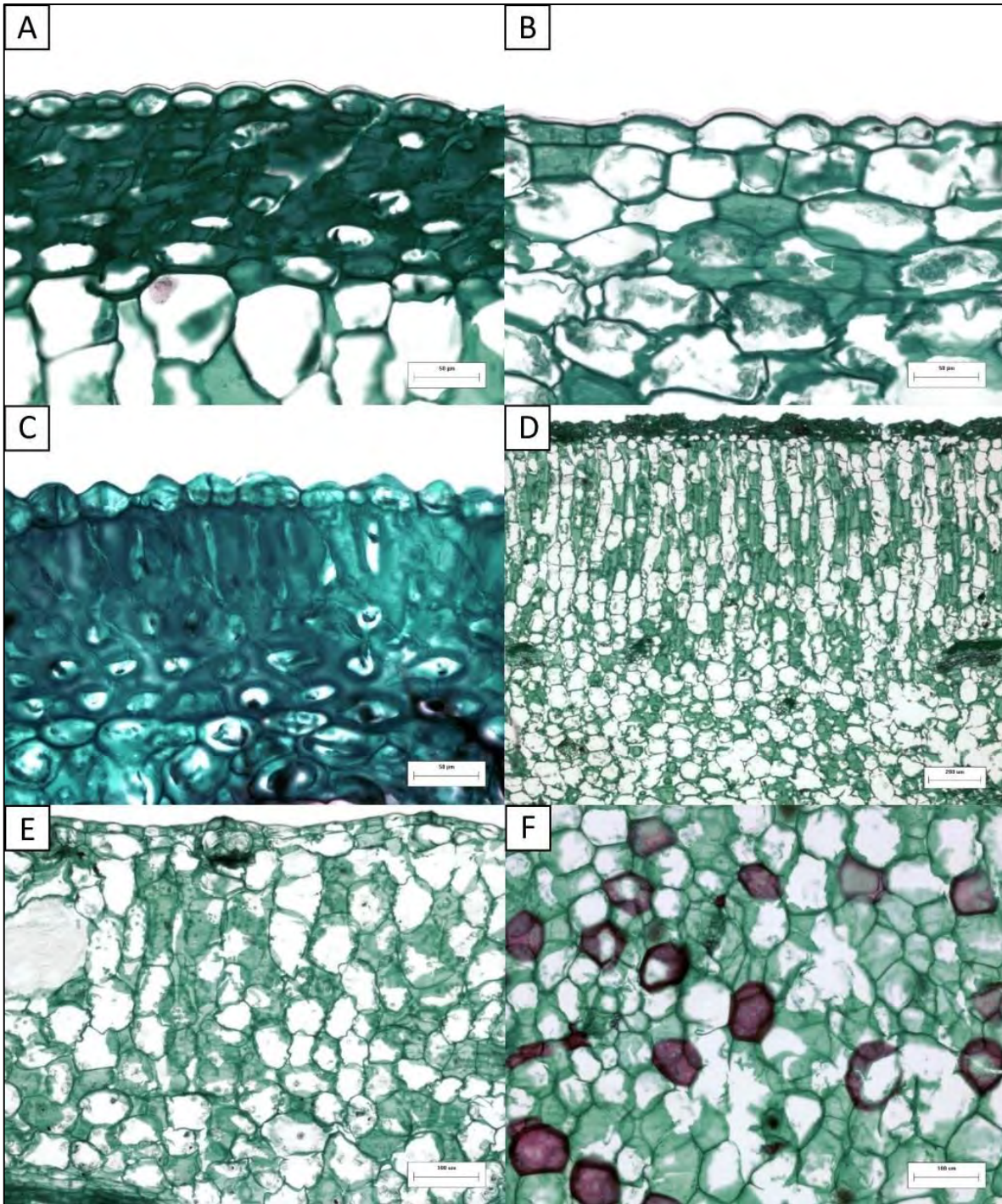


Figura 5. Hipodermis y córtex en Hylocereeae. **A)** *Selenicereus spinulosus*, hipodermis colenquimatosa. **B)** *Disocactus eichlamii*, hipodermis parenquimatosa. **C)** *Selenicereus ocamponis*, células del primer estrato hipodérmico radialmente alargadas. **D)** *Acanthocereus tetragonus*, córtex heterogéneo. **E)** *Pseudorhipsalis acuminata*, córtex homogéneo. **F)** *Pseudorhipsalis amazonica* subsp. *panamensis*, esclerificación del córtex. Barras en A, B y C: 50 μm ; D: 200 μm ; E y F: 100 μm .

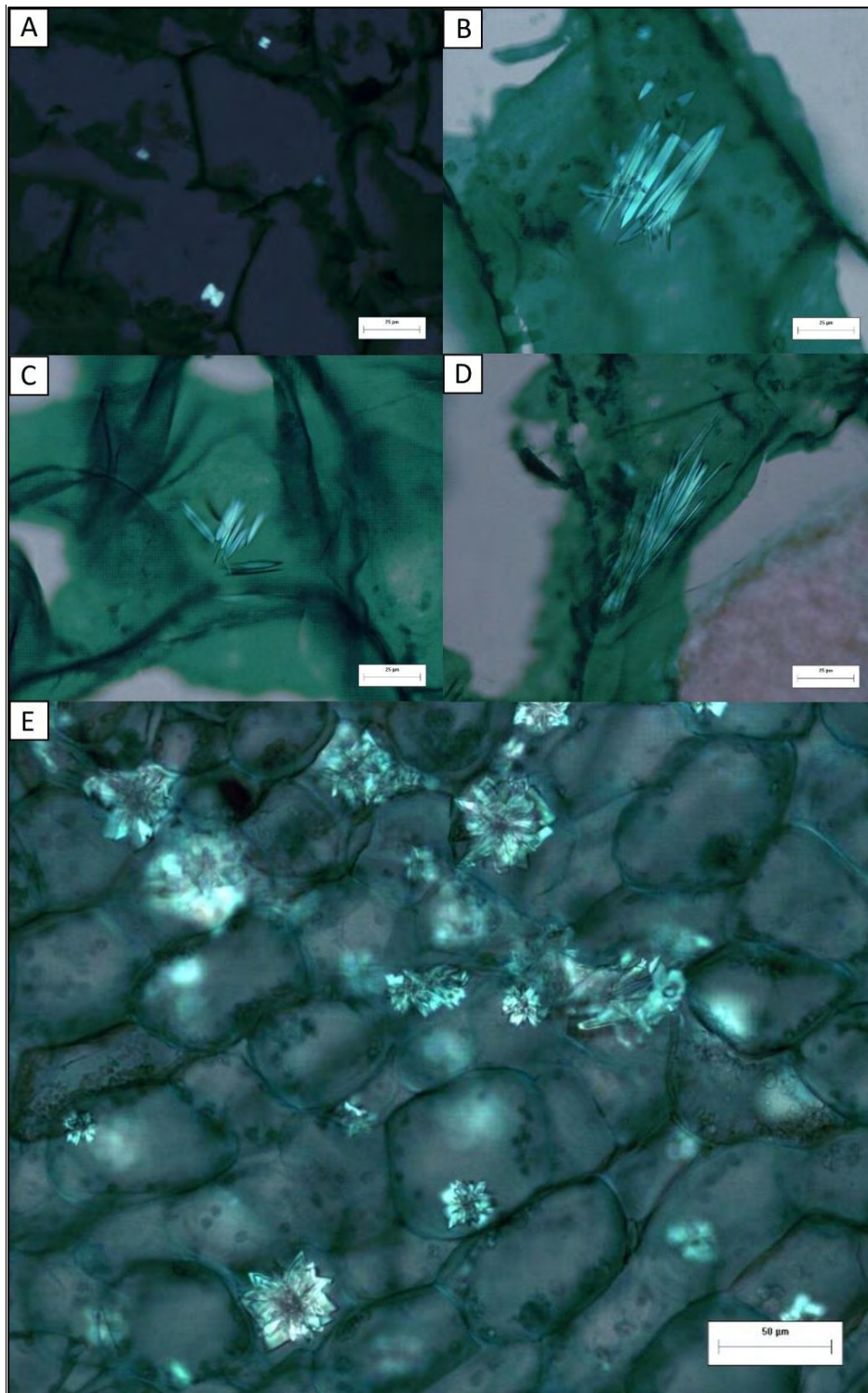


Figura 6. Diversidad de cristales en el córtex. **A)** *Aporocactus martianus*, cúbicos. **B)** *Weberocereus biolleyi*, estilodios. **C)** *Weberocereus biolleyi*, naviculares. **D)** *Weberocereus biolleyi*, rafidios. **E)** *Kimnachia ramulosa*, drusas. Barras en A, B, C y D: 25 μm ; E: 50 μm .

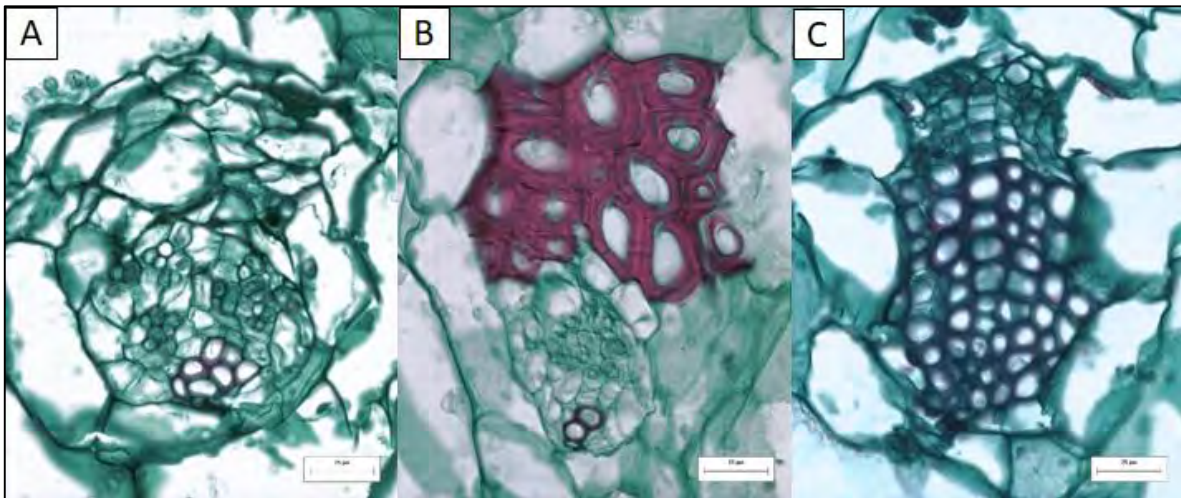


Figura 7. Haces vasculares corticales. **A)** *Selenicereus hamatus*, con crecimiento primario. **B)** *Pseudorhipsalis alata*, con crecimiento primario y fibras adyacentes al floema. **C)** *Apocactus flagelliformis*, con crecimiento secundario. Barras: 25 µm.

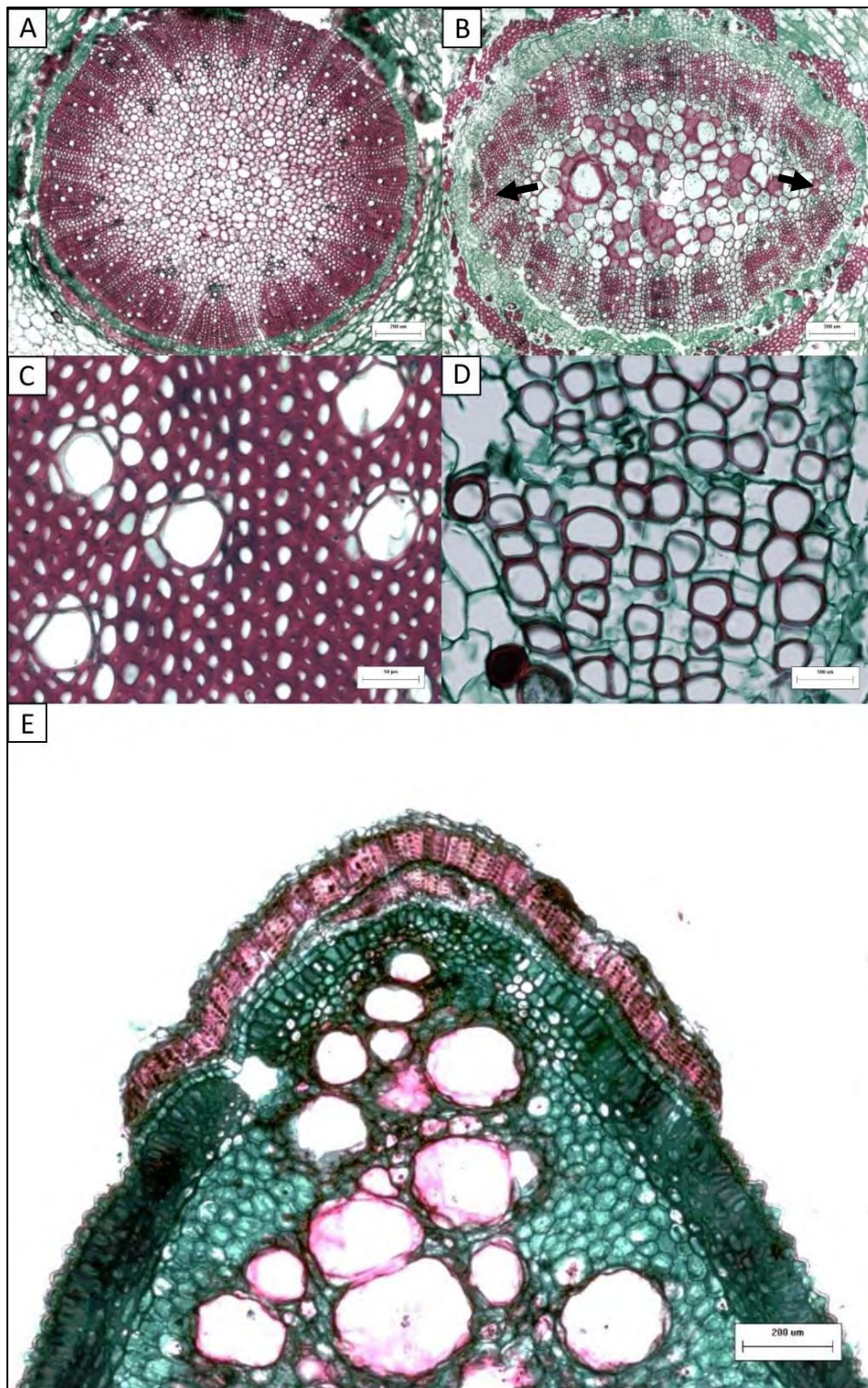


Figura 8. Xilema secundario y peridermis. **A)** *Disocactus anguliger*, cilindro vascular simétrico. **B)** *Kimnachia ramulosa*, crecimiento secundario diferencial, fascículos vasculares no desarrollados (flechas negras). **C)** *Acanthocereus tetragonus*, madera fibrosa con parénquima paratraqueal escaso. **D)** *Aporocactus flagelliformis*, xilema secundario sin fibras. **E)** *Selenicereus triangularis*, peridermis en el ápice de las costillas. Barras en A, B y E: 200 μm ; C: 50 μm ; D: 100 μm .

Hipótesis de homología: selección y codificación de caracteres

El estudio morfo-anatómico permitió reconocer 35 caracteres estructurales, de los cuales ocho corresponden a la morfología externa, 26 son anatómicos y uno es ecológico. Estos caracteres y sus estados se sintetizan en el cuadro 2 y son las hipótesis de homología primaria que se proponen y probarán en los análisis que a continuación se presentan.

Cuadro 2. Listado de caracteres y sus estados de carácter.

Tipo de carácter		Carácter y estados de carácter
Morfológico		Hábito: árbol (0), arbusto (1)
		Tipo de ramificación: basítona (0), mesótona (1), difusa (2)
		Número de costillas en los tallos maduros: más de siete (0), cuatro a seis (1), tres (2), dos (3)
		Orientación de las ramas: erectas (0), arqueadas (1), decumbentes (2), péndulas (3)
		Podarios con proyecciones: ausentes (0), presentes (1)
		Tipo de proyecciones en los podarios: redondeadas (0), agudas (1), espoloneadas (2)
		Apariencia de las espinas: conspicuas (0), inconspicuas (1)
		Desarrollo de raíces adventicias lo largo del tallo: ausentes (0), presentes (1)
Anatómico	Superficie	Microrrelieve de la pared periclinal externa: liso (0), verrucoso (1)
		Forma de las células epidérmicas: tetragonales (0), tetragonal-elongadas (1), poligonales(2), poligonal-elongadas (3)
		Tipo de contornos celulares: rectos (0), tipo U (1), tipo S (2)
		Microrrelieve de las paredes anticlinales: liso (0), estriado (1)
	Sección transversal	Peridermis en las costillas: ausente (0), presente (1)
		Espesor de la cutícula: >10 μm (0), 5.19-5.26 μm (1), 2.85-4.82 μm (2), 1.97 μm (3)
		Intrusiones cuticulares: ausentes (1), presentes (0)
		Forma de la pared periclinal externa de las células epidérmicas: aplanada (0), convexa (1), hemiesférica (2)
		Engrosamiento de la pared periclinal externa de las células epidérmicas: presente (0), ausente (1)
		Divisiones secundarias de las células epidérmicas: continuas (0), discontinuas (1), ausentes o anticlinales (2)
		Inclusiones minerales en las células epidérmicas: ausentes (0), presentes (1)
		Tipo de inclusiones minerales en las células epidérmicas: cuerpos de sílice (0), prismáticos grandes (1), prismáticos pequeños (2), naviculares (3)
		Posición de los estomas: a nivel (0), hundidos (1)
		Tipo pared de las células hipodérmicas: colenquimatosa (0), parenquimatosa (1)
		Número de estratos hipodérmicos: más de seis (0), tres a cuatro (1), uno a dos (2)
		Células del primer estrato hipodérmico radialmente alargadas: ausente (0), presente (1)
		Cuerpos de sílice en la hipodermis: presentes (0), ausentes (1)
		Tipo de córtex: heterogéneo (1), homogéneo (0)
		Esclerificación del córtex: ausente (0), presente (1)
		Inclusiones minerales en el córtex: ausentes (0), presentes (1)

	Tipo de inclusiones minerales en el córtex: esferocristales (0), cúbicos (1), pinacoides (2), drusas (3)
	Fibras sobre el floema de los haces vasculares corticales: ausentes (0), presentes (1)
	Haces vasculares corticales con crecimiento secundario: presentes (0), ausentes (1)
	Retraso en el desarrollo de fibras en el xilema secundario: ausente (0), presente (1)
	Crecimiento secundario diferencial: ausente (0), presente (1)
	Parénquima axial paratraqueal en bandas en el xilema secundario: presente (0), ausente (1)
Ecológico	Tipo de interacción con el medio de enraizamiento: terrestre (0), hemiepífita (1), epífita (2)

Análisis filogenéticos

Los análisis de Máxima Parsimonia (MP; Fig. 9) y Máxima Verosimilitud (ML; Fig. 10), utilizando la matriz combinada, mostraron que la tribu Hylocereeae es monofilética, con soportes de bootstrap máximos (99 MP-BS y 100 ML-BS); sin embargo, las relaciones al interior de la tribu son distintas. En el análisis de MP, apareció una politomía en la base del consenso estricto; no obstante, se recuperaron cuatro grupos con soportes de bootstrap de moderados a altos: I) 85 MP-BS, II) 87 MP-BS, III) 91 MP-BS y IV) 57 MP-BS. El análisis ML, recuperó también cuatro grandes clados, con soporte de bootstrap de moderados a máximos: I) 100 ML-BS, II) 81 ML-BS, III) 94 ML-BS y IV) 99 ML-BS y varios caracteres estructurales apoyan dichos clados.

Optimización de caracteres y reconstrucción de estados ancestrales

La evolución de los caracteres estructurales se presenta en las figuras 11 a 16, sobre el mejor árbol de ML. Este análisis mostró que 17 caracteres fueron altamente homoplásicos, ya que sus estados de carácter aparecen más de dos veces, de forma independiente, a lo largo del árbol.

Correlación de caracteres

El análisis de correlación de caracteres mostró que sólo dos caracteres anatómicos están correlacionados con el tipo de interacción con el medio de enraizamiento: 1) el número de estratos hipodérmicos está asociado con las plantas hemiepífitas y 2) el engrosamiento de la pared periclinal externa está correlacionado con las plantas epífitas. Otros caracteres anatómicos se correlacionaron con la morfología de los tallos: el esclerénquima asociado al floema de los haces vasculares corticales y el tipo de córtex están correlacionados con el número de costillas del tallo; mientras que el tipo de células de la hipodermis, el número de estratos hipodérmicos, el tipo de córtex y el grado de esclerificación de los tallos y el crecimiento secundario diferencial, están correlacionados con la apariencia de las espinas y el desarrollo de las raíces adventicias (Cuadro 3).

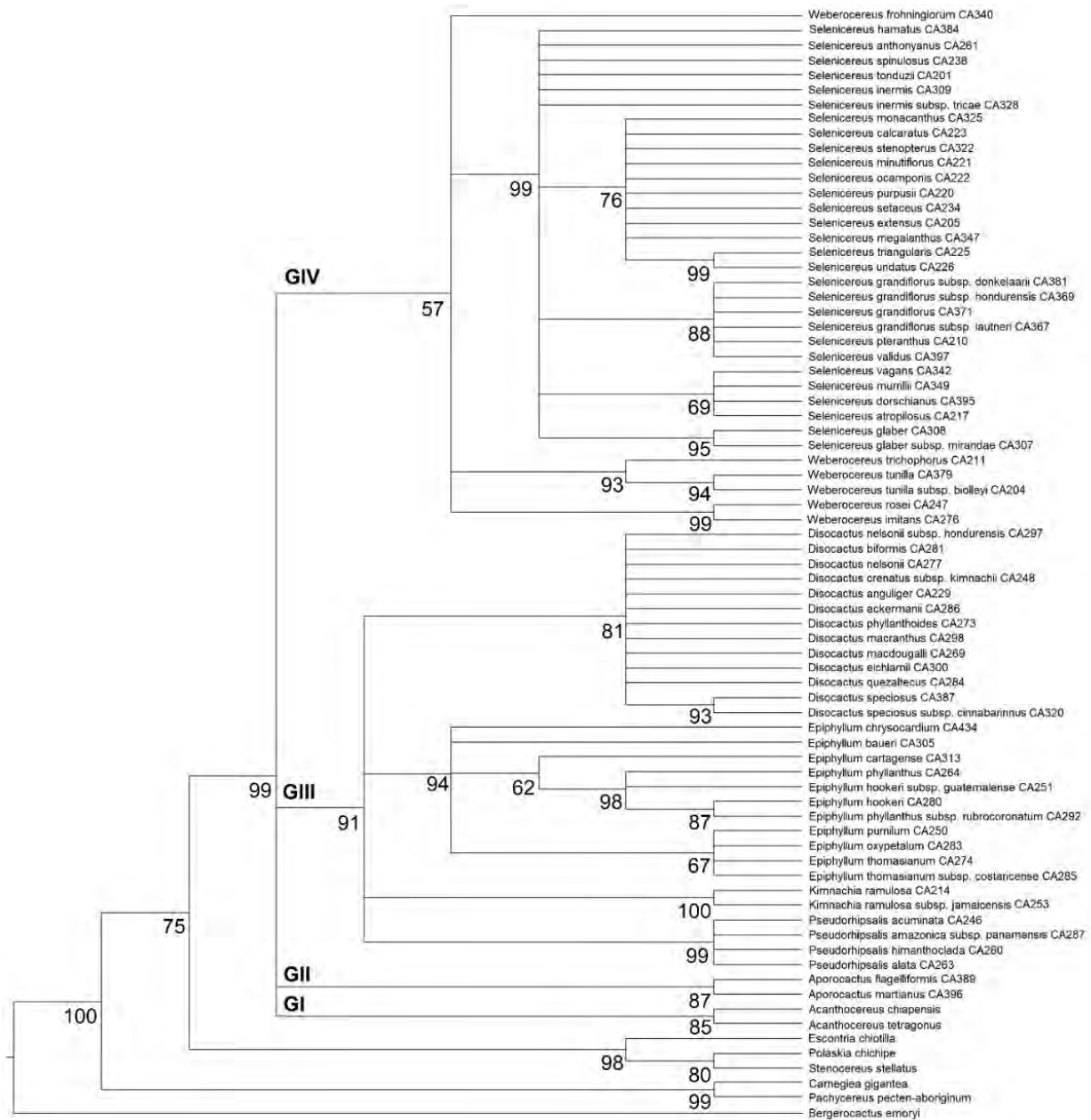


Figura 9. Topología del árbol de consenso estricto obtenido mediante Máxima Parsimonia (MP). Los números en las ramas indican los soportes de rama en valores de bootstrap (BS). GI: Grupo I. GII: Grupo II. GIII: Grupo III. GIV: Grupo IV.

Sinapomorfías estructurales

1. Tipo de ramificación
 - Difusa
2. Orientación de las ramas
 - Arqueadas
 - Decumbentes
3. Espesor de la cutícula
 - 1.97
4. Tipo de inclusiones minerales en las células epidérmicas
 - Prismáticos grandes
5. Tipo de células hipodérmicas
 - Parenquimatosas
6. Esclerificación del córtex
 - Presente
7. Tipo de inclusiones minerales en el córtex
 - Pinacoides
 - Drusas
8. Haces vasculares corticales con crecimiento secundario
 - Presentes
9. Retraso en el desarrollo de fibras en el xilema secundario
 - Presente
10. Crecimiento secundario diferencial
 - Presente
11. Tipo de interacción con el medio de enraizamiento
 - Terrestre
 - Epífita

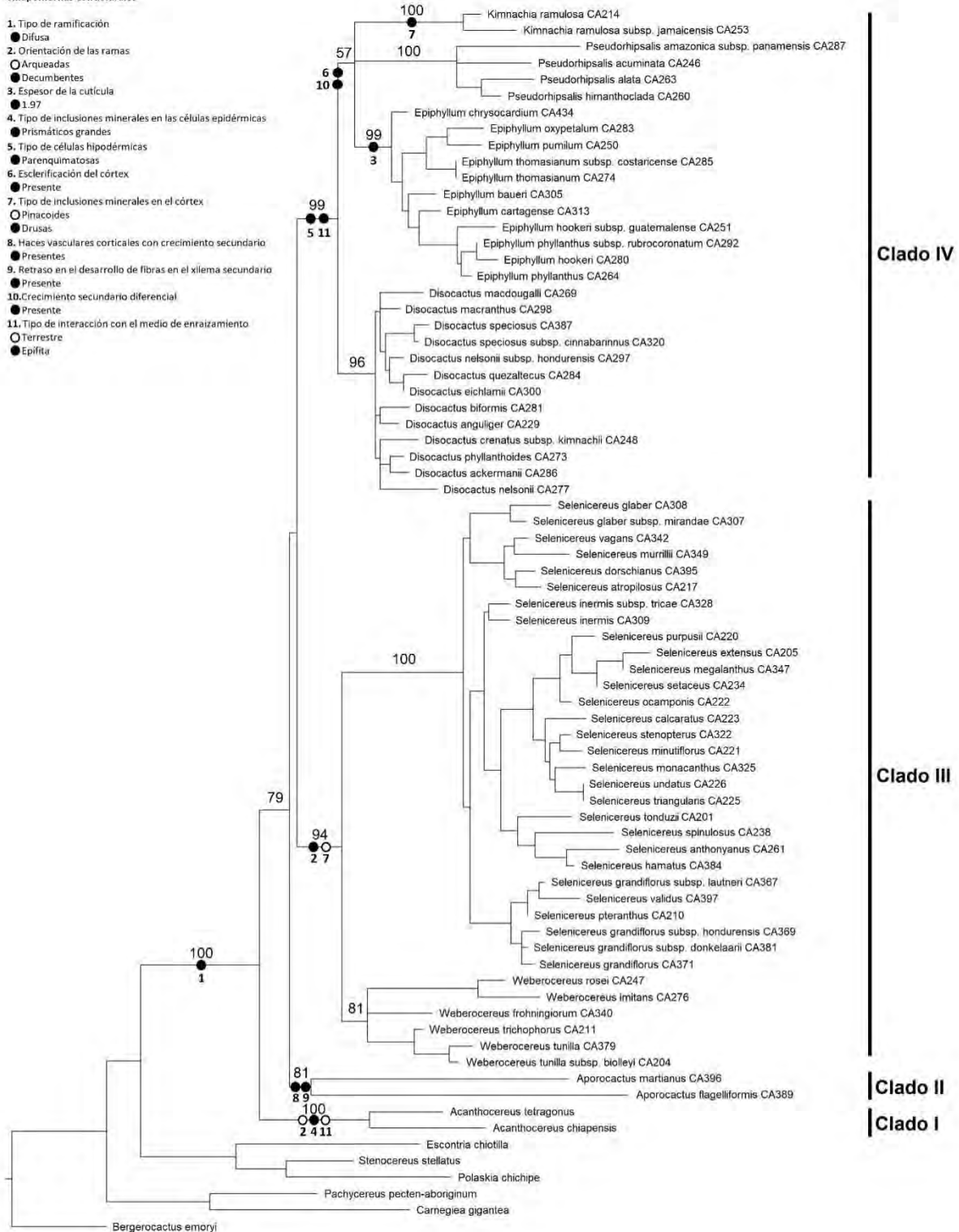


Figura 10. Topología del mejor árbol obtenido mediante Máxima Verosimilitud (ML). Las cifras sobre las ramas corresponden a los valores de bootstrap (ML-BS); los números debajo de las ramas indican las sinapomorfías de los clados, cada color representa un estado de carácter distinto.

Cuadro 3. Resumen del análisis de correlación de Pagel. Las cifras en negritas corresponden a correlaciones significativas ($P < 0.05$). Las letras corresponden a los caracteres señalados en el Apéndice 2. *Cifra significativa muy próxima a 0.05. **Cifra significativa muy próxima a cero.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X
D	-7.59*	-14.11	-15.88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E	-9.43	-15.95*	-17.72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F	-11.94	-18.46*	-20.23*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G	-19.96	-26.48	-28.25	-19.96	-21.80	-24.31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H	-19.96	-26.48	-28.25	-19.96	-21.80	-24.31	-32.34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
I	-29.75	-36.27	-38.04	-29.75	-31.58	-34.09	-42.12*	-42.12*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
J	-29.75	-36.27	-38.04	-29.75	-31.58	-34.09	-42.12*	-42.12*	-51.90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
K	-13.71	-20.23	-24.58	-13.71	-15.54	-18.05	-26.08	-26.08	-35.86*	-35.86*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L	-36.53	-43.05	-44.82	-36.53	-38.36	-40.87	-48.90	-48.90	-58.68	-58.68	-42.64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	-36.53	-43.05	-44.82	-36.53	-38.36	-40.87	-48.90	-48.90	-58.68	-58.68	-42.64	-65.46**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N	-31.44	-37.96	-39.73*	-31.44	-33.28	-35.78*	-43.81	-43.81	-53.60	-53.60	-37.56	-60.37	-60.37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O	-9.53	-16.05	-17.82	-9.53	-11.37	-13.87	-21.90	-21.90	-31.68*	-31.68*	-15.64	-38.46	-38.46	-33.38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P	-9.53	-16.05	-17.82	-9.53	-11.37	-13.87	-21.90	-21.90	-31.68*	-31.68*	-15.64	-38.46	-38.46	-33.38	-11.47*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Q	-36.21	-42.73*	-44.50	-36.21	-38.05*	-40.56	-48.59*	-48.59*	-58.37*	-58.37*	-42.33*	-65.15	-65.15	-60.06*	-38.15*	-38.15*	-	-	-	-	-	-	-	-
R	-36.21	-42.73*	-44.50	-36.21	-38.05*	-40.56	-48.59*	-48.59*	-58.37*	-58.37*	-42.33*	-65.15	-65.15	-60.06*	-38.15*	-38.15*	-64.84**	-	-	-	-	-	-	-
S	-22.39	-28.91	-30.68	-22.39	-24.22	-26.73	-34.76**	-34.76**	-44.54*	-44.54*	-31.09*	-51.32	-51.32	-46.24*	-24.32	-24.32	-51.01*	-51.01*	-	-	-	-	-	-
T	-22.39	-28.91	-30.68	-22.39	-24.22	-26.73	-34.76**	-34.76**	-44.54*	-44.54*	-31.09*	-51.32	-51.32	-46.24*	-24.32	-24.32	-51.01*	-51.01*	-37.18**	-	-	-	-	-
U	-10.58	-17.10	-18.87	-10.58	-12.42	-14.93	-22.96	-22.96	-32.74*	-32.74*	-16.70	-39.52	-39.52	-34.43	-12.52	-12.52	-39.21*	-39.21*	-25.38	-25.38	-	-	-	-
V	-20.83	-27.35	-29.12	-20.83	-22.67	-25.17	-33.20*	-33.20*	-42.98*	-42.98*	-26.94	-49.76	-49.76	-44.68	-22.77	-22.77	-49.45*	-49.45*	-35.62	-35.62	-23.82*	-	-	-
W	-9.70	-16.87	-17.99	-9.70	-12.18	-14.69*	-22.72	-22.72	-32.50	-32.50	-16.46	-39.28	-39.28	-34.20	-12.28	-12.28	-38.97	-38.97	-25.14	-25.14	-13.34	-23.58	-	-
X	-9.70	-16.87	-17.99	-9.70	-12.18	-14.69*	-22.72	-22.72	-32.50	-32.50	-16.46	-39.28	-39.28	-34.20	-12.28	-12.28	-38.97	-38.97	-25.14	-25.14	-13.34	-23.58	-11.81*	-
Y	-10.58	-17.10	-18.87	-10.58	-12.42	-14.93	-22.96	-22.96	-32.74*	-32.74*	-16.70	-39.52	-39.52	-34.43	-12.52	-12.52	-39.21*	-39.21*	-25.38	-25.38	-13.57*	-23.82*	-13.34	-13.34

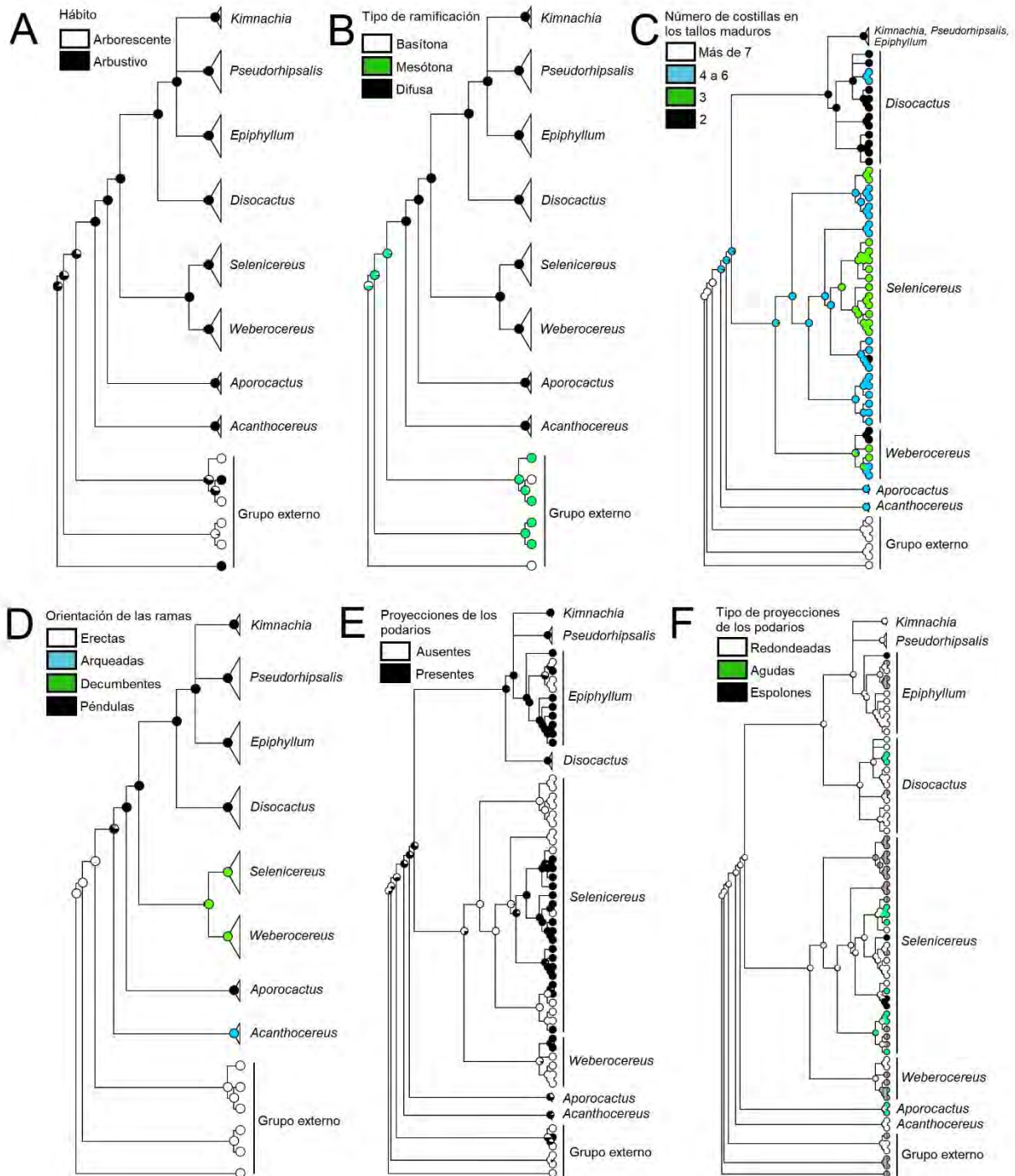


Figura 11. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae. **A)** Hábito. **B)** Tipo de ramificación. **C)** Número de costillas en los tallos maduros. **D)** Orientación de las ramas. **E)** Podarios con proyecciones. **F)** Tipo de proyecciones de los podarios.

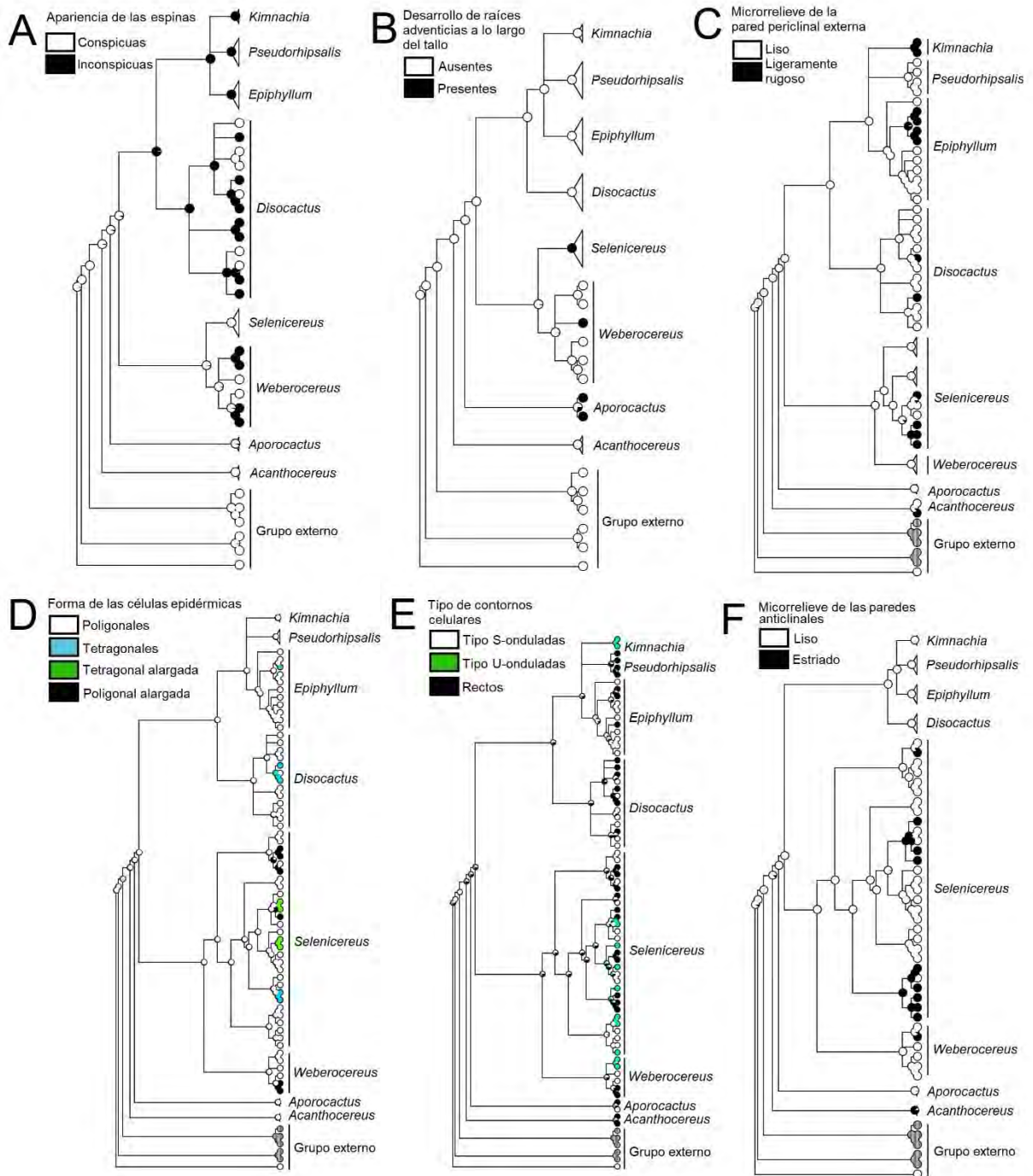


Figura 12. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae. **A)** Apariencia de las espinas. **B)** Desarrollo de raíces adventicias a lo largo del tallo. **C)** Microrrelieve de la pared periclinal externa. **D)** Forma de las células epidérmicas. **E)** Tipo de contornos celulares. **F)** Microrrelieve de las paredes anticlinales.

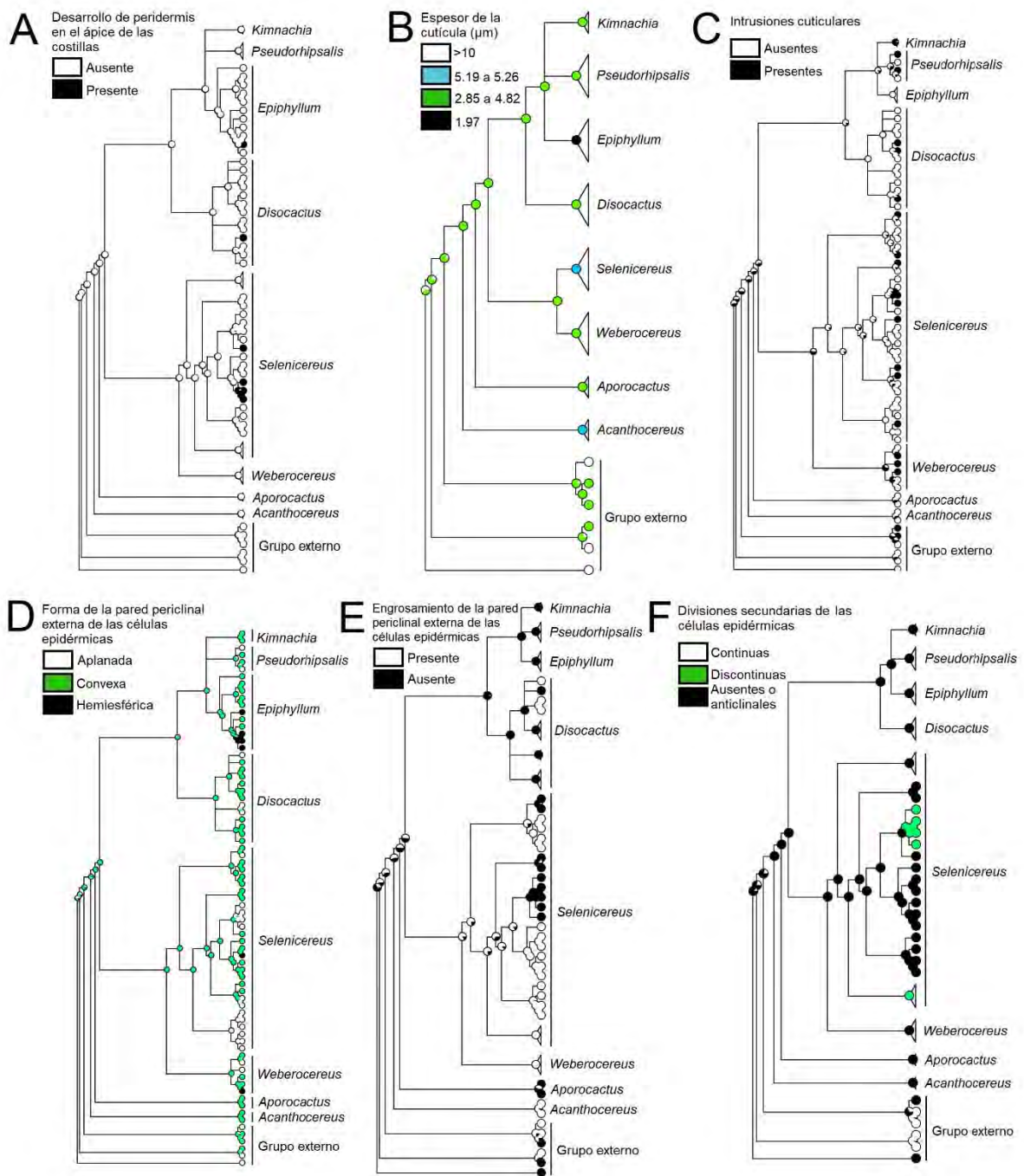


Figura 13. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae. **A)** Desarrollo de peridermis en el ápice de las costillas. **B)** Espesor de la cutícula. **C)** Intrusiones cuticulares. **D)** Forma de la pared periclinal externa de las células epidérmicas. **E)** Engrosamiento de la pared periclinal externa de las células epidérmicas. **F)** Divisiones secundarias de las células epidérmicas.

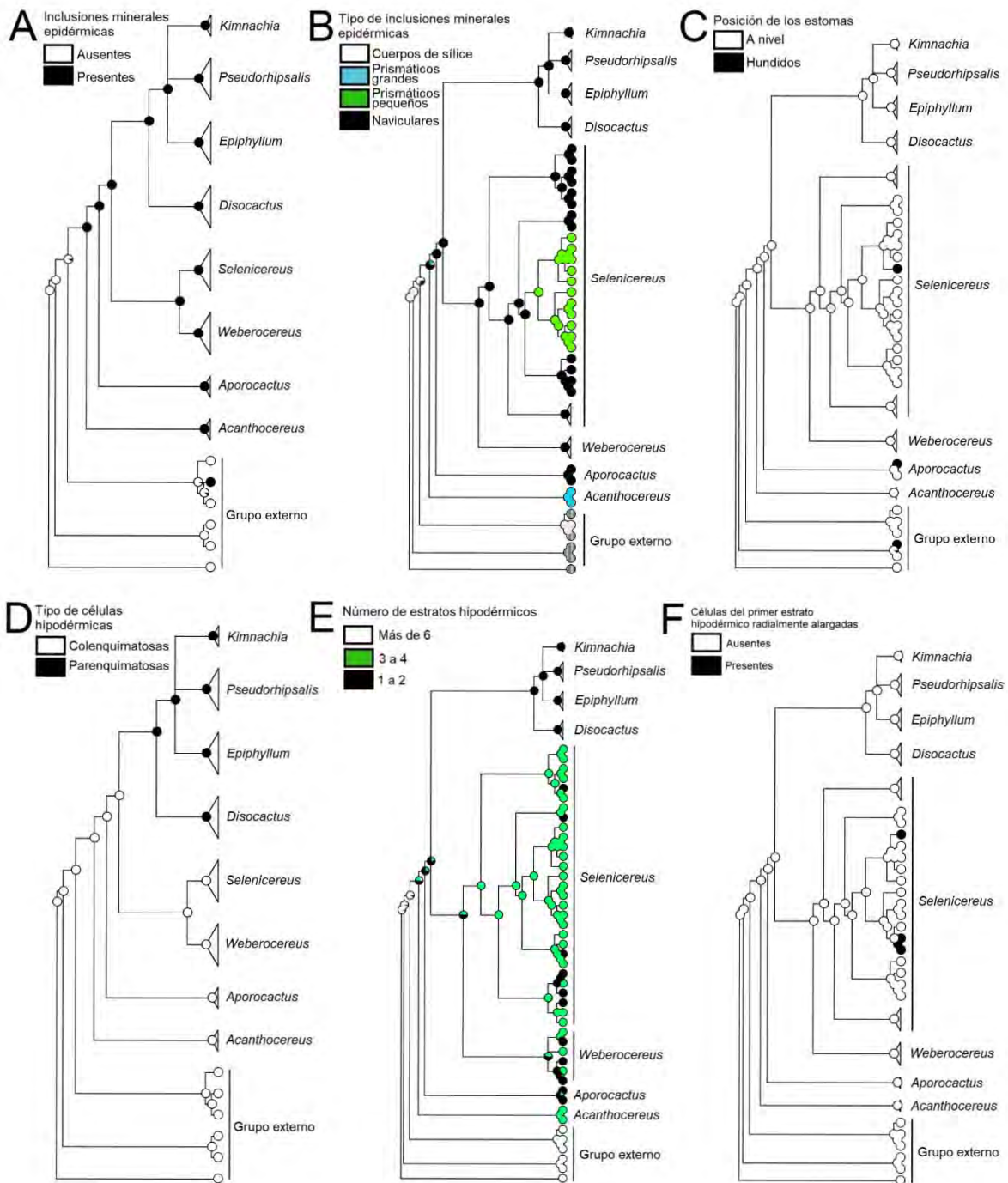


Figura 14. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae. **A)** Inclusiones minerales en las células epidérmicas. **B)** Tipo de inclusiones minerales en las células epidérmicas. **C)** Posición de los estomas. **D)** Tipo de células hipodérmicas. **E)** Número de estratos hipodérmicos. **F)** Células del primer estrato hipodérmico radialmente alargadas.

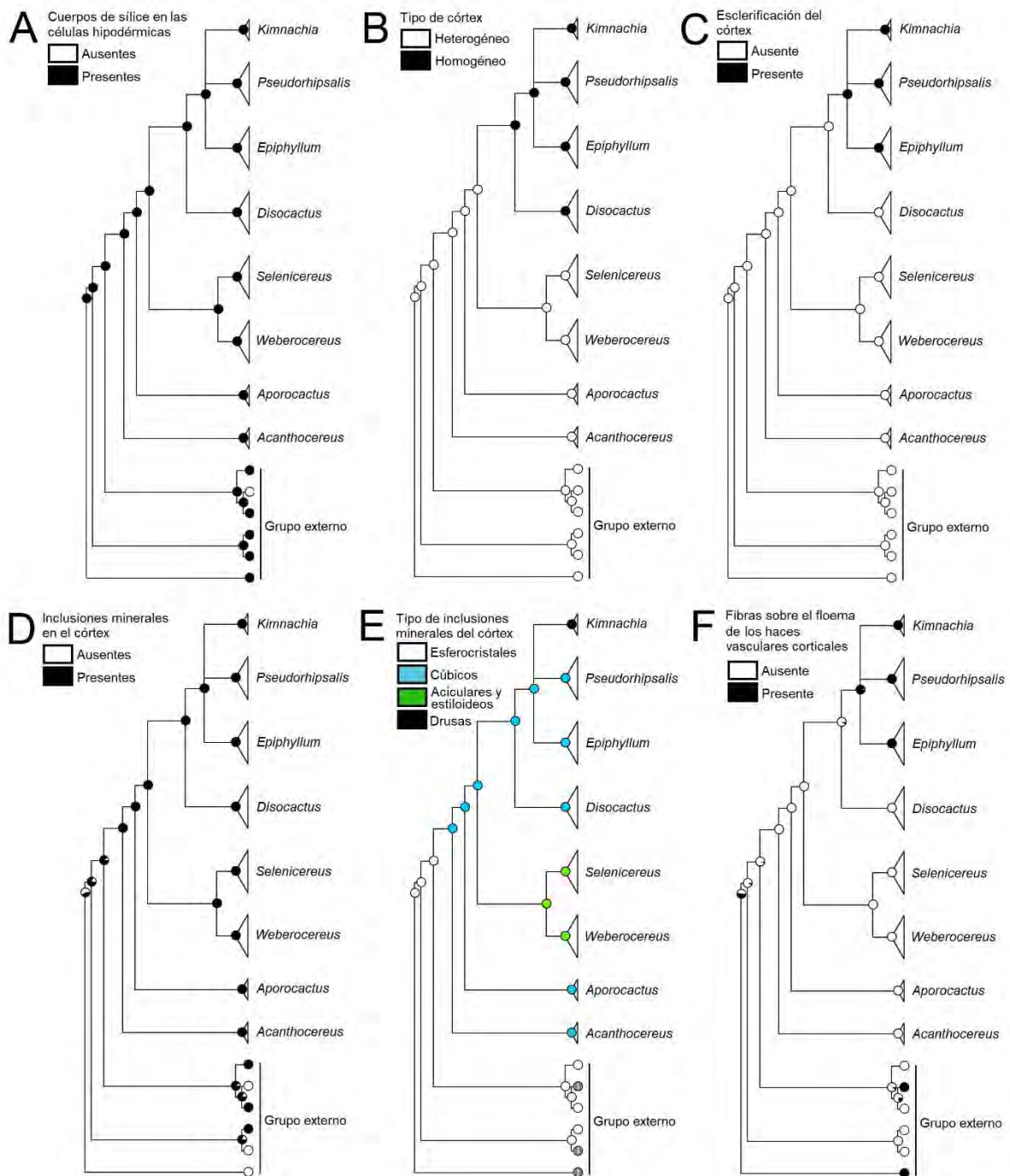


Figura 15. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae. **A)** Cuerpos de sílice en las células hipodérmicas. **B)** Tipo de córtex. **C)** Esclerificación del córtex. **D)** Inclusiones minerales en el córtex. **E)** Tipo de inclusiones minerales del córtex. **F)** Fibras sobre el floema de los haces vasculares corticales.

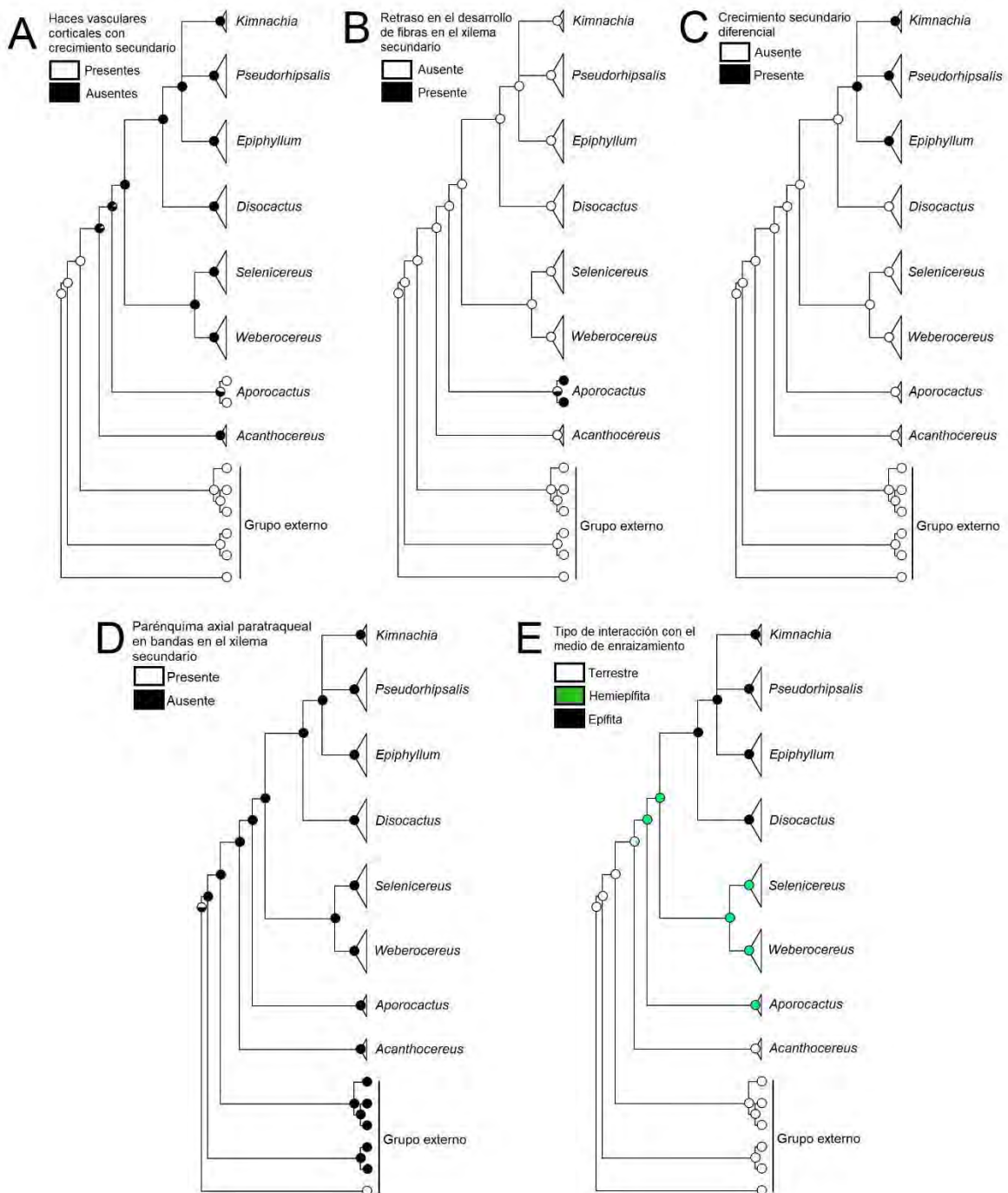


Figura 16. Reconstrucción de estados ancestrales de los caracteres estructurales de la tribu Hylocereeae. **A)** Haces vasculares corticales con crecimiento secundario. **B)** Retraso en el desarrollo de fibras en el xilema secundario. **C)** Crecimiento secundario diferencial. **D)** Parénquima axial paratraqueal en bandas en el xilema secundario. **E)** Tipo de interacción con el medio de enraizamiento.

6. DISCUSIÓN

Análisis filogenéticos y relevancia de los caracteres estructurales del tallo

Los análisis filogenéticos combinados, que se generaron en este estudio, resolvieron la politomía basal de la filogenia propuesta por Korotkova *et al.* (2017), recuperándose cuatro clados que incluyen los ocho géneros reconocidos por estos autores. La única hermandad no resuelta es entre los géneros *Epiphyllum*, *Kimnachia* y *Pseudorhipsalis*. Los valores de soporte de bootstrap de Máxima Verosimilitud (ML-BS), en su mayoría, fueron más altos que los obtenidos por Korotkova y colaboradores (2017) quienes en su análisis utilizaron exclusivamente datos moleculares, lo que apoya la relevancia de incluir datos estructurales y moleculares en las filogenias (Albesiano y Terrazas, 2012; Tapia *et al.*, 2017; Cruz, 2018; Sánchez *et al.*, 2018). Cruz (2018) realizó un análisis combinado para la tribu, integrando datos moleculares y morfológicos, tanto vegetativos como reproductivos, para 40 terminales; sin embargo, no logró recuperar a *Kimnachia* y *Pseudorhipsalis* como entidades taxonómicas independientes.

Cuatro de los géneros recuperados tienen al menos una sinapomorfía estructural: *Acanthocereus* se distingue por tener especies terrestres con ramas arqueadas y cristales prismáticos grandes en las células epidérmicas. En *Aporocactus* son los haces vasculares corticales con crecimiento secundario y retraso en el desarrollo de fibras en el xilema secundario. *Epiphyllum* tiene como carácter único compartido la presencia de cutícula menor a 2 μm en promedio, mientras que *Kimnachia* presenta drusas en el córtex. Idealmente se busca que el reconocimiento de los taxones se base en sinapomorfías, las

cuales son estados de carácter apomórficos que se encuentran en dos o más taxones, que surgieron en el taxón ancestral de dichos taxones y no en un más antiguo (Morrone, 2013); no obstante, es igualmente válido reconocer a los taxones que no tienen ninguna sinapomorfía estructural a través de una combinación particular de caracteres (Nixon y Ochoterena, 2001; Vibe Norup *et al.*, 2006). Por ejemplo, *Disocactus* tiene tallos principalmente con dos costillas, el córtex nunca se esclerifica y carece de crecimiento secundario diferencial, combinación que permite diferenciarlo de otros géneros cuyos tallos tienen dos costillas. Por su parte, *Pseudorhipsalis* puede ser diferenciado de *Epiphyllum* porque la cutícula de sus tallos mide más de 2 μm de espesor y de *Kimnachia* porque en el córtex tiene cristales cúbicos. En *Selenicereus* todas sus especies son plantas hemiepífitas, que desarrollan raíces adventicias a lo largo del tallo, a diferencia de *Weberocereus*, que también son hemiepífitas, pero no tienen este tipo de raíces.

Existen caracteres que apoyan el reconocimiento de clados que definen hermandad entre géneros. Por ejemplo, el clado conformado por *Epiphyllum*, *Kimnachia* y *Pseudorhipsalis* está soportado por la esclerificación del córtex y el crecimiento secundario diferencial; a su vez, las sinapomorfías que definen la hermandad de estos tres géneros con *Disocactus* son el epifitismo y la hipodermis parenquimatosa. *Selenicereus* y *Weberocereus* son géneros hermanos, soportados por tener ramas decumbentes y cristales pinacoides en el córtex.

Los atributos de la epidermis proveen importantes caracteres diagnósticos a diferentes niveles taxonómicos, incluso para ayudar a distinguir entre géneros y especies estrechamente relacionados (Terrazas y Mauseth, 2002; Terrazas y Arias, 2003). En

Acanthocereus, las inclusiones minerales en la epidermis resultaron ser taxonómicamente informativas; la proporción, forma y función de las inclusiones minerales están determinadas genéticamente (Nakata, 2003; Franceschi y Nakata, 2005), por lo que su estudio con fines sistemáticos resulta relevante. Si bien, Terrazas y Arias (2003), señalan que el espesor de la cutícula varía con las condiciones ambientales, en Hylocereeae los valores más bajos en promedio correspondieron a *Epiphyllum*, por lo que la cutícula podría ser importante para diferenciar géneros como lo reportó Conde (1975) para *Cylindropuntia* y *Opuntia*.

De acuerdo con Terrazas y Arias (2003), el tejido fundamental del córtex no presenta caracteres taxonómicamente informativos. Aunque en la mayoría de los taxones de Cactaceae existe una hipodermis colenquimatosa en los tallos, en algunos casos está ausente, como en algunas especies de *Pereskia* (Mauseth y Landrum, 1997) o es parenquimatosa, como se reportó para algunos miembros de la tribu Cacteeae (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017). La hipodermis parenquimatosa resulta ser rara en Cactaceae, para Hylocereeae únicamente había sido reportada para *Epiphyllum phyllanthus* (Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2008; Cassimiro de Lemos y Melo-de-Pinna, 2011), pero de acuerdo con los presentes resultados es un carácter compartido por *Epiphyllum*, *Disocactus*, *Kimnachia* y *Pseudorhipsalis*.

Los haces vasculares corticales con fibras sobre el floema, fueron reportados para *Rhipsalis* y *Selenicereus* (Mauseth y Sajeve, 1992; Martínez-Quezada, 2016), mientras que el crecimiento secundario en este tipo de haces vasculares habían sido reportado para *Stenocereus* (Terrazas *et al.*, 2005). La esclerificación del córtex es un carácter raro en

Cactaceae, pero también se presenta en algunos miembros de Cactaceae (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017), grupo donde todas las células del córtex se esclerifican, mientras que esto sólo ocurre diferencialmente en células del córtex de los tallos en el clado conformado por *Epiphyllum*, *Kimnachia* y *Pseudorhipsalis*. Este carácter no se presenta al azar a lo largo de la filogenia, por lo que probablemente está influenciado por factores genéticos.

Epifitismo en Hylocereeae

El hábito y la forma de crecimiento son caracteres utilizados con fines taxonómicos; no obstante, definirlos en términos de arquitectura es indispensable para formular hipótesis de homología adecuadas (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2012; Naranjo *et al.*, 2018). En la tribu Hylocereeae, por mucho tiempo se consideró que los taxones incluidos eran epífitos (Britton y Rose, 1920; Buxbaum, 1958; Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001; Hunt, 2006). Sin embargo, este término hace referencia a las plantas que llevan a cabo todo su ciclo de vida sin tener contacto con el suelo; no obstante, en géneros como *Aporocactus*, *Selenicereus* y *Weberocereus*, las semillas pueden germinar en el suelo cerca del forofito o sobre él, posteriormente las plantas se anclan al mismo hasta que se establecen y generalmente degeneran las raíces y tallos más viejos, por lo que se denominan hemiepífitas secundarias (Lüttge, 1989; Benzing, 1990; Putz y Mooney, 1991; Zotz, 2016).

En Hylocereeae, se identificaron tres formas de interacción con el medio de enraizamiento: 1) terrestres como *Acanthocereus*, que es el taxón más tempranamente divergente en la tribu Hylocereeae, por lo que se puede decir que el ancestro de

Hylocereeae tuvo su origen en el medio terrestre, como un arbusto de las selvas bajas caducifolias y matorrales xerófilos, como en los miembros de su grupo hermano: la tribu Echinocereae (Loza-Cornejo y Terrazas, 2002; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). 2) El hemiepifitismo secundario representa una forma transicional entre una forma terrestre y otra epífita, por lo que este tipo de interacción con el medio representa una oportunidad de colonizar tanto el medio terrestre como el estrato arbóreo. Esto se ve reflejado en el alto número de taxones hemiepífitos en la tribu, al menos tres géneros y 37 especies son hemiepífitas, por lo que la posibilidad de establecerse tanto en el suelo como en los árboles ha favorecido la diversificación de los taxones.

El último tipo es el 3) epifitismo, que apareció en uno de los clados de más reciente diversificación (*Disocactus*, *Epiphyllum*, *Kimnachia* y *Pseudorhipsalis*). El epifitismo parece establecerse hasta que ocurre un cambio estructural en el tallo; esto es, la presencia de tallos con dos costillas, la hipodermis parenquimatosa y el córtex homogéneo. En *Disocactus* ocurre una reversión al hemiepifitismo, específicamente en *D. speciosus* que es el único taxón del clado que no tiene tallos aplanados y, aunque conserva la hipodermis parenquimatosa, el córtex es heterogéneo.

Los caracteres correlacionados con el tipo de interacción con el medio de enraizamiento, son principalmente la orientación de las ramas, el número de estratos hipodérmicos y el engrosamiento de la pared periclinal externa. En este sentido, las ramas arqueadas son plesiomórficas, mientras que las ramas péndulas son apomórficas. Existe una tendencia a la reducción del número de estratos hipodérmicos y al adelgazamiento de la pared periclinal externa. Así mismo, el número de costillas de los tallos está relacionado

con el espinación, el tipo de células hipodérmicas, el tipo de córtex, la esclerificación del córtex y los haces vasculares corticales; por ejemplo, los tallos con más de dos costillas tienen espinas conspicuas, hipodermis colenquimatosas, córtex heterogéneo no esclerificado y haces vasculares corticales sin esclerénquima asociado. Por otra parte los tallos con dos costillas, tienen espinas inconspicuas, hipodermis parenquimatosas, córtex homogéneo y generalmente esclerificado, así como haces vasculares corticales con fibras sobre el floema.

El número de costillas en Cactaceae, está definido por el plano de división de las células del meristemo apical, por lo que es probable que estén determinadas genéticamente y tienen la función de proteger a los tallos contra la deformación por la deshidratación de los mismos (Gibson y Nobel, 1986). Como ya se dijo anteriormente, existe una tendencia a la reducción del número de costillas en Hylocereeae, y aunque los géneros más tardíamente diversificados habitan en ambientes más frescos, el epifitismo conlleva de alguna manera al estrés hídrico. De acuerdo con Mauseth y Sajeve (1992), los haces vasculares corticales con fibras asociadas previenen la deformación de los tallos por la deshidratación. De acuerdo con Zotz (2016), el incremento en la proporción de esclerénquima en los tallos es un atributo que se considera xeromórfico.

En los tallos de Cactaceae, el soporte mecánico está dado por el xilema secundario y la hipodermis (Terrazas y Arias, 2003; Schwager *et al.*, 2015; Schwager, 2017); esto es evidente en los clados que diversificaron tempranamente en Hylocereeae (como *Acanthocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus*), en donde el xilema secundario forma madera fibrosa y existe la hipodermis colenquimatosas. En el caso de los clados

tardíamente diversificados (como *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Kimnachia* y *Pseudorhipsalis*), la hipodermis no ofrece soporte mecánico, pero en el córtex hay células esclerificadas y haces vasculares corticales con fibras sobre el floema o con crecimiento secundario, modificaciones que representan la principal fuente de soporte mecánico (Niklas, 1992).

7. CONCLUSIONES

La tribu Hylocereeae surge como un grupo de plantas terrestres. La tendencia evolutiva de la morfo-anatomía de los tallos en Hylocereeae es hacia el epifitismo, la reducción del número de costillas, reducción de las espinas, el adelgazamiento de las paredes periclinales externas de las células epidérmicas, la reducción del número de estratos hipodérmicos y el espesor de sus paredes celulares, la reducción del tamaño de las inclusiones minerales y el aumento en la esclerificación de los tallos. La reducción en diversos tejidos en los tallos en esta tribu podría considerarse una simplificación que le permitió tener tallos más ligeros en ambientes húmedos y competir con otras epífitas, como las orquídeas, bromelias y helechos.

8. LITERATURA CITADA

- Albesiano, S. y T. Terrazas. 2012. Cladistic analysis of *Trichocereus* (Cactaceae: Cactoideae: Trichocereae) based on morphological data and chloroplast DNA sequences. *Haseltonia* 17: 3–23.
- Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Portland, Or. USA. 776 pp.
- Andrés-Hernández, R. A., T. Terrazas, G. Salazar y Helga Ochoterena. 2014. Phylogenetic analysis based on structural and combined analyses of *Rhus* s.s. (Anacardiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 176(4): 452-468.
- Angyalossy, V., M. R. Pace, R. F. Evert, C. R. Marcati, A. A. Oskolski, T. Terrazas, E. Kotina, F. Lens, S. C. Mazzoni-Viveiros, G. Ángeles, S. R. Machado, A. Crivellaro, K. S. Rao, L. Junikka, N. Nikolaeva y P. Baas. 2016. IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA Journal* 37(4): 517-615.
- Arévalo, R., B. W. van Ee, R. Riin, P. E. Berry y A. C. Wiedenhoef. 2017. Force of habit: shrubs, trees and contingent evolution of wood anatomical diversity using *Croton* (Euphorbiaceae) as a model system. *Annals of Botany* 119: 563-579.
- Arias, S., T. Terrazas y K. Cameron. 2003. Phylogenetic Analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereae) based on Chloroplast and Nuclear DNA Sequences. *Systematic Botany* 28(3): 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. 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia* 58(3): 197-216.
- Backeberg, C. 1959. *Die Cactaceae. Band II Cereoideae (Hylocereeae-Cereae [Austrocereinae])*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1360 pp.
- Bárcenas, R. T., C. Yesson y J. A. Hawkins. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27: 470-489.
- Bárcenas, R. T. 2015. A molecular phylogenetic approach to the systematics of *Cylindropuntieae* (Opuntioideae, Cactaceae). *Cladistics* 32(4): 351-359.
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. En: K. Kubitzki [ed.] *The families and the genera of vascular plants*, vol. 2, 161-196. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.
- Bauer, R. 2003. A synopsis of the tribe Hylocereeae F. Buxb. *Cactaceae Systematics Initiatives* 17: 43-50.
- Britton, N.L. y J.N. Rose. 1920. *The Cactaceae: Descriptions and Illustrations of Plants of the Cactus Family*. Vol. II. Press of Gibson Brothers. Washington, USA.
- Baum, D. A. y S. D. Smith. 2012. *Tree Thinking: An Introduction to Phylogenetic Biology*. W H Freeman & Co. 476 pp.

- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press. Nueva York, EE.UU.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1920. *The Cactaceae. Descriptions and Illustrations of Plants of the Cactus Family*. Vol. II. Press of Gibson Brothers. Washington, USA.
- Butterworth, C. A., J. H. Cota-Sánchez, R. S. Wallace. 2002. Molecular Systematics of Tribe Cactaeae (Cactaceae: Cactoideae): A Phylogeny Based on rpl16 Intron Sequence Variation. *Systematic Botany* 27(2): 257-270.
- Butterworth, C. A. y R. S. Wallace. 2005. Molecular Phylogenetics of the Leafy Cactus Genus *Pereskia* (Cactaceae). *Systematic Botany* 30(4): 800–808.
- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* 14: 177- 206.
- Calvente, A., D. C. Zappi, F. Forest y L. G. Lohmann. 2011. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hatiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58(3): 456-468.
- Calvente, A., E. M. Moraes, P. Lavor, I. A. S. Bonatelli, P. Nacaguma, L. M. Versieux, N. P. T. y D. C. Zappi. 2016. Phylogenetic analyses of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182:2 1-14.

- Cassimiro de Lemos, R. C. y G. F. Melo-de-Pinna. 2011. Morpho-anatomical variations during the stem development in some epiphytic Cactaceae. *Journal of the Torrey Botanical Society* 138(1): 16-25.
- Clement, W. L., M. Arakaki, P. W. Sweeney, E. J. Edwards y M. J. Donoghue. 2014. A chloroplast tree for *Viburnum* (Adoxaceae). And its implications for phylogenetic classification and character evolution. *American Journal of Botany* 101(6): 1029-1049.
- Conde, L. 1975. Comparisons of Five Species of *Opuntia* (Cactaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62(2): 425-473.
- Cota-Sánchez, J. H. y M. C. Bomfim-Patricio. 2010. Seed morphology, polyploidy and the evolutionary history of the epiphytic cactus *Rhipsalis baccifera* (Cactaceae). *Polibotánica* 29: 107-129.
- Cruz, M. A., 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(1): 145-164.
- Cruz Espíndola, M. A. 2018. Sistemática filogenética del género *Disocactus* (Cactaceae). Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- De Luna, E. y B. D. Mishler. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146.

- Demaio, P. H., M. H. 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(11): 1841–1854.
- Dettker, G. A. y M. A. Milaneze-Gutierrez. 2008. Anatomía caulinar de especies epífitas de Cactaceae, subfamilia Cactoideae. *Hoehnea* 35(4): 583-595.
- 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(7): 1177-1188.
- Eggle, U. 1984. Stomatal Types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146: 197-214.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1996. Biología comparada: comprender la biodiversidad. CONABIO. Biodiversitas, 9: 11-14.
- Evert, R. F. 2006. *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development*. Tercera edición. John Wiley & Sons, Inc.
- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis, En: Platnik, N. I. y V. A. Funk (Ed.) *Advances in Cladistics 2. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society*. Columbia University Press. Nueva York.

- Franceschi, V. R. y P. A. Nakata. 2005. Calcium Oxalate in Plants: Formation and Function. *Annual Review of Plant Biology* 56: 41-71.
- Franck, A. R., B. J. Cochrane y J. R. Garey. 2013. Phylogeny, Biogeography, and Infrageneric Classification of *Harrisia* (Cactaceae). *Systematic Botany* 38(1): 210–223.
- García Aguilar, M. A., T. Terrazas y S. Arias. 2009. Anatomía caulinar de tres especies del género *Hylocereus* (Berger) Britton & Rose (Cactaceae) en México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32(3): 201-208.
- Griffith M. P. y J. M. Porter. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 170(1): 107–116.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press. USA.
- Goloboff, P. A. y S. A. Catalano. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32(3): 221-238.
- Gómez-Hinostrosa, C., H. M. Hernández, T. Terrazas y M. E. Correa-Cano. 2014. Studies on Mexican Cactaceae. V. Taxonomic notes on *Selenicereus tricae*. *Brittonia* 66(1): 51-59.
- Hartl, W. P., H. Klapper, B. Barbier, H. Jürgen Ensikat, R. Dronskowski, P. Müller, G. Ostendorp, A. Tye, R. Bauer y W. Barthlott. 2007. Diversity of calcium oxalate crystals in Cactaceae. *Canadian Journal of Botany* 85(5): 501-517

- 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(1): 44-61.
- Horn, J. W., J. B. Fisher, P. B. Thomlinson, C. E. Lewis y K. Laubengayer. 2009. Evolution of the lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). *American Journal of Botany* 96(8): 1462-1486.
- Hunt, D. R. 2006. *The New Cactus Lexicon. Descriptions & Illustrations of the Cactus Family, compiled and edited by members of the International Cactaceae Systematics Group*. Vol. 1. DH Books.
- Jáuregui, D., M. García y E. Medina. 2017. Caracterización anatómica de porciones juveniles de tallos de Cactaceae presentes en los estados de Lara y Falcón (Venezuela). *Pittieria* 41: 24-39.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens y M. J. Donoghue. 2002. *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. Segunda edición. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 576 pp.
- Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science* 54: 137–178.

- Korotkova, N., T. Borsch y S. Arias. 2017. A phylogenetic framework for the Hylocereeae (Cactaceae) and implications for the circumscription of the genera. *Phytotaxa* 327(1): 001-046.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50(6): 913-925.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2002. Phylogenetic Relationships of Pachycereeae: A Cladistic Analysis Based on Anatomical-Morphological Data. Pp. 66-86. En: Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet. 2002. Columnar Cacti and Their Mutualists: Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press. Primera Edición.
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 116: 27-35.
- Lüttge, U. 1989. *Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and Ecophysiology*. Ecological Studies, Vol. 76. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.
- Maddison, W. P. y D.R. Maddison. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2 <http://www.mesquiteproject.org>
- Martínez-Quezada, D. M. 2016. Delimitación taxonómica de las especies del grupo *Selenicereus vagans* (Hylocereeae, Cactaceae). Tesis para obtener el título de Biólogo, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.

- Mauseth, J. D. y J. V. Landrum. 1997. Relictual Vegetative Anatomical Characters in Cactaceae: the Genus *Pereskia*. *Journal of Plant Research* 110: 55-64.
- Mauseth, J. D. y M. Sajeva. 1992. Cortical Bundles in the Persistent, Photosynthetic Stems of Cacti. *Annals of Botany* 70: 317-324.
- Moritz, C. y D. M. Hillis. 1996. Molecular Systematics: Context and controversies. En: Hillis, D.M., C. Moritz y B.K. Mable (eds.), *Molecular Systematics*. Sinauer Associates. Massachusetts.
- Morrone, J. J. 2000. *El lenguaje de la cladística*. Primera edición. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, CDMX.
- Morrone, J. J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 509-520.
- Morrone, J. J. 2013. *Sistemática, fundamentos, métodos, aplicaciones*. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Ciudad de México.
- Nakata, P. A. 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science* 164: 901-909.
- Naranjo, J. P., M. Torres, M. A. Quijano-Abril. 2018. On growth habit and forms: the utility of stem anatomy to define growth habits of Melastomataceae. *Acta botánica mexicana* 123: 67-101.

- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- Niklas, K. J. 1992. *Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function*. University of Chicago Press. 607pp.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics* 12(3): 221-241.
- Nixon, K. C. y H. Ochoterena. 2001. Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. En: Henández, H. M., A. N. García Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (Comps.). 2001. *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica.
- Nyffeler, R. y U. Eggli. 1997. Comparative Stem Anatomy and Systematics of *Eriosyce* sensu lato (Cactaceae). *Annals of Botany* 80(6): 767–786.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany* 89(2): 312-326.
- Ocampo, G., N. K. Koteyeva, E. V. Voznesenskaya, G. E. Edwards, T. L. Sage, R. F. Sage y J. T. Columbus. 2013. Evolution of leaf anatomy and photosynthetic pathways in Portulacaceae. *American Journal of Botany* 100(12): 2388-2402.

- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society B* 255 (1342): 37-45.
- Papavero, N., J. R. Pujol Luz y j. Llorente Bousquets. 2001. Historia de la Biología Comparada. Vol. IV De Descartes a Leibniz (1628-1716). Las prensas de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Plume, O., S. Straub, N. Tel-Zur, A. Cisneros, B. Schneider y J. Doyle. 2013. Testing a Hypothesis of Intergeneric Allopolyploidy in Vine Cacti (Cactaceae: Hylocereeae). *Systematic Botany* 38(3): 737-751.
- Putz, F. E. y H. A. Mooney. 1991. *The biology of Vines*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Revell, L. J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217-223.
- Reyes-Rivera, J., G. Canché-Escamilla, M. Soto-Hernández y T. Terrazas. 2015. Wood chemical composition in species of Cactaceae: the relationship between lignification and stem morphology. *PLoS One* 10(4): e0123919.
- Ritz, C. M., L. Martins, R. Mecklenburg, V. Goremykin y F. H. Hellwig. 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *American Journal of Botany* 94(8): 1321–1332.

- Ritz, C. M., J. Reiker, G. Charles, P. Hoxey, D. Hunt, M. Lowry, W. Stuppy y N. Taylor. 2012. Molecular phylogeny and character evolution in terete-stemmed Andean opuntias (Cactaceae-Opuntioideae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 668–681.
- Rosas Reinhold, I. 2017. *Filogenia del género Aporocactus*. Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- RStudio Team (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA
URL <http://www.rstudio.com/>
- Rudall, P. 1991. Leaf anatomy in Tigridaeae (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 175: 1–10.
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press. 322 pp.
- Sajeva, M. y J. D. Mauseth. 1991. Leaf-like Structure in the Photosynthetic, Succulent Stems of Cacti. *Annals of Botany* 68: 405-411.
- Sánchez, D., S. Arias y T. Terrazas. 2014. Phylogenetic Relationships in *Echinocereus* (Cactaceae, Cactoideae). *Systematic Botany* 39(4): 1183–1196.
- Sánchez, D., T. Terrazas, D. Grego-Valencia y S. Arias. 2018. Phylogeny in *Echinocereus* (Cactaceae) based on combined morphological and molecular evidence: taxonomic implications. *Systematics and Biodiversity* 16: 28–44.

- Sandoval-Zapotitla, E., J. García-Cruz, T. Terrazas, J.L. Villaseñor. 2010a. Relaciones filogenéticas de la subtribu Oncidiinae (Orchidaceae) inferidas a partir de caracteres estructurales y secuencias de ADN (ITS y *matK*): un enfoque combinado. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:263-279.
- Sandoval-Zapotitla, E., T. Terrazas, J.L. Villaseñor. 2010b. Diversidad de inclusiones minerales en la subtribu Oncidiinae (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical* 58(2): 733-755.
- 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(8): 1335–1349.
- Schmerler, S. B., W. L. Clement, J. M. Beaulieu, D. S. Chatelet, L. Sack, M. J. Donoghue y E. J. Edwards. 2012. Evolution of leaf form correlates with tropical–temperate transitions in *Viburnum* (Adoxaceae). *Proceedings of the Royal Society B* 279(1744): 3905-3913.
- Schuh, R. T. 2000. *Biological Systematics: Principles and Systematics*. Cornell University Press, Ithaca and London. 236 pp.
- Schumann, K. M. 1899. *Gesamtbeschreibung der Kakteen (Monographia Cactacearum)*. Neumann, Neudamm. 832 pp.

- Schwager, H., C. Neinhuis y J. D. Mauseth. 2015. Secondary growth of the leaf and bud traces in *Hylocereus undatus* (Cactaceae) during the formation of branches or flowers. *International Journal of Plant Sciences* 176(8): 762-769.
- Schwager, H. 2017. Comparative Analysis of Load Adaptation Strategies in Columnar Cacti and Hardwood Trees. *Haseltonia* 23: 2-10.
- Silvestro, D. y I. Michalak. 2012. raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution* 12(4): 335–337.
- Tapia, H. J.; M. L. Bárcenas-Argüello, T. Terrazas y S. Arias. 2017. Phylogeny and Circumscription of *Cephalocereus* (Cactaceae) Based on Molecular and Morphological Evidence. *Systematic Botany* 42(4):1-15.
- Terrazas, T. y S. Arias. 2003. Comparative Stem Anatomy in the Subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* 68(4): 444-473.
- Terrazas, T. y S. Loza-Cornejo. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data. En: Fleming T. H. y A. Valiente-Banuet (Eds.) *Evolution, ecology, conservation of the columnar cacti, their mutualists*. Arizona University Press, Arizona. p: 66-86.
- Terrazas, T., S. Loza-Cornejo y H. J. Arreola-Nava. 2005. Anatomía caulinar de las especies del género *Stenocereus* (Cactaceae). *Acta Botánica Venezuelica* 28(2): 321-336.

- Terrazas, T. y J. D. Mauseth. 2002. Shoot Anatomy and Morphology. En: Nobel, P. S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles, California. p: 23-40.
- Tomlinson, P. B. 1983. Tree Architecture: New approaches help to define the elusive biological property of tree form. *American Scientist* 71(2): 141-149.
- Valencia Ávalos, S., M. Martínez Gordillo, R. Cruz Durán, J. Jiménez Ramírez y E. T. Rodríguez Pérez. 2012. Glosario ilustrado de embriofitas. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 119 pp.
- Vázquez-Lobo, A., G. Aguilar Morales, S. Arias, J. Golubov, T. Hernández-Hernández y M. C. Mandujano. 2015. Phylogeny and biogeographic history of *Astrophytum* (Cactaceae). *Systematic Botany* 40(4): 1022–1030.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas y S. Arias. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences* 90(2): 97-108.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, S. Arias y H. Ochoterena. 2013. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe Cacteeae (Cactaceae). *Systematics and Biodiversity* 11(1): 103–116.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, D. Grego-Valencia, y S. Arias. 2017. Growth form and wood evolution in the tribe Cacteeae (Cactaceae). *Willdenowia* 47(1): 49-67.
- Vibe Norup, M., J. Dransfield, M. W. Chase, A. S. Barfod, E. S. Fernando y W. J. Baker. 2006. Homoplasious character combinations and generic delimitation: a case study

from the Indo-Pacific arecoid palms (Arecaceae: Areceae). *American Journal of Botany* 93(7): 1065–1080.

Wallace, R. S. 1995. Molecular systematic study of the Cactaceae: Using chloroplast DNA variation to elucidate Cactus phylogeny. *Bradleya* (13): 1-12.

Zotz, G. 2016. *Plants on Plants. The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer. Suiza.

Apéndice 1. Especies e individuos analizados. Acrónimos para los herbarios: **B** Herbarium Berolinense, **CHAPA** Colegio de Posgraduados, **INB** Instituto Nacional de Biodiversidad, **MEXU** Herbario Nacional de México.

Especie	Accesión y herbario	Localidad	
<i>Acanthocereus chiapensis</i> Bravo	S. Arias, 1021, MEXU	Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México	
	S. Arias, 1183, MEXU	Villa Flores, Chiapas, México	
	S. Arias, 1664, MEXU	Amatenango de la Frontera, Chiapas, México	
<i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck	S. Arias, 2166a, MEXU	Jalcomulco, Veracruz, México	
	S. Arias, 2166b, MEXU	Jalcomulco, Veracruz, México	
	S. Arias, 2194, MEXU	Santo Domingo Tehuantepec, Oaxaca, México	
<i>Aporocactus flagelliformis</i> (L.) Lem.	I. Rosas, 01, MEXU		
	I. Rosas, 03, MEXU	Zimapán, Hidalgo, México	
	I. Rosas, 06, MEXU	Arroyo Seco, Querétaro, México	
	I. Rosas, 22, MEXU	Huayacocotla, Veracruz, MEXU	
	I. Rosas, 23, MEXU	Zacualtipán, Hidalgo, México	
	I. Rosas, 25, MEXU	San Agustín Metzquititlán, Hidalgo, México	
	I. Rosas, 29, MEXU	Zimapán, Hidalgo, México	
	I. Rosas, 30, MEXU	Pinal de Amoles, Querétaro, México	
	I. Rosas, 33, MEXU	Landa de Matamoros, Querétaro, México	
	S. Arias, 1235, MEXU	Tatatila, Veracruz, México	
	S. Arias, 1237, MEXU	Tatatila, Veracruz, México	
	<i>Aporocactus martianus</i> (Zucc. ex H.Pfeiff.) Britton & Rose	I. Rosas, 15, MEXU	Santiago Apoala, Oaxaca
		S. Arias, 1230, MEXU	San Jerónimo Sosola, Oaxaca, México
S. Arias, 1246, MEXU		Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México	
<i>Disocactus ackermannii</i> (Haw.) Ralf Bauer	M. Cruz, 10, MEXU	Teotitlán de Flores Magón, Oaxaca, México	

	M. Cruz, 14, MEXU	Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México
<i>Disocactus anguliger</i> (Lem.) G. Don	014-26-74-80/001, B	Sin datos de recolecta
	046-15-07-40/001, B	Talpa de Allende, Jalisco, México
	069-11-12-30/001, B	Santiago Nuyoó, Oaxaca, México
<i>Disocactus bififormis</i> (Lindl.) Lindl.	155-24-12-30/001, B	Sololá, Guatemala
<i>Disocactus crenatus</i> subsp. <i>kimnachii</i> (Bavo) U.Guzmán	M. Cruz, 11, MEXU	San Juan Tepeuxila, Oaxaca, México
	M. Cruz, 23, MEXU	Comitán, Chiapas, México
	169-01-84-30/001, B	San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México
<i>Disocactus eichlamii</i> (Weing.) Britton & Rose	155-67-12-30/001, B	Escuintla, Guatemala
<i>Disocactus macdougallii</i> (Alexander) Barthlott	069-33-12-30/001, B	Ocosingo, Chiapas, México
<i>Disocactus macranthus</i> (Alexander) Kimnach & Hutchison	M. Cruz, 07, MEXU	San Andrés Tuxtla, Veracruz, México.
	M. Cruz, 08, MEXU	San Andrés Tuxtla, Veracruz, México
<i>Disocactus nelsonii</i> (Britton & Rose) Lindl.	155-68-12-30/001, B	El Porvenir, Chiapas, México
<i>Disocactus nelsonii</i> subsp. <i>hondurensis</i> (Kimnach) Dowel	155-75-12-30/001, B	Comayagua, Honduras
<i>Disocactus phyllanthoides</i> (DC.) Barthlott	155-94-12-30/001	Zacapoaxtla, Puebla, México
<i>Disocactus quezaltecus</i> (Standl. & Steyererm.) Kimnach	M. Véliz, 20054a, MEXU	Quezaltenango, Guatemala
	M. Véliz, 20054b, MEXU	Quezaltenango, Guatemala
	M. Véliz, 20054c, MEXU	Quezaltenango, Guatemala
	155-66-12-30/001, B	Quezaltenango, Guatemala
<i>Disocactus speciosus</i> (Cav.) Barthlott	M. Cruz, 16, MEXU	San Felipe del Progreso, Oaxaca, México
	Y. Morales, 01, MEXU	Tequila, Jalisco, México
	155-19-12-30/001, B	Morelia, Michoacán, México
	155-20-12-30/001, B	Miahuatlán, Oaxaca, México
<i>Disocactus speciosus</i> subsp. <i>cinnabarinus</i>	156-20-12-30/001, B	San Marcos, Guatemala
<i>Epiphyllum baueri</i> Dorsch	155-54-12-30/001, B	Nuquí, Chocó, Colombia
	155-63-12-30/001, B	Portobelo, Colón, Panamá
<i>Epiphyllum cartagense</i> (F.A.C. Weber) Britton &	155-35-12-30/001, B	Aserri, San José, Costa

Rose		Rica
	156-34-12-30/001, B	Almirantes, Bocas del Toro, Panamá
<i>Epiphyllum chrysocardium</i> (Alexander) Kimnach	014-74-74-83/001, B	Sin datos de recolecta
<i>Epiphyllum hookeri</i> Haw.	M. Cruz, 03, MEXU	Tepetlán, Veracruz, México
	M. Cruz, 04, MEXU	Jilotepec, Veracruz, México
	M. Cruz, 05, MEXU	Jilotepec, Veracruz, México
<i>Epiphyllum hookeri</i> subsp. <i>guatemalense</i> (Britton & Rose) Ralf Bauer	155-52-12-30/001, B	El Carmen, San Marcos, Guatemala
<i>Epiphyllum oxypetalum</i> (DC.) Haw.	G. Salazar, 9280, MEXU	Coetzala, Veracruz, México
	S. Arias, 1656, MEXU	Frontera Comalapa, Chiapas, México
	155-73-12-30/001, B	Izabal, Guatemala
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	155-56-12-30/001, B	Magdalena, Colombia
	177-19-10-60/001, B	Surinam
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> subsp. <i>rubrocoronatum</i> (Kimnach) Ralf Bauer	155-85-12-30/001, B	Nuquí, Chocó, Colombia
<i>Epiphyllum pumilum</i> Britton & Rose	M. Cruz, 06, MEXU	San Andrés Tuxtla, Veracruz, México
	M. Cruz, 17b, MEXU	Motozintla de Mendoza, Chiapas, México
	155-51-12-30/001, B	Mezcalapa, Chiapas, México
	155-98-12-30/001, B	Palenque, Chiapas, México
	180-19-01-63/001, B	Los Tuxtlas, Veracruz, México
<i>Epiphyllum thomsonianum</i> (K. Schum.) Britton & Rose	059-59-74-80/001, B	Sin datos de recolecta
	156-45-12-30/001, B	Motozintla, Chiapas, México
<i>Epiphyllum thomsonianum</i> subsp. <i>costaricense</i> (F.A.C. Weber) Ralf Bauer	155-55-12-30/001, B	Magdalena, Colombia
<i>Kimnachia ramulosa</i> (Salm-Dyck) Barthlott	055-23-06-40/001, B	Chiapas, México
	153-08-92-43/001, B	Ecuador
	156-44-12-30/001, B	Ocosingo, Chiapas, México
<i>Kimnachia ramulosa</i> subsp. <i>jamaicensis</i>	155-06-12-30/001, B	Cornwall, Jamaica
<i>Pseudorhipsalis acuminata</i> Cufod.	155-46-12-30/001, B	Limón, Costa Rica
<i>Pseudorhipsalis alata</i> (Sw.) Britton & Rose	155-25-12-30/001, B	Cockpit Country, Jamaica
<i>Pseudorhipsalis amazonica</i> subsp. <i>panamensis</i> (Britton & Rose) Ralf Bauer	082-01-82-33/002, B	Panamá

	155-60-12-30/001, B	Magdalena, Colombia
<i>Pseudorhizalis himanthoclada</i> (Rol.-Goss.) Britton & Rose	155-42-12-30/001, B	San José, Costa Rica
<i>Selenicereus anthonyanus</i> (Alexander) D.R. Hunt	MH S.N. MH S.N. JB S.N	Encajonado, Chis. San Juan Chamula, Chis. Cultivado
<i>Selenicereus atropilosus</i> Kimnach	HA1473	Puerto Vallarta, Jalisco, México
	S. Arias, 2216, MEXU	Minatitlán, Jalisco, México
	S. Arias, 2217, MEXU	Minatitlán, Jalisco, México
<i>Selenicereus calcaratus</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose	066-04-84-80/001	Sin datos de recolecta
<i>Selenicereus donkelaarii</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose	S. Arias, 1090, MEXU U. Guzmán, 986 U. Guzmán 990 U. Guzmán 994	Izamal, Yucatán, México Candelaria, Campeche, México Dzemul, Yucatán, México Dzemul, Yucatán, México
<i>Selenicereus dorschianus</i> Bauer	S. Arias, 2219, MEXU S. Arias, 2220, MEXU S. Arias, 2221, MEXU	Puerto Vallarta, Jalisco, México Puerto Vallarta, Jalisco, México Puerto Vallarta, Jalisco, México
<i>Selenicereus extensus</i> (DC.) Leuenberger	039-49-89-20/001, B 193-01-06-30/001, B	Montañas Atachi-Bakka, Guayana Francesa Cayena, Guayana Francesa
<i>Selenicereus glaber</i> (Eichlam) G.D.Rowley	GC3198 H. Bravo, 3180, MEXU H. Bravo, 5618, MEXU 155-10-12-30/001, B 155-32-12-30/001, B 155-33-12-30/001, B	El Salvador Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México Suchitepéquez, Guatemala Ahuachapan, El Salvador Ahuachapan, El Salvador
<i>Selenicereus glaber</i> subsp. <i>mirandae</i> (Bravo) Doweld	155-40-12-30/001, B	Cañón del Sumidero, Chiapas, México

<i>Selenicereus grandiflorus</i> (L.) Britton & Rose	J. Meyrán, 4030, MEXU	Ocosingo, Chiapas, México
	M. Rodríguez, 06, MEXU	Concepción, Veracruz, México
	M. Rodríguez, 10, MEXU	Actopan, Veracruz, México
	M. Rodríguez, 11, MEXU	Emiliano Zapata, Veracruz, México
	S. Arias, 2066, MEXU	Chiquihuitlán de Benito Juárez, Oaxaca, México
<i>Selenicereus grandiflorus</i> subsp. <i>hondurensis</i> (K.Schum.) Ralf Bauer	U. Guzmán, 1365, MEXU	
	156-24-12-30/001, B	Guantánamo, Cuba
<i>Selenicereus grandiflorus</i> subsp. <i>lautneri</i>	155-26-12-30/001, B	Izabal, Guatemala
<i>Selenicereus hamatus</i> (Scheidw.) Britton & Rose	155-08-12-30/001, B	San Pedro Huamelula, Oaxaca, México
	G. Salazar, 9308, MEXU	Coetzala, Veracruz, México
	J. Rivera, S.N., MEXU	Xalapa, Veracruz, México
	M. Rodríguez, 08, MEXU	Jilotepec, Veracruz, México
<i>Selenicereus inermis</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	S. Arias, 2171, MEXU	Alto Lucero de Gutiérrez Barrios, Veracruz, México
	155-07-12-30/001, B	Sucre, Venezuela
	155-15-12-30/001, B	Guanacaste, Costa Rica
	155-16-12-30/001, B	Miranda, Venezuela
	155-83-12-30/001, B	Catemaco, Veracruz, México
<i>Selenicereus inermis</i> subsp. <i>tricae</i>	155-84-12-30/001, B	Cayo, Belice
	155-78-12-30/001, B	Amazonas, Perú
<i>Selenicereus megalanthus</i>	155-79-12-30/001, B	San Martín, Perú
<i>Selenicereus minutiflorus</i> Britton & Rose	175-02-81-80/001, B	Sin datos de recolecta
<i>Selenicereus monacanthus</i> (Lem.) Britton & Rose	052-01-82-30/001, B	Sin datos de recolecta
	155-58-12-30/001, B	Magdalena, Colombia
	156-30-12-30/001, B	Chimborazo, Ecuador
<i>Selenicereus murrillii</i> Britton & Rose	H. Sánchez, 4206, MEXU	Churumuco, Michoacán, México
	155-38-12-80/001, B	Colima, México
<i>Selenicereus ocamponis</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose	García-Aguilar, 34, CHAPA	El Zapote, Michoacán, México
	García-Aguilar, 35, CHAPA	Cerro Colorado, Michoacán, México
	García-Aguilar, 36,	Rosas Moradas,

	CHAPA	Michoacán, México
	155-23-12-80/001, B	Sin datos de recolecta
	156-18-12-80/001, B	Sin datos de recolecta
	258-07-93-80/001, B	Sin datos de recolecta
<i>Selenicereus pteranthus</i> (Link ex A. Dietr.) Britton & Rose	L. G., 847, MEXU	Gómez Farías, Tamaulipas, México
	U. Guzmán, 945, MEXU	Tapilula, Chiapas, México
	014-95-74-80/001, B	Sin datos de recolecta
	069-26-12-80/001, B	Sin datos de recolecta
	155-17-12-30/001, B	Holguín, Cuba
	261-31-93-20/001, B	Guantánamo, Cuba
<i>Selenicereus purpusii</i> (Weing.) Britton & Rose	García-Aguilar, 21, CHAPA	Ixtlán del Río, Nayarit, México
	García-Aguilar, 22, CHAPA	Jala, Nayarit, México
	García-Aguilar, 32, CHAPA	Salitrera, Guerrero, México
	012-18-74-80/001, B	Sin datos de recolecta
<i>Selenicereus setaceus</i> (DC.) Werderm.	048-56-74-80/001, B	Sin datos de recolecta
	069-32-12-80/001, B	Sin datos de recolecta
	232-07-02-30/001, B	Cerro Acahay, Paraguay
<i>Selenicereus spinulosus</i> (DC.) Britton & Rose	D. Martínez, 02, MEXU	Pinal de Amoles, Querétaro, México
	J. Gozzy, s/n, MEXU	Jalpan de Serra, Querétaro, México
	J. Meyrán, 97, MEXU	Tamazunchale, San Luis Potosí, México
	M. Bárcenas, 22, MEXU	Veracruz, México
	S. Arias, 1755, MEXU	Jalpan de Serra, Querétaro, México
	S. Arias, 2231, MEXU	Zimapán, Hidalgo, México
	T. Terrazas, 979, MEXU	Zaragoza, San Luis Potosí, México
	U. Guzmán, 1121a, MEXU	Casas, Tamaulipas, México
	U. Guzmán, 1121b, MEXU	Casas, Tamaulipas, México
	266-02-94-30/001, B	Veracruz, México
<i>Selenicereus stenopterus</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose	069-22-12-30/001, B	Limón, Costa Rica
<i>Selenicereus tonduzii</i> (F.A.C. Weber) G.D. Rowley	B. Hammel, 22487, INB	San José, Costa Rica
<i>Selenicereus triangularis</i> (L.) Britton & Rose	014-96-74-80/001, B	Sin datos de recolecta
	165-14-82-10/001, B	Pedernales, República Dominicana

<i>Selenicereus undatus</i> (Haw.) Britton & Rose	JB C-10 García-Aguilar, 17, CHAPA García-Aguilar, 20, CHAPA	Sin datos de recolecta Ocozocoautla, Chiapas, México La Piedad, Michoacán, México
<i>Selenicereus vagans</i> (K.Brandegee) Britton & Rose	J. Blancas, 111, MEXU J. Meyrán, 4137, MEXU N. Taylor, 296, MEXU S. Arias, 1832, MEXU	Islas Marías, Nayarit, México Mazatlán, Sinaloa, México La Huerta, Jalisco, México Escuinapa, Sinaloa, México
<i>Selenicereus validus</i> S.Arias & U.Guzmán	H. Sánchez 4254a, MEXU H. Sánchez, 4254b, MEXU	Aquila, Michoacán, México Cualcomán, Michoacán, México
<i>Weberocereus biolleyi</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose	069-36-12-30/001, B 271-02-82-20/001, B	Alajuela, Costa Rica Cartago, Costa Rica
<i>Weberocereus imitans</i> (Kimmach & Hutchison) Buxb.	B. Hammel, 26140, INB 156-21-12-30/001, B	San José, Costa Rica San José, Costa Rica
<i>Weberocereus frohningiorum</i> Ralf Bauer	155-76-12-60/001, B	Costa Rica
<i>Weberocereus rosei</i> (Kimmach) Buxb.	155-49-12-30/001, B	Chimborazo, Ecuador
<i>Weberocereus trichophorus</i> Johnson & Kimmach	069-27-12-80/001, B	Limón, Costa Rica

GRUPO EXTERNO

<i>Bergerocactus emoryi</i> (Engelm.) Britton & Rose
<i>Carnegiea gigantea</i> (Engelm.) Britton & Rose
<i>Escontria chiotilla</i> (Weber ex Schum.) Rose
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm. ex Watson) Britton & Rose
<i>Polaskia chichipe</i> (Gosselin) Backeb.
<i>Stenocereus stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.

Apéndice 3. Caracteres utilizados en el análisis de correlación.

No. de carácter	Carácter	Estados de carácter
A	Plantas terrestres	Ausentes (0), Presentes (1)
B	Plantas hemiepifitas	Ausentes (0), Presentes (1)
C	Plantas epífitas	Ausentes (0), Presentes (1)
D	Ramas arqueadas	Ausentes (0), Presentes (1)
E	Ramas decumbentes	Ausentes (0), Presentes (1)
F	Ramas péndulas	Ausentes (0), Presentes (1)
G	Tallos con dos costillas	Ausentes (0), Presentes (1)
H	Tallos con más de dos costillas	Ausentes (0), Presentes (1)
I	Espinas inconspicuas	Ausentes (0), Presentes (1)
J	Espinas conspicuas	Ausentes (0), Presentes (1)
K	Desarrollo de raíces adventicias lo largo del tallo	Ausente (0), Presente (1)
L	Pared periclinal externa aplanada	Ausente (0), Presente (1)
M	Pared periclinal externa convexa a hemiesférica	Ausente (0), Presente (1)
N	Engrosamiento de la pared periclinal externa	Ausente (0), Presente (1)
O	Células hipodérmicas colenquimatosas	Ausentes (0), Presentes (1)
P	Células hipodérmicas parenquimatosas	Ausentes (0), Presentes (1)
Q	Tres o más estratos hipodérmicos	Ausentes (0), Presentes (1)
R	Uno a dos estratos hipodérmicos	Ausentes (0), Presentes (1)
S	Córtex heterogéneo	Ausente (0), Presente (1)
T	Córtex homogéneo	Ausente (0), Presente (1)
U	Esclerificación del córtex	Ausente (0), Presente (1)
V	Esclerénquima asociado a los haces vasculares corticales	Ausente (0), Presente (1)
W	Haces vasculares corticales con crecimiento secundario	Ausentes (0), Presentes (1)
X	Retraso en el desarrollo de fibras en el xilema secundario	Ausente (0), Presente (1)
Y	Crecimiento secundario diferencial	Ausente (0), Presente (1)