



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**DELIMITACIÓN MORFOLÓGICA DE LAS
ESPECIES DEL COMPLEJO *Stenocactus obvallatus*
(Cactaceae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ANDREA HERNÁNDEZ JARAMILLO



DIRECTORA DE TESIS:

M. en C. BALBINA VÁZQUEZ BENÍTEZ

Ciudad de México, 2021



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.

“No hay ninguna ley de la naturaleza
que diga que los límites deben ser
completamente nítidos.”
-Dawkins, R.

A quienes forjaron el camino
y a quienes seguirán estos pasos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecer es uno de los valores más nobles e indispensables que existen en el ser humano, ya que nos da un sentido de pertenencia y reciprocidad, aceptando con humildad todo el apoyo vertido en un sueño para su materialización. Son muchas y muy diversas las personas e instituciones que aportaron de una u otra forma a este proyecto, por lo que trataré de mencionar a las más posibles, sin embargo, algunas quedaron en el anonimato como las personas del campo que nos orientaron y otras que nos abrieron su hogar para darnos de comer y beber.

A Dios por la existencia, mi vida y darme una familia que es para mí un constante referente de generosidad y amor, asimismo es la principal financiadora del proyecto. A mi papá Felipe Hernández por su liderazgo y visión siempre certera, a mi mamá Fabiola Jaramillo por esa herencia de perseverancia y trabajo incansable. A mis hermanos Angélica, Daniel, Enrique, Elizabeth y Luis por ser compañeros y cómplices, siempre dispuestos a brindar su apoyo.

A la M. en C. Balbina Vázquez Benítez curadora de la Colección de Cactáceas y Suculentas de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza que me abrió las puertas de la colección y me guio en el desarrollo este proyecto de investigación.

Al sínodo conformado por la Dra. Alejandrina Ávila Ortiz, Dra. Ana María Soriano Martínez, M. en C. María Magdalena Ayala Hernández, mujeres admirables que a lo largo de la carrera reafirmaron mi amor por la botánica y les agradezco por sus atinadas observaciones al proyecto, quiero hacer una mención especial a la M. en C. Itzel Guzmán Vázquez quién desde su perspectiva me amplió el panorama en esta investigación.

A quienes favorecieron incondicional y desinteresadamente la elaboración y crecimiento del proyecto, al biólogo Leonardo Ulises Guzmán Cruz por compartir sus conocimientos, experiencia en campo y sus inolvidables anécdotas, asimismo por vincularme con Moisés Franco, quien me dio luz en el entendimiento de *Stenocactus*. A Ángel, Fernando, Juan, Katia, Ricardo y Yoltic que en el camino se volvieron mis amigos, por su apoyo en el rastreo de poblaciones y muestreo en campo. A Alid por su invaluable amistad y facilitarme fotografías, así como la localización de una población de *Stenocactus dichriacanthus* en

Guanajuato. A Alejandra, Dania, David y Valeria que estuvieron en alguna fase del proyecto escuchándome, dándome ánimos en momentos difíciles y por sus grandes consejos.

A la máxima casa de estudios UNAM por forjarme en sus instalaciones como técnico y profesionista. A la Dirección de Becas y Enlace con la Comunidad que a través del programa BECTIT 2019-2020 me aceptó como Becaria de Alto Rendimiento, asimismo por la comprensión de lo acontecido en el país por la pandemia “SARS-CoV-2” aprobando una prórroga para la comprobación de la titulación de los beneficiarios.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
MARCO TEÓRICO	3
Delimitación de especies y complejos taxonómicos	3
Métodos multivariados	5
Análisis clúster o de conglomerados	6
Métodos de ordenación	7
Análisis de componentes principales	7
Análisis discriminante	8
Familia Cactaceae	9
Descripción morfológica de <i>Stenocactus</i>	11
ANTECEDENTES	12
Historia taxonómica del género	12
Caracteres diagnóstico de <i>Stenocactus</i>	16
Complejos taxonómicos en <i>Stenocactus</i>	17
Complejo <i>Stenocactus obvallatus</i>	19
<i>Stenocactus anfractuosus</i>	19
<i>Stenocactus lamellosus</i>	20
<i>Stenocactus obvallatus</i>	22
Estudios morfométricos en Cactaceae	23
JUSTIFICACIÓN	26
HIPÓTESIS	27
OBJETIVOS	27
MATERIAL Y MÉTODO	27
Selección de poblaciones	27
Zona de estudio	28
Muestreo de poblaciones	30
Caracteres morfológicos	31
Matriz de datos	33
Análisis estadístico	34
Análisis de conglomerados	34

Análisis de ordenamiento	35
Análisis discriminante	35
RESULTADOS	36
Análisis estadístico multivariado	42
Clave taxonómica y descripción de las especies del complejo <i>Stenocactus obvallatus</i>	48
<i>Stenocactus anfractuosus</i> (Mart.) A. Berger ex A. W. Hill	48
<i>Stenocactus lamellosus</i> (A. Dietr.) A. Berger ex A. W. Hill	49
<i>Stenocactus obvallatus</i> (DC.) A. Berger ex A. W. Hill	50
DISCUSIÓN	58
CONCLUSIONES	64
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	65
Anexo I	75
Anexo II	76
Anexo III	77
Anexo IV	78

RESUMEN

Stenocactus es un género de la familia Cactaceae presenta una gran variación inter e intraespecífica, dentro de este género hay un grupo de especies conformado por *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*, son tan parecidas entre sí, que se dificulta trazar límites morfológicos entre ellas, por lo que constituyen un complejo taxonómico. El objetivo de este estudio fue realizar el tratamiento taxonómico del complejo *S. obvallatus* y delimitar morfológicamente a sus especies, analizando su variación intra e interespecífica. Para poder dilucidar los límites entre estas especies se llevó a cabo un estudio morfométrico con fotografías de 105 organismos maduros pertenecientes a siete poblaciones diferentes del Estado de México, Hidalgo y Querétaro. En total se evaluaron 60 caracteres morfológicos, de los cuales, 37 fueron cuantitativos y 23 cualitativos, en los cuantitativos 19 son vegetativos y 18 reproductivos; de los cualitativos 14 vegetativos y 9 reproductivos. Los datos se sometieron a los análisis de conglomerados, componentes principales y discriminante. Con base en los análisis multivariados se reconocieron a *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus* como especies diferentes, los caracteres diagnóstico por excelencia que se reconocieron para este complejo son; el largo de la aréola, largo y el ancho de las cuatro espinas centrales, largo de la flor y largo de los filamentos.

INTRODUCCIÓN

Para reconocer la diversidad biológica a nivel de especie es preciso dilucidar los límites entre dos o más de ellas (Carstens *et al.*, 2013). La variación morfológica es una gran herramienta para dicha labor, sin embargo, esta tarea se ve comprometida por la amplia plasticidad fenotípica que presentan algunos organismos (Duminil y Di Michele, 2009).

Los estudios taxonómicos enfocados en la delimitación morfológica de las especies basados en análisis estadísticos multivariados han sido empleados para circunscribir o segregar taxa considerados complejos en los que sus límites y número de especies son dudosos (Cervantes, 2017; Prata *et al.*, 2018).

Stenocactus es un género endémico de México, su centro de distribución se encuentra en el estado de Hidalgo, sur de Querétaro, así como una porción de Guanajuato, sur y centro de San Luis Potosí, donde está el mayor número de especies (Meyrán, 1973a, 1980; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Arias *et al.*, 2012). La palabra *Stenocactus* proviene del griego *stenos* (estrecho), y hace referencia a las costillas estrechas y numerosas que caracterizan al género (Anderson, 2001), a excepción de *S. coptonogonus* que tiene alrededor de 10 costillas anchas en sección triangular (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

A pesar de que *Stenocactus* es un grupo pequeño comparado con géneros como *Mammillaria* y *Opuntia*, es uno de los géneros menos comprendidos de la familia Cactaceae, debido a la problemática en la delimitación de sus especies, ya que se observa una gran variación intraespecífica (Anderson, 2001). Así, es posible encontrar variación en el número de espinas entre los individuos de una población determinada e incluso en las areolas de un mismo ejemplar (Bravo-Hollis, 1969). Estas variaciones pueden deberse a la condición de desarrollo de los ejemplares y también a plasticidad fenotípica por factores ambientales como

radiación y humedad relativa (Vázquez, 2007; Romero-Méndez *et al.*, 2013; Cervantes, 2017).

Uno de los problemas derivados de la precaria delimitación de especies en *Stenocactus* es el número de estas, el cual varía en función del autor, se han reconocido desde seis hasta 31 especies, las aproximaciones más prudentes consideran 18 especies pertenecientes al género (Backeberg, 1961; Taylor, 1979; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Meyrán, 2003; Hunt, 2016). Otro de los problemas propios de *Stenocactus* es la incertidumbre cuando se emplean métodos de evaluación de rareza (MER), los cuales son indispensables para considerar a una especie como prioritaria para la conservación y asignarle alguna categoría de riesgo de acuerdo con la NOM 059 (SEMARNAT, 2010). *S. coptonogonus* y *S. sulphureus* están en dicha lista, pero aún existen huecos de información sobre su posición taxonómica, por lo que no es posible definir totalmente su rango de distribución y límites morfológicos, lo cual puede conducir a la asignación de categorías de riesgo incorrectas (Martínez *et al.*, 2017).

El objetivo de esta tesis es hacer un tratamiento taxonómico de los taxa que conforman el complejo *Stenocactus obvallatus sensu* Meyrán (1979), así como reconocer la variabilidad morfológica y dilucidar límites morfológicos estadísticamente significativos entre *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*.

MARCO TEÓRICO

Delimitación de especies y complejos taxonómicos

La delimitación de especies a grandes rasgos se define como la identificación de la diversidad biológica a nivel taxonómico de especie, durante este proceso se dilucidan los límites entre

dos o más de ellas e incluso es posible encontrar especies crípticas que morfológicamente se traslapan con otras (Weins, 2007; Carstens *et al.*, 2013).

Para delimitar especies, es imprescindible tener una idea de lo que las especies son, actualmente existen alrededor de 25 conceptos de especie y aún no hay un concepto que satisfaga a todos los investigadores, por ello, delimitar y llegar a un consenso en el número de especies se ha complicado (Torretti, 2010). De Queiroz (2007) propone un concepto de especie unificado, sin un método estandarizado para la delimitación de especies, en este concepto desde el contexto filogenético, se considera a las especies como linajes de metapoblaciones, donde los atributos emergentes (morfología, flujo génico, nicho, etc.) son relevantes más no imprescindibles para su reconocimiento, basta con que las poblaciones evolucionen separadamente de otros linajes de poblaciones, siendo la especie un segmento de cierto linaje.

Aunado a las problemáticas antes mencionadas, existen grupos de organismos que están estrechamente relacionados, son similares entre sí y los límites morfológicos entre sus taxa no son claros a simple vista, por lo tanto, el número de especies no es claro, a estos grupos se les conoce como complejos de especies (Prata *et al.*, 2018). Estos complejos generalmente son el resultado de una divergencia reciente, comparten un polimorfismo ancestral y suelen tener una amplia distribución. Las principales consecuencias taxonómicas de dicha variación morfológica incluyen la circunscripción de especies que están traslapadas morfológicamente, así mismo se les adjudican descripciones de nuevas especies a simples variaciones infraespecíficas de una especie previamente descrita (Duminil y Di Michele, 2009).

La delimitación de especies puede abordarse desde diferentes enfoques, principalmente la morfología y el código de barras genético han sido ampliamente utilizados para establecer los límites entre las especies de plantas. Los caracteres morfológicos de valor taxonómico dependen de cada grupo de plantas, generalmente suelen ser vegetativos y reproductivos, entre los caracteres vegetativos con mayor peso están la forma de las hojas y mediciones de diferentes estructuras generales de la planta, mientras que los reproductivos se basan en caracteres específicos de las flores, frutos o semillas (Duminil y Di Michele, 2009), para poder reconocer complejos con base en caracteres morfológicos se requiere de un arduo y exhaustivo trabajo poblacional (García-Melo *et al.*, 2019). Mientras que, para el reconocimiento de especies con el código de barras genético, se emplean marcadores de secuencias cortas de ADN del núcleo y cloroplasto. A pesar de que existe una estrecha relación entre el genotipo y el fenotipo, es común encontrar excepciones, dada la plasticidad fenotípica de las plantas, el genoma se expresa de forma diferente en función de las condiciones ambientales, dejando diferencias morfológicas en diferentes poblaciones (Duminil y Di Michele, 2009; Aquino, 2014).

Métodos multivariados

Los análisis multivariados han sido de utilidad para evaluar la variación morfológica intra e inter específica en grupos complejos de plantas y así como marcar los límites entre los mismos, gracias a que ayudan a manejar grandes conjuntos de datos con muchas variables, resumen la redundancia y son un medio para localizar patrones y relaciones entre las unidades básicas de caracterización (UBC), también conocidas como Unidades Taxonómicas Operacionales (OTU por sus siglas en inglés) (McGarigal *et al.*, 2000; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010).

Análisis clúster o de conglomerados

Los análisis de conglomerados son técnicas exploratorias de análisis estadístico multivariante de datos, sugieren una serie de métodos que generan agrupaciones homogéneas significativas entre las OTU, basadas en un gran número de variables interdependientes (caracteres) (Crisci y López, 1983). Los grupos no son conocidos de antemano, sino configurados por la propia esencia de las variables, de manera que individuos que puedan ser considerados similares son asignados en un mismo agrupamiento, mientras que los disimilares se encuentran en grupos distintos.

En general se deben considerar tres fases fundamentales en el proceso del análisis de conglomerados: selección de las variables para la identificación de grupos; elección de la medida de proximidad entre las OTU y; la búsqueda de un criterio para la generación de grupos entre los individuos (Núñez-Colín y Escobedo-López, 2011).

Una vez establecidas las OTU y las variables a evaluar, se calculan las distancias entre los individuos a través de la relación de las variables. Para calcular estas distancias, existen diferentes formas y reglas matemáticas que se emplean de acuerdo a la naturaleza de los datos y del fenómeno estudiado (Pérez-López, 2004). Suelen calcularse por medio de coeficientes de similitud o disimilitud, los cuales pueden ser de distancia (para datos mixtos); correlación (para datos cuantitativos multiestado); o asociación (para datos doble estado) (Crisci y López, 1983).

Existen diferentes criterios para la construcción del dendograma, en donde se enlazan las OTU que comparten el máximo parecido en la matriz de distancias, generando así los agrupamientos o conglomerados, de manera que las OTU más distantes entre sí más diferentes son. Se puede distinguir entre los métodos jerárquicos y los no jerárquicos, este último se divide entre dos métodos, los disjuntos (cada OTU pertenece a un solo grupo) o los

solapados (en donde el objeto de estudio puede pertenecer a más de un grupo). Los más comúnmente empleados son los métodos jerárquicos ya que originan conjuntos que representan rangos, en donde los grupos con un nivel más bajo son englobados con niveles superiores, formando parte de un grupo mayor (Pérez-López, 2004; Núñez-Colín y Escobedo-López, 2011).

Métodos de ordenación

Los métodos de ordenación condensan la información contenida en un gran número de variables originales en un set más pequeño de nuevas dimensiones compuestas, siendo el resultado de la combinación de las variables originales, sintetizando la información contenida en sus datos y, evitando pérdida de información. Estos métodos no trazan límites entre las OTU para generar grupos, las relaciones entre ellas se reflejan en la posición que ocupan en el espacio, mientras más cercanas entre sí sean sus variables, están más relacionadas las OTU. (McGaraigal *et al.*, 2000; Pérez-López, 2004).

Existen diferentes métodos de ordenamiento, los cuales se deben ajustar al tipo de datos que se están manejando, el más recurrido es el análisis de componentes principales, que se emplea con una matriz de datos cuantitativos continuos.

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (ACP) tiene como objetivo simplificar la información vertida en muchas variables cuantitativas originales en un conjunto de nuevas variables (componentes principales) resultado de la combinación lineal de las variables originales (Pérez-López, 2004). El número de componentes principales depende del número de variables originales, se puede tener tantos componentes principales como variables o menos, lo cual está sujeto a la relación que exista entre las variables (Crisci y López, 1983).

Reducir el número de variables es importante para desechar los datos redundantes y ordenar entidades similares de acuerdo a la representación de dispersión de los datos respecto a la nube total de la información obtenida en las muestras, describiendo los datos en términos de algunos gradientes de variación dominantes. Mientras más relacionados estén los datos, menos dimensiones se generan, haciendo exitoso el análisis, si cada variable es totalmente independiente a la nube de datos, se esparce de forma desordenada en las dimensiones (McGarigal *et al.*, 2000).

Cada componente principal alberga información de todas las variables utilizadas, aunque en diferentes proporciones, la contribución de un carácter a cada componente se expresa con el coeficiente de regresión del componente con respecto a ese y solo ese carácter, por lo tanto, ninguna variable aportará la misma variación en diferentes componentes. El primer componente contiene la mayor variabilidad posible, de la variabilidad restante una gran parte es explicada por el segundo componente principal, los siguientes componentes sucesivamente albergarán menos variación hasta que se explique el total de esta. Sólo se retienen los componentes principales que explican un alto porcentaje de variabilidad de las variables originales (Crisci y López, 1983; Pérez-López, 2004).

Los eigenvalores son la suma de la varianza de los caracteres respecto a un componente principal. Los componentes principales están incorrelacionados, por lo que cada uno de ellos expresa una porción diferente de la variación de los datos (McGarigal *et al.*, 2000).

Análisis discriminante

El análisis discriminante es una técnica compuesta de dos procedimientos que tienen objetivos similares, evaluando un conjunto de grupos pre-especificados a priori y múltiples variables independientes que describen estos grupos. Por un lado, el análisis discriminante

canónico es descriptivo, y pretende descubrir el comportamiento de los datos en función de variables resumidas que serían las funciones discriminantes canónicas y la ponderación de las mismas para reconocer su valor en la distinción de los grupos, por otro lado, en el análisis discriminante clasificatorio se predice a que grupo pertenece una entidad desconocida con el mismo grupo de valores dados en las variables discriminantes (McGarigal *et al.*, 2000). El número máximo de funciones discriminantes está definido por el número de variables originales y el número de grupos, siempre siendo igual o menor a estos (Torrado-Fonseca y Berlanga-Silvente, 2013).

Las funciones discriminantes se definen como combinaciones lineares ponderadas de las variables originales, en donde cada variable es ponderada de acuerdo a su habilidad de discriminar a lo largo de los grupos. Cada entidad de muestreo (OTU) tiene un único valor canónico compuesto, derivado de la multiplicación de los valores de muestreo para cada variable por un peso determinado y la suma de estos productos (McGarigal *et al.*, 2000).

El análisis de conglomerados y el análisis de componentes principales son precursores del análisis discriminante, siendo análisis multivariados distintos pero complementarios entre sí, ya que en el AC se establecen grupos desconocidos y artificiales, mientras que el ACP se condensa muchas variables en pocos componentes principales sin la generación de grupos. Sin embargo, el análisis discriminante complementa estas técnicas en aspectos predictivos y descriptivos, verificando la existencia de una relación causal entre la pertenencia a un grupo determinado y los valores de las variables (Pérez-López, 2004).

Familia Cactaceae

La familia Cactaceae se distribuye principalmente en el continente americano, desde Canadá hasta Argentina (Miguel-Talonia *et al.*, 2014), con excepción del género *Rhipsalis* que se

encuentra en África, Madagascar y Sri Lanka (Anderson, 2001; Arias *et al.*, 2012; Hunt, 2016; Stevens, 2017). Los centros de distribución y riqueza más importantes de cactáceas a nivel mundial se encuentran en México; y son el Desierto Chihuahuense, el Desierto Sonorense y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Miguel-Talonia *et al.*, 2014; Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2011).

Hunt (2006) considera que hay alrededor de 1,438 especies y 378 subespecies distribuidas en 127 géneros de cactáceas. Para México, Hunt (2016) acepta 757 taxa entre especies y subespecies; mientras que Hernández y Gómez-Hinostrosa (2011) estiman 560 especies y 50 géneros nativos de México; así mismo Guzmán *et al.* (2003) registran 670 especies agrupadas en 60 géneros.

Cactaceae está subdividida en cinco subfamilias, Leuenbergioideae, Pereskioideae, Opuntioideae, Maihuenoideae, Cactoideae (Stevens, 2017).

La subfamilia Cactoideae tiene la mayor diversidad de especies, con alrededor de 1,222 (Ortega-Baes *et al.*, 2010). Ésta subfamilia se caracteriza por tener costillas o tubérculos y aréolas sin glóquidas, está compuesta por nueve tribus: Calymmanthea, Hylocereeae, Cereae, Trichocereae, Notocactae, Rhipsalideae, Browningieae, Pachycereeae y Cactae (Anderson, 2001). La tribu Cactae, es la más numerosa y diversa ya que circunscribe alrededor de 27 géneros, de los cuales *Mammillaria* y *Coryphanta* albergan cerca de 155 y 40 especies respectivamente (Guerrero *et al.*, 2019). Así mismo es una de las tribus más complejas por la cantidad de nombres y sinónimos que alberga, uno de los géneros menos comprendidos en esta tribu y en toda la familia Cactaceae es *Stenocactus* (Bravo-Hollis, 1969; Anderson, 2001).

Descripción morfológica de *Stenocactus*

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) describen el género *Stenocactus* como “Plantas simples o cespitosas. Tallo globoso o globoso aplanado (frecuentemente cilindroide o claviforme bajo cultivo, rara vez en su hábitat), más bien pequeño, generalmente no mayor de 12 cm de diámetro, con el ápice algo hundido, lanoso y ocasionalmente oculto por las espinas. Costillas numerosas, casi siempre entre 25 y 55, a veces menos, a veces más, hasta cerca de 120, muy delgadas, casi laminares (excepto en *Stenocactus coptonogonus*), onduladas y sinuosas, ensanchadas alrededor de las aréolas. Aréolas escasas, en su hábitat generalmente tan sólo 2 o 3 en cada costilla, rara vez más, aumentando mucho bajo cultivo, bastante separadas entre sí, provistas de fieltro o lana blanca hasta grisácea sólo cuando jóvenes. Espinas escasas hasta más o menos numerosas, diferenciadas en centrales y radiales; las radiales, cuando escasas (2 a 6 u 8), situadas en la parte inferior de la aréola, y cuando abundantes (10 a 25), dispuestas en torno de toda la aréola; subuladas o aciculares, cortas, blancas y algo vítreas; las centrales generalmente 3 o 4, en algunas especies tan sólo 1 o 2, en algunas otras hasta 9; cuando son 3 ocupan la porción superior de la aréola, siendo la de en medio, por lo común, más ancha y larga; cuando son 4, generalmente una ocupa el centro de la aréola y las otras tres la parte superior, todas ellas varían mucho en consistencia, tamaño, forma y color. Flores que brotan de las aréolas jóvenes del ápice, pequeñas, de 2 a 4.5 cm de longitud, campanuladas y con el tubo receptacular ancho y corto (como en *S. arrigens*) o infundibuliformes y con el tubo largo y angosto (como en *S. spinosus*); pericarpelo y tubo receptacular con escamas más o menos numerosas, imbricadas o distantes, semicirculares o cordiformes, con el ápice obtuso o apiculado y el margen papiráceo, lacerado o más o menos ciliado, blanquecino con las axilas desnudas; segmentos del perianto lanceolados, anchos o angostos, con el ápice obtuso o acuminado, a menudo mucronado, con el margen más o

menos entero, a veces, algo dentado, de color blanquecino, amarillento o más o menos purpúreo hacia los bordes y una franja media rojiza o purpúrea de intensidad y anchura variable; estambres numerosos; anteras amarillas; polen tricolpado; filamentos blanquecinos o con tinte purpurino; estilo más o menos largo; cámara nectarial corta. Fruto globoso hasta oblongo, con escamas papiráceas, verdoso, seco, dehiscente por ruptura de sus paredes. Semillas pequeñas, con testa negra gruesamente reticulada; hilo basal amplio y truncado. Plántulas, en las primeras etapas de su desarrollo, tuberculadas y a veces con espinitas plumosas más o menos pectinadas; más tarde, los tubérculos paulatinamente se integran en costillas y las espinas se diferencian en radiales y centrales. La floración de la mayor parte de las especies tiene lugar de diciembre a marzo; las flores son diurnas y persisten durante varios días.”

ANTECEDENTES

Historia taxonómica del género

Schumann (1899) estableció *Stenocactus* como subgénero de *Echinocactus*, el cual incluye 17 especies, siendo *Echinocactus coptonogonus* la primera especie enlistada dentro del subgénero. Britton y Rose (1922) disgregaron diferentes taxa del género *Echinocactus*, entre ellos el subgénero *Stenocactus sensu* Schumann. Lawrence (1841) estableció el género *Echinofossulocactus* segregado de *Echinocactus*. *Echinofossulocactus* estaba integrado por tres secciones, la primera de nombre *Gladiatores* compuesta por cinco especies que actualmente se agrupan en el género *Stenocactus* y otras cinco especies pertenecientes a otros géneros, las otras dos secciones estaban compuestas por géneros como *Astrophytum*, *Thelocactus*, *Ferocactus* y *Echinocactus*, por el principio de antigüedad Britton y Rose

(1922) decidieron retomar *Echinofossulocactus* de Lawrence (1841), y conjuntaron las especies que correspondían al subgénero *Stenocactus* de Schumann (1899).

La propuesta de Britton y Rose (1922) tuvo poca aceptación. Spegazzini (1923) rechazó el nombre *Echinofossulocactus* por ser híbrido, desmesuradamente grande y propuso *Brittonrosea* empleando las mismas especies de Britton y Rose (1922), más tarde Orcutt (1926, citado en Tjaden, 1982) con desconocimiento de la obra de Spegazzini, propone *Efossus* como una abreviación de *Echinofossulocactus*. Sin embargo, ambas propuestas fueron invalidas y rechazadas (Hunt, 1980; Brummitt, 1987; Záhora *et al.*, 2018). Los primeros autores en utilizar *Stenocactus* a nivel genérico fueron Backeberg y Knuth (1935) sin embargo, atribuyeron a Berger (1929) tal *status* (Sánchez-Mejorada, 1981).

Tras un análisis exhaustivo, Hunt (1980) demostró que la elección de *Echinofossulocactus coptonogonus* como lectotipo de *Echinofossulocactus* por Britton y Rose (1922) fue arbitraria al no argumentar la razón por la que lo escogieron, así que propuso como lectotipo a *Echinocactus helophorus* (sinónimo de *Echinocactus platyacanthus*) ajustándose adecuadamente con la descripción del grupo de Lawrence, esto hace a *Echinofossulocactus* un sinónimo de *Echinocactus*, y en lugar de mantener *Brittonrosea*, por el criterio de estabilidad, propone *Stenocactus* como nombre legítimo del género.

Tras la controversia que se generó alrededor de los cuatro nombres propuestos para el género *Echinofossulocactus* Lawrence; *Brittonrosea* Spegazzini; *Efossus* Orcutt y *Stenocactus* (K. Schum.) A. Berger (cuadro 1), el comité de Spermatophyta concluyó que *Stenocactus* es el nombre correcto asignado al género, ya que tras la lectotipificación hecha por Hunt (1980) *Echinofossulocactus* pasó a ser un sinónimo de *Echinocactus*, afectando la legitimidad de *Brittonrosea* y *Efossus* ya que mantienen la misma lista de especies que Britton y Ross (1922) (Brummitt, 1987).

Cuadro 1. Nombres genéricos para *Stenocactus* propuestos y aceptados por diferentes autores a lo largo del tiempo

	Lawrence 1841	Schuman 1899	Britton y Rose 1922	Spegazzini 1923	Orcutt 1926	Backeberg y Knuth 1935	Hunt 1980	Brummitt 1987
<i>Stenocactus</i> subgen.								
<i>Echinocactus</i>		•						
<i>Echinofossulocactus</i>	•		•					
<i>Stenocactus</i>						•	•	•
<i>Brittonrosea</i>				•				
<i>Efossus</i>					•			

En la actualidad hay numerosas referencias (cuadro 2) sobre el número de especies que integran el género *Stenocactus* (Britton y Rose, 1922; Berger, 1929; Backeberg, 1961; Taylor, 1979; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Meyrán, 2003; Hunt, 2016; Villaseñor, 2016), en algunas de estas listas se integran nombres dudosos de especies provisionalmente aceptadas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) resultado de una taxonomía poco esclarecida por numerosas y deficientes descripciones de “especies” basadas en un solo ejemplar, sin preservar el material original, sin ilustraciones, ni mencionar la localidad de procedencia (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Arias y Aquino, 2019). Todo ello aunado a la gran variación intraespecífica que presentan entre sí, principalmente por el número de espinas, el cual varía incluso en un mismo ejemplar, hasta grupos de individuos que se distribuyen a escasa distancia, lo cual dificulta seriamente su identificación (Bravo-Hollis, 1969).

Bravo-Hollis (1969) dividió a *Stenocactus* en dos secciones la Sección I *Platygoniae* constituida por una sola especie *Stenocactus coptonogonus*; y la Sección II *Stenogoniae* dividida en dos series: la serie *Oligacanthi* especies con menos de 10 espinas radiales y la serie *Polyacanthi* especies con más de 10 espinas radiales. La propuesta de dividir en secciones y series a *Stenocactus* no fue retomada en subsecuentes publicaciones, hasta que Pilbeam (2019) empleó estas categorías taxonómicas propuestas por Bravo-Hollis (1969).

Cuadro 2. Especies aceptadas del género *Stenocactus* por diferentes autores a lo largo del tiempo

Nombre	Britton y Rose 1922	Berger 1929	Backeberg 1961	Taylor 1979	Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991	Anderson 2001	Meyrán 2003	Hunt 2016	Villaseñor 2016
<i>S. albatus</i>	•		•		•		•		
<i>S. anfractuosus</i>	•	•	•		•		•		•
<i>S. arrigens</i>	•	•	•		•		•		•
<i>S. boedekerianus</i>			•		•		•		•
<i>S. bustamantei</i>			•						
<i>S. caespitosus</i>			•						
<i>S. confusus</i>	•		•						
<i>S. coptonogonus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>S. crispatus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>S. drichroacanthus</i>	•		•		•				•
<i>S. erectocentrus</i>			•						
<i>S. gladius</i>	•		•						
<i>S. grandicornis</i>	•		•						
<i>S. guerraianus</i>			•						
<i>S. hastatus</i>	•	•	•			•			
<i>S. heteracanthus</i>	•	•	•		•		•		•
<i>S. lamellosus</i>	•	•	•		•		•		•
<i>S. lancifer</i>	•		•		•				•
<i>S. lexarzai</i>			•						
<i>S. lloydii</i>	•	•	•		•				
<i>S. multicostatus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>S. obvallatus</i>	•	•	•		•	•	•	•	•
<i>S. ochoterenanus</i>			•		•	•	•	•	•
<i>S. pentacanthus</i>	•	•	•		•		•		•
<i>S. phyllacanthus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>S. rectispinus</i>						•			
<i>S. spinosus</i>							•		
<i>S. sulphureus</i>				•	•	•	•	•	•
<i>S. tetraxiphus</i>		•	•		•		•		•
<i>S. tricuspoidatus</i>	•		•						
<i>S. vaupelianus</i>			•	•	•	•		•	•
<i>S. violaciflorus</i>	•	•	•				•		
<i>S. wippermannii</i>	•	•	•		•				•
<i>S. zacatecasensis</i>	•	•	•		•		•		
Total	22	16	31	6	21	10	18	8	18

Caracteres diagnóstico de *Stenocactus*

El tamaño y forma de los tallos en *Stenocactus* no suelen ser caracteres informativos para la separación de especies (Martínez, 2010), Meyrán (1973b) menciona que el tamaño del tallo es un carácter sujeto a las condiciones de crecimiento en las que se encuentran los organismos, posteriormente, asegura que el carácter diagnóstico de *S. anfractuosus* es el tamaño del tallo, llegando a medir hasta 20 cm de diámetro (Meyrán, 2003).

El número de costillas es un carácter uniforme, en la mayoría de las especies se encuentran entre 30 y 70 costillas, salvo *Stenocactus coptonogonus* y *S. multicostatus* que tienen 10-15 y hasta 100 costillas respectivamente (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

El número de espinas radiales es uno de los caracteres más informativos a la hora de discriminar entre las especies de *Stenocactus*, es posible segregarlas en dos grupos, el primero presenta de dos a ocho espinas radiales distribuidas en la base de la aréola, a veces una o dos en la parte superior y el otro tiene de 10 a 25 distribuidas alrededor de toda la aréola, ocultando el tallo (Meyrán, 2003; Martínez, 2010), este criterio fue empleado por Bravo-Hollis (1969) para separar en dos series la sección *Stenogoniae*.

Las espinas centrales, también son informativas para la identificación de grupos en el género, se pueden reconocer dos patrones de espinación, el primer patrón ostenta tres y el segundo cuatro espinas centrales, a excepción de dos especies; *Stenocactus spinosus* presenta una o dos, raramente tiene hasta cuatro espinas centrales; y *S. boedekerianus* tiene de seis a nueve espinas centrales (Meyrán, 2003). A pesar de ser un carácter relativamente constante, es posible encontrar poblaciones de una misma especie que presentan tres o cuatro espinas en diferentes organismos, como el caso de *S. anfractuosus* (Scheinvar, 1982) incluso en el mismo individuo es posible observar esta variación. Cuando la espina central media está presente, su orientación es un carácter de importancia taxonómica, se pueden identificar

especies con espinas centrales medias descendentes o divaricadas de acuerdo con un ángulo de orientación, puede ser de 141.53° y $76-105^\circ$ respectivamente (Franco, 2020).

Las flores son sumamente importantes para la identificación de especies. Meyrán (1981) indica que las flores de *Stenocactus* se segregan en dos grupos, de acuerdo con el tamaño de estas, las grandes miden de 30 a 40 mm y las pequeñas 20 mm o menos.

Existen dos patrones de coloración en las flores de *Stenocactus*, por un lado, se encuentran las flores de color amarillento con variaciones al blanco verduzco y el otro patrón lo constituyen flores con una línea media en los tépalos color magenta a púrpura y márgenes blancos, aunque a veces la franja puede ser muy marcada o desaparecer (Nagl y Perndl, 1995).

Meyrán (1981) reconoce que la época de floración para las especies de este género está relacionada con el color de la flor, siendo que la floración de las especies con flor púrpura tiene lugar entre diciembre y febrero, a veces hasta marzo, mientras que las plantas de flor amarillenta lo hacen de junio a agosto y a veces mayo.

La micromorfología de las semillas ha sido de utilidad para separar grandes grupos de cactáceas, sin embargo, en las especies de *Stenocactus* no brindan información para la delimitación de las especies del género (Rangel, 2009; Franco, 2020).

Complejos taxonómicos en *Stenocactus*

En *Stenocactus* es frecuente encontrar complejos taxonómicos debido a descripciones originales deficientes; así como variaciones morfológicas propiciadas por las condiciones de desarrollo y ambientales; o presentar rasgos vegetativos y florales similares en diferentes especies.

Taylor (1979) reconoció cinco especies bien definidas taxonómicamente del género *Stenocactus* (cuadro 2) y el complejo *S. crispatus* constituido por: *S. arrigens*, *S. bustamantei*,

S. confusus, *S. crispatus*, *S. guerraianus*, *S. kellerianus*, *S. lamellosus*, *S. lancifer*, *S. lexarzai*, *S. multiareolatus*, *S. obvallatus* y *S. violaciflorus*. Considerados como nombres inválidos conoespecíficos con *S. crispatus* por las descripciones deficientes basadas en un solo ejemplar de plantas cultivadas, sin mencionar localidad tipo, descripciones de flores y frutos, así como no designar un tipo.

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) aceptaron las especies enlistadas por Britton y Rose (1922) aunque con algunas modificaciones, así mismo reconocieron el complejo *Stenocactus crispatus* de Taylor (1979) e indicaron que dicho complejo está constituido por especies diferentes, variedades y sinónimos, por lo cual reconocen la necesidad de una revisión exhaustiva del género.

Meyrán (1979) con base en estudios poblacionales y en desacuerdo con el complejo *Stenocactus crispatus* de Taylor (1979) propone un par de complejos que dentro de *Stenocactus* presentan gran variación inter e intra específica. El complejo *S. pentacanthus* está conformado por *S. pentacanthus*, *S. violaciflorus* y *S. kellerianus*, siendo plantas con tres espinas centrales, a pesar de que se caracteriza por la falta de la espina central media, algunos individuos dentro de sus poblaciones pueden presentarla, también se distingue por la presencia de flores grandes color magenta y se distribuye en los estados Guanajuato, Hidalgo y San Luis Potosí. *S. lamellosus*, *S. anfractuosus* y *S. obvallatus* (fig.1) conforman otro complejo distribuido en el Valle de México y regiones adyacentes, cuyas características morfológicas son similares, al igual que el número de espinas, tamaño y forma de la flor, lo cual dificulta la determinación de estas especies (Meyrán, 1973a; 1979), de acuerdo con Meyrán (2003) es posible diferenciarlas por medio de caracteres cualitativos, ya que *S. lamellosus* tiene costillas poco onduladas y la espina central inferior es subulada y recta; *S.*

anfractuosus es de color verde más oscuro y tiene espinas gruesas; y *S. obvallatus* tiene una espina central inferior subulada y encorvada hacia abajo.

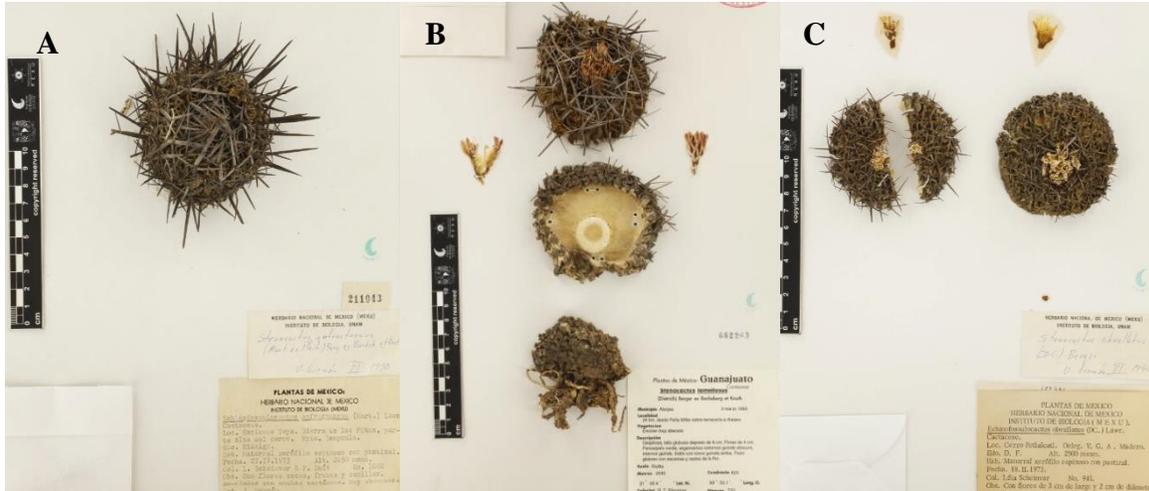


Figura 1. Ejemplares de herbario del complejo *Stenocactus obvallatus* A) *S. anfractuosus*; B) *S. lamellosus*; y C) *S. obvallatus*, figuras obtenidas en MEXU (IBUNAM, 2013 A, B, C).

Complejo *Stenocactus obvallatus*

Stenocactus anfractuosus

Es una biznaga globosa deprimida en el ápice, mide de 8 hasta 20 cm de diámetro, los tallos son simples, suelen tener de 30 a 46 costillas marcadamente sinuadas, en cada costilla se encuentran de una hasta cuatro aréolas. Las espinas centrales son cuatro, en algunos organismos falta la espina central media, presenta de dos a cuatro espinas radiales generalmente son dos inferiores y una a dos superiores, llegando a ser seis en total o estar ausentes. Las flores son infundibuliformes a cortamente infundibuliformes y miden de 22 hasta 35 mm de largo y 15.4 a 40.4 mm de ancho, sus tépalos pueden tener o no una franja media magenta y márgenes blanquecinos o magenta (fig. 2) (Scheinvar, 1982; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Meyrán, 2003).

Stenocactus anfractuosus es considerado un nombre sin valor taxonómico (Taylor, 1979) ya que fue descrita a partir de un individuo cultivado, del cual no se publicó algún dibujo o reportado el tipo, en la descripción original no se incluye la localidad tipo (Martius, 1837). Meyrán (1973a) reportó cinco poblaciones que concordaban con la descripción original en el tamaño de las espinas centrales, retomando así la utilización del nombre. Tras un estudio morfométrico Martínez (2010) no reconoció a *S. anfractuosus* por la falta de representatividad de esta especie en MEXU. A pesar de que sólo hay un par de ejemplares de herbario de *S. anfractuosus* en MEXU (fig. 1A), se han reportado poblaciones en diferentes localidades de Hidalgo como Cardonal, Metzquititlán, Metztlán, Mixquihuala, Tultitlán y Zempoala (Meyrán, 1973a; Scheinvar, 1982; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).



Figura 2. *Stenocactus anfractuosus* in situ Cardonal, Hidalgo.

Stenocactus lamellosus

Los organismos de *Stenocactus lamellosus* son biznagas globosas deprimidas en el ápice del tallo, pueden encontrarse simples o cespitosas con hasta 15 tallos ramificados, miden de 7-

14 cm de diámetro y 7-12 cm de largo. Presenta de 26 a 36 costillas y son rectas o poco sinuosas y de color verde azulado. Sus espinas centrales son cuatro, una en la parte superior de la aréola, dos laterales y una en el centro, tiene de dos a cuatro espinas radiales. Sus flores miden de 28-40 mm de largo y el tubo receptacular es tan largo como los tépalos, los tépalos son color magenta con márgenes blancos y grandes, generalmente tienen de 6-10 lóbulos en el estigma (fig. 3) (Meyrán, 1973a; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Franco, 2020).

La descripción original de *Stenocactus lamellosus* está basada en un ejemplar cultivado, a pesar de que no se reporta ejemplar ni localidad tipo, se menciona que las flores tienen 37 mm de diámetro, el tubo es largo y tiene escamas imbricadas (Dietrich, 1847, citado en Taylor, 1979). Anderson (2001) considera que *S. lamellosus* es un sinónimo de *S. crispatus*, mientras que, Hunt (2006) señala que es un sinónimo de *S. obvallatus*. Se han reportado poblaciones en diferentes estados de la República Mexicana, en los municipios de Peñamiller, Querétaro (fig. 1B); Sierra de Álvarez, San Luis Potosí; Santiago, Huayacocotla y Santa María, Veracruz (Meyrán, 1973b; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Arias y Aquino, 2019).



Figura 3. *Stenocactus lamellosus* in situ Peñamiller, Querétaro.

Stenocactus obvallatus

Es una cactácea globosa deprimida en el ápice, se le puede encontrar solitaria o cespitosa, su tallo mide de 50 a 110 mm de diámetro, las costillas son de 21 a 56 y suelen tener de una a cuatro aréolas, sus espinas centrales son cuatro, la espina central media es descendente o reclinada. Tiene tres hasta siete espinas radiales, sus flores son infundibuliformes a cortamente infundibuliformes, miden de 20 a 33 mm de largo y tienen alrededor de 6 lóbulos en el estigma (fig. 4) (Meyrán, 1972; Scheinvar, 1982; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Franco, 2020).



Figura 4. *Stenocactus obvallatus* in situ Tepotzotlan, Estado de México.

El nombre de *Stenocactus obvallatus* fue asignado con ilustraciones de Mociño y Sessé por Candolle (1828), Taylor (1979) consideró que probablemente es conespecífica de *S. crispatus*. Meyrán (1979) refutó la propuesta de Taylor, argumentando que, a pesar de las similitudes en el color de las flores, el tamaño de las mismas es diferente en ambas especies, siendo la de *S. obvallatus* visiblemente más grande. Hunt (2006) reconoció a *S. crispatus* y

S. obvallatus como especies distintas, e indicó que el largo de las flores de *S. crispatus* es menor a 4 cm, mientras que las flores de *S. obvallatus* no superan los 2.5 cm. Se distribuye en la alcaldía Gustavo Madero, Ciudad de México (fig. 1C), en los municipios Atizapán, Coacalco, Ecatepec, Naucalpan, Tepotzotlán, Tultepec del Estado de México (Meyrán, 1972; Scheinvar, 1982; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Si bien existen ejemplares de herbario referidos a localidades de Guanajuato, estos no presentan caracteres diagnóstico correspondientes a *Stenocactus obvallatus* por la ausencia de espina central media y el ancho de la espina central superior difiere (obs. pers.).

Estudios morfométricos en Cactaceae

Se han vislumbrado los límites en diferentes grupos de complejos taxonómicos en Cactoideae con ayuda de estudios morfométricos (cuadro 3). En el caso de *Stenocactus* se han desarrollado escasos pero contundentes estudios morfológicos, Meyrán (1972; 1973a; 1973b; 1979; 1981; 2003) fue pionero y el máximo referente en estudios taxonómicos y morfológicos basados en poblaciones para este género, aunque sus publicaciones no incluyen análisis estadísticos que constaten sus observaciones de campo y aún existe ambigüedad al determinar a los individuos de *Stenocactus*, sus aportaciones continúan siendo válidas.

Posterior a los estudios de Meyrán, Rangel (2009) identificó y propagó sexualmente diversos individuos de *Stenocactus* de la colección de cactáceas del Jardín Botánico de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y describió por primera vez las semillas de algunas especies, observando que la ornamentación de la testa y el desarrollo plantular no son caracteres de relevancia taxonómica. Asimismo, señala que para la determinación de *Stenocactus* es imprescindible hacerlo con diversos ejemplares y no con un individuo dada la variabilidad intrínseca del grupo.

Para la delimitación de especies de *Stenocactus*, Martínez (2010) realizó un estudio morfométrico exclusivamente con caracteres cuantitativos y cualitativos vegetativos de los ejemplares de herbario de MEXU, tras elaborar un análisis de componentes principales y análisis canónico, propone dos patrones de espinación, separando a las especies que tienen tres y cuatro espinas centrales y logra vislumbrar los límites entre. *S. coptonogonus*, *S. crispatus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. ochoterenanus*, *S. phyllacanthus*, *S. sulphureus* y *S. zacatecasensis*, finalmente recalca la importancia de hacer estudios poblacionales para un mejor esclarecimiento del género.

Franco (2020) realizó un análisis morfométrico para la delimitación de las especies del complejo *Stenocactus crispatus sensu* Taylor (1979), empleando un análisis discriminante canónico y clasificatorio en exclusivamente caracteres cuantitativos vegetativos y reproductivos. Logró identificar ocho especies de los 16 nombres que conformaban este complejo: *S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *S. phillacanthus*.

Cuadro 3. Algunos estudios morfométricos en Cactaceae en los últimos diez años.

Autor	Complejo	Análisis estadístico	Especies aceptadas	Caracteres diagnóstico
Arroyo-Cosultchi et al. (2010)	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	Análisis discriminante canónico, análisis clasificatorio.	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> y <i>N. multiareolata</i>	Tamaño y forma de la aréola, largo de la espina central y patrón de distribución de las espinas radiales.
Martínez (2010)	<i>Stenocactus</i>	Análisis de componentes principales y análisis canónico discriminante.	<i>S. coptonogonus</i> , <i>S. crispatus</i> , <i>S. lamellosus</i> , <i>S. obvallatus</i> , <i>S. ochoterenanus</i> , <i>S. phillacanthus</i> , <i>S. sulphureus</i> y <i>S. zacatecasensis</i> .	Tipo de costilla, número de espinas radiales, patrón de espinación, presencia y orientación de la espina central.
Sánchez et al. (2013)	<i>Echinocereus</i> sección <i>Triglochidiati</i>	Análisis discriminante canónico,	<i>Echinocereus acifer</i> , <i>E. arizonicus</i> , <i>E. coccineus</i> , <i>E. koehresianus</i> , <i>E.</i>	Número de costillas, número espinas centrales, diámetro del tallo, largo espina radial, longitud flor, largo perianto,

		análisis clasificatorio.	<i>polyacanthus</i> y <i>E. scheeri</i>	largo tricomas del tubo receptacular.
Aquino (2014)	<i>Mammillaria</i> , serie <i>Polyedrae</i>	Análisis canónico clasificatorio y análisis canónico discriminante.	<i>Mammillaria beisei</i> , <i>M. mystax</i> , <i>M. erythra</i> , <i>M. sartorii</i> , <i>M. varieaculeata</i> , <i>M. carnea</i> , <i>M. karwinskiana</i> , <i>M. knippeliana</i> , <i>M. polyedra</i> y <i>M. voburnensis</i>	Largo y ancho de la aréola, largo de cerdas, número y largo de espinas radiales, largo de las flores.
Tapia et al. (2016)	<i>Neobuxbaumia</i>	Análisis discriminante canónico, análisis clasificatorio.	<i>Neobuxbaumia euphorbioides</i> , <i>N. sanchez-mejoradae</i> , <i>N. macrocephala</i> , <i>N. mezcalensis</i> , <i>N. multiareolata</i> , <i>N. polylopha</i> , <i>N. scoparia</i> , <i>N. squamulosa</i> , <i>N. tetetzo</i> y <i>N. fulviceps</i>	Largo y orientación de las espinas centrales y radiales.
Vázquez et al. (2016)	<i>Coryphantha</i>	Análisis de agrupamiento, análisis de componentes principales y análisis discriminante.	45 especies y tres subespecies	Presencia de glándulas extra florales, ancho y forma del tubérculo, largo de la aréola, longitud del surco, número, largo y grosor espinas centrales, número de espinas radiales, tamaño de flor y fruto.
Cervantes (2017)	<i>Echinocereus parkeri</i>	Análisis discriminante canónico, análisis clasificatorio.	<i>Echinocereus parkeri</i> , <i>E. rayonensis</i> y <i>E. nivosus</i>	Número de espinas radiales y centrales, posición angular de la espina radial, número de costillas y relación altura-diámetro del tallo.
Martínez-Quezada et al. (2019)	<i>Selenicereus vagans</i>	Análisis discriminante canónico, análisis clasificatorio y de agrupamiento.	<i>Selenicereus atopilosus</i> , <i>S. dorschianus</i> , <i>S. murrilli</i> y <i>S. vagans</i> .	Espesor de la cutícula, largo de células oclusivas, área de células epidérmicas, grosor de la pared de las células hipodérmicas y grosor de la pared de las fibras asociadas al floema secundario.
Franco (2020)	<i>Stenocactus crispatus</i>	Análisis discriminante canónico, análisis clasificatorio.	<i>S. anfractuosus</i> , <i>S. crispatus</i> , <i>S. dichroacanthus</i> , <i>S. heteracanthus</i> , <i>S. lamellus</i> , <i>S. obvallatus</i> , <i>S. pentacanthus</i> y <i>S. phyllacanthus</i> .	Largo de la flor, número de espinas centrales y radiales, orientación de la espina central media y espina central lateral derecha, longitud de la semilla.

JUSTIFICACIÓN

La extinción masiva de especies por el cambio climático, saqueo y mal aprovechamiento por parte de la humanidad, nos ha puesto en un escenario en el que las especies de todo tipo desaparecen sin siquiera ser conocidas. Lo que conlleva a que encontrar nuevas especies y conocer mejor las ya descritas sea una carrera contra reloj, una vez conocida la diversidad que albergan los ecosistemas se pueden generar estudios filogenéticos, filogeográficos, ecológicos, biogeográficos, así como programas de protección y aprovechamiento sostenible de las especies o al menos haber tenido un registro antes de su extinción (García-Melo *et al.*, 2019).

Muchas de las cactáceas mexicanas se encuentran enlistadas en alguna categoría de riesgo de la NOM 059 (SEMARNAT, 2010). De estas especies dos pertenecen a *Stenocactus*, ambas se encuentran enlistadas con deficiencias de información, ya que no se encuentran bien delimitadas taxonómica y sistemáticamente, lo que refleja la falta en el conocimiento de su morfología, biología, así como la distribución real y potencial.

El complejo *Stenocactus obvallatus* puede considerarse un grupo de especies en reciente radiación, por lo cual los límites morfológicos de sus integrantes no están bien establecidos. A causa de esta variación morfológica inter e intraespecífica, existen diversos problemas en torno a su taxonomía y sistemática (Bravo-Hollis, 1969). Es indispensable poder reconocer estas especies para dar pie a diferentes estudios sistemáticos y ecológicos en función de comprender mejor sus poblaciones, así generar estudios de aprovechamiento y conservación. Por lo que se pretende dilucidar los límites morfológicos entre las especies de este complejo a través de un estudio morfométrico de diferentes poblaciones identificadas como *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*.

HIPÓTESIS

Se han tenido problemas en la delimitación del género *Stenocactus* a lo largo de la historia dada la variación morfológica que presenta, sin embargo, los caracteres morfológicos han sido ampliamente utilizados para la delimitación de especies, por lo que se espera dilucidar los límites morfológicos del complejo *Stenocactus obvallatus* sensu Meyrán (1979) reconociendo a *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus* como especies distintas con base en caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos.

OBJETIVOS

Realizar un tratamiento taxonómico para las especies que integran el complejo *Stenocactus obvallatus* con base en evidencia morfológica.

Delimitar a través de un análisis multivariado con caracteres morfológicos a las especies del complejo *Stenocactus obvallatus*.

Analizar la variación morfológica intra e interespecífica de las especies que conforman el complejo *Stenocactus obvallatus*.

MATERIAL Y MÉTODO

Selección de poblaciones

Se consideró el complejo *Stenocactus obvallatus* sensu Meyrán (1979). Se consultaron las obras de Scheinvar (1982), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), y Meyrán (1973a, 1973b, 1980, 1981 y 2003) con la finalidad de conocer las descripciones y distribución geográfica de *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*. De forma paralela se revisaron ejemplares de las mismas especies en el herbario MEXU para recabar datos de distribución y conocer la variación morfológica de las mismas. La información obtenida se empleó para

elaborar una relación con los campos: especie, estado, municipio, localidad, latitud, longitud, altitud, tipo de vegetación y número de colecta (cuadro 4).

Zona de estudio

La zona de estudio abarca en total siete localidades distribuidas en Estado de México, Hidalgo y Querétaro, las cuales se encuentran entre el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre Oriental, colindando con el Altiplano Mexicano. Cinco localidades están en el sur de la Cuenca del Río Pánuco y las dos localidades restantes en la Cuenca de México (fig. 5) (INEGI, 2009 a; b; c; d; e).

La Sierra Madre Oriental es discontinua y compleja desde su origen, la mayoría de sus montañas se formaron por plegamiento de las placas tectónicas por lo que las rocas sedimentarias y metamórficas son predominantes, y datan del Cretácico y Jurásico. Mientras que el Eje Neovolcánico mexicano tiene un origen meramente volcánico, con diferentes edades, iniciando en el Mioceno hasta el Pleistoceno (Espinosa *et al.*, 2008). Entre los tipos de suelo que presentan las localidades muestreadas son: phaeozem, kastañozem, regosol y leptosol (INEGI, 2009 a; b; c; d; e).

Los climas predominantes en los puntos de estudio son del tipo: Cw templado subhúmedo, temperatura media anual entre 12°C y 18°C, la temperatura del mes más frío varía entre -3 a 18°C, mientras que la temperatura del mes más caliente ronda en los 22°C; y BS1 semiárido, templado con una temperatura media anual entre 12 a 18°C, la temperatura del mes más caliente es menor a 22°C, con lluvias en el verano y el porcentaje de lluvia invernal es del 5 al 10.2% del total anual (García, 1998; INEGI, 2009 a; b; c; d; e).

Las localidades muestreadas se encuentran en la Zona de Transición Mexicana entre la región Neártica y Neotropical (Espinosa *et al.*, 2008). La vegetación predominante en las localidades son el matorral xerófilo, en donde se observan *Prosopis* sp, *Opuntia* sp., *Agave* sp.; y ecotonos entre bosque de pino-encino y matorral, en los que predomina el pastizal (cuadro 4). Dentro de la fauna, se encuentran serpientes de cascabel (*Crotalus* sp.), tlacuaches (*Didelphis* sp.), armadillos (*Dasyus novemcinctus*), camaleones de montaña (*Phrynosoma* sp.), entre otros (INEGI, 2009 a; b; c; d; e).

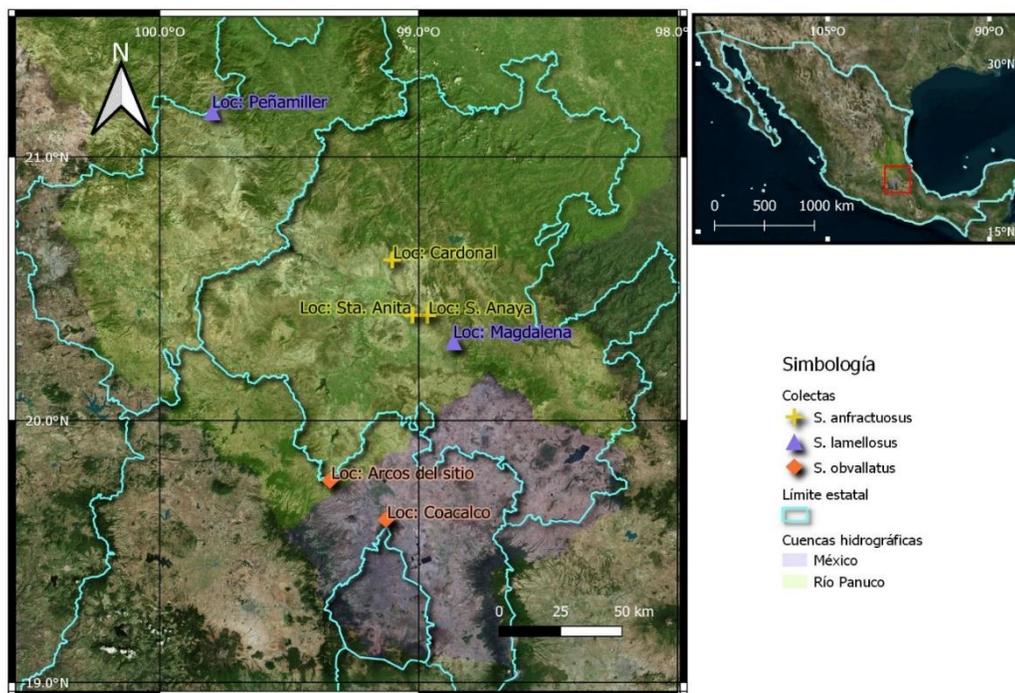


Figura 5. Especies y localidades muestreadas (véase en blanco y negro en el Anexo 1).

El complejo *Stenocactus obvallatus* se distribuye en la Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz (Meyrán, 1972, 1973a, 1973b, 1979; Scheinvar, 1982; Arias y Aquino, 2019). Dado que no se han reportado las localidades tipo para las especies del complejo *S. obvallatus*, se seleccionaron siete localidades (cuadro 4, fig. 5) por tres métodos distintos:

- Poblaciones conocidas previamente por Vázquez y Guzmán (com. pers); como en el caso de las localidades Cardonal, Santa Anita, Santiago de Anaya y Magdalena, Hidalgo, en donde se encontraron poblaciones de *Stenocactus anfractuosus* y *S. lamellosus*.
- De la literatura se rastrearon las localidades Arcos del Sitio y Sierra de Guadalupe, Estado de México, en donde están asentadas poblaciones de *Stenocactus obvallatus* (Meyrán, 1972; Scheinvar, 1982).
- A través de información obtenida en ejemplares de herbario de MEXU se seleccionó la localidad Peñamiller en donde se estudió una población de *Stenocactus lamellosus*.

Cuadro 4. Relación de especies y localidades muestreadas.

Especie	Estado	Municipio	Localidad	Latitud N	Longitud W	Altitud	Vegetación	No. de colecta
<i>S. anfractuosus</i>	Hidalgo	Santiago de Anaya	Santiago de Anaya	20° 23' 59"	-98° 57' 59"	2,189	Matorral xerófilo	AH02
	Hidalgo	Cardonal	Cardonal	20° 36' 33"	-99° 6' 9"	2,019	Matorral xerófilo	AH04
	Hidalgo	Santiago de Anaya	Santa Anita	20° 24' 2.13"	-99° 1' 26.65"	2,062	Matorral xerófilo	AH05
<i>S. lamellosus</i>	Hidalgo	Actopan	Magdalena	20° 17' 55"	-98° 51' 55"	2,516	Ecotono	AH01
	Querétaro	Peñamiller	Peñamiller	21° 10' 11.54"	-99° 47' 52.8"	2,068.9	Ecotono	AH12
<i>S. obvallatus</i>	México	Coacalco	Sierra de Guadalupe	19° 37' 18.9"	-99° 7' 34.49"		Perturbada	AH10
	México	Tepetzotlán	Arcos del Sitio	19° 46' 16"	-99° 20' 33.3"	2,341	Perturbada	AH11

Muestreo de poblaciones

En cada población se fotografiaron *in situ* un mínimo de 15 organismos reproductivos, que fueron detectados por evidencias de residuos florales o frutales, de forma longitudinal y frontal con una escala de referencia de 50 mm, para su posterior medición y evaluación. Se recolectaron en campo tres o cuatro individuos reproductivos por población para su herborización o cultivo. Estos organismos se etiquetaron con los datos de nombre del

colector, número de recolecta, fecha, localidad, coordenadas geográficas, altitud, estado fenológico y tipo de vegetación; dichos ejemplares fueron envueltos en papel periódico para evitar lesiones producidas con sus espinas y se transportaron en bolsas de papel. Para verificar que fueran las especies buscadas, los ejemplares recolectados fueron determinados a nivel de especie con el apoyo de las claves taxonómicas de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Meyrán (2003). Actualmente uno o dos ejemplares de cada población forman parte de la Colección Viva de Cactáceas y Suculentas de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Los herborizados (*exsiccatas*) serán integrados en los herbarios FEZA y MEXU.

Caracteres morfológicos

Con base en estudios morfológicos (Vázquez *et al.*, 2016; Martínez-Quezada *et al.*, 2019; Cervantes, 2017) de cactáceas se elaboró un listado de caracteres vegetativos y reproductivos para evaluar ejemplares de *Stenocactus* (Cuadro 5). Dichos caracteres se agrupan como cuantitativos y cualitativos y se indicaron los diferentes estados de carácter. Se incorporaron los caracteres vegetativos que tradicionalmente se han empleado para separar las especies del género por presentar información taxonómica relevante (Meyrán, 2003; Rangel, 2009; Martínez, 2010).

La medición de los caracteres cuantitativos se realizó por medio del software AxioVision LE V 4.8.2.0 (Zeiss, 2009) a través de las fotografías digitales referenciadas en milímetros obtenidas en campo. Para los caracteres relacionados con flores, aréolas, costillas y espinas se tomaron 15 mediciones y se indicaron por promedios aritméticos, a excepción de los caracteres que implican una sola medida como la altura y diámetro del tallo y número de costillas. Los caracteres cualitativos y sus estados de carácter fueron asignados por inspección visual y calificados de acuerdo al glosario botánico de Moreno (1984).

Cuadro 5. Caracteres y estados de carácter evaluados. El (*) indica los caracteres diagnóstico que se han empleado tradicionalmente para la identificación de *Stenocactus*.

Carácter	Acrónimo	Estado de carácter
Tallo		
Altura	talt	mm
Diámetro	tdiam	mm
Hábito	hab	simple (1) cespitoso(2)
Forma	tform	globoso (1) globoso deprimido en el ápice (2) cilíndrico (3)
Color	tcol	glauco (1) oscuro (2) azulado (3) rojizo (4)
Costilla		
Número	cosnm	número
Ancho	aranc	mm
Sección transversal	stcos	triangular (1) laminar (2)
*Sinuosidad	sincos	recta (1) ligeramente sinuada (2) muy sinuada (3)
Aréola		
Largo	arlong	mm
Ancho	aranc	mm
Aréolas por costilla	arum	número
Forma	arform	oval (1) piriforme (2) angosta (3)
Color	arcol	glauco (1) grisáceo (2) pardo (3)
Espinas centrales		
* Número	scnum	número
Forma	scfor	acicular (1) subulada (2)
Color	Sccol	pardo (1) glauco (2) grisáceo (3)
Color del ápice	scpcol	pardo oscuro (1) rojizo (2) grisáceo oscuro (3) liso (4)
*Espina central superior largo	cslong	mm
*Espina central superior - ancho	csanc	mm
Espina central izquierda - longitud	cilong	mm
Espina central izquierda - ancho	cianc	mm
Espina central derecha - longitud	cdlong	mm
Espina central derecha - ancho	cdanch	mm
Espina central media - longitud	cmlong	mm
Espina central media - ancho	cmanc	mm
*Espina central media orientación	scmor	adpresa (1) divaricada (2) descendente (3)
Espina central media base	smbas	aplanada (1) engrosada (2) romboide (3)

Espinas radiales			
	* Número	snum	número
	Longitud	srlong	mm
	Ancho	sranc	mm
	Forma	srfor	acicular (1) subulada (2)
	Color	srcol	vítreas (1) amarillentas (2) grisáceas (3)
Flor			
	* Largo	flolong	mm
	Ancho	floanc	mm
	Forma	flofor	infundibuliforme (1) campanulada (2)
Tépalos			
	Ápice del tépalo	tepap	acuminado (1) mucronado (2)
	Franja media	frame	presente (1) ausente (2)
	Color de los tépalos	tepcol	blanco (1) magenta-rojizo (2) magenta-purpure (3)
Pericarpelo			
	Largo	perlong	mm
	Ancho	peranc	mm
	Grosor de la pared	pergro	mm
Escamas florales			
	Largo	esclong	mm
	Ancho	escanc	mm
	Forma	escfor	cordiforme (1) deltoide (2) semicircular (3)
	Ápice	escape	obtusos (1) cuspidado (2) apiculado (3)
	Distancia	escdis	imbricadas (1) ligeramente imbricadas (2) distantes (3)
Tubo receptacular			
	Largo	trlong	mm
	Ancho inferior	trbanc	mm
	Ancho superior	trsanc	mm
	Grosor de la pared	trgro	mm
Ovario			
	Largo	ovlong	mm
	Ancho	ovanc	mm
Estilo			
	Largo	estlong	mm
	Color	estcol	magenta (1) amarillento (2) glauco (3)
Lóbulos en el estigma			
	Número	lobnum	número
	Largo	loblong	mm
Filamentos	Largo	fillong	mm
Anteras	Largo	antlong	mm

Matriz de datos

Se construyó una matriz básica de datos mixtos en Excel[®], con datos cuantitativos discretos y continuos, cualitativos doble estado y cualitativos multiestado sin secuencia lógica, donde

las columnas representaron los caracteres medidos o calificados y en las filas se indicaron las entidades de muestreo por población o unidades taxonómicas operativas OTU, esta matriz se dividió en dos matrices de datos, una con los caracteres cualitativos y otra con los caracteres cuantitativos.

Análisis estadístico

Se realizó un análisis exploratorio de los datos obtenidos, para ello se elaboraron diagramas de caja y bigote por variable cuantitativa para cada población, los cuales reflejan el valor central, la simetría, la dispersión de los datos y las posibles anomalías en el muestreo (Pérez-López, 2004). Asimismo, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA), junto con una prueba Tukey ($P < 0.05$) de cada carácter entre las poblaciones para detectar diferencias estadísticamente significativas entre los mismos, los análisis exploratorios fueron realizados con el programa RGui versión 3.6 (R Core Team, 2020).

Análisis de conglomerados

Con la matriz básica de datos inicial, que contiene datos cuantitativos como cualitativos, se realizó un análisis de conglomerados (AC), también llamado análisis de agrupamiento o análisis cluster, utilizando el software NTSYSpc (Rohlf, 1998). Dada la naturaleza de los datos, se estandarizó por caracteres la matriz básica de datos, con el módulo *standardization*, con el fin de asegurar que el peso de todos los caracteres sea el mismo entre las OTU (McGarigal *et al.*, 2000). Para calcular la similitud entre las OTU, en la matriz previamente estandarizada, se aplicó el coeficiente de correlación momento-producto de Pearson, de acuerdo con Crisci y López (1983) puede aplicarse sobre matrices con datos cualitativos y predominancia de datos cuantitativos, donde el valor de 1 del coeficiente denota la máxima similitud y -1 la mínima similitud. La construcción del fenograma, para el reconocimiento de

grupos, se realizó mediante la técnica de ligamiento promedio, a través de la media aritmética no ponderada (UPGMA, por sus siglas en inglés “unweighted pair-group method using arithmetic averages”) (Crisci y López, 1983).

Debido a que los caracteres de sección transversal de la costilla; forma y color de las aréolas; forma de las espinas centrales; color de las espinas radiales; y forma de la flor no demostraron variación entre las poblaciones, se descartaron para el análisis de conglomerados, en total se emplearon 19 caracteres cualitativos y 37 cuantitativos para este análisis.

Análisis de ordenamiento

Se ejecutó un análisis de componentes principales (ACP), con el programa StartGraphics Centurion XV (Statpoint Inc., 2005). Este análisis se realizó con la matriz básica de datos cuantitativos estandarizada, se retuvieron los componentes principales que tuviesen un eigenvalor mayor o igual a 1. Asimismo, se obtuvieron los diagramas de dispersión 2D de los valores en los componentes principales 1 y 2, y 1 y 3. Finalmente se generó el diagrama de dispersión 3D de los componentes 1, 2 y 3.

Análisis discriminante

Una vez que se identificaron los grupos formados con el análisis de conglomerados, se emplearon como especies, para realizar un análisis discriminante canónico (ADC), para reconocer el peso y contribución de los caracteres morfológicos cuantitativos para la discriminación entre especies (Pérez-López, 2004).

Se efectuó un análisis discriminante clasificatorio (ADcl) para obtener el porcentaje de individuos correctamente clasificados y predecir a que grupo pertenece una entidad desconocida, basado en los valores medidos en las variables discriminantes. Los análisis

discriminantes, se efectuaron con el programa StartGraphics Centurion XV (Statpoint Inc., 2005).

RESULTADOS

Se estudiaron 105 organismos maduros del complejo *Stenocactus obvallatus*, de los cuales se evaluaron 60 caracteres, entre estos, 37 fueron cuantitativos y 23 cualitativos, en los cuantitativos hay 19 vegetativos y 18 reproductivos; de los cualitativos 14 vegetativos y 9 reproductivos, no se incluyeron datos de frutos y semillas, ya que sólo se encontraron en las localidades de las poblaciones de *S. anfractuosus* (fig.14 D-F) y en la localidad Magdalena, Hidalgo de *S. lamellosus* (fig. 16 C, E y F).

El ANOVA y la prueba de Tukey denotaron un grupo de caracteres cuya variación se mantiene entre las poblaciones de al menos una especie y difiere con el resto de especies, llegando a caracterizar a una, dos o las tres especies de forma aislada.

La altura del tallo presenta una variación constante entre las poblaciones de *Stenocactus lamellosus* y *S. obvallatus*, en este último se registró el promedio menor con 44.68 mm de alto (fig. 6A), mientras que la altura tiene una variación irregular entre los organismos de *S. anfractuosus*, siendo significativamente más grandes del complejo los de la localidad Santiago de Anaya, que midieron en promedio 79.67 mm de alto.

El ancho de la aréola distingue exclusivamente a los individuos de *Stenocactus obvallatus*, siendo significativamente las más angostas en el complejo con una $P=0.000182$, midieron en promedio 3.02 mm de ancho. En las poblaciones de *S. anfractuosus* y *S. lamellosus* el ancho de la aréola varía de forma irregular (fig. 6B).

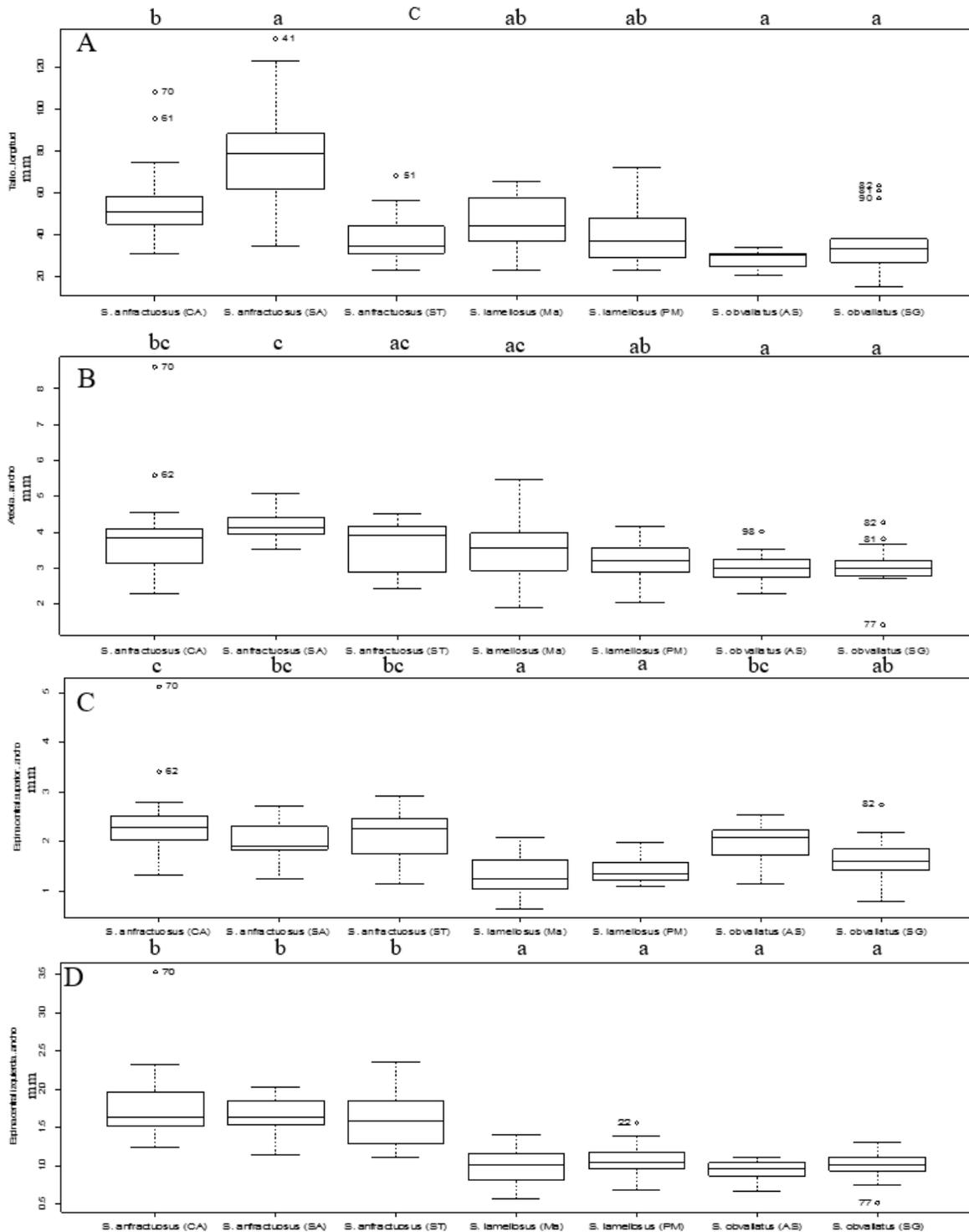
Algunos caracteres de las espinas centrales albergan variación entre las especies y entre algunas poblaciones. La espina central superior (fig. 6C), distingue en el ancho a

Stenocactus lamellosus por ser significativamente la más angosta, midiendo en promedio 1.38 mm, mientras que el ancho varía entre las poblaciones de *S. anfractuosus* y *S. obvallatus*, midiendo en promedio 2.21 y 1.82 mm de ancho respectivamente.

El ancho de las espinas centrales laterales también genera un par de grupos, siendo las de *Stenocactus anfractuosus* más anchas, midiendo en promedio 1.69 mm de ancho la espina central lateral izquierda y 1.68 mm la espina central lateral derecha, mientras que las de *S. lamellosus* y *S. obvallatus* midieron en promedio 1.07 y 0.97 mm respectivamente sin demostrar diferencias significativas en el ancho (figs. 6D y 7A).

La espina central media es la única que presenta una variación constante en el largo y ancho entre las diferentes especies del complejo *Stenocactus obvallatus*. Las espinas significativamente más grandes son las de *S. anfractuosus* que midieron en promedio 33.35 mm de largo y 2 mm de ancho, mientras que las más angostas y cortas son las de *S. obvallatus* midiendo en promedio 15 mm de largo y 1.2 mm de ancho, mientras que las de *S. lamellosus* midieron 21.59 mm de largo y 1.4 de ancho (figs. 7 B y C).

Dentro de los caracteres florales que presentaron variación constante entre las poblaciones, se encuentra el largo de la flor, el cual caracteriza a las flores de *Stenocactus obvallatus* que midieron en promedio 25.33 mm de largo (fig. 7D), siendo las más chicas del complejo. El largo de las flores de la población Santiago de Anaya y Peñamiller (*S. anfractuosus* y *S. lamellosus* respectivamente) no presentaron diferencias estadísticamente significativas, mientras que el resto de plantas de las otras poblaciones difirieron significativamente, siendo las de *S. lamellosus* las más grandes con 39.31 mm de largo en promedio.



Largo del tallo; B) Ancho de la aréola; C) Ancho espina central superior; D) Ancho de la espina central izquierda. CA) Cardonal; SA) Santiago de Anaya; ST) Santa Anita; Ma) Magdalena; PM) Peñamiller; AS) Arcos del Sitio y SG) Sierra de Guadalupe. La caja representa el rango intercuartil, la mediana es la línea gruesa dentro de la caja, la variabilidad fuera de los cuartiles se expresa en las líneas oblicuas, los valores mínimos y máximos se encuentran en los extremos de cada diagrama y los datos atípicos son puntos aislados. Los grupos asignados por la prueba Tukey son las letras en la parte superior del diagrama.

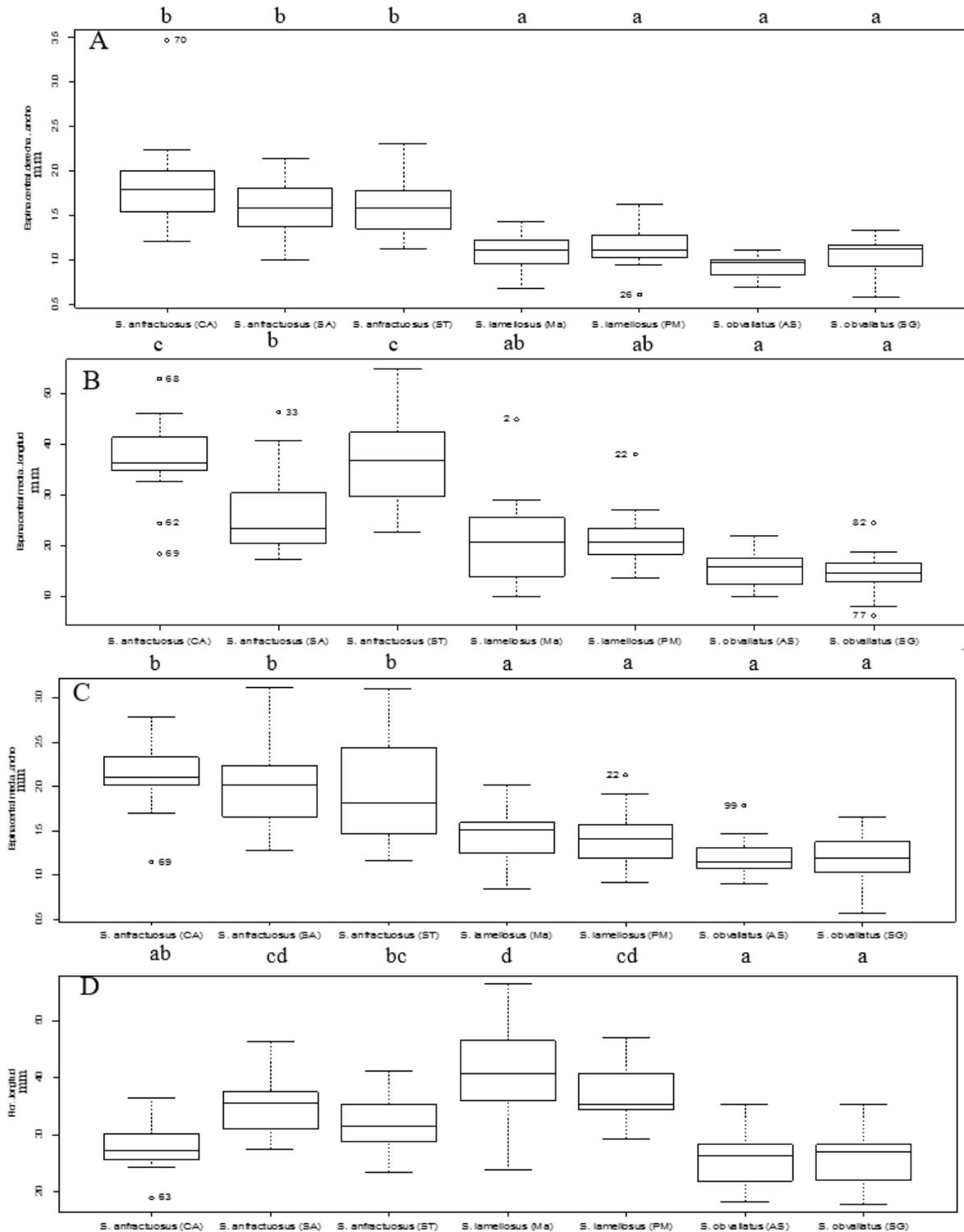


Figura 7. Variación de cuatro caracteres entre las especies y poblaciones: A) Ancho de la espina central derecha; B) Largo de la espina central media; C) Ancho de la espina central media; D) Largo de la flor. CA) Cardonal; SA) Santiago de Anaya; ST) Santa Anita; Ma) Magdalena; PM) Peñamiller; AS) Arcos del Sitio y SG) Sierra de Guadalupe. Ver fig. 6 para detalles sobre la simbología.

Stenocactus obvallatus se caracteriza por presentar las flores más pequeñas, los caracteres que presentan una variación constante entre las poblaciones de esta especie son el largo del tubo receptacular, que mide en promedio 13.5 mm, el grosor del pericarpelo 0.59 mm, largo de los ovarios 1.17 mm y 99 mm. La variación de estos caracteres no es del todo constante en las poblaciones de *S. anfractuosus* y *S. lamellosus*. Por ejemplo, los tubos receptaculares de las poblaciones de las localidades Peñamiller y Magdalena (*S. lamellosus*) son estadísticamente diferentes entre sí, pero iguales con los de Santiago de Anaya y Santa Anita (*S. anfractuosus*) respectivamente (fig. 8A).

El largo de los lóbulos del estigma presenta una variación constante a través de las poblaciones de cada especie, logrando diferenciarse significativamente entre sí (fig. 8B). Los lóbulos de *Stenocactus anfractuosus* midieron en promedio 2.89 mm de largo, mientras que los de *S. lamellosus* fueron los más grandes, midiendo al rededor 3.64 mm, finalmente los de *S. obvallatus* fueron los más cortos del complejo con 2.19 mm de largo.

El largo de las anteras tiene una variación constante entre las poblaciones de *Stenocactus lamellosus* y *S. obvallatus*, midiendo en promedio 1.05 mm y 0.83 mm de largo respectivamente, siendo significativamente diferentes entre sí, mientras que las anteras de *S. anfractuosus* miden alrededor de 0.88 mm de largo (fig. 8C).

Otro carácter que varía significativamente entre las poblaciones de las tres especies del complejo es el largo de los filamentos (fig. 8D), los filamentos de *Stenocactus lamellosus* midieron 10.87 mm de largo en promedio, siendo significativamente los más largos, mientras que los más cortos fueron los de *S. anfractuosus* con 8.42 mm de largo, los filamentos de *S. obvallatus* midieron en promedio 8.6 mm de largo.

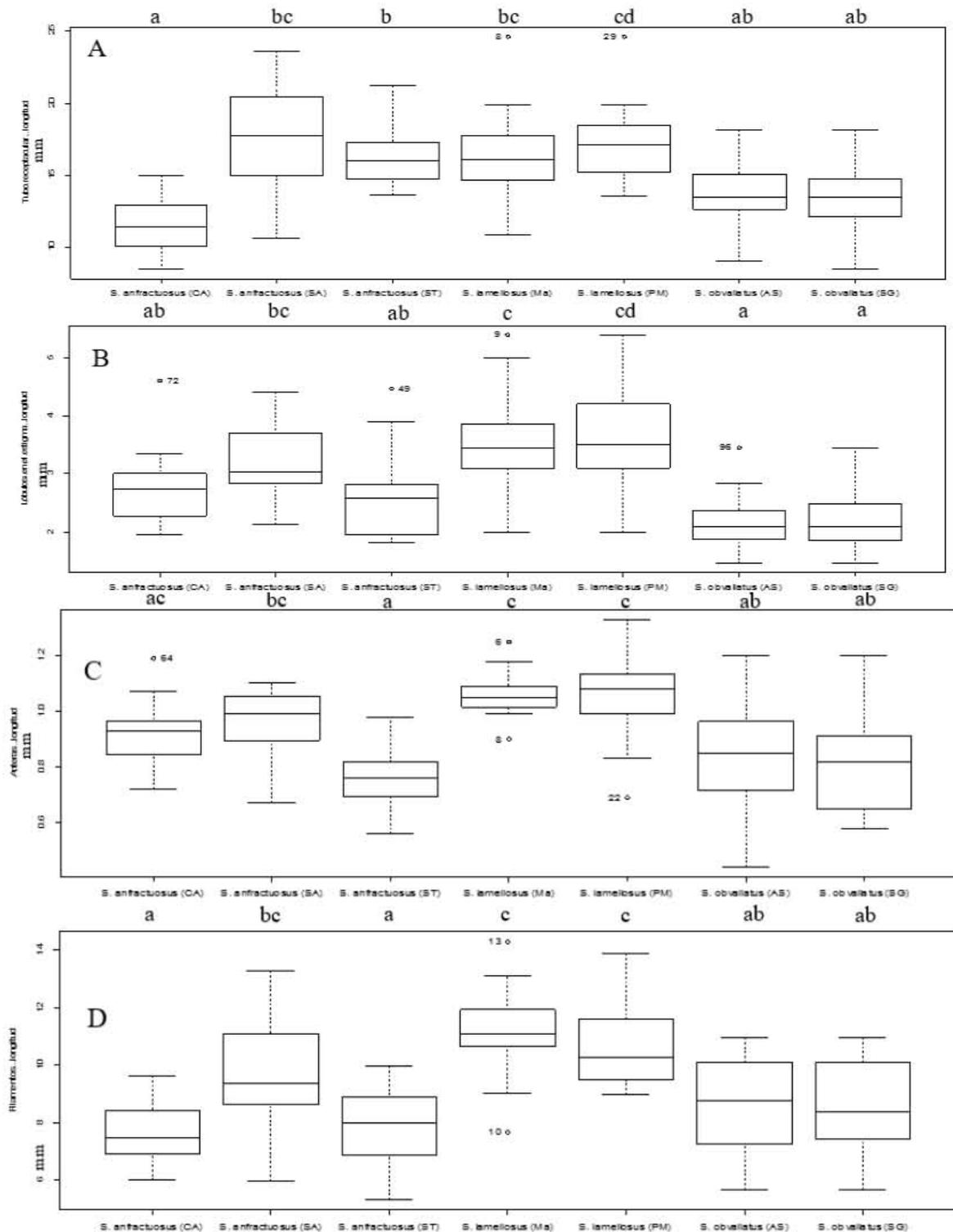


Figura 8. Variación de cuatro caracteres florales entre las especies y poblaciones: A) Largo del tubo receptacular; B) Largo de los lóbulos en el estigma; C) Largo de las anteras; D) Largo de los filamentos. CA) Cardonal; SA) Santiago de Anaya; ST) Santa Anita; Ma) Magdalena; PM) Peñamiller; AS) Arcos del Sitio y SG) Sierra de Guadalupe. Ver fig. 6 para detalles sobre la simbología.

Los caracteres que no presentaron variación morfológica estadísticamente significativa entre las especies y poblaciones, presentando un $p > 0.05$ en la prueba Tukey fueron la forma del tallo, forma y color de la aréola, ancho y sección transversal de la costilla, número y forma de las espinas centrales, forma de las espinas radiales (figs. 13; 15; y 17), forma de la flor, color y presencia de la franja media de los tépalos, forma y color de las escamas florales, ancho del ovario (figs. 14 A-C; 16 A, B y D; y 18). Mientras que los caracteres que presentaron amplia variación morfológica dada las diferencias significativas en las siete poblaciones estudiadas fueron el largo de las espinas radiales, largo de la aréola, color de las espinas centrales (fig. 17 A y B), largo del estilo, número de lóbulos en el estigma, ancho de la parte superior del tubo receptacular, largo de la espina central derecha y número y ancho de las espinas radiales.

Análisis estadístico multivariado

En el análisis de conglomerados se formaron dos grandes grupos (fig. 9). En el grupo GI se encuentra los ejemplares de las poblaciones Sierra de Guadalupe y Arcos del Sitio, ambas poblaciones de *Stenocactus obvallatus*. En el subgrupo GIB a un nivel de 0.05 de similitud, se encuentra un ejemplar de *S. lamellosus* y dos organismos de *S. anfractuosus*. El grupo GI se separa del grupo GII a un nivel de -0.15 de similitud, en el grupo GII se encuentran ejemplares de *S. anfractuosus* y de *S. lamellosus*. GII se divide a su vez en los subgrupos GIIC y GIID, a una distancia de -0.09. El subgrupo GIID1 se encuentra conformado por ejemplares de *S. lamellosus* y en el subgrupo GIID2 se encuentran 12 individuos de *S. anfractuosus*. A una distancia de similitud igual a 0.22 se encuentra el subgrupo GIIC, conformado exclusivamente por organismos de *S. anfractuosus*.

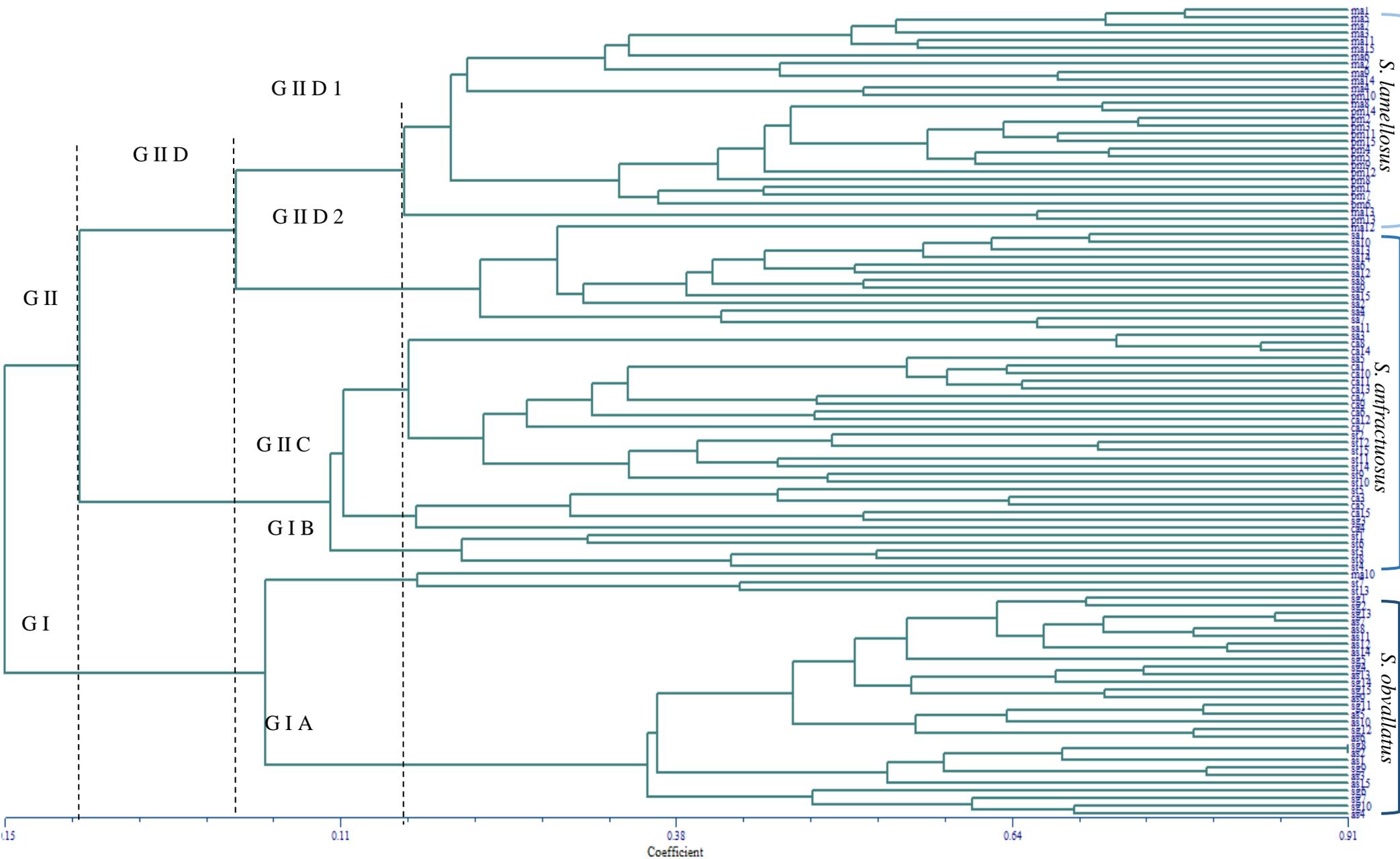


Figura 9. Dendrograma de las 105 OTU muestreadas, pertenecientes al complejo *Stenocatus obvallatus*. Donde GI= primer grupo, GII= segundo grupo, GIA= primer subgrupo de GI, GIB=segundo subgrupo de GI; GIIC= primer subgrupo de GII; GIIID= segundo subgrupo de GII; GIIID1 y GIIID2= subgrupos grupos de GII.

En el análisis de componentes principales (ACP), se retuvieron ocho componentes, los cuales tienen un eigenvalor igual o mayor a uno, representando el 75.679% de varianza acumulada, los tres primeros componentes explican el 55.717% de la varianza acumulada (cuadro 6). Los caracteres que aportan mayor información al primer componente son el ancho de la espina central izquierda (cianc), el ancho de las espinas radiales (sranc), el ancho de la espina central derecha (cdanc), ancho de la aréola (aranc) y el largo de la espina central izquierda (cilong). En el segundo componente principal los caracteres que aportan más información son el ancho de la flor (floanc), largo de los filamentos (fillong), largo de la flor (flolong), ancho de la espina central superior (csanc), y el largo del estilo (eslogn). En el tercer componente principal los caracteres que representan mayor varianza fueron diámetro del tallo (tdiam), largo de las espinas radiales (srlong), ancho de las costillas (cosanc), largo de la areola (arlong) y el largo del ovario (ovlong).

Al graficar la dispersión de las OTU en los primeros dos componentes (fig. 10), que acumulan el 47.256% de la varianza total, se observa que las OTU identificadas como *Stenocactus obvallatus* se correlacionan negativamente con el primer componente, caracterizándose por presentar la espina central izquierda más delgada y de menor longitud, así como las espinas radiales más angostas del complejo. En el segundo componente se observa una ligera segregación entre las OTU de *S. anfractuosus* y *S. lamellosus*, siendo que los organismos de *S. lamellosus* se correlacionan positivamente con este componente, presentando las flores de mayor tamaño y la espina central superior más angosta del complejo. Mientras que los organismos de *S. anfractuosus* en su mayoría se correlacionan negativamente con el segundo componente, caracterizándose por la tener la espina central superior más ancha y los filamentos de menor longitud sobre todo en las poblaciones de Cardonal y Santa Anita.

Cuadro 6. Contribución de los principales componentes a la variación.

Componente	Eigenvalor	Porcentaje de Varianza	Porcentaje acumulado
1	10.5635	28.55	28.55
2	6.92111	18.706	47.256
3	3.13073	8.461	55.717
4	1.84816	4.995	60.712
5	1.67798	4.535	65.247
6	1.45885	3.943	69.19
7	1.3073	3.533	72.723
8	1.09368	2.956	75.679

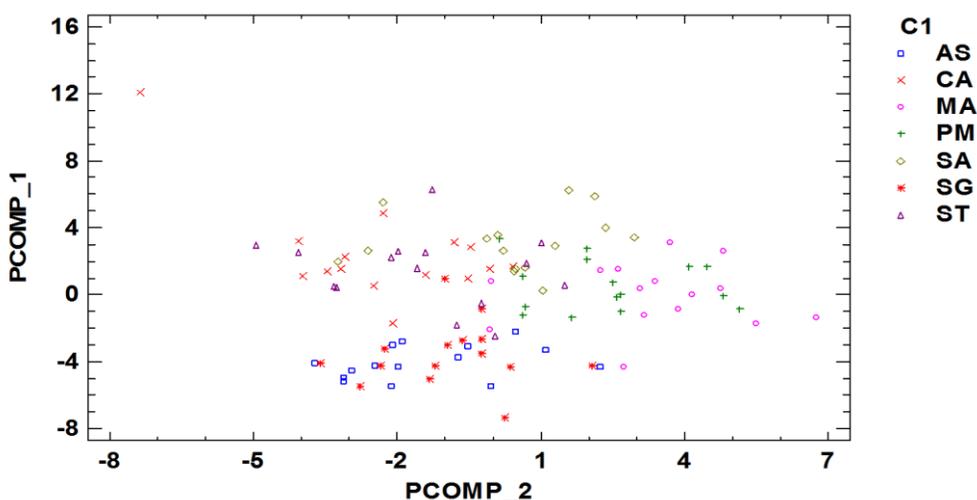


Figura 10. Dispersión de las OTU entre el primer (eje y) y segundo componente (eje x). *Stenocactus anfractuusus*: CA= Cardonal, SA= Santiago de Anaya, ST= Santa Anita; *S. lamellosus*: MA= Magdalena, PM= Peñamiller; *S. obvallatus*: AS= Arcos del Sitio, SG= Sierra de Guadalupe.

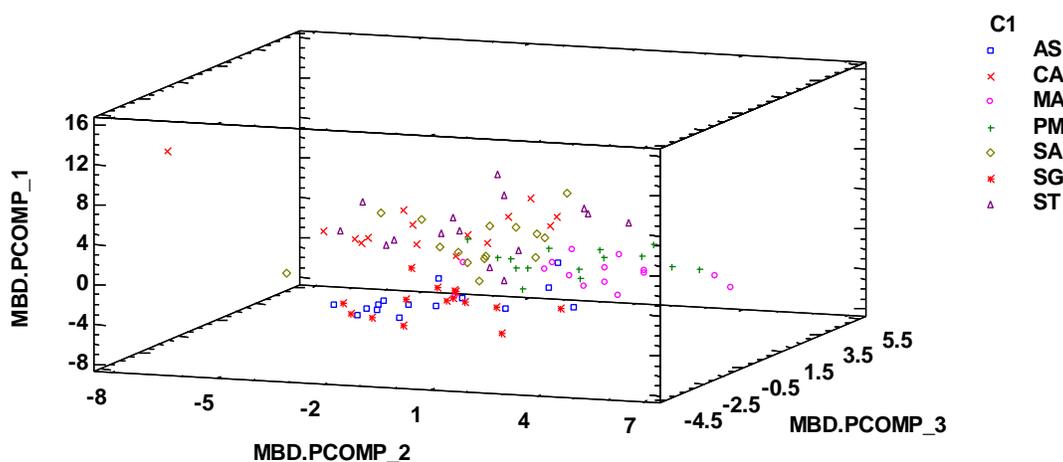


Figura 11. Dispersión de las OTU en los tres primeros componentes retenidos en el ACP. Los acrónimos se refieren a las poblaciones de *Stenocactus anfractuusus*: CA= Cardonal, SA= Santiago de Anaya, ST= Santa Anita; *S. lamellosus*: MA= Magdalena, PM= Peñamiller; *S. obvallatus*: AS= Arcos del Sitio, SG= Sierra de Guadalupe.

El tercer componente sólo segrega las OTU de las poblaciones Sierra de Guadalupe (*Stenocactus obvallatus*) y Santa Anita (*S. anfractuosus*), ya que el largo de la espina radial es mayor en Sierra de Guadalupe, pero el diámetro del tallo es menor, en comparación con los de Santa Anita. La figura 11 es la gráfica de dispersión de las OTU entre los primeros tres componentes del ACP y se advierte la circunscripción de *S. obvallatus* y una ligera segregación entre las poblaciones de *S. anfractuosus* y *S. lamellosus*.

En el cuadro 7 se muestran las dos funciones discriminantes estadísticamente significativas obtenidas en el análisis discriminante (AD). La primera función discriminante explica el 67.49% de la variación, mientras que la segunda función explica el 32.51%. Los caracteres con mayor peso para la primera función fueron el ancho de la espina central superior, el largo de la espina central media, ancho de la espina central izquierda, largo de la espina central derecha y el largo de la espina central superior. En la segunda función discriminante, los caracteres con mayor peso, fueron el ancho de la espina central izquierda, largo de la flor, largo de la espina central izquierda, largo de la aréola y ancho de la espina central superior.

En el AD se reconocen los tres grupos previamente definidos. *Stenocactus obvallatus* se correlaciona positivamente con ambas funciones, mientras que *S. lamellosus* tiene el centroide relacionado negativamente con ambas funciones, finalmente el centroide de *S. anfractuosus* se encuentra entre los valores negativos de la primera función y los positivos de la segunda función discriminante.

Sólo el centroide de *Stenocactus obvallatus* se relacionó positivamente con la primera función, caracterizándose por presentar las espinas centrales superior y media de menor longitud y la espina central izquierda más angosta. *S. lamellosus* es el único grupo

relacionado negativamente con la segunda función discriminante, de acuerdo con los resultados arrojados en el AD se distingue por exhibir las flores de mayor longitud del complejo, así mismo la espina central superior más angosta (fig. 12).

El resultado del análisis discriminante clasificatorio (cuadro 8) demostró que, el 100% de los individuos de *Stenocactus obvallatus* y *S. lamellosus* fueron correctamente clasificados en los respectivos grupos designados *a priori*. *S. anfractuosus* demostró un 97.778% de individuos correctamente clasificados, mientras que solo un individuo fue clasificado como *S. lamellosus*. Reflejando lo observado en el análisis de conglomerados y en el análisis de componentes principales en la cercanía que tiene *S. anfractuosus* con *S. lamellosus*.

Cuadro 7. Resumen del análisis discriminante de los caracteres cuantitativos evaluados.

<i>Función discriminante</i>	Eigenvalor	<i>Porcentaje relativo</i>	<i>Correlación canónica</i>
1	8.44237	67.49	0.94557
2	4.0674	32.51	0.89591

Cuadro 8. Individuos correctamente clasificados en el análisis discriminante clasificatorio

Especie	Tamaño de Grupo	<i>S. anfractuosus</i>	<i>S. lamellosus</i>	<i>S. obvallatus</i>
<i>S. anfractuosus</i>	45	44 (97.78%)	1 (2.22%)	0 (0.00%)
<i>S. lamellosus</i>	30	0 (0.00%)	30 (100.00%)	0 (0.00%)
<i>S. obvallatus</i>	30	0 (0.00%)	0 (0.00%)	30 (100.00%)

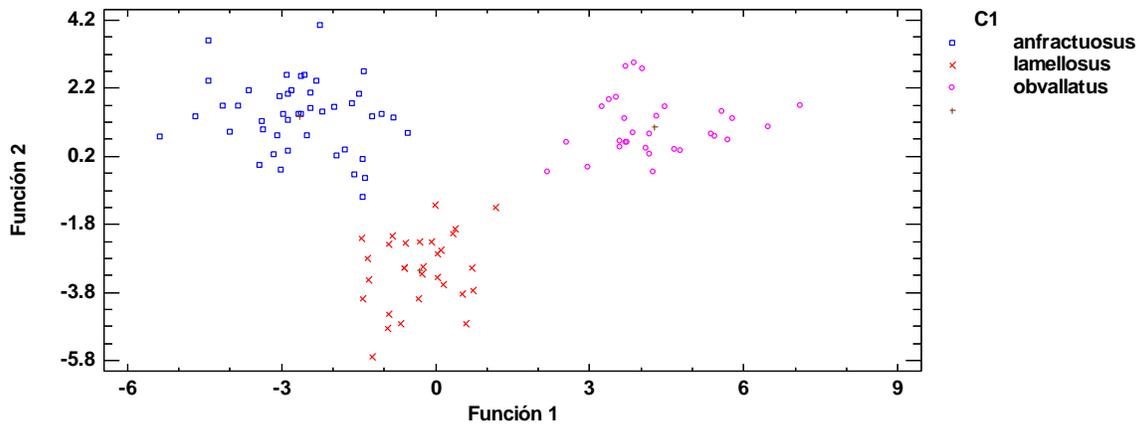


Figura 12. Diagrama de dispersión de puntos del análisis discriminante

Clave taxonómica y descripción de las especies del complejo *Stenocactus obvallatus*

1. Espina central media prominente y divaricada
 2. Espina central superior de (1.2-) 2.2 (-2.9) mm de ancho..... *S. anfractuosus*
 2. Espina central superior delgada con (0.65-) 1.38 (-2) mm de ancho
 *S. lamellosus*
1. Espina central media descendente y corta de (6.1-) 15 (-24.5) mm de largo
 *S. obvallatus*

***Stenocactus anfractuosus* (Mart.) A. Berger ex A. W. Hill**

Biznaga globosa ligeramente deprimida en el ápice, tallos simples, rara vez cespitosos, en grupos de dos hasta tres tallos, verde oscuro, de (23-) 58 (-133) mm de largo y (48-) 84.5 (-135.2) mm de diámetro, (22-) 34 (-40) costillas, laminares, sinuosas, de 5.9 mm de ancho. Costillas con una a cuatro aréolas ovales, grisáceas, de (4.1-) 6.35 (-9.9) mm de largo y (2.3-) 3.96 (-5.1) mm de ancho. Espinas centrales (-3) 4 grisáceo-parduzcas, punta parda a grisácea oscura. Espina central superior de (8.17-) 21.13 (-48.18) mm de largo y (1.2-) 2.2 (-

2.9) mm de ancho, espinas centrales laterales de (10.8-) 21.6 (-50) mm de largo y (0.99-) 1.68 (-3.5) mm de ancho, espina central media divaricada de (17-) 33.56 (-54.9) mm de largo y (1.2-) 2 (-3.1) mm de ancho. Espinas radiales dos a seis, dos a cuatro dispuestas en la parte inferior de la aréola y una a dos en la parte superior, aciculares y grisáceas glaucas, de (4.14-) 7.76 (-17.14) mm de largo y (0.5-) 0.9 (-1.8) mm de ancho (fig. 13). Flores infundibuliformes de (18.9-) 31.9 (-46.24) mm de largo, tépalos acuminados, con franja media magenta y márgenes blancos, raramente de color uniforme. Escamas florales imbricadas, cordiformes, verdes a magenta-verdosas, ápice cuspidado, de (2.96-) 4.13 (-6.51) mm de largo y (3.02-) 4.76 (-6.36) mm de ancho. Tubo receptacular de (8.42-) 15 (-23.56) mm de largo, sección superior del tubo receptacular de (6.22-) 11.5 (-17.24) mm de ancho y sección inferior de (-3.64) 5.16 (-6.8) mm de ancho, grosor de la pared del tubo receptacular de (1.7-) 2.16 (-3.04) mm. Ovario de (1.2-) 2.64 (-4.99) mm de largo y (1.5-) 2.9 (-4.5) mm de ancho, estilo magenta a glauco de (-13.35) 22.33 (-33) mm de largo, lóbulos en el estigma (5-) 8 (-11) de (1.8-) 2.89 (-4.6) mm de largo, filamentos de (5.31-) 8.4 (-13.27) mm de largo, anteras de 0.88 mm de largo (fig. 14).

***Stenocactus lamellosus* (A. Dietr.) A. Berger ex A. W. Hill**

Biznaga globosa ligeramente deprimida en el ápice, verde claro o azulada, simple o cespitosa con hasta 15 tallos agregados, de (23.2-) 42.9 (-72.22) mm de largo y (29.71-) 74.73 (-149.74) mm de diámetro, (23-) 38 (-56) costillas laminares rectas a ligeramente sinuosas de (3-) 5 (-7.8) mm de ancho. Dos aréolas por costilla, ovales, grisáceas, de (3.5-) 5.8 (-8.92) mm de largo y (1.9-) 3.36 (-5.5) mm de ancho. Espinas centrales cuatro, subuladas, grisáceas, ápice de las espinas centrales pardo oscuro, largo de la espina central superior (5.53-) 13.85 (-23.15) mm y un ancho (0.65-) 1.38 (-2) mm, espinas centrales laterales de (5.5-) 16.6 (-26)

mm de largo y (0.6-) 1.1 (-1.6) mm de ancho, espina central media divaricada, de (9.9-) 21.6 (-45) mm de largo y (0.8-) 1.4 (-2) mm de ancho. Espinas radiales aciculares, glaucas, tres hasta seis, cuatro dispuestas en la base de la aréola, una o dos en la parte superior (fig. 15). Flores infundibuliformes de (23.75-) 38.77 (-56.3) mm de largo y (18.9-) 39.3 (-58.8) mm de ancho, tépalos acuminados con franja media magenta, márgenes blancos. Escamas florales ligeramente imbricadas, cordiformes, ápice cuspidado de (2.92-) 3.99 (-5.1) mm de largo y (2.6-) 3.63 (-4.3) mm de ancho. Tubo receptacular de (10.82-) 16.7 (-24.61) mm de largo, sección superior el tubo receptacular de (7.43-) 12 (-15.27) mm de ancho y en la parte inferior (3.45-) 5.26 (-6.31) mm de ancho, pared del tubo receptacular de (1.81-) 2.29 (-2.99) mm de grosor. Ovario de (1.45-) 1.9 (-2.89) mm de largo y (0.31-) 2.68 (-3.59) mm de ancho, estilo magenta, de (21.04-) 25.94 (-32.64) mm de largo, (5-) 7 (-10) lóbulos en el estigma, de (2-) 3.63 (-5.4) mm de largo, filamentos de (7.66-) 10.86 (-14.29) mm de largo, anteras de (0.9-) 1.05 (-1.25) mm de largo (fig. 16).

***Stenocactus obvallatus* (DC.) A. Berger ex A. W. Hill**

Biznaga globosa, ligeramente deprimida en el ápice, verde oscuro, raramente crestada, de (15.6-) 36.33 (-63.5) mm de largo y (39.3-) 69.1 (-112.12) mm de diámetro, tallos simples o cespitosos hasta con 7 tallos agregados. Costillas (24-) 32 (-35) laminares, sinuosas, de (3.1-) 4.97 (-5.9) mm de ancho. Una a dos aréolas por costilla, ovales, grisáceo oscuras, de (2.66-) 4.96 (-7.4) mm de largo y (1.44) 3.97 (4) mm de ancho. Cuatro espinas centrales (fig. 17A), rara vez está tres o cinco (figs. 17F y 17E), subuladas, grisáceas, ápice de la espina pardo oscuro, espina central superior de (6.96-) 16.55 (-28.5) mm de largo y (0.79-) 1.81 (-2.74) mm de ancho, espinas centrales laterales de (5.5-) 12.3 (-18.18) mm de largo y (-0.52) 0.98 (-1.33) mm de ancho, espina central media descendente de (6.1-) 15 (-24.5) mm de largo y

(0.58-) 1.2 (-1.8) mm de ancho. Espinas radiales cinco raramente ocho, cuatro dispuestas en la parte inferior de la aréola y una a cuatro en la parte superior, alrededor de toda la aréola, aciculares, glaucas, de (4.6-) 6.9 (-9.4) mm de largo y (0.3-) 0.54 (-0.9) mm de ancho. Flores infundibuliformes de (17.86-) 25.4 (-35.2) de largo y (18.25-) 24.96 (-35.72) mm, tépalos acuminados con una franja media magenta purpúreo, márgenes blancos. Escamas cordiformes y ápice obtuso, ligeramente imbricadas de (2.3-) 2.96 (-4.23) mm de largo y (2.7-) 3.4 (-4.3) mm de ancho. Tubo receptacular de (8.4-) 13.5 (-18.17) mm de largo, parte superior de (6.13-) 8.58 (-11.63) mm de ancho, parte inferior de (2.42-) 3.86 (-6.31) mm de ancho. Ovario de (0.9-) 1.17 (-1.96) mm de largo y (1.37-) 2.46 (-3.94) mm de ancho. Estilo magenta, de (17.11-) 21.99 (-26.61) mm de largo, (4-) 5 (-8) lóbulos en el estigma. Filamentos de (5.67-) 8.6 (-10.95) mm de largo y anteras de (0.44-) 0.83 (-1.2) mm de largo (fig. 18).



Figura 13. Variación morfológica vegetativa de *Stenocactus anfractuosus*. A) Individuo maduro con costillas marcadamente sinuosas; B) Ejemplar de costillas rectas, espinas centrales cortas y delgadas; C) Organismo cespitoso; D) Ejemplar cortamente cilíndrico; E) Aréola con cuatro espinas radiales, dos dispuestas en la parte superior; F) Ejemplar con tres espinas centrales en cada aréola.

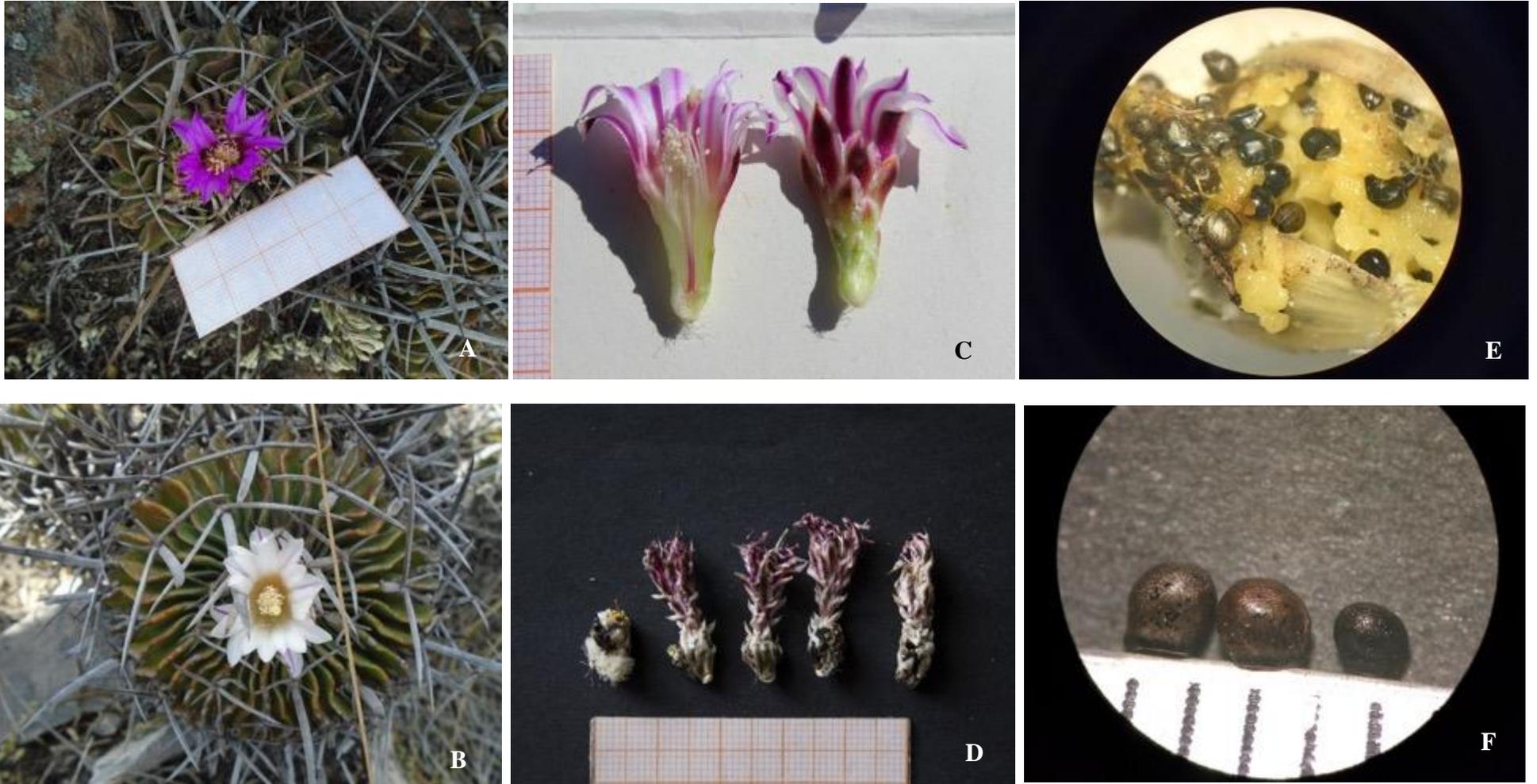


Figura 14. Estructuras reproductivas de *Stenocactus anfractuosus*. A) Flor de tépalos magenta-purpúreos; B) Flor con los segmentos internos del perianto blancos; C) Corte longitudinal de flor infundibuliforme con franja media magenta y márgenes blancos; D) Frutos secos; E) Fruto maduro con mesocarpio amarillento; F) Vista lateral de semillas



Figura 15. Variación morfológica vegetativa de *Stenocactus lamellosus*. A) Ejemplar con costillas ligeramente sinuosas, tallo color verde claro y espina central superior delgada; B) Ejemplar que presenta tres y cuatro espinas centrales por aréola, color verde azulado; C) Organismo cespitoso, con tallos rojos por la exposición a la radiación solar directa.

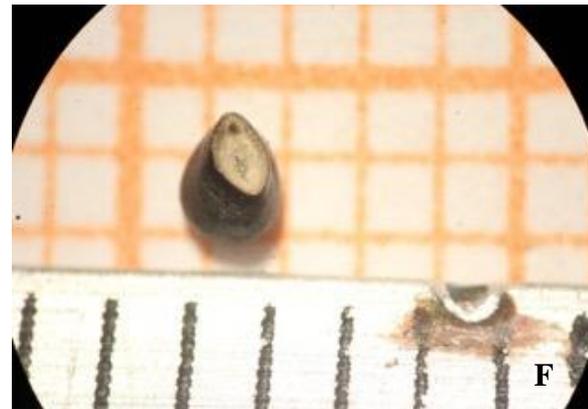


Figura 16. Estructuras reproductivas de *Stenocactus lamellosus*. A) Flores con franja media magenta difuminada; B) Flor con línea media purpurea; C) Frutos maduros; D) Corte longitudinal de la flor infundibuliforme; E) Parte superior de la semilla; F) Región hilomicropilar.



Figura 17. Variación morfológica vegetativa de *Stenocactus obvallatus*. A) Individuo maduro; B) Ejemplar con espinas centrales largas, anchas y de color amarillento; C) Ejemplar cespitoso, afectado por incendios; D) Organismo crestado, afectado por incendios; E) Planta con cinco espinas centrales; F) Organismo con tres espinas centrales y dos radiales.



Figura 18. Variación morfológica de las flores de *Stenocactus obvallatus*. A) Flor con franja media magenta, márgenes blancos, tépalos agudos; B) Flor de 2 cm de longitud con franja media purpurea, infundibuliforme cortamente campanular; C) Flor con franja media magenta difuminada

DISCUSIÓN

Se detectaron dos tipos de caracteres de acuerdo con su variación, los taxonómicamente no informativos y los taxonómicamente informativos. Los caracteres taxonómicamente no informativos se dividen en dos tipos, los que no presentan variación morfológica interespecífica y los que tienen variación inter e intraespecífica, así como entre las mismas poblaciones. Los caracteres taxonómicamente informativos en general presentaron una variación constante dentro de las poblaciones de al menos una especie, mientras que diferían con el resto.

El ancho y largo de la aréola, el largo de las cuatro espinas centrales, y el ancho de la espina central superior y la espina central derecha, son los caracteres que guardan mayor información taxonómica, manteniendo el mayor peso en el primer componente del ACP como en la primera función del AD. Denotando que estas estructuras vegetativas presentan un tamaño mayor en *Stenocactus anfractuosus* en comparación con *S. lamellosus* y *S. obvallatus*, esta última presenta las medidas más pequeñas para estos caracteres a excepción del ancho de la espina central superior. En diversos estudios morfométricos de Cactaceae han sido ampliamente utilizados los caracteres vegetativos (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010; Martínez, 2010; Aquino, 2014; Tapia *et al.*, 2016; Vázquez *et al.*, 2016; Cervantes, 2017; Franco, 2020) estos caracteres han aportado información taxonómica valiosa para la delimitación de especies, lo cual figura una gran ventaja, ya que es difícil encontrar las estructuras reproductivas constantemente, mientras que las vegetativas prevalecen todo el año. Así mismo en este estudio los caracteres vegetativos cuantitativos antes mencionados facilitan la identificación de las plantas en campo en cualquier temporada del año y evitarían confusiones posteriores.

Las aréolas de *Stenocactus obvallatus* fueron significativamente las más chicas del complejo, diferenciándose de *S. anfractuosus* y *S. lamellosus*. Si bien en estudios morfológicos anteriores sobre *Stenocactus* no se consideró al tamaño de la aréola como un carácter taxonómicamente informativo y sólo se han contabilizado el número de aréolas por costilla (Meyrán, 2003; Martínez, 2010; Franco, 2020), en otros estudios el tamaño de la aréola ha servido para reconocer de especies de la tribu Cactae (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010). Por ejemplo, Aquino (2014) afirma que el largo y el ancho de la aréola son caracteres que permiten la segregación de la sección *Polyedrae* de *Mammillaria* y Vázquez *et al.* (2016) señala que la longitud de la aréola es un carácter informativo para el agrupamiento de las especies *Coryphantha elephantidens*, *C. bumamma* y *C. greenwoodii*. Y resaltando la importancia de este carácter, el ancho de la aréola figuró como uno de los caracteres que aportan mayor variación al primer componente principal y el largo de la aréola en la segunda función discriminante.

Las espinas centrales guardan la mayor variación entre los grupos, siendo las de *Stenocactus anfractuosus* las más prominentes, mientras que las de *S. obvallatus* fueron significativamente las más cortas y angostas, a excepción de la espina central superior, la cual es más angosta en *S. lamellosus*, siendo clave para su delimitación. *S. anfractuosus* se había considerado como un nombre sin valor taxonómico (Taylor, 1979; Hunt, 2006) ya que la descripción original no incluye datos reproductivos ni localidad tipo (Martius, 1837), sin embargo, se enfatiza en el tamaño prominente de las espinas centrales, por lo cual se ha conservado su epíteto (Meyrán, 1973b; Martínez, 2010; Franco, 2020). En este estudio se resalta la importancia taxonómica de las espinas centrales, tanto el ancho y largo de las

espinas centrales, así como la orientación de la espina central media diferencian totalmente a las tres especies del complejo *S. obvallatus*.

Los caracteres largo y ancho de la flor, así como el largo del estilo tuvieron mayor peso en la segunda función discriminante del AD y a partir del segundo componente del ACP. En otros estudios en Cactaceae se ha considerado a los caracteres reproductivos como homogéneos y carentes de información taxonómica (Cervantes, 2017). En este estudio tanto la forma y color de las flores no representaron diferencias estadísticamente significativas, pero el tamaño de la flor, y largo del estilo aportan información taxonómica relevante al dilucidar los límites entre *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*.

En esta investigación se observó que las flores de *Stenocactus lamellosus* presentaron (23.75-) 38.77 (-56.3) mm de largo. *S. lamellosus* se consideraba un sinónimo de *S. crispatus*, ya que la descripción original se basó en un organismo cultivado, sin conservar el ejemplar tipo, ni menciona localidad tipo (Dietrich, 1847, citado en Taylor, 1979), sin embargo, las flores de *S. crispatus* se han reportado como pequeñas con 20-29 mm de largo (Franco, 2020), mientras que en la descripción original de *S. lamellosus* reporta la flor con diámetro de 37 mm y un tubo receptacular largo, otros autores han reportado una variación de 28-49.5 mm de largo para esta especie, siendo significativamente diferentes (Meyrán, 1973a; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Franco, 2020). El rango de variación en el largo de la flor de *S. lamellosus* es más amplio, y se sostiene que son medidas más grandes que las dimensiones reportadas para *S. crispatus*. Por lo tanto, el largo de la flor es un carácter informativo para segregar ambas especies.

Las flores de *S. obvallatus* tuvieron un rango de variación de (17-) 25.4 (-36) mm de longitud. Las especies de *Stenocactus* se han agrupado entre las que presentan flores

pequeñas que miden (10)-20 (-25) mm de largo y las flores grandes miden de largo 25-40 mm, de acuerdo con diversos autores las flores de *S. obvallatus* son grandes, con una variación de 20-35 mm (Meyrán; 1972; Scheinvar, 1982; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Franco 2020). En este estudio se observó que son las flores más pequeñas del complejo *S. obvallatus* y presentan un rango de variación amplio, con el que anteriormente podrían haberse catalogado como flores pequeñas y grandes, siendo una actualización de la variación de este carácter taxonómico cuantitativo importante para tomar en cuenta en siguientes determinaciones.

Si bien el largo de los filamentos no fue de los caracteres con mayor peso en el AD, tanto la prueba de Tukey como el ACP lo reconocieron de importancia para la separación de grupos. El largo de los filamentos no se había considerado como carácter diagnóstico en el género *Stenocactus*, incluso no había sido reportado en el complejo *S. obvallatus* más que para la especie *S. obvallatus*, Scheinvar (1982) indicó que tiene filamentos de 7 mm de largo. Resaltando la relevancia taxonómica de este carácter las diferencias del largo del estilo son significativas través de *S. lamellosus*, *S. obvallatus* y las poblaciones de las localidades Cardonal y Santa Anita de *S. anfractuosus*. A pesar de que en Santiago de Anaya se encontraron los filamentos más largos para *S. anfractuosus*, realizar un muestreo más amplio con diferentes poblaciones del complejo, confirmarían la utilidad de este carácter como diagnóstico.

Dentro de caracteres que no sostienen un valor taxonómico se encuentran los que principalmente han causado problemas en la delimitación de especies del complejo *Stenocactus obvallatus*, como el número de espinas centrales, si bien se considera que los organismos del complejo presentan 4 espinas centrales, se observaron ejemplares con cinco

espinas centrales como en el caso de *S. obvallatus* o sólo tres como en *S. anfractuosus* y *S. obvallatus*, lo cual causa problemas al basar una descripción o determinación en un solo ejemplar. En una publicación anterior, se describió a *S. obvallatus* como una especie de tres espinas centrales, omitiendo la espina central media (Arias y Aquino, 2019), pudiendo deberse a un muestreo deficiente. Aunque los organismos juveniles de *Stenocactus* denotan un número diferente de espinas centrales (Rangel, 2009), se sostiene en este estudio que, si bien pueden variar el número de espinas centrales de tres a cinco en los organismos maduros, generalmente se observan cuatro sin que haya una variación morfológica estadísticamente significativa entre las poblaciones y especies, por lo tanto, las espinas centrales no son un carácter con información taxonómica valiosa para segregar a los organismos maduros dentro complejo *S. obvallatus*.

Los caracteres ancho y largo de las espinas radiales estuvieron dentro de los caracteres con mayor peso en el primer y tercer componente del ACP respectivamente, mientras que en la prueba de Tukey y AD denotaron nula y poca relevancia para la delimitación de especies. El número de espinas radiales se ha empleado como carácter diagnóstico en especies de *Stenocactus* (Bravo-Hollis, 1969; Meyrán, 2003; Martínez, 2010; Franco, 2020), sin embargo, en el presente estudio tanto el número, tamaño, forma y color de las espinas radiales carecieron de información taxonómica valiosa para la delimitación de especies del complejo *S. obvallatus*.

El largo y diámetro del tallo fueron de los caracteres con mayor peso en el tercer componente principal, el largo del tallo en la prueba Tuckey, denota a *Stenocactus obvallatus* como la especie con tallos significativamente más cortos, mientras *S. anfractuosus* tuvo los tallos más grandes, aunque sólo el 25% de los organismos llegaron a superar los 10 cm de

diámetro. En estudios anteriores se determinó que el tallo no es un carácter de importancia taxonómica para la delimitación de especies de *Stenocactus*, ya que es considerado como un carácter plástico, dado que puede variar de acuerdo con la edad de la planta y factores del ambiente a los cuales está sujeta como la altitud, tipo de suelo, nodrizaje (Meyrán, 1973b; Martínez, 2010). Posteriormente se señaló que los tallos de *S. anfractuosus* se caracterizan por ser los más grandes del género, llegando a superar los 10 cm, sin rebasar los 20 de diámetro (Meyrán, 2003; Franco; 2020). En los primeros dos estudios no se reportan que haya un control en la edad de los organismos muestreados, mientras que, en el segundo par de estudios, el tamaño del muestreo puede no ser representativo al sólo observar pocos organismos de diferentes poblaciones o mantener el muestreo en una sola población. En cambio, las mediciones realizadas en este trabajo incluyeron exclusivamente organismos maduros reduciendo el efecto del desarrollo en el tamaño del tallo, así mismo el muestreo se realizó en al menos dos poblaciones por especie, incluyendo el mismo esfuerzo de muestreo. Sin embargo, este carácter puede resultar engañoso al determinar las especies del complejo dada su variación interespecífica en organismos de *S. anfractuosos*, así como el número de espinas centrales ya que esta especie puede presentar tres a cuatro, por lo que es recomendable evaluar estos caracteres en conjunto con el largo y ancho de las espinas centrales y largo de la flor para evitar errores al determinar ejemplares.

De acuerdo con Meyrán (2003) las especies del complejo *Stenocactus obvallatus* pueden delimitarse con caracteres cualitativos, en la presente investigación se observó que estos caracteres pueden variar aportando escasa información taxonómica (a excepción de la orientación de la espina central media), es en los caracteres cuantitativos en los que recae la mayor importancia para la segregación de especies.

Si bien las especies del complejo *Stenocactus obvallatus* comparten variaciones morfológicas inter e intra específicas que complican su determinación, y están sujetas a diferentes sinónimos o irregularidades taxonómicas. Los estudios multivariados aplicados en poblaciones permitieron encontrar diferencias morfológicas significativas entre *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*, con las que se reconocen a los tres taxa como especies diferentes. Concordando con Martínez (2010) y Franco (2020), *S. lamellosus* se diferencia de *S. obvallatus*, principalmente por la orientación de la espina central media, la longitud de la flor, el ancho de la espina central superior, la longitud de la espina central media, la longitud de los filamentos y del estilo, siendo los de mayor longitud del complejo *S. obvallatus*. *S. anfractuosus* se diferencia por el prominente tamaño de las espinas centrales.

CONCLUSIONES

Stenocactus anfractuosus, *Stenocactus lamellosus* y *Stenocactus obvallatus* se reconocen como especies diferentes, rechazando las propuestas de Taylor (1979), Anderson (2001) y Hunt (2006).

Con base en los análisis multivariados se determinó que los caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos, en específico florales, son de utilidad para la delimitación de *Stenocactus anfractuosus* (Mart.) A. Berger ex A. W. Hill, *Stenocactus lamellosus* (A. Dietr.) A. Berger ex A. W. Hill y *Stenocactus obvallatus* (DC.) A. Berger ex A. W. Hill.

A pesar de la gran variación morfológica intra e interespecífica, al realizar estudios poblacionales, es posible identificar las diferencias y límites entre las especies, hecho complejo y arriesgado al intentarlo con un solo ejemplar.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, E. (2001). *The cactus family*. Timber Press. Oregon.
- Aquino, D. (2014). Delimitación de las especies de *Mammillaria*, serie *Polyedrae* (Cactaceae) (tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arias, S., Gama, S., Guzmán, U. y Vázquez, B. (2012). *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Arias, S. y Aquino, D. (2019). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 209. Familia Cactaceae*. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío. Michoacán.
- Arroyo-Cosultchi, G., Terrazas, T., Arias, S. y López-Mata, L. (2010). Delimitación de *Neobuxbaumia mexcalensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 86; 53-64.
- Backeberg, C. (1961). *Die Cactaceae. Handbuch der kakteenkunde* (vol. 5). Jena. Germany.
- Backeberg, C. y Knuth, F. (1935). *Kaktus-ABC: en haandbog for fagfolk og amatører*. Gyldendal.
- Berger, A. (1929). *Kakteen*. Verlagsbuchhandlung von Eugen Ulmer, Stuttgart. Erscheienen.
- Bravo-Hollis. (1969). El género *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 14 (1): 11-21.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. (1991). *Las cactáceas de México*. Vol. 2. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Britton, N. y Rose, J. (1922). *The Cactaceae*. The Carnegie Institution of Washington.

- Brummitt, R. (1987). Report of the Committee for Spermatophyta: 33. *Taxon* 36 (4): 734-739.
- Candolle, A. (1828). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Treuttel y Würtz. Paris.
- Carstens, B., Pelletier, T., Ried, N. y Salter, J. (2013). How to fail at species delimitation. *Molecular ecology* 22: 4369-4383.
- Cervantes, R. (2017). Delimitación de especies del complejo *Echinocereus parkeri* (Cactaceae) (tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Crisci, J. y López, M. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Universidad Nacional de La Plata. La Plata.
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56 (6): 879-886.
- Departamento de Botánica, Instituto de Biología (IBUNAM). (2013A) *Stenocactus anfractuosus* (Mart.) A. Berger ex A.W. Hill, ejemplar de: Herbario Nacional de México (MEXU), Plantas Vasculares. En *Portal de Datos Abiertos UNAM* (en línea), México, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: <http://datosabiertos.unam.mx/IBUNAM:MEXU:211043>.
- Departamento de Botánica, Instituto de Biología (IBUNAM). (2013B). *Stenocactus lamellosus* (A. Dietr.) A. Berger ex A.W. Hill, ejemplar de: Herbario Nacional de México (MEXU), Plantas Vasculares. En *Portal de Datos Abiertos UNAM* (en línea), México, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: <http://datosabiertos.unam.mx/IBUNAM:MEXU:662263>

Departamento de Botánica, Instituto de Biología (IBUNAM). (2013C). *Stenocactus obvallatus* (DC.) A. Berger ex A.W. Hill, ejemplar de: Herbario Nacional de México (MEXU), Plantas Vasculares. En *Portal de Datos Abiertos UNAM* (en línea), México, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: <http://datosabiertos.unam.mx/IBUNAM:MEXU:157271>

Duminil, J. y Di Michele. M. (2009). Plant species delimitation: A comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosystems An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology: Official Journal of the Societa Botanica Italiana*, 143 (3): 528-542.

Espinosa, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente, J. y Vázquez, B. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, pp. 33-65

Franco, M. (2020). Delimitación del complejo *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) (tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México.

García, E. (1998). Climas (Clasificación de Köppen modificado por García). Escala 1:1000000. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.

García-Melo, J., Oliveira, C., da Costa, G., Ochoa-Orrego, L., García, L. y Maldonado-Ocampo, J. (2019). Delimitación de especies de Characins neotropicales

- (Stevardiinaes): Implicaciones para la taxonomía de grupos complejos. *PLoS ONE* 14(6): e0216786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216786>
- Guerrero, P., Majure, L., Cornejo-Romero, A. y Hernández-Hernández, T. (2019). Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the cactus family. *Journal of Heredity* 110 (1): 4-21.
- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. (2003). Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Hernández, H. y Gómez-Hinostrosa, C. (2011). *Mapping the Cacti of Mexico*. DH books. England.
- Hunt, D. (1980). Decent re-burial for *Echinofossulocactus* Lawr. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 42 (4): 105-107.
- Hunt, D. (2006). *The New Cactus Lexicon*. DH books. England.
- Hunt, D. (2016). *CITES Cactaceae checklist* (3ra ed.). Royal Botanic Gardens Kew. England.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2009a). Prontuario de Información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Actopan, Hidalgo. Clave geoestadística 13003.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2009b). Prontuario de Información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Cardonal, Hidalgo. Clave geoestadística 13015.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2009c). Prontuario de Información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Peñamiller, Querétaro. Clave geoestadística 22013.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2009d). Prontuario de Información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Santiago de Anaya, Hidalgo. Clave geoestadística 13055.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2009e). Prontuario de Información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tepetzotlán, México. Clave geoestadística 15095.

Lawrence, G. (1841). Catalogue of the Cacti in the collection of the Rev. Theodore Williams, at Hendon Vicarage, Middlesex in London. *Gardeners Magazine*. 17: 313-321.

Martínez, M. (2010). Variación morfológica y distribución del género *Stenocactus* (K. Schumann) A. Berger (Cactaceae) (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma de Querétaro.

Martínez-Quezada, D., Sandoval-Zapotitla, E. y Arias, S. (2019). Análisis morfométrico del grupo *Selenicereus vagans* (Cactaceae: Hylocereeae) con base en la anatomía del tallo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90: e902924
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2924>

Martínez, J., Sánchez, E., Bárcenas, R. y Gómez-Hinostrosa, C. (2017). *Stenocactus sulphureus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T151968A121574291.
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20173.RLTS.T151968A121574291.en>.

- Martius, C. (1837). In Pfeiffer, L. *Enumeratio Diagnostica Cactearum* 63. Sumtibus L. Oehmigke.
- McGarigal, K., Cushman, S. y Stafford, S. (2000) *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer. New York.
- Meyrán, J. (1972). Estudios sobre *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 17 (2): 35-46.
- Meyrán, J. (1973a). *Echinofossulocactus lamellosus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 18 (2):40-45.
- Meyrán, J. (1973b). *Echinofossulocactus anfractuosus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 18: 101-107.
- Meyrán, J. (1979). Discusión sobre *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 24 (4): 90-93.
- Meyrán, J. (1980). Distribución geográfica de *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 25 (3): 60-63.
- Meyrán, J. (1981). La flor de *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 26 (1): 16-19.
- Meyrán, J. (2003). Clave de identificación de las especies de *Stenocactus* consideraciones sobre sus características. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48 (3): 90-95.
- Miguel-Talonia, C., Téllez-Valdés, O. y Murguía-Romero, M. (2014). Las cactáceas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México: estimación de la calidad del muestreo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 436-444.

- Moreno, N. (1984). *Glosario botánico ilustrado*. Compañía editorial continental. Ciudad de México.
- Nagl, H. y Perndl, H. (1995). *Echinofossulocactus* de flor amarilla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 40 (4): 76-86.
- Núñez-Colín, C. y Escobedo-López, D. (2011). Uso correcto del análisis clúster en la caracterización de germoplasma vegetal. *Agronomía mesoamericana* 22 (2): 415-427
- Ortega-Baes, P., Sührling, S., Sajama, J., Sotola, E., Alonso-Pedano, M., Bravo, S. y Godínez-Alvares, H. (2010). Diversity and conservation in the Cactus Family. In: Ramawat K. (eds.) *Desert Plants*.
- Pérez-López, C. (2004) *Técnicas de análisis multivariante de datos. Aplicaciones con SPSS*. Pearson educación, S.A. Madrid.
- Pilbeam, J. (2019). The genus *Stenocactus*. *The cactus explorer* 25: 26-35.
- Prata, E., Sass, C., Rodrigues, D., Domingos, F., Specht, C., Damasco, G., Ribas, C., Fine, P. y Vicentini, A. (2018). Towards integrative taxonomy in Neotropical botany. Disentangling the *Pagamea guianensis* species complex (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 188: 213-231.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rangel, L. (2009). Contribución al conocimiento de las cactáceas del género *Stenocactus* (tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rohlf, F. (1998). NTSYS-PC. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Versión 2.0. User Guide. Exeter Software. Applied Biostatistics Inc. New York, USA.
- Romero-Méndez, U., López-Corrujedo, H., García de la Peña, C. y Estrada, J. (2013). Variación ecomorfológica de *Astrophytum myriostigma* (Caryophyllales: Cactaceae) en una población de la sierra El Sarnoso, Durango, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 357-364.
- Sánchez, D., Arias, S. y Terrazas, T. (2013). Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *Brittonia* 63 (3): 368-385.
- Sánchez-Mejorada, H. (1981). *Stenocactus*, un nombre que amerita ser conservado. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 26 (2): 27-30.
- Scheinvar, L. (1982). La familia de las cactáceas en el Valle de México (tesis doctoral). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Schumann, K. (1899). *Gesamtbeschreibung der Kakteen*. Neudamm pp 359-378.
- SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010*. Publicada el 30 de diciembre de 2010 en el Diario Oficial de la Federación.
- Spegazzini, C. (1923). Breves notas cactológicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* XCVI: 61-75.
- Statpoint, Inc. (2005). STATGRAPHICS Centurion XV Version 15.0.04. <http://www.statgraphics.com>.

- Stevens, P. (2017). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Tapia, H., Arias, S., Yañez-Espinosa, L. y Terrazas, T. (2016). El uso de las espinas del tallo en la identificación de las especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 87: 288-300.
- Taylor, N. (1979). A commentary on the genus *Echinofossulocactus* Lawr. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 41 (2): 35-42.
- Tjaden, L. (1982). Proposal to conserve *Stenocactus* (K. Schum.) Berger (1929 over *Echinofossulocactus* Britton & Rose (1922) and *Other Generic Names* (Cactaceae). *Taxon* 31(3). 570-573.
- Torrado-Fonseca, M. y Berlanga-Silvente, V. (2013). Análisis discriminante mediante SPSS. *Revista d'Innovació i Recerca en Educació* 6 (2): 150-166.
- Torretti, R. (2010). La proliferación de los conceptos de especie en la biología evolucionista. *Theoria* 69: 325-377.
- Vázquez, B. (2007). Revisión sistemática del complejo *Coryphanta elephantidens* (Lem.) Lem. (Cactaceae) (tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vázquez, B., Arias, S. y Cervantes-Sandoval, A. (2016). Variación morfológica de *Coriphantha* (Cactaceae): un enfoque multivariado. *Acta Botánica Mexicana* 116: 21-47.
- Villaseñor, J. (2016). Catálogo de las plantas vasculares nativas de México. *Revista mexicana de biodiversidad* 87 (3): 561-902.

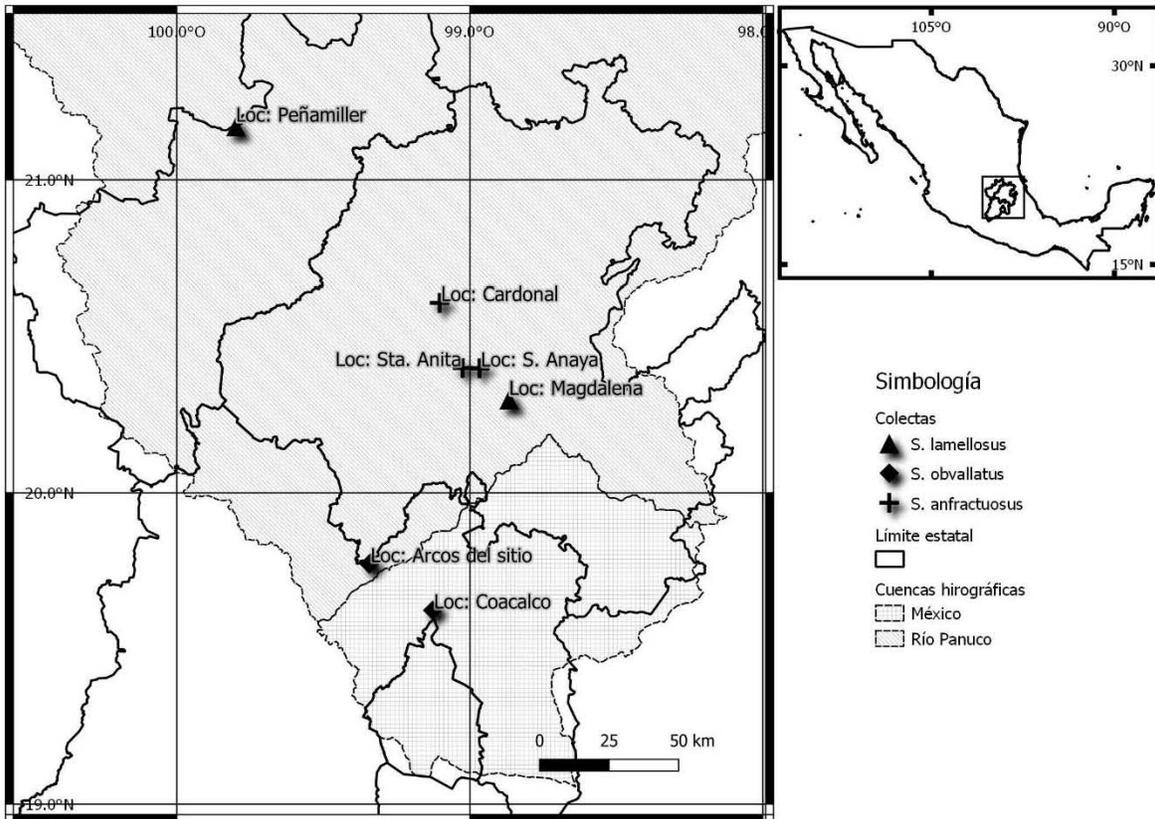
Wiens, J. (2007). Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology* 56 (6): 875-878.

Záhora, J., Najéra-Quezada, P., Flores-Flores, J. y Morales, J. (2018). *Echinofossulocactus* or *Stenocactus*. *Xerophilia* VII, No. 1 (24):43-58

Zeiss, C. (2009). AxioVision Imaging System. Release 4.8. <http://www.zeiss.de/axiovision>

Anexo I

Mapa de las especies y localidades muestreadas en blanco y negro



Anexo II

Caracteres con $P < 0.05$ en la prueba Tukey que forman grupos iguales en al menos una especie. Se muestra la media aritmética en mm de cada carácter para cada población muestreada.

	P	<i>Stenocactus anfractuosus</i>				<i>Stenocactus lamellosus</i>				<i>Stenocactus obvallatus</i>					
		Cardonal		Santa Anita		Santiago de Anaya		Magdalena		Peñamiller		Arcos del Sitio		Sierra de Guadalupe	
		grupo	media	grupo	media	grupo	media	grupo	media	grupo	media	grupo	media	grupo	media
Tallo largo	4.03E-13	b	57.30	c	39.43	a	79.67	ab	45.76	ab	40.05	a	28.53	a	36.14
Aréola ancho	0.000182	bc	4.02	ac	3.66	c	4.20	ac	3.56	ab	3.16	a	3.01	a	3.04
E.C superior ancho	3.75E-08	c	2.43	bc	2.17	bc	2.01	a	1.34	a	1.42	bc	1.98	ab	1.65
E.C izquierda ancho	4.99E-16	b	2.43	b	2.17	b	2.01	a	1.34	a	1.42	a	1.98	a	1.65
E.C derecha ancho	6.08E-15	b	1.84	b	1.62	b	1.59	a	1.08	a	1.15	a	0.92	a	1.03
E.C. media ancho	9.51E-12	b	2.11	b	1.94	b	1.96	a	1.44	a	1.44	a	1.22	a	1.19
E. C. media largo	2.348E-18	c	37.24	c	36.67	b	26.75	ab	21.45	ab	21.73	a	15.35	a	14.67
Flor largo	3.78E-13	ab	28.05	bc	32.03	cd	35.48	d	40.21	cd	37.33	a	25.33	a	25.48
Pericarpelo longitud	2.333E-16	b	3.72	b	4.50	b	4.18	b	3.90	b	3.89	a	2.12	a	1.88
Tubo receptacular largo	2.27E-08	a	11.42	bc	16.31	b	17.49	bc	5.21	cd	5.32	ab	3.81	ab	3.90
Pericarpelo grosor	2.45E-10	bc	0.89	b	0.84	bc	0.88	c	1.06	bc	0.91	a	0.57	a	0.60
Ovario largo	2.548E-16	bc	2.27	d	3.14	c	2.51	b	1.89	bc	1.93	a	1.15	a	1.20
Lóbulos del estilo largo	5.37E-09	ab	2.76	ab	2.69	bc	3.21	c	3.58	cd	3.69	a	2.16	a	2.22
Anteras largo	3.18E-07	ac	0.92	a	0.76	bc	0.96	c	1.06	c	1.05	ab	8.63	ab	0.82
Filamentos largo	9.87E-10	a	7.60	a	7.90	bc	9.77	c	11.08	c	10.65	ab	8.63	ab	8.55

Anexo III

Peso de todos los componentes principales con un eigen valor mayor o igual a uno

	<i>Componente</i>							
	1	2	3	4	5	6	7	8
talt	0.193291	-0.0431742	-0.247267	0.016571	-0.340039	-0.0667761	-0.0870898	0.0628229
tdiam	0.163748	-0.0345243	-0.34599	0.0325407	-0.115292	-0.0877486	0.300181	0.129596
cosnum	0.0509051	0.102121	-0.172567	-0.0364433	0.0762232	0.382755	0.368533	0.432471
cosan	0.142763	-0.0526002	-0.290551	0.0463438	-0.219734	-0.190165	0.054745	-0.0639101
arlong	0.195412	-0.0922723	-0.268085	-0.0538628	0.109551	0.0694491	-0.0464868	0.198535
aranc	0.229075	-0.106649	-0.216243	-0.0098867	0.152423	-0.0730222	0.0504856	0.164789
arnum	0.0645551	-0.08063	-0.0572455	0.226158	-0.447152	-0.276838	-0.0318539	0.00636721
scnum	0.00298693	0.0739109	-0.117116	0.118507	0.220723	-0.364223	-0.331736	0.367926
cslong	0.148348	-0.236257	0.127939	-0.0903078	0.260474	-0.0634627	-0.0051504	-0.0930842
csanc	0.164003	-0.247109	-0.0065207	-0.0186847	0.218887	-0.122317	0.032329	0.107704
cilong	0.22791	-0.183557	0.0811564	-0.0645362	0.151461	0.0422373	0.00613839	-0.15224
cianc	0.249462	-0.191403	-0.0030363	-0.0099294	0.0184235	0.0183348	-0.0392029	-0.0118218
cdlong	0.22043	-0.180936	0.12675	-0.0395207	0.174221	0.0760772	0.00779562	-0.179505
cdanc	0.245282	-0.180344	0.0212424	-0.0139229	0.0261107	0.047674	-0.0453951	-0.0149107
cmlong	0.197765	-0.154887	0.172306	0.0750946	-0.0321217	0.202031	0.217657	-0.0922341
cmanc	0.211845	-0.147721	0.0272726	0.0970104	-0.0826946	0.131151	0.193996	0.0271514
snum	-0.123758	-0.054148	0.0194569	0.183036	0.37068	-0.333027	0.335922	0.0939539
srlong	0.147452	0.015058	-0.293183	-0.116562	0.0914618	-0.0231968	-0.16764	-0.317644
sranc	0.248582	-0.0428638	-0.142995	-0.0006045	-0.0431847	0.0459418	-0.212613	-0.13887
flolong	0.150098	0.248064	-0.0506622	0.133654	0.123635	0.0398674	0.0732596	0.00811056
floanc	0.114245	0.271465	-0.0891237	-0.136325	0.117815	0.0757089	0.00492392	0.041037
perlong	0.207915	0.134144	0.201952	0.132382	-0.137054	-0.0358302	0.104435	-0.018188
peranch	0.165801	0.170589	0.229982	-0.209656	-0.0661677	-0.187037	0.153389	-0.0156528
pergro	0.136789	0.225471	0.165739	-0.0148752	-0.0980027	0.0527025	0.0529042	0.211585
eslong	0.152054	0.193805	0.0894617	0.303771	0.0356641	0.045541	-0.0622696	0.0889118
escanc	0.131353	-0.0255404	0.230717	0.250141	0.146747	0.00429097	-0.281083	0.220424
trlong	0.0833659	0.228427	-0.0700639	0.313326	0.152099	-0.18721	0.029057	-0.294916
trbanc	0.178228	0.161605	0.201513	-0.174025	-0.0532843	-0.0895474	-0.0627929	0.156704
trsanc	0.203828	0.164229	0.0881994	-0.111299	0.059643	0.0942481	-0.239201	0.00736619
trgro	0.146351	0.178997	-0.01732	-0.2137	0.0133965	-0.0878777	-0.244353	0.100548
ovlong	0.205733	0.0237977	0.232332	0.199746	-0.100223	-0.120913	0.16754	-0.0759341
ovanch	0.117964	0.074833	0.182366	-0.321556	-0.103214	-0.407849	0.218617	0.029516
estlong	0.0411988	0.243623	-0.119483	0.204824	0.154705	-0.0509156	0.120383	-0.279123
lobnum	0.101797	0.0541702	0.079518	0.398189	-0.118441	0.24099	-0.138674	0.0670768
loblong	0.150403	0.232161	-0.028332	-0.139027	0.0427168	-0.0070064	0.061252	0.0110441
fillong	0.0381444	0.267522	-0.190401	0.0431503	0.173144	0.0359632	0.10544	-0.163846
antlong	0.0624573	0.214521	-0.0348275	-0.214084	-0.051003	0.184066	-0.0107231	-0.174885

Anexo IV

Representatividad de los caracteres cuantitativos en las funciones del análisis discriminante.

Carácter	Función 1	Función 2	carácter	Función 1	Función 2
talt	-0.187688	0.348031	flolong	0.226466	-0.676112
tdiam	-0.0182687	0.456495	floanc	-0.284356	-0.312841
cosnum	-0.0207119	-0.272367	perlong	-0.459192	-0.436373
cosan	0.073066	0.135406	peranch	-0.00329166	0.0490572
arlong	-0.125568	-0.514324	pergro	-0.104362	0.0554233
aranc	-0.318251	-0.206146	esclong	-0.0869328	0.1325
arnum	-0.178599	0.0278534	escanc	-0.348448	0.155592
snum	-0.0786767	-0.147312	trlong	-0.00761343	0.446775
cslong	0.575919	-0.049893	trbanc	-0.196424	-0.172829
esanc	0.883819	0.497974	trsanc	0.170181	-0.00818458
cilong	0.246066	-0.597449	trgro	-0.0637266	0.299633
cianc	-0.646057	1.06304	ovlong	-0.265228	0.292197
cdlong	-0.622166	-0.0284425	ovanch	0.106432	0.183491
cdanc	-0.158116	0.0197727	estlong	0.173316	-0.0209427
cmlong	-0.640985	0.1801	lobnum	-0.386296	-0.103962
cmanc	0.0734355	-0.254857	loblong	0.122526	-0.187077
snum	0.110757	0.22241	fillong	-0.00774219	-0.157019
srlong	0.366186	-0.391125	antlong	-0.115796	-0.097042
sranc	-0.187787	-0.144643			